

Sitzungsbericht  
der  
Gesellschaft naturforschender Freunde  
zu Berlin

vom 11. Februar 1907.

Vorsitzender: Herr L. WITTMACK.

---

Der Vorsitzende teilte mit, daß in der Geschäftssitzung der ordentlichen Mitglieder mit Rücksicht auf die Diskussion zu den Berliner Vorträgen des Herrn P. WASMANN, an der verschiedene Mitglieder der Gesellschaft sich zu beteiligen gedenken, beschlossen worden sei, den Referierabend vom 18. auf den 25. Februar zu verlegen.

Herr M. WEISS demonstrierte Tierbilder vom Kagera und aus der Massai-Steppe.

Daran anschließend behandelte er den Wert stereoskopischer Aufnahmen und Messungen.

Herr C. PULFRICH (Jena) führte einen von ihm konstruierten Stereometer vor.

Herr W. GOTHAN sprach über die Wandlungen der Hoftüpfelung bei den Gymnospermen.

Herr D. v. HANSEMANN machte Mitteilung über einen von ihm beobachteten Fall von Symbiose.

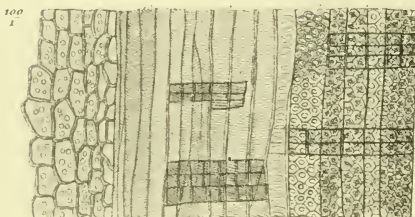
---

**Über die Wandlungen der Hoftüpfelung bei den Gymnospermen im Laufe der geologischen Epochen und ihre physiologische Bedeutung.**

VON W. GOTHAN.

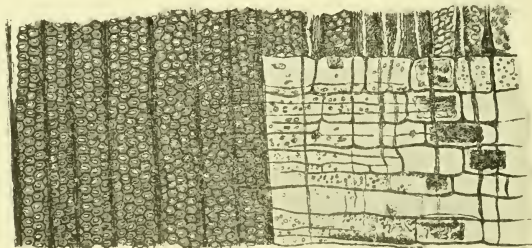
Wenn wir die heutigen Gymnospermen in Bezug auf die Hoftüpfel mit den ausgestorbenen, in früheren geologischen Perioden vorhanden gewesenem vergleichen, so finden wir auffällige Verschiedenheiten. Im Paläozoikum, wo wir im Carbon namentlich die im Vergleich zu den heutigen Gymnospermen so fremdartigen Cordaiten als Vertreter dieser Gruppe finden, hat das Gros der Gymnospermenhölzer alternierende, dicht gedrängt stehende und die ganze Radialwand lückenlos bedeckende Hoftüpfel (Fig. 1). Die gleiche Eigentümlichkeit finden wir dort auch bei einer großen Anzahl anderer Pflanzen, von denen vielleicht der größte Teil in die Gruppe der *Cycadofilices* gehört, die also in anatomischer Hinsicht Mittelglieder zwischen Gymnospermen — hier speziell den

Cycadeen — und den Pteridophyten sind; ich nenne hier nur *Lyginopteris*, *Heterangium*, *Pityx* (Fig. 2), *Calamopityx*; auch *Poroxyton* u. a. m.



Figur 1.

Radialschliff durch das Primärholz eines Cordaiten; links: Markparenchym; in der Mitte: ring- bis treppenförmig verdickte Zellen des Protoxylems; rechts: hofgetüpfelte Hydrosteriden („Tracheiden“). Die Hoftüpfel bedecken die Radialwand völlig. Nach RENAULT.  $100\times$ .



Figur 2.

Radialschliff durch das Holz einer zu den Cycadofilices gehörenden Pflanze (*Pityx antiqua* WIRTHAM). Hoftüpfel etwas an netzförmige Verdickung erinnernd, die ganze Radialwand bedeckend. Nach SCOTT.  $120\times$ .

Die Hoftüpfel werden bekanntlich entstanden gedacht aus einer Art von Netz- oder Treppenverdickung. Auch bei den heutigen Gymnospermen wird dieser Gang der Entwicklung der Hoftüpfel durch die anatomischen Verhältnisse des Protoxylems, also der Holzbildungszellen des ersten Jahresrings, das sich unmittelbar an das Mark anschließt, angedeutet. Hier sind die ersten Zellen noch mit Ringverdickung versehen, die dann schnell über einige mehr treppenförmig verdickte Zellen in die typisch hofgetüpfelten über-

gehen, die nun — abgesehen von den parenchymatischen Elementen — in dieser Form den ganzen Holzkörper zusammensetzen.

In höherem Maße als bei den lebenden Koniferen ist diese Eigenschaft des Protoxylems bei den Cordaiten im Paläozoikum ausgeprägt; hier ist die ringförmig bis netzig verdickte Primärzone bedeutend breiter als bei den heutigen Gymnospermen, was man im Hinblick darauf bewerten mag, daß in der damaligen Zeit die Erinnerung an den Gang der Entwicklung des Hoftüpfels noch frischer war als heute (Figur 1). Ähnlich ist es z. B. auch bei dem schon genannten *Poroxylon*. Aus dem Paläozoikum (Karbon) kennen wir auch Typen, bei denen Hoftüpfel ausgebildet sind, die vermöge ihrer stark querelliptischen Form (auch der Porus liegt mehr wagerecht) noch sehr an Treppenverdickungen erinnern, aber doch schon besser als Hoftüpfel angesprochen werden (*Prototitys*



Figur 3.

Radialschnitt von *Prototitys Buchiana* Göpp. mit treppenartig aussehenden Hoftüpfeln. Nach SOLMS-LAUBACH. <sup>90/1.</sup>

*Buchiana* Göpp., vgl. Fig. 3);<sup>1)</sup> allerdings gehört diese Pflanze nach SOLMS-LAUBACH zu den Archegoniaten. Bemerkenswert ist hier auch noch die Tüpfelung bei einem von FELIX als *Dadoxylon protopityoides* beschriebenen Rest (Unters. üb. den inneren Bau westfäl. Carbon-Pflanzen. Abhand. Kgl. Geolog. Landesanst. Bd. VII, Heft 3. Berlin 1886. p. 58 ff. t. V, Fig. 3 u. 4), beide Reste halten in der Hoftüpfelung zwischen typischem Hoftüpfel und Treppenverdickung die Mitte.

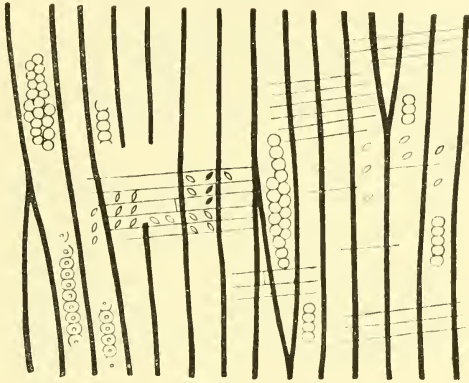
Die Hoftüpfelung bei den mit typischen Hoftüpfeln versehenen paläozoischen Hölzern zeigt auch an und für sich noch eine größere Verwandtschaft mit der ehemals netzigen Verdickung dadurch, daß die Größe und der Umriß der Hoftüpfel viel unregelmäßiger ist als bei Typen, denen wir namentlich in späteren Perioden begegnen. Daß die Hoftüpfel bei den ältesten Typen zunächst die ganze Zellwand bedecken, hängt wohl mit der Entstehung aus Treppen- oder Netzverdickung zusammen, die ja ebenfalls immer die ganze Zellwand bedeckt.

Wir hätten also, noch einmal kurz gesagt, für das eben betrachtete Gros der paläozoischen Gymnospermen und damit in Parallele zu bringender Hölzer (insbes. *Cycadofilices*) dicht gedrängte, oft auffallend unregelmäßig gestaltete, alternierende Hoftüpfelung. Bei diesen alten Typen schon sind die Hoftüpfel auf den Tangentialwänden beseitigt, während die Treppenverdickungen beispielsweise der Farne alle Wände gleichmäßig bedecken.

Bereits im Carbon machen sich von den oben erwähnten Verhältnissen Abweichungen bemerkbar. Wir begegnen Typen, bei denen zwar dichte Drängung und Alternanz der Hoftüpfel — die noch für lange Zeit herrschend ist —, auch wohl die Unregelmäßigkeit des Umrisses noch bleibt, aber die Hoftüpfel beginnen sich auf einen Teil der Zellwand zu beschränken, indem die randliche Partie der Zellwände freibleibt. Figur 4 stellt ein solches Holz dar; die Hoftüpfel zeigen die obengenannten Eigenschaften, bedecken aber nur einen Teil der Radialwand. In dieser Richtung geht die Entwicklung weiter, und ebenfalls bereits im Karbon haben wir vereinzelt Hölzer, die nur wenige Hoftüpfelreihen aufweisen (Figur 4) und sehr unseren noch lebenden Araucarien und Dammarfichten (*Agathis*) ähneln. Dieser Typus bleibt nun lange Zeit der

<sup>1)</sup> Gelegentlich der Erwähnung dieses eigentümlichen Fossils sei bemerkt, daß sich jetzt auch ein Rest davon verkieselt im Kulkonglomerat von Ruhbank (Niederschlesien) gefunden hat, wo sie Prof. E. ZIMMERMANN auffand. Beim Durchsehen der Dünnschliffe erkannte ich sofort die Pflanze. Bisher war sie mit Sicherheit nur aus dem Kuhl von Glätzig-Falkenberg bekannt.

herrschende, während der vielreihige allgemach zurücktritt. Nach diesem Prinzip ist das Holz der Walchien im Rotliegenden, der Ulmarnien im Zechstein (vgl. SCHENK, 1890, p. 275, Fig. 190) sowie das Holz aller späteren Koniferen gebaut, die die Hoftüpfelungsweise der Araucariaceen der heutigen Flora zeigen, deren Zahl sehr groß war (araucarioide Hoftüpfelung).



Figur 4.

Radialschnitt durch ein (wahrscheinlich zu *Walchia* gehöriges) fossiles Holz aus dem Rotliegenden. (*Dadoxylon Rhodanum* (GÖPP.) Endl.) Etwas schematisiert. ca.  $\frac{100}{1}$ . Nach POTONIÉ.

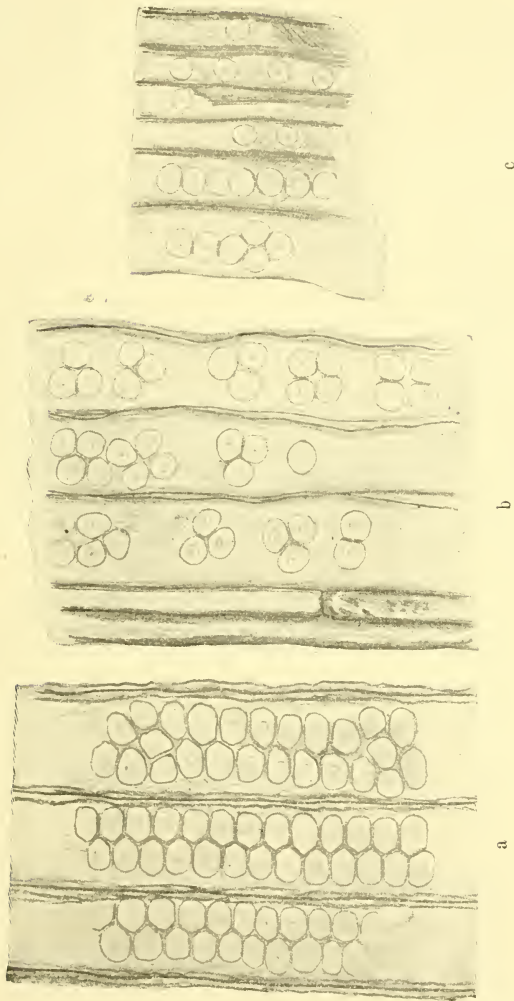
Ungefähr mit der Jurazeit — vielleicht wird der Übergang hierzu schon in der Trias erfolgt sein, aus der indes Holzreste nur spärlich sind — treten nun Holztypen auf, die die heute bei dem überwiegenden Gros vorhandene („moderne“) Hoftüpfelung zeigen. Sie haben einzelstehende, wenn mehrreihig, allermeist gegenständige Hoftüpfel, die mehr oder weniger zerstreut auf den Radialwänden der Hydrostereiden stehen (von den kleinen Tangentialtüpfeln sehe ich vorerst ganz ab). Es sind also bei diesem Typus der Hoftüpfelung die früher ständig vorhandenen Charaktere der Alternanz und dichten Zusammengängung aufgegeben worden. Die letztere Eigenschaft zeigt sich in deutlicherer Ausbildung jedoch noch öfters an den Enden der Hydrostereiden, also da, wo sie mit den darüber beginnenden zusammenstoßen und wo die Anhäufung einer größeren Anzahl von Hoftüpfeln nötig ist, da diese Stellen die Hauptkommunikation für die von den Hydrostereiden besorgte, in erster Linie vertikal gehende Wasserleitung im Holze sind. An

eben diesen Stellen findet man auch noch hier und da Alternanz der Hoftüpfel, die eine größere Anzahl von Hoftüpfeln auf demselben Raume anzubringen erlaubt als die bei diesen Hölzern sonst gewöhnliche Gegenständigkeit. Übergangstypen zwischen beiden Extremen sind in der modernen Flora unbekannt. Von einer ganz gelegentlichen Alternanz können wir natürlich nicht im Sinne eines Überganges sprechen, zumal wenn sie an den Stellen auftritt, wo von Natur eine größere Anzahl Hoftüpfel zusammengedrängt wird, und zumal auch im Falle der Alternanz die Hoftüpfel durchaus nicht in dem Grade abgeplattet sind wie bei Araucarien.

Eher könnte man als Übergang Fälle zitieren, die ich bei einigen Dacrydiën (*D. Colensoi*, *D. larifolium*; vergl. GOTHAN, Anat. lebend. u. foss. Gymnospermenhölzer 1905, p. 57) beobachten konnte, wo an einigen Stellen Alternanz und gegenseitige Abplattung ganz wie bei Araucarien so stark ausgeprägt war, wie ich es noch bei keinem anderen rezenten Holz gesehen habe. Leider konnte ich an den Schnitten nicht feststellen, in welcher Zellregion sich diese Erscheinung so auffällig zeigte. Ich habe von jeder Art nur ein Zweigstückchen untersuchen können, so daß die Möglichkeit offen bleibt, daß in älterem Holz davon nichts persistiert, wie es auch an den engzelligen Zweigstücken nur selten war.

Einen ganz vortrefflichen Übergang zwischen beiden extremen Typen konnte ich dagegen an mehreren Jurahölzern von König-Karls-Land feststellen, die NATHORST dort gesammelt hat und mit deren Bearbeitung ich seit längerem beschäftigt bin. Insbesondere eins war darunter, das die zu fordernden Verhältnisse in kaum zu übertreffender Klarheit zeigt. Die an diesem zu beobachtenden Hoftüpfel zeigt Figur 5.

Bei flüchtigem Durchsehen des Radialschliffes fallen sofort viele Stellen auf, wo die Hoftüpfelstellung ganz araucarioïd, also von dem alten Typus ist (Fig. 5a). Andererseits finden sich viele Stellen, die die heute herrschende Hoftüpfelverteilung zeigen (Figur 5c). Die araucarioïde Tüpfelung ist keineswegs auf die Zellenden beschränkt, wiewohl sie die Nähe dieser zu bevorzugen scheint, sondern tritt mehr sporadisch auch an anderen Stellen auf. An vielen Punkten beobachtet man nun eigentümlich sternförmig zusammengruppierte, isolierte Hoftüpfelgruppen, die in sich wiederum die Charaktere der alten Hoftüpfelungsart, also Alternanz und gegenseitige Abplattung (Figur 5b) zeigen. An einigen Stellen, wo die in Figur 5a abgebildete, typisch araucarioïde Hoftüpfelung sich zeigt, beobachtet man, wenn man an



Figur 5.

Radialschliff eines fossilen Kiefernholzes von König-Karls-Land (Jura). a: araucariöde Hoftüpfelung (Frühholz); b: z. T. sternförmig gruppierte Hoftüpfel, Mitteltypus zwischen a u. c; c: zerstreute Hoftüpfel wie bei der „modernen“ Hoftüpfelung (Spätholz). Näheres im Text. Orig. 22<sup>o</sup> 1. leg. A. G. NATHORST.

derselben Zelle weiter geht (nach oben oder unten), daß sich bald die isolierten „Sterngruppen“, dann die in Figur 5c dargestellte, isolierte Hoffüpfelungsweise einstellt. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß zwar die Tendenz zur Bildung getrennter Hoffüpfel, wie bei dem Gros der heutigen Koniferen, schon durchaus vorhanden war, wie außer den in Figur 5a dargestellten Hoffüpfeln auch die „Sterngruppen“ (Figur 5b) zeigen, innerhalb deren aber die altererbte Tendenz der Alternanz und gegenseitigen Abplattung noch zum Durchbruch kam. Eine derartige Hoffüpfelverteilung habe ich noch bei keinem rezenten oder fossilen Holz beobachtet; im Hinblick auf unsere nun folgenden Betrachtungen ist dieses Holz von nicht geringem Interesse.

In kurzen Zügen verläuft also die Art der Hoffüpfelung so, daß die Hoffüpfel zunächst stets araucarioid sind und die ganzen Radialwände bedecken; unter Beibehaltung des ersten Charakters wird unter Verringerung der Zahl der vertikalen Hoffüpfelreihen dann ein Teil der Zellwand nicht mehr von ihnen bedeckt, welchen Charakter Araucarien bis heute bewahrt haben. Im Mesozoikum (Trias?, sicher im Jura) aber treten uns bereits Gymnospermen mit mehr getrennten, bei Mehrreihigkeit gegenständigen Hoffüpfeln entgegen, die heute durchaus herrschend sind; das eben beschriebene Holz aus dem Jura bildet ein charakteristisches Mittelglied zwischen beiden Extremen, während in der heutigen Flora Übergänge fehlen.

Es fragt sich nun, welche Bedeutung diese Entwicklung der Hoffüpfelung bei den Gymnospermen gehabt hat, oder deutlicher gesagt, ob wir Gründe finden können, die dafür sprechen, daß diese Entwicklung vielleicht von Vorteil für die Bäume war. Um dieser Frage näher zu kommen, müssen wir uns an die physiologische Bedeutung der Holzzellen des Gymnospermenstammes erinnern. Der schon mehrfach benutzte Name „Hydrostereiden“<sup>1)</sup> gibt uns hierüber Auskunft: Es sind Zellen, die sowohl für die Festigung, wie für die Wasserleitung im Holzkörper zu sorgen

1) Dieser von PORONÉ vorgeschlagene Name ist dem gebräuchlichen „Tracheiden“ entschieden vorzuziehen, zumal letzterer Name bei Nichtbotanikern die Vorstellung erwecken kann, daß es sich um Organe handle, die mit der Atmung in Verbindung stehen. Daß der Name „Tracheiden“ in keiner Weise den Funktionen der fraglichen Zellen Rechnung trägt, ist bekannt. Der Name Hydrostereiden gestattet uns in sehr vollkommener Weise die Funktion der Zellen zu bezeichnen. Hydrostereiden heißt: Stereom- (Skelett-) Elemente, die auch Wasser leiten; Stereohydroiden würde demgemäß Wasserleitungselemente mit der Nebenaufgabe der Festigung bedeuten. Die Namen Hydroiden und Stereiden für sich sind gebräuchlich.



haben. Fragen wir uns nun weiter, in welcher Richtung die Wasserleitung durch diese stattfindet, so ist bekannt, daß dieses vornehmlich die vertikale ist. Die Hoftüpfel nun, die ja den Übertritt des Wassers von einer Zelle zur anderen vermitteln, werden am notwendigsten da sein, wo der Übertritt des Wassers in die nächst höherstehenden, anstoßenden Zellen stattfindet, d. h. an den Enden der Hydrostereiden, wo daher auch bei den modernen, sonst mit lockerer stehenden Hoftüpfeln versehenen Gymnospermen bekanntlich eine deutliche Zusammendrängung von Hoftüpfeln stattfindet. Von geringerer Bedeutung sind ohne Zweifel die Hoftüpfel auf den von den Zellenenden weiter abgelegenen Zellpartien, also beispielsweise in der Mitte einer Hydrostereide. Sie vermitteln hier, da sie nur auf den Radialwänden stehen, eine Wasserleitung in tangentialer Richtung, keineswegs ist aber ihr Vorhandensein in großer Zahl so notwendig wie an den Zellenenden, den Hauptkommunikationen für den Wasserstrom, wie wir schon p. 18 bemerkt haben. Es ist also sehr natürlich, daß eine Verringerung, ein Abortieren der anfänglich vorhandenen sehr zahlreichen Hoftüpfel eintritt. Erinnern wir uns des Ganges, den die Hoftüpfelung im Paläozoikum durchmacht, so können wir diese [Tendenz kaum verkennen. Die die Radialwände ursprünglich ganz bedeckenden vielreihigen Hoftüpfel nehmen nicht mehr die ganze Zellwand ein, sondern ziehen sich auf einen mehr oder weniger kleinen Teil derselben zurück: So begegnen wir vereinzelt schon im Karbon Hölzern, die nur noch wenige Hoftüpfelreihen auf den Zellwänden aufweisen, einem Typus, der vom Rotliegenden an häufiger wird und sich in den Araucarien bis in die Jetztzeit erhalten hat (Figur 4). Alle diese Hölzer aber behalten noch die von den Vorfahren ererbten Charaktere der Alternanz und gegenseitigen Abplattung der Hoftüpfel (im Zusammenhang mit der dichten Zusammendrängung) bei; nie finden wir bei ihnen einzeln für sich stehende Hoftüpfel, sondern immer nur längere, zusammenhängende Reihen. Es scheint diese Art der Hoftüpfelung bis in den Anfang des Mesozoikums hinein herrschend geblieben zu sein.

Lag es nun weiter im Interesse der Gymnospermenstämme, imstande zu sein, die Hoftüpfel mit größerer Willkür zerstreuter als bisher anzulegen, so mußten die bisher durchaus noch beibehaltenen Verhältnisse der Alternanz und der damit stets verbundenen Zusammendrängung aufgegeben werden. Diese Tendenz sehen wir denn auch ungefähr seit Beginn der Juraperiode — also rund gesagt: im Mesozoikum — mit Macht hervorbrechen; es be-

ginnen mehr und mehr die Hölzer mit der modernen Hoftüpfelungsweise aufzutreten und schon im Jura wird die Zahl der so getüpfelten Gymnospermen den araucarioïd gebauten gleich; aus derselben Periode kennen wir hochinteressante Mitteltypen, bei denen sich der „Kampf zwischen beiden Arten der Hoftüpfelung“, wenn man so sagen darf, deutlich ausprägt.

Es ist klar, daß mit dem Aufgeben der früher vorhandenen Charaktere, mit dem Eintreten der modernen Hoftüpfelung den Bäumen eine bedeutend größere Freiheit in der Anlage der Hoftüpfel gegeben war als vorher. So lange die alten, araucarioïden Charaktere vorherrschten, war es nicht möglich, Hoftüpfel einzeln, getrennt anzulegen. Denn die typische Alternanz und dichte, lückenlose Zusammendrängung der Hoftüpfel waren durch das viele Millionen Jahre umfassende Paläozoikum — so weit uns die Reste daraus schließen lassen — untrennbar zusammengehörige Charaktere gewesen, ihre Zusammengehörigkeit war eine Art von Prinzip geworden, so daß mit dem Durchbrechen des einen Charakters zugleich der andere durchbrochen wurde.

Wir hatten oben die Verringerung der Zahl der Hoftüpfel auf eine Art Überflüssigkeit zurückgeführt, so daß wir diese Verringerung quasi als Abortiertwerden auffassen konnten. Mit diesem Prinzip kommen wir wohl nicht mehr aus, wenn wir der eben aufgerollten Frage nach dem Verschwinden der Alternanz usw. näherkommen wollen. Wenn so altererbte Eigentümlichkeiten abgelegt werden, können wir eher vermuten, daß bestimmte Vorteile für die Bäume damit verbunden waren, zu deren Erreichung die araucarioïden Charaktere verschwinden mußten.

Um hierauf eine Antwort zu finden, müssen wir uns der anderen Funktion der Hydrostereiden erinnern, die wir bisher noch außer acht gelassen haben; das ist die Festigung des Holzkörpers. Erinnern wir uns, was im Prinzip die sogenannte Hoftüpfel-„Verdickung“ eigentlich ist; sie ist nichts weiter als eine Perforation der Holzzellenwände. Betrachten wir unter diesem Gesichtspunkt zunächst die paläozoischen Hölzer, wie z. B. viele Cordaiten, so ist hier gar nicht zu verkennen, daß eine so weitgehende Durchlöcherung der Holzradialzellwände, die im ganzen Stamme von unten bis oben lückenlos mit Hoftüpfeln „bedeckt“ waren, für die Festigkeit des Holzes von Nachteil ist, da der durch die Durchlöcherung herbeigeführte Festigkeitsverlust durch teilweise Überwölbung der „Löcher“ mit Membran und durch die Schließhaut nicht ersetzt werden kann. Eine Tangentialwandtüpfelung ist schon bei alten Typen wie den Cordaiten, *Protopytis* usw.

verschwunden, zumal sie auch für die Wasserleitung fast keine Rolle spielt: die kleinen zerstreuten Tangentialtüpfel, die wir bei vielen lebenden und fossilen Koniferenhölzern finden, sind vielleicht z. T. ein später wieder hinzugetretener (?) Charakter; bei ihrer Kleinheit tun diese der Zellenfestigkeit keinen Abbruch.

Auch die Radialwände spielen für die Holzfestigkeit eine wichtige Rolle, es bleibt auch hier einleuchtend, daß eine zu starke Perforierung für die Holzfestigkeit nachteilig ist. Nun müssen wir aber in unserer Frage noch einen bisher vernachlässigten Faktor in Betracht ziehen, der der eigentliche Anlaß zur Beseitigung der altererbten Charaktere der araucarioiden Hoftüpfelung gewesen zu sein scheint.

Um dieselbe Zeit, wo die Hölzer mit moderner Hoftüpfelung aufzutreten beginnen, stellt sich nämlich für die sekundär in die Dicke wachsenden Bäume nun ein neues Moment ein, mit dem bisher nicht gerechnet zu werden brauchte: Das ist die Ausbildung von periodischen Jahresringen, die ebenfalls ungefähr mit der Jurazeit beginnt, wo sich mehr und mehr klimatische Unterschiede im Laufe des Jahres, also Wachstumsperioden bemerkbar machten. Versuchen wir uns klarzumachen, was das Auftreten von Jahresringen für die Bäume bedeutete.

Bei jedem Jahresring unterscheidet man gewöhnlich zwei Schichten, das Frühholz und das Spätholz. Zweckmäßiger und richtiger ist es jedoch, wie das zuerst HUGO VON MONTL getan, 3 Schichten im Jahresring zu unterscheiden, indem nämlich zu den erstgenannten beiden, die fast stets vorhanden sind, noch eine — nur unter besonderen Bedingungen fehlende — Mittelschicht hinzukommt, die zwischen den Qualitäten des Früh- und Spätholzes vermittelt. Wir wollen der Einfachheit wegen diese Mittelschicht zunächst außer acht lassen. Das Frühholz besteht aus großlumigen, dünnwandigen Zellen (Stereohydroïden) und besorgt die Wasserleitung fast allein; das Spätholz ist aus dickwandigen, sehr enghumigen Zellen (Hydrostereïden) zusammengesetzt und spielt bei der Wasserleitung daher eine ganz untergeordnete Rolle; es dient also in erster Linie der Festigung, einer Aufgabe, die später bei harzführenden Hölzern noch durch häufige Verkienung und durch Anlage von Spiralverdickungen (*Picea* und *Larix*, auch *Pseudotsuga*) unterstützt wird. Es lag daher im Interesse der Holzfestigkeit der Bäume, daß in diesem Spätholz eine möglichst geringe Anzahl von Hoftüpfeln angelegt wurde, insbesondere auf den Radialwänden. Denn bei der radial „plattgedrückten“ Form dieser Zellen wäre es schädlich gewesen, wenn die Bäume gezwungen gewesen wären,

wie früher lange, zusammenhängende, aus dicht aneinander gedrängten Hoffüpfeln bestehende Tüpfelreihen anzulegen, zumal bei der Schmalheit der Radialwände schon ein Hoffüpfel die ganze Zellbreite einnimmt. Bei der fast ganz einseitig werdenden Aufgabe des Spätholzes wird auch der Abort der Hoffüpfel nunmehr eine weit größere Rolle gespielt haben als früher. So bemerken wir denn im Spätholz der Koniferen immer eine ganz auffallend geringe Anzahl von Hoffüpfeln gegenüber dem Frühholz.

Wenden wir uns nunmehr dem Frühholz zu, dessen Aufgabe vornehmlich die Wasserleitung ist. Wir finden hier naturgemäß eine weit größere Anzahl von Hoffüpfeln als im Spätholz, die größte Zahl aber wieder an den Zellenenden. In der Mitte der Zellen ist ihre Zahl geringer und sie stehen oft ziemlich locker. Auch dies liegt wieder im Interesse der Holzfestigkeit. Denn obwohl es wegen seiner Dünnwandigkeit gegenüber dem Spätholz eine geringere Rolle für die Gesamtfestigkeit des Holzes spielt, so kann man sich vorstellen, daß eine unnötig starke Perforierung der Frühholzzellen — wo die Hoffüpfel oft relativ groß sind — auf die durch die Charaktere des Spätholzes gewonnene Festigkeit von schädlicher Rückwirkung ist. Illustrativ für diese Verhältnisse ist die oben erwähnte Mittelschicht des Jahresringes, wo gewissermaßen die durch das Spät- und Frühholz extrem vertretenen Verhältnisse sich ungefähr die Wage halten. Interessant ist es, daß manche Hölzer ihrem weiteren Festigkeitsbedürfnis durch Anlage von Spiralverdickungen in den Hydrostereiden Rechnung getragen haben. Wir wissen nach den bisher gefundenen Resten, daß dieser Charakter ein ziemlich spät hinzuerworbener ist, der erst im Tertiär auftritt. *Picea* und *Larix* legen diese Verdickungen nur im Spätholz und auch nur unter besonderen Bedingungen an, über die namentlich die vortreffliche Arbeit SONNTAGS (Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer, Pringsheims Jahrbuch, Bd. XXXIX, Heft 1) so interessantes Licht verbreitet hat. Bei *Pseudotsuga* aber gehen die Verdickungen durch den ganzen Jahresring und werden nur unter besonderen Verhältnissen nicht angelegt (vgl. GOTTHALD, Zur Anatomie leb. und foss. Gymnospermenhölzer, Abhandl. der Kgl. Preuß. Geolog. Landesanst., 1905, Heft 44, p. 85). Von den Taxaceen *Cephalotaxus*, *Torreya* und *Taxus* ist bekannt, daß bei ihnen die hier auch recht starke Spiralverdickung zu einem ständigen Merkmal geworden ist, während sie bei den vorgenannten zweifellos nur Anpassungsmerkmal ist; bei *Pseudotsuga* scheint es allerdings auch schon mehr ständiges Merkmal geworden zu sein.

Sehen wir die Verhältnisse der Hoffüpfelung unter den oben entwickelten Gesichtspunkten an, so leuchtet ohne weiteres ein, daß das Aufgeben der araucarioïden Charaktere von großer Bedeutung für die Gymnospermen war, denn dadurch waren sie in den Stand gesetzt, die Hoffüpfel nach Belieben in größerer Zerstreuung oder größerer Zusammendrängung anzulegen, je nach dem Bedürfnis, was vorher nicht möglich war. Denn, wie vorher betont, treten beide Eigenschaften der alten Hoffüpfelung so ständig kombiniert — gewissermaßen prinzipiell kombiniert — auf, sodaß mit dem Aufgeben der einen auch die andere fiel. Bezüglich der Alternanz aber leuchtet ein, daß bei so gestellten Hoffüpfeln eine größere Zahl auf dieselbe Fläche kommt als bei opponierter Stellung. Da eine geringere Anzahl der Hoffüpfel nun, wie wir gesehen haben, erwünscht und vorteilhaft war, so bildete sich eben die letztere Verteilung aus.

Bezüglich der Araucarien (*Araucaria* und *Agathis*), die die alte Hoffüpfelungsweise beibehalten haben, sei noch einiges bemerkt. Insbesondere von *Araucaria* ist bekannt, daß sie oft — unter gleichen Bedingungen mit anderen Nadelhölzern — recht schlechte Jahresringe bildet. Betrachtet man einen Querschnitt durch solches Holz, so erscheinen zwar die Jahresringe dem bloßen Auge ziemlich scharf, sucht man aber unter dem Mikroskop nach dem charakteristischen scharfen Absatz zwischen dem Spätholz eines Jahresringes und dem Frühholz des nächsten, so ist es interessant, diesen oft weit weniger scharf zu finden als bei anderen Koniferen. Es hängt dies vielleicht damit zusammen, daß schon die Vorfahren dieser Araucarien — überhaupt die araucarioïd gepüpfelten, wie auch z. B. Cordaiten — wärmere Klimate bevorzugt haben oder solche, bei denen die jährlichen Klimaschwankungen nicht so kraß waren wie etwa bei uns. So haben sich auch jetzt diese Araucarien auf solche Klimate zurückgezogen.

Es läßt sich in der Tat nicht verkennen, daß bei Hölzern ohne Jahresringe — wie im Paläozoikum — eine Entwicklung in dem Sinne, wie sie mit dem Auftreten von Jahresringen sich vollzieht, nicht nötig war. Hier war jede Zelle ebenso sehr Festigkeits- wie Wasserleitungselement, jede Zelle war wie die andere. Das, was wohl nötig war, eine Verringerung der zu vielen Hoffüpfel auf den Radialwänden zu Gunsten einer Vermehrung der Festigkeit der Zellen, sehen wir bereits im Paläozoikum sich vollziehen, wobei die araucarioïden Charaktere beibehalten wurden; obwohl hierbei eine größere Anzahl Hoffüpfel auf eine Flächeneinheit kommen als bei dem modernen Hoffüpfeltypus, war doch

ein Durchbrechen der altererbten araucarioïden Charaktere nicht geboten, da nur nötig war, die Zahl der Hoftüpfel zu beschränken, ohne der anderen Funktion der Zellen, der Wasserleitung Abbruch zu tun. Erst mit dem Auftreten der Jahresringe wurden Bedingungen geschaffen, die dazu führten, daß die araucarioïden Charaktere beseitigt wurden.

Bezüglich der anderen Gymnospermen, die wir im vorigen nicht berührt haben, will ich nur kurz darauf hinweisen, daß zwischen *Medullosa*, die man als Vorfahr der Cycadeenbäume ansehen kann, in Bezug auf die Hoftüpfelung der Hydrostereïden ein den oben berührten ähnliches Verhältnis besteht; indes scheint mir hier eine Betrachtung in dem obigen Sinne weniger angebracht, da einerseits *Medullosa* in dem Bau ihres Stammes doch sehr von den heutigen Cycadeen abweicht und andererseits fossile Cycadeenstämme, die wir ausreichend anatomisch untersuchen können, äußerst spärlich vorhanden sind. Wichtiger ist die Frage, wie sich zu den oben gemachten Betrachtungen die Dikotyledonenstämme stellen. Hier müssen wir uns einerseits vor Augen halten, daß diese Bäume im Verhältnis zu den Gymnospermen geologisch eine recht junge Reihe sind und daß andererseits infolge des uneinheitlichen Baues ihres Holzkörpers die obigen Betrachtungen und Schlüsse nur z. T., vielleicht gar nicht angewandt werden können. Diejenigen Elemente des Dikotyledonen-Holzkörpers, die wir mit den Hydrostereïden in Vergleich setzen könnten, sind die Gefäße, deren Hauptaufgabe die Wasserleitung im Stamme ist. An diesen bemerken wir bald Treppenverdickung (Rotbuche), bald dichtgedrängte kleine Hoftüpfel, die sich direkt mit den die ganze Radialwand bedeckenden Hoftüpfeln etwa der Cordaiten vergleichen lassen (*Salix*, *Populus*, Pomaceen usw.) bald auch z. T. lockerer stehende Hoftüpfel (*Acer* usw.), wir sehen also gewissermaßen die Reihe Treppen-Hoftüpfelverdickung auch hier ausgeprägt. Damit jedoch scheint mir erschöpft, was wir in unserer Frage bei den Dikotyledonen, die wohl noch mitten in ihrer Entwicklung stehen, ersehen können. In der Tat können wir nicht erwarten, bei dem komplizierten, so inhomogenen Bau des Dikotyledonenholzes die Verhältnisse sich typisch analog dem Gymnospermenholz vollziehen zu sehen; am ehesten wäre dies bei den im Holz Gymnospermen ähnlichen, gefäßlosen Magnoliaceen (*Drimys*, *Trochodendron*, *Kadsura*) zu erwarten, die man sich daraufhin einmal ansehen müßte.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [1907](#)

Autor(en)/Author(s): Gothan Walther Ulrich Eduard Friedrich

Artikel/Article: [Über die Wandlungen der Hoftüpfelung- bei den Gymnospermen im Laufe der geologischen Epochen und ihre physiologische Bedeutung. 13-26](#)