

## GEOLOGIE UND PALÄONTOLOGIE

Über das System und die Stammesgeschichte der Dasycladaceen  
(Siphoneae verticillatae)

Von Erwin Kamptner, Wien

(Mit einer graphischen Darstellung)

Eingegangen 29. August 1957

## Inhaltsübersicht

	Seite
Einleitung .....	95
Die seit dem Jahr 1922 aufgestellten Gattungen .....	96
Das System der Dasycladaceae in seiner heutigen Gestalt .....	104
Stammesgeschichtliche Erläuterungen .....	105
Zur Frage des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der Dasycladaceen mit den Codiaceen .....	119
Literatur .....	120

## Einleitung

Die zahlreichen Einzeluntersuchungen, zusammenfassenden Darstellungen und theoretischen Betrachtungen, welche J. v. Pia den fossilen Dasycladaceen widmete, sind für die Wissenschaft von hoher Bedeutung. Sie erweiterten nicht nur beträchtlich den Kreis der bekannten Gattungen und Arten, sondern rückten auch die innerhalb der Gruppe herrschenden verwandtschaftlichen Beziehungen, desgleichen die stratigraphische Rolle, die nicht wenige Dasycladaceen spielen, in ein deutliches Licht. In nicht geringem Maß lenkten sie die Aufmerksamkeit der Fachwelt auf diesen Gegenstand und wirkten dadurch anregend auf die Forschung.

Im Jahr 1912 veröffentlichte Pia seine erste Arbeit auf einschlägigem Gebiet. Acht Jahre später trat er bereits mit einer ausführlichen Monographie hervor: Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide (1920). In dieser Schilderung gruppierte der Autor die damals bekannt gewesenen Genera zu einem natürlichen System und entwickelte auch phylogenetische Gedankengänge. Zwei Jahre darauf vereinigte Pia seine gereiften Erkenntnisse zu einer ausführlichen Darstellung des Stammbaumes der Familie. Damals betrug die Anzahl der bekannten Genera bereits nicht weniger als 52, und 45 derselben verwendete Pia in dem phylogenetischen Diagramm, das er seiner Abhandlung beifügte. Im Jahr 1927, zu dem Zeitpunkt, da Pia seinen systematischen Entwurf in verbesserter Gestalt vor die Öffentlichkeit brachte, war die Zahl der Genera bereits auf 64 gestiegen. Statt der 10 Tribus des Jahres 1920 betrug deren Zahl nunmehr 15.

Rückblickend kann man heute sagen, daß Pias systematische Einteilung der Dasycladaceen sich wenigstens in den Hauptzügen bestens bewährt hat, obwohl seit ihrem Entwurf bereits drei Jahrzehnte verflossen sind. Ein Anlaß zu durchgreifenden Änderungen ist bislang nie aufgetreten, und die neu hinzugekommenen Genera lassen sich, soweit sie eingehend genug untersucht sind, in die schon vorhandenen Tribus ohne Schwierigkeit einfügen. Freilich betrachtete Pia die Einreihung mancher weniger gut bekannter Gattungen in bestimmte Tribus als eine bloß provisorische.

Wenn sich die von Pia entworfene systematische Gliederung bislang als ein verhältnismäßig stabiler Bau erwies, so gilt nicht das Gleiche von der Interpretation, die man diesem System im Sinn der stammesgeschichtlichen Entfaltung der Familie ange-deihen ließ. Schon Pia selber änderte mit der Zeit da und dort seine ursprüngliche Auffassung über die Herleitung mancher Gattungen, so daß das Bild, das er sich über die historische Entwicklung der Dasycladaceen in späteren Jahren zurechtlegte, nicht wenig von seinem einstigen Entwurf abweicht. Der Sammelbericht, den Pia im Jahr 1937 über die seit 1928 erzielten Fortschritte der Forschung veröffentlichte, bringt manche Hinweise auf diesen Umstand. Zu all dem kommt noch der Einfluß, den die Dasycladaceen-Funde der letzten zwanzig Jahre auf unsere phylogenetischen Anschauungen geübt haben. Jedenfalls ist es heute wiederum an der Zeit, auf den in jüngeren Jahrzehnten erarbeiteten Besitz systematischer und phylogenetischer Erkenntnisse zurück-zublicken. Dieser Aufgabe sind die folgenden Blätter zugeeignet <sup>1)</sup>.

### Die seit dem Jahr 1922 aufgestellten Gattungen

Wenn wir ein den heutigen Anforderungen entsprechendes Diagramm des Dasycladaceen-Stammbaumes herstellen wollen, so können wir die Gesamtheit der Genera vom Gesichtspunkt der Verwertung für ein solches Schema, und mit besonderer Rücksicht auf die von J. v. Pia publizierten Zusammenfassungen, in vier Gruppen teilen. Danach können die Genera sein:

1. bereits in Pias Stammbaum-Diagramm (1922) enthalten;
2. zu diesem Zeitpunkt zwar bereits bekannt, aber von dem genannten Autor in seinem Diagramm nicht mitverwendet;
3. von Pia in den Jahren 1923 bis 1927, d. h. bis einschließlich in Hirmers Handbuch der Paläobotanik, aufgestellt;
4. seit 1927 hinzugekommen.

Die den Punkten 1 und 2 entsprechenden Zahlen sind bereits oben ange-führt.

Bei den von Pia in seinem phylogenetischen Diagramm (1922) verwendeten 45 Einheiten handelt es sich um sämtliche zu damaliger Zeit eingehender be-kannt gewesenen Sippengenera. Die restlichen Genera ließen sich nicht in genügendem Maß auswerten oder mußten als Genera incertae sedis, zum Teil sogar als Problematica behandelt werden.

Heute ist die Zahl der Genera bereits auf 81 angewachsen. 70 davon sind Sippengenera; dann folgen 4 Paragenera, 3 Genera incertae sedis und 3 Pro-blematica <sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Diese wurden unter hauptsächlicher Benützung der literarischen Hilfsmittel und der Algensammlung der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Wiener Natur-historischen Museums abgefaßt. Übrigens war dasselbe Thema bereits Gegenstand eines vom Verf. im August 1957 zu Freiburg i. Br. (Jahresversammlung der Palaeontologischen Gesellschaft) gehaltenen Vortrages.

<sup>2)</sup> Vor zwei Jahren brachte V. P. Maslow (Fossile Kalkalgen aus der Sowjetunion. Akad. Wiss. USSR; Arb. Inst. Geol. Wiss., v. 160, p. 1–301, tab. 1–86, Moskau 1956; russisch) eine umfangreiche Studie über Kalkalgen an die Öffentlichkeit. Auch die Dasycladaceen kommen daselbst zu Wort. Unter den Gattungen, die der Autor von dieser Familie anführt, sind einige schon seit langem bekannt, aber 4 sind neu auf-

Pia hielt es nicht für notwendig, in seinem Diagramm die oberhalb der Genera liegenden Einheiten, also die Tribus, besonders abzugrenzen. Wenn man aber die im Jahre 1927 bereits bekannt gewesenen Genera mit den im Jahre 1922 im Diagramm verwendeten vergleicht, so ergibt sich, daß in diesem nicht weniger als 13 jener Tribus, welche Pia fünf Jahre später unterschied, bereits vertreten sind. Die beiden fehlenden Tribus bestehen aus je 1 Gattung und waren nicht eingehend genug erfaßt, um für phylogenetische Zwecke verwendbar zu sein.

Die seit 1927 aufgestellten Gattungen lassen sich, wie gesagt, ohne Schwierigkeit in die 15 Tribus einreihen, so daß eine Vermehrung der supragenerischen Einheiten sich nicht einzustellen brauchte. 8 Tribus erfuhren auf diese Weise eine Vermehrung der Gattungen; es sind dies: Acetabularieae, Coniporeae, Cyclocrineae, Dasyporelleae, Diploporeae, Neomereae, Thyrsoporelleae, Triploporelleae. Besonders stark zugenommen haben die Diploporelleae, denen 5 Gattungen einverleibt worden sind. 6 weitere Tribus sind nur um 1 Gattung größer geworden. Auch die absolute Anzahl der Gattungen ist bei den Diploporeae viel bedeutender als bei den anderen Tribus; sie beträgt nämlich 17. Andererseits gibt es 3 Tribus, die nur aus je 1 Gattung bestehen.

Die zeitliche Verbreitung der Formen bietet folgendes Bild.

Dasycladaceen sind bereits im Ordovicium nachgewiesen und kommen über das übrige Paläozoikum, das Mesozoikum und das Tertiär hinweg bis in die geologische Gegenwart hinein vor. Sehr verschieden ist die chronologische Erstreckung der einzelnen Genera innerhalb der Zeitskala; davon wird später die Rede sein. Hier ist die Tatsache von Wichtigkeit, daß es seit 1927 in nicht wenigen Fällen gelungen ist, die Kenntnis des Vorkommens einer Gattung in der stratigraphischen Schichtenfolge zu erweitern. Unter den 64 Gattungen, die Pia, wie erwähnt, in seiner Zusammenfassung der fossilen Thallophyten in Hirmers Handbuch anführte, waren es 14, bei denen solches eintrat.

gestellt: *Amicus* (p. 252), *Anthracoporellopsis* (p. 62), *Catena* (p. 251), *Paradella* (p. 247). Was die Rangstellung der supergenerischen Einheiten anlangt, verfährt Maslow anders als Pia, dem es widerstrebte, die 15 gleichrangigen Gruppen, in die er die Familie aufteilen mußte, als Unterfamilien zu bezeichnen; er nannte sie Tribus. Maslow aber läßt die Tribus zu Unterfamilien und die Subtribus zu Tribus aufrücken. So teilt er die in seiner Publikation vorgeführten Dasycladaceen in 3 Unterfamilien mit insgesamt 4 Tribus. Leider hält sich Maslow nicht an die von den botanischen Nomenklaturregeln festgesetzten Endungen der supergenerischen Nomina. Nur den Namen „Dasycladaceae“ gebraucht er richtig; sonst aber bringt er die Endungen durcheinander und gebraucht in zwei Fällen sogar eine Endung, wie sie von den botanischen Regeln für keine Kategorie vorgesehen ist. Aber nicht nur in formaler, sondern auch in stofflicher Hinsicht gibt es manches, das nicht unangefochten bleiben kann. Es erscheint mir daher geraten, die vier neuen Genera Maslows aus meinem systematischen Entwurf fortzulassen und ihre kritische Betrachtung für eine spätere Gelegenheit zurückzustellen.

Wir lassen hier eine Liste dieser 14 Gattungen folgen. Dem Namen der jeweiligen Gattung ist die ergänzende stratigraphische Einheit sowie (in Klammern) der Name der Spezies, auf welcher die Ergänzung beruht, samt Autor und Jahreszahl angeschlossen.

*Acicularia* — Ober-Jura (*A. elongata* Carozzi 1947, p. 13).

*Anthracoporella* — Unter-Karbon (*A. kasachiensis* Maslow und *A. fragillissima* Maslow, beide Maslow 1939, p. 295; siehe auch Pia 1942, p. 19);

Unter-Perm (*A. spectabilis* Pia 1912; siehe Pia 1937, p. 810).

*Chalmasia* — Sarmat (*Ch. Morelleti* Pokorny 1948).

*Chaetocladus* — Ordovicium, Gotlandium (siehe: Pia 1927, p. 106).

*Clypeina* — Ober-Jura (*Cl. jurassica* Favre & Richard 1927).

Unter-Kreide (*Cl. inopinata* Favre 1932).

*Dasyoporella* — Ober-Devon (*Dasyoporella* sp. Maslow 1939, p. 295)

*Diplopore* — Unter-Perm (*D. phanerospora* Pia 1920; Endo 1952, p. 142).

*Griphoporella* — Perm (ohne Anführung einer bestimmten Spezies, Pia 1937, p. 830).

*Macroporella*<sup>3)</sup> — Mittel-Perm (Endo 1924, p. (6), ohne Anführung einer bestimmten Spezies; erst 1952, p. 26, nennt Endo die Spezies *M. maxima*).

*Mizzia* — Perm (siehe: Johnson & Dorr 1942).

*Oligoporella* — Mittel-Perm (*O. kawadai* Endo 1952, p. 245).

*Physoporella* — Mittel-Perm (*Ph. elegantannulata* Endo & Kanuma 1954, p. 200).

*Salpingoporella* — Ober-Jura (*S. annulata* Carozzi 1953).

*Teutloporella* — Mittel-Perm (*T. cf. triasina* Schaur.; Endo 1952, p. 141).

Unter diesen 14 Gattungen spielt *Griphoporella* die Rolle einer Sammelgattung (Paragenus). *Chaetocladus* dagegen ist ein Problematicum. Die zu diesem Genus gehörigen Arten sind nach Pia (1927, p. 106) sehr den Dasycladaceen ähnlich. Besonders die Spezies *Ch. Sardesoni* gleicht dem Genus *Oligoporella* in einem Maß, daß an ihrer Zugehörigkeit zu den Dasycladaceen kaum gezweifelt werden kann. Bei dem Genus *Chaetocladus* sitzen Wirtel haardünnere Seitenäste an einer kräftigen Hauptachse; aber an dieser ließ sich bislang noch kein Hohlraum nachweisen. Pia hat die Gattung in seinem phylogenetischen Diagramm nicht mitverwendet; im Jahre 1927 stellte er sie unter die „Algae incertae sedis“ (p. 104—112).

Seit 1927 wurden weitere 17 Gattungen publiziert. Wir bringen nun eine Zusammenstellung aller dieser Einheiten und fügen auch in jedem der Fälle das geologische Alter und den Hinweis auf das Schriftenverzeichnis hinzu.

*Anatolipora* — Unter-Karbon (Johnson-Konishi 1956, p. 117).

*Archaeocladus* — Perm (Endo 1956, p. 237).

*Attractiopsis* — Unter-Karbon bis Ober-Perm (Pia 1937, p. 829).

*Coelosporella* — Unter-Karbon (Wood 1940).

*Cambroporella* — Unter-Kambrium (Korde 1950).

*Cylindroporella* — Kreide (Johnson 1954 b, p. 788).

*Dissocladella* — Ober-Kreide (Rama Rao & Pia 1936, p. 15).

<sup>3)</sup> Es ist schon seit längerer Zeit bekannt, daß die Gattungen *Macroporella* und *Sestrosphaera* in der norischen Stufe des Indo-malayischen Archipels vorkommen (Pia 1924). Daher ist in meinem Aufsatz 1956, p. 144, die Bemerkung, daß *Griphoporella curvata* und *Gyroporella vesiculifera* die einzigen Dasycladaceen norischen Alters seien, zu ergänzen durch: in Europa.

*Dvinella* — Ober-Karbon = mittleres Karbon der russischen Autoren (Chworowa 1949).

*Eogoniolina* — Ober-Perm (Endo 1953, p. 101).

*Holosporella* — Ober-Trias, Ober-Kreide (Pia 1930).

*Indopolia* — Ober-Kreide (Rama Rao & Pia 1936, p. 20).

*Koninckopora* — Unter-Karbon (Lee 1912).

*Neogyroporella* — Ober-Jura (Yabe & Toyama 1949, p. 161).

*Piaea* — Perm (Zechstein) (Florin 1929, p. 244).

*Poikiloporella* — Mittel-Trias (Ober-Ladin) (= *Oligoporella duplicata* Pia 1920, p. 48; Pia 1943, p. 95).

*Tersella* — Lias (Morellet & Ters 1951).

*Uraloporella* — Ober-Karbon (Korde 1950).

In dieser Liste befinden sich 2 Paragenera (*Atractyliopsis*, *Holosporella*), 2 Genera incertae sedis (*Coelosporella*, *Tersella*) und 2 Problematica (*Cambroporella*, *Piaea*).

Wir wollen noch auf *Cambroporella* einen Blick werfen. Es handelt sich um einen spindelförmigen, zweischichtigen Körper, dessen äußere Hülle eckige Vertiefungen aufweist und von unverzweigten paarigen Kanälen, anscheinend den Negativen keulenförmiger Äste, durchsetzt ist. Der Autor meint, eine Dasycladacee vor sich zu haben, die geeignet ist, die untere zeitliche Grenze des beglaubigten Auftretens der Dasycladaceen-Familie aus dem Ordoviciem in das Kambrium hinunter zu verlegen. Vier Jahre nach dem Bericht Kordes erklärte M. K. Elias (1954), daß man es bei diesem Fund nicht mit einer Dasycladacee, sondern mit einem Bryozoon zu tun habe, das eine enge Verwandtschaft mit der ordovizischen Gattung *Coeloclema* erkennen lasse. Jedenfalls ist es zweckmäßig, *Cambroporella* unter die Problematica zu verweisen.

Nun bringen wir eine kurze Charakteristik der neuen Gattungen, und zwar vorwiegend in der Reihenfolge des geologischen Auftretens.

*Anatolipora*. Der einfache, zentrale, von einem dicken Kalkmantel umschlossene Stamm trägt unverzweigte, spitz zulaufende, in Wirteln angeordnete und zu der Richtung der Achse schief aufwärts gestellte Seitenäste. Typische Spezies: *A. carbonica* Konishi (Johnson & Konishi 1956, p. 121).

*Coelosporella*. Das Skelett besteht aus einem zylindrischen Mantel, an dessen Außenseite kugelige bis ellipsoidische Sporangienhöhlen eingesenkt sind. Der Weichkörper hat offenbar die Kalkröhre außen umgeben; das Lumen hingegen dürfte kein Protoplasma enthalten haben. Typische Spezies: *C. Jonesi* Wood 1940.

*Koninckopora*. Die Seitenäste des Stammes sind so dicht aneinandergefügt, daß sie sich gegenseitig polygonal abflachen und in ihrer Gesamtheit eine einheitliche Außenschicht bilden. Wahrscheinlich waren die primären Äste wiederholt geteilt. Typische Spezies: *K. inflata* (de Koninck 1842) Lee 1912.

*Dvinella*. Dünner, gerader, unverzweigter Hohlzylinder, dessen Wand von verzweigten Kanälen durchsetzt ist, die sich in Wirteln anordnen. Typische Spezies: *D. comata* Chworowa 1949.

*Uraloporella*. Das Thallom mag einen langen, schlanken Zylinder vorgestellt haben, der von einem Kalkmantel umschlossen war. Der Autor liefert aber keine Mitteilung über Größe und Gestalt des zentralen Stammes. Der Kalkmantel enthält eine große Anzahl senkrecht abstehender feiner Kanäle, denen eine geregelte Anordnung abgeht. Typische Spezies: *U. variabilis* Korde 1950.

Eine Reihe weiterer Funde gehören dem Perm und der Trias an.

*Archaeocladus*. Am zentralen Stamm stehen die Seitenäste in Wirteln. Die primären Glieder der Äste sind dünn. Von jedem primären Glied gehen 4—5 sekundäre Glieder ab. Diese sind viel kräftiger als die primären, und jedes trägt ein dünnes tertiäres Glied. Die Seitenäste stehen nahezu senkrecht zur Oberfläche des Stammes. Typische Spezies: *A. seriatus* Endo 1956, pag. 237.

*Egoniolina*. Das Thallom gliedert sich in eine untere lang-zylindrische und eine obere kugelig angeschwollene Partie; der Übergang zwischen den beiden Partien ist ein allmählicher. Der Querschnitt ist an beiden Partien entweder kreisrund oder ein wenig elliptisch. Die Poren erweitern sich gegen außen und sind an den Enden geschlossen. Sie sind dicht und unregelmäßig angeordnet und stehen senkrecht zur Oberfläche des Thalloms oder ein wenig schräg aufwärts. Typische Spezies: *E. Johnsoni* Endo 1953, p. 101.

*Poikiloporella*. Dieses Genus gründet sich auf eine Spezies, die bislang zu *Oligoporella* gehörte; es ist dies *Oligoporella duplicata* Pia (1920, p. 48; 1927, p. 70). Der Autor des Genus *Oligoporella* war es selber, der es angezeigt fand, die genannte Spezies abzutrennen und zu einem selbständigen Genus zu erheben. Er äußerte die Absicht, die im Jahre 1920 entworfene Charakteristik der Form in nächster Zukunft zu ergänzen und als Gattungsdiagnose von *Poikiloporella* zu publizieren (1943, p. 95). Infolge seines frühen Hinganges konnte er dies nicht mehr verwirklichen; und es hat sich auch kein entsprechender Entwurf in seinem Nachlaß vorgefunden.

Nach der heute geltenden Umgrenzung enthält das Genus *Oligoporella* folgende 6 Arten: *O. elegans* (Assmann) Pia, *O. Karrerioidea* Pia, *O. Kawadai* Endo, *O. pilosa* Pia (typische Spezies), *O. prisca* Pia, *O. serripora* Pia. Die Gattung ist bezeichnet dadurch, daß die Poren nach außen verzüngt und schräg nach oben gerichtet sind; nur bei einer Art (*O. prisca*) erweitern sie sich in der unteren Region des Thalloms nach außen. Es ist nur ein einfacher Kalkmantel vorhanden. Bei *Poikiloporella* hingegen besteht neben den Merkmalen der *Oligoporella* eine in komplizierter Weise verkalkte Zone. Und zwar ist der Binnenraum von einer inneren Kalkhülle umgeben; dann folgt in der Region der am weitesten einwärts gelegenen, dicksten Teile der Seitenäste eine weitmaschige Skelettschicht; erst ganz außen umschließt der eigentliche Kalkmantel das Ganze (siehe: Pia 1920, p. 49, fig. 23—29 auf t. 2; Mägdefrau 1953, Abb. 186 auf p. 233). Selbstverständlich hat *P. duplicata* als typische Spezies des Genus *Poikiloporella* zu gelten.

*Tersella*. Das Kalkgehäuse ist keulenförmig, an beiden Enden offen, die äußere Oberfläche ist bedeckt von einem Netz polygonaler Alveolen. Jede Alveole enthält eine zentrale Perforation, die in einen in seiner Mitte erweiterten Kanal führt. Die Innenseite der Kalkwand zeigt halbkugelige, in Wirteln stehende Kavitäten, in deren jede vier Poren münden, welche mit den Außenporen in Verbindung stehen. Wie weit sich einstmals der lebende Inhalt der Kalkhülle erstreckte, läßt sich nicht bestimmen. Unbekannt sind auch die Sporangien und ihr Sitz. Weil die Verkalkung so wenig ausgedehnt ist, wissen wir nicht, aus wievielen Ordnungen die Äste aufgebaut waren. Typische Spezies: *T. incompleta* Morellet & Ters 1951.

*Neogyroporella*. An der lebenden Alge war der Aufbau der Weichteile grundsätzlich derselbe wie bei *Gyroporella*. Aber es besteht keine durchgehende Kalkröhre wie bei dieser Gattung. Vielmehr ist die Röhre weitgehend reduziert, indem jeder Seitenast für sich von einer besonderen Kalklage eingehüllt erscheint. Diese den Seitenästen entsprechenden Kalkgebilde finden sich daher im Gestein einzeln verstreut. Typische Spezies: *N. elegans* Yabe & Toyama 1949, pag. 161.

Nun sind drei Genera der Kröideformation zu besprechen: *Cylindroporella*, *Dissocladella* und *Indopolia*.

*Cylindroporella*. Zylindrischer Kalkkörper mit engem zentralen Binnenraum. Die primären Äste stehen senkrecht zur Achse des Stammes; am Ende des Thalloms sind sie schief aufgerichtet. Sie bilden alternierende Wirtel. Die sekundären Zweige sind stets aufgerichtet und zart. Die ungefähr kugeligen Sporangien sitzen am Stamm in vertikalen Reihen, die mit jenen der Äste alternieren. Typische Spezies: *C. Barnesii* Johnson 1954.

*Dissocladella*. Zylindrische bis keulige, aus ringförmigen Elementen aufgebaute Kalkkörper. Jedes dieser Glieder besteht aus einem Paar halbkreisförmiger Teile. Diese sind von Höhlungen durchsetzt, die je einem Wirtel von Ästen entsprechen. An der inneren Oberfläche ist eine Reihe einfacher Poren sichtbar, die sich im Inneren zu kugeligen Sporangienhöhlen erweitern. Die sekundären Zweige nehmen zentrifugal an Dicke zu und fügen sich an der äußeren Oberfläche — analog wie bei *Cymopolia* und *Neomeris* — zu einer Rindenschicht zusammen. Die primären Aststücke sind als Sporangien ausgebildet. Typische Spezies: *D. savitriae* Pia (Rama Rao & Pia 1936, p. 15).

*Indopolia*. Die Kalkhülle ist zylindrisch, aber ungegliedert. Die Äste sind unter einem Winkel von 30–40° aufwärts gerichtet. Augenscheinlich war das Thallom mit einer ununterbrochenen Lage von Rindenzellen bedeckt, die als Assimilatoren fungierten (wie bei *Cymopolia*). Die Sporangien sind kugelig bis birnförmig, mit einem engen, dem Primärast zugewandten Porus. Stets ist ein Paar Sporangien im Zentrum des Büschels vorhanden (bei *Cymopolia* und *Neomeris* nur ein Sporangium!). Die primären Äste sind sehr kurz; die sekundären stehen paarweise an den Enden der primären. Typische Spezies: *I. satiavanti* Pia (Rama Rao & Pia 1936, p. 20).

Eine Nachuntersuchung und verbesserte Darstellung widmete Pia dem Genus *Orioporella* (siehe Rama Rao & Pia 1936, p. 26). Es handelt sich um spindelförmige Durchschnitte, wahrscheinlich von Sporangienständen wie bei *Acetabularia*. Typische Spezies: *O. Bonieri* Morellet 1922, p. 28; aus dem Paläocän.

*Atractyliopsis* und *Holosporella*. Im Verlauf seiner Studien stieß Pia auf Dasycladaceen-Reste, die er als Ausfüllungen der Stammzelle deutete; und gewisse Hohlräume, die sich in diesen Gebilden finden, hielt er für Sporangien-Höhlen endosporischer Formen. Solche Vorkommnisse gibt es im Unterkarbon, im Perm, dann in der Ober-Trias und in der Ober-Kreide, vielleicht auch im Alttertiär. Für die triadischen Arten stellte Pia im Jahr 1927 (p. 86) das Genus *Aciculella* und im Jahr 1930 das Genus *Holosporella* auf. Bei *Aciculella* sind die einzelnen Sporangien von dünnen Kalkhüllen umgeben; bei *Holosporella* jedoch sind die Achsenzellen im Reifezustand ganz von Kalk erfüllt. Bei den jungpaläozoischen Formen sind die Kalkkörper nicht wie bei den triadischen stabförmig, sondern kurz-keulenförmig bis spindelförmig. Diese letzteren Vorkommnisse faßte Pia (1937, p. 829) unter dem Gattungsnamen *Atractyliopsis* zusammen. Es sei hinzugefügt, daß der nämliche Autor im Jahr 1930 eine verbesserte Darstellung des Genus *Aciculella* veröffentlichte, und daß *Holosporella* auch in der Ober-Kreide nachgewiesen werden konnte, ja sogar im Alttertiär vermutet werden darf.

Schließlich sei hier noch die von R. Florin (1929, p. 244) aufgestellte Gattung *Piaea* angeführt. Dem geologischen Alter nach stammt sie aus dem Zechstein. Das Thallom besteht aus einer schwach verkalkten Hauptachse mit wirtelig gestellten Seitenästen. Wie weit man von einer engeren verwandtschaftlichen Beziehung zu den Dasycladaceen oder gar Zugehörigkeit zu diesen sprechen kann, läßt sich heute noch nicht sagen. Jedenfalls ist das Genus — analog zu *Chaetocladus* — unter die Problematica zu reihen. Typische Spezies: *P. punctata* Florin 1929, p. 244.

Wenn wir die eben geschilderten Genera unter dem Gesichtspunkt ihrer physischen Organisation und ihrer Beziehung zu den supragenerischen Einheiten des Systems, den Tribus, betrachten, so gelangen wir zu folgenden Ergebnissen.

Die primitivste unter den neuen Gattungen ist unstreitig *Uraloporella*. Sie erhält ihren Platz innerhalb der Dasyporelleae, und zwar hinter dem Genus *Dasyporella*. *Koninckopora* wird unter die Cyclocrineae eingereiht und zwischen die Genera *Apidium* und *Epimastopora* eingeschoben. *Anatolipora* tritt an die Spitze der Triploporeae, genauer gesagt an die Spitze der Unter-Tribus Macroporellinae. In dieselbe Unter-Tribus gelangen noch drei weitere neue Genera: *Neogyroporella* zwischen *Gyroporella* und *Oligoporella*; *Poikiloporella* unmittelbar hinter *Oligoporella*, da sie von dieser Gattung abgetrennt wurde; *Cylindroporella* als letzte Gattung der Macroporellinae hinter *Salpingoporella*. *Dvinella* wird in die Unter-Tribus Diploporinae, und zwar vor *Diplopora* gestellt. *Egoniolina* kommt unter die Triploporelleae vor *Goniolina*,

aber *Dissocladella* unter die Thyrso-porelleae als erstes Genus. *Archaeocladus* wird unter den Coniporeae vor *Palaeodasycladus* eingeschaltet, und *Indopolia* unter den Neomereae (Subtribus Neomerinae) unmittelbar hinter *Neomeris*.

Einige allgemeine Bemerkungen seien auch den „Parataxia“ gewidmet. Es handelt sich da um Einheiten, die man lediglich der Übersicht halber für solche Formen einrichtet, die man nicht eingehend genug kennt, als daß man sie bereits in das eigentliche System einreihen könnte. Bei den fossilen Dasycladaceen ist die Aufstellung von Parataxia insofern eine Notwendigkeit, als die systematisch wichtigen Eigentümlichkeiten des ehemaligen Weichkörpers zuweilen nur unvollkommen bekannt sind. Der Bau des Weichkörpers kann eben nur aus dem fossil überlieferten Bau des Kalkmantels erschlossen werden. Daher ist die Dicke des Mantels ausschlaggebend für die Möglichkeit, die Anordnung und Gestalt der Seitenäste zu rekonstruieren. Es ist von Wichtigkeit zu erfahren, ob die Seitenäste einfach oder verzweigt, waren, und im letzteren Fall, wie die Verzweigung beschaffen war. Alle diese Einzelheiten sind in einem genügend dicken Kalkmantel als Negative in Gestalt der sogenannten „Poren“ abgebildet. Ist der Mantel jedoch sehr dünn, so konnten ihn nur die ganz an der Peripherie des Thalloms gelegenen Partien der Äste durchsetzen; und die weiter innen gelegenen, an die Stammzelle anschließenden Partien gingen, da sie von keiner Kalkmasse umgeben waren, zugrunde, ohne Spuren zu hinterlassen. Hat man eine Mehrzahl von neuen Funden vor sich, an denen der Mantel zu dünn ist, um eine generische Bestimmung zu gestatten, so hat man zunächst die Formen nur nach ihrer äußeren Gestalt, ohne Rücksicht auf die Frage nach einer stammesgeschichtlichen Verwandtschaft, zu vergleichen und das gegenseitige Verhältnis taxionomisch einzuschätzen. Sind die Unterschiede nur von artlichem Ausmaß, so sind die Formen zu einer Gattung zusammenzuschließen. Diese stellt eine Sammelgattung (Paragenus) vor, in welcher die Formen aufbewahrt sind, bis es einmal gelingen sollte, sie in das eigentliche System einzureihen. Ein Beispiel für ein derartiges Vorgehen ist das Paragenus *Griphoporella*. Sind aber die baulichen Differenzen zwischen den betrachteten Formen so bedeutend, daß jede Form für sich als selbständiges Genus zu behandeln ist, so hat man dann die einzelne Form als Genus incertae sedis zur Disposition zu stellen. Es kann sich später einmal Gelegenheit zu einer näheren Bestimmung ergeben. Beispiele für solche Genera sind *Sestrosphaera* und *Tersella*.

Funde, an denen schon die allgemeine Zugehörigkeit zu den Dasycladaceae zweifelhaft ist, sind als *Problematica* zu bezeichnen.

Es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, daß bei den hier verwendeten taxinomischen Maßnahmen, insbesondere bei der Einfügung der neuen Genera in den Rahmen des Piaschen Systems subjektive Momente vielfach im Spiel sind und die Entscheidungen beeinflussen. Man wäre da und dort ohne weiters imstande gewesen, eine abweichende Anordnung vor-

zunehmen, ohne gegen die Grundsätze einer methodisch geführten Systematik der Dasycladaceen zu verstoßen. Die hier vorgenommene Reihung ist nach Meinung des Verfassers am ehesten geeignet, den wirklichen taxonomischen Beziehungen gerecht zu werden. Auch bei der Aufstellung der Paragenera läßt sich das subjektive Moment nicht ganz ausschalten. Daher vermag man im konkreten Fall nicht immer eine eindeutige Entscheidung zwischen der Kategorie des Paragenus und jener des Genus *incertae sedis* treffen.

Nach all dem Gesagten gestaltet sich das System der Dasycladaceae heute in folgender Weise:

Familie: Dasycladaceae (Siphoneae verticillatae)

1. Tribus: Dasyporelleae
  - Rhabdoporella* Stolley 1893
  - Vermiporella* Stolley 1893
  - Dasyporella* Stolley 1893
  - Anthracoporella* Pia 1920
  - Uraloporella* Korde 1950
2. Tribus: Cyclocrineae
  1. Subtribus: Cyclocrinae
    - Coelosphaeridium* Roemer 1883
    - Mizzia* Schubert 1907
    - Cyclocrinus* Eichwald 1860
  2. Subtribus: Mastoporinae
    - Mastopora* Eichwald 1840
    - Apidium* Stolley 1896
    - Koninckopora* Lee 1912
    - Epimastopora* Pia 1922
3. Tribus: Primicorallineae
  - Primicorallina* Whitfield 1894
  - Callithamniopsis* Whitfield 1894
4. Tribus: Teutloporelleae
  - Teutloporella* Pia 1912
5. Tribus: Diploporeae
  1. Subtribus: Macroporellinae
    - Anatolipora* Johnson & Konishi 1956
    - Macroporella* Pia 1912
    - Stichoporella* Pia 1922
    - Thaumatoporella* Pia 1927
    - Gyroporella* Gümbel 1872
    - Neogyroporella* Yabe & Toyama 1949
    - Oligoporella* Pia 1912
    - Poikiloporella* Pia 1943
    - Actinoporella* Gümbel 1882
    - Munieria* Deecke 1883
    - Physoporella* Steinmann 1903
2. Subtribus: Diploporinae
  - Dvinella* Chworowa 1949
  - Diplopora* Schafhäütl 1863
6. Tribus: Linoporelleae
  - Linoporella* Steinmann 1899
  - Myrmekioporella* Pia 1925
7. Tribus: Triploporelleae
  - Triploporella* Steinmann 1880
  - Broeckella* Morellet 1922
  - Eogoniolina* Endo 1953
  - Goniolina* d'Orbigny 1850
  - Sestrosphaera* Pia 1920
8. Tribus: Uterieae
  - Uteria* Michelin 1845
9. Tribus: Thyrsoporelleae
  - Dissocladella* Pia 1936
  - Trinocladus* Raineri 1922
  - Thyrsoporella* Gümbel 1872
  - Belzungia* Morellet 1908
10. Tribus: Petrasculeae
  - Petrascula* Gümbel 1873
11. Tribus: Coniporeae
  - Archaeocladus* Endo 1956
  - Palaeodasycladus* Pia 1927
  - Conipora* d'Archiac 1843
12. Tribus: Dactyloporeae
  1. Subtribus: Dactyloporinae
    - Dactyloporella* Lamarck 1816

- Digitella* Morellet 1913  
*Zittelina* Munier-Chalmas 1877
2. Subtribus: Montiellinae  
*Montiella* Morellet 1922
13. Tribus: Dasycladeae  
*Dasycladus* Agardh 1827  
*Batophora* Agardh 1854  
*Chlorocladus* Sonder 1871
14. Tribus: Neomereae  
 1. Subtribus: Neomerinae  
*Meminella* Morellet 1913  
*Lemoinella* Morellet 1913  
*Neomeris* Lamouroux 1816  
*Indopolia* Pia 1936  
 2. Subtribus: Cymopoliinae  
*Cymopolia* Lamouroux 1816  
*Karrerria* Munier-Chalmas  
 3. Subtribus: Parkerellinae  
*Jodotella* Morellet 1913  
*Parkerella* Munier-Chalmas 1877  
 4. Subtribus: Bornetellinae  
*Bornetella* Munier-Chalmas 1877
15. Tribus: Acetabularieae  
*Halicoryne* Harvey 1859  
*Chalmasia* Solms-Laubach 1895  
*Acetabularia* Lamouroux 1816  
*Acicularia* d'Archiac 1843  
*Orioporella* Munier-Chalmas 1877  
*Terquemella* Munier-Chalmas 1877  
*Carpenterella* Munier-Chalmas 1877
- Paragenera:  
*Aciculella* Pia 1927  
*Atractyliopsis* Pia 1937  
*Griphoporella* Pia 1915  
*Holosporella* Pia 1930
- Genera incertae sedis:  
*Coelosporrella* Wood 1940  
*Furcoporella* Pia 1918  
*Tersella* Morellet 1951
- Problematica:  
*Cambroporella* Korde 1950  
*Chaetocladus* Whitfield 1894  
*Piaea* Florin 1929

### Stammesgeschichtliche Erläuterungen

Unsere nächste Aufgabe besteht darin, daß wir in die Betrachtung des Dasycladaceen-Systems das zeitliche Moment einführen, um auf diesem Wege eine Vorstellung vom stammesgeschichtlichen Werdegang der Familie zu gewinnen. Für einen solchen Zweck ist es von besonderem Wert, wenn wir über ein chronologisch geordnetes fossiles Material der in Frage stehenden Gruppe verfügen. Bei den Dasycladaceen sind wir insofern in einer sehr günstigen Lage, als uns das Pflanzenreich kein zweites Beispiel darbietet, wo eine enge systematische Gruppe so trefflich durch fossile Funde, die zur Rekonstruktion eines Stammbaum-Schemas dienen können, belegt erscheint. Aber selbst in diesem Fall hat der Wert eines solchen Materials seine Grenzen. Denn nur zum geringen Teil sind es bei den Dasycladaceen generische oder gar artliche Ahnen und Deszendenten im strengen Sinn, also Einheiten, die sich stammesgeschichtlich unmittelbar aneinanderreihen lassen. Vielmehr handelt es sich meistens bloß um Stufenreihen (O. Abel), also vertikale Reihen von Gattungen, deren Entwicklungslinien nicht exakt aneinander schließen, sondern infolge mancher einseitiger Spezialisierungen nebeneinander verlaufen und erst in der Vergangenheit zusammenführen. Pia (1922, p. 80) bemerkt selber, daß wahre Zwischenformen bei den Dasycladaceen ebenso selten sind wie bei den meisten anderen Organismengruppen. Was von den Gattungen zu sagen ist, gilt in noch viel höherem Grade für die Arten.

Das Resultat unseres Versuches, die Gesamtheit der historischen Zusammenhänge, wie sie zwischen den Gattungen der Dasycladaceen auf Grund des

heutigen Wissensstandes anzunehmen sind, in einem graphischen Schema darzustellen, ist unseren Ausführungen beigeheftet.

Dem Verständnis dieses Diagramms mögen folgende Bemerkungen dienen.

Pia hat in seinem Schema (1922) die einzelnen Genera in Gestalt morphologischer Skizzen eingetragen. Angesichts der relativ bescheidenen Zahl der in das Schema aufgenommenen Genera war dies ohne weiteres durchführbar, zumal alle Einheiten, die für den eigentlichen Stammbaum nicht in Frage kamen, also alle Genera dubia und Genera incertae sedis, gänzlich ausgeschaltet waren. Heute ist die Zahl der Genera bereits derart angewachsen, daß die Unterbringung von Bildern auf dem engen Raum des Diagramms nicht mehr möglich ist; besonders gilt dies für die Rubrik des Alttertiärs, wo mehr als zwei Dutzend Gattungen und Entwicklungslinien ihren Platz finden müssen. Es war ja von vornherein beabsichtigt, das Diagramm zeichnerisch nicht höher werden zu lassen als der Satzspiegel des Textes. Obendrein wollte der Verfasser auch die unzureichend bekannten Genera, also Formen, die für stammesgeschichtliche Erwägungen mehr oder weniger gegenstandslos sind, in das Diagramm — wenn auch abseits von den übrigen Gattungen — eintragen.

Aus diesen Gründen mußte bei dem vorliegenden Diagramm ein einfacheres Verfahren angewandt werden. Das einzelne Genus ist durch einen etwa 1,25 mm breiten schwarzen Balken bezeichnet. Dieser Balken ist bei jenen stratigraphischen Einheiten <sup>4)</sup>, innerhalb deren das Genus durch konkrete Funde nachgewiesen werden konnte, voll ausgezogen. In den meisten Fällen handelt es sich um eine „Serie“. Wenn sich aber eine Gattung über mehrere Einheiten erstreckt, zwischen denen fundleere Einheiten liegen (innerhalb deren man annehmen möchte, daß sie doch existiert habe), so sind die schwarzen Balken über diesen Hiatus hinweg durch zwei parallele gestrichelte Linien verbunden.

Das Vorkommen einer Gattung in einem „System“, einer „Serie“ oder einer „Stufe“ ist stets für die zwischen zwei benachbarten dünnen Querlinien liegende Einheit schlechthin angegeben, und es ist keine Rücksicht darauf genommen, ob die Gattung etwa nur in einem Teilabschnitt der betreffenden Einheit de facto nachgewiesen ist.

Die schwarzen Balken stehen an ihren Enden stets um mehrere Millimeter von der benachbarten Querlinie ab; und nur dort, wo der Balken über einen Hiatus hinweg fortgesetzt zu denken ist, reicht er an die Querlinie unmittelbar heran.

Die stratigraphischen Abschnitte sind der Einfachheit halber, gleichgültig, ob es sich um ein System oder eine Serie handelt, in identischer Länge (ca. 21 mm) gezeichnet. Überhaupt haben Längenverhältnisse im Diagramm zum großen Teil nur zeichnerische Bedeutung. So verhält es sich auch mit den gestrichelten Entwicklungslinien, deren Abzweigungen meistens in der Mitte der nächst niederen stratigraphischen Einheit angebracht wurden.

Sicherlich sind wir bei den Dasycladaceen in einer relativ günstigen Lage, wenn es uns darum zu tun ist, die Stammesentwicklung der Familie zu ergründen. Aber die Resultate sind doch noch immer dermaßen lückenhaft, daß wir nur die großen Züge der Entwicklung zu erfassen vermögen und uns daher mit einer stark schematisierten Darstellung begnügen müssen.

Die Namen der Genera sind unterhalb der betreffenden Genus-Balken angebracht; bei Gattungen, die über mehrere stratigraphische Einheiten hinweg reichen, finden sie sich unterhalb des ältesten Abschnittes.

Durch punktierte geschlossene Linien sind die Tribus eingegrenzt. Wir mußten aber darauf verzichten, ihre Namen anzubringen.

---

<sup>4)</sup> Es werden hier die am Internationalen Geologen-Kongreß zu Bologna (1881) empfohlenen Benennungen der stratigraphischen und chronologischen Einheiten verwendet.

Unser phylogenetischer Entwurf schließt sich möglichst nahe den Anschauungen Pias an. Naturgemäß mußte der Verf. den Einbau der nach Pias Ableben auf dem Plan erschienenen Genera nach eigenem Ermessen vornehmen. Es konnten auch nicht sämtliche Ableitungen, wie sie Pia im Jahr 1922 für annehmbar gehalten hatte, aufrecht bleiben, da die phylogenetische Bedeutung mancher Gattungen seither in ein neues Licht gerückt ist. Bereits Pia selber hat in den fünf Jahren, die seit dem Erscheinen seines Stammbaum-Diagramms und der Herausgabe seiner „Thallophyta“ in Hirmers Handbuch der Paläobotanik verstrichen waren, manche Anschauungen durch neue ersetzt. Der Einfluß gewisser neuer Funde, darunter auch solcher, die dazu angetan sind, unsere Kenntnis des stratigraphischen Vorkommens einer Anzahl längst bekannter Gattungen zu erweitern, konnte nicht ausbleiben. Beispielsweise ließ Pia im Jahr 1922 die Thyrsoporelleae von dem Genus *Palaeodasycladus* abstammen, während er die nämliche Tribus fünf Jahre nachher auf die Triploporelleae zurückführte. Weiters bezeichnete Pia die Herkunft der Gattungen *Diplopore* und *Teutloporella* als unbekannt, während wir uns heute schon eher eine Meinung in dieser Frage bilden können.

Die phylogenetischen Zusammenhänge der Gattungen lassen sich nach dem heutigen Stand unseres Wissens im einzelnen wie folgt schildern. Wir beginnen dabei mit den ältesten Typen.

Im Rahmen der Dasyporelleen umfaßt *Rhabdoporella* (Ordovicium) kleine, gerade, zylindrische Formen mit unregelmäßig gestellten und unverzweigten, aber nicht sehr zahlreichen Seitenästen, die an der Peripherie des Thalloms zu einer Rindenschicht zusammengeschlossen waren und augenscheinlich unterhalb der Kalkhülle mit je einer gewölbten Membran endigten. Ähnlich war *Vermiporella* (Ordovicium, Gotlandium, Perm) gebaut, aber das Thallom war unverzweigt. *Dasyporella* unterschied sich von den beiden vorigen Gattungen nur durch die größere Zahl und ansehnlichere Länge der Seitenäste. Alle drei (durchwegs zylindrischen) Genera dürften historisch von einem gemeinsamen Stammtypus ausgegangen sein. An *Dasyporella*, und anscheinend mit ihr in einem engeren stammesgeschichtlichen Zusammenhang, schließt sich die oberkarbonische *Uraloporella* an. Vielleicht ist diese unmittelbar auf *Dasyporella* zurückzuführen. Von *Vermiporella*, einer Gattung, die sich bis in das Perm verfolgen läßt, hat sich die gleichfalls karbonische *Anthracoporella* abgelöst. Dieses Genus ist das höchst spezialisierte unter den Dasyporelleae, und ist ausgezeichnet durch eine große Zahl dichotom verzweigter Seitenäste; auch die Stammzelle als ganzes gabelt sich wiederholt.

Weit höher spezialisiert sind die Cyclocrineae. Es handelt sich durchwegs um kugelige und birnförmige Typen. *Coelosphaeridium* (Ordovicium) ist kugelig, hat unverzweigte, in distaler Richtung erweiterte Seitenäste, deren Außenmembranen zu einer Rindenschicht vereinigt waren, aber nur ganz ausnahmsweise erhalten sind. Der gleichfalls kugelige *Cyclocrinus* (Ordovicium) geht offenbar auf *Coelosphaeridium* zurück. Die Seitenäste sind deutlich in einen dünnen Stiel und eine becherförmige Rindenzelle gegliedert, welche letztere als Assimilator fungierte. Auch die Gattung *Mizzia* (Perm) ist ganz sicher auf *Coelosphaeridium* zurückzuführen, von dem sie sich bloß dadurch unterscheidet, daß — in Analogie zu der rezenten und in die Ober-

kreide zurückreichenden *Cymopolia* — zahlreiche kugelige Glieder zu einem perlschnurartigen Thallom vereinigt waren.

Die kugelige *Mastopora* und das birnförmige *Apidium* (beide im Ordovicium) sind wohl sehr nahe verwandt; sie verhalten sich zueinander wie *Cyclocrinus* und *Coelosphaeridium*. Immerhin ist die Organisation der beiden Genera wegen der Schwäche der Verkalkung nur ungenügend erkennbar. Da wie dort ist das Thallom von zahlreichen Rindenzellen bedeckt, was die Vermutung nahelegt, daß die Seitenäste verzweigt waren. Ähnlich gebaut und auf *Mastopora* zurückzuführen ist die permokarbonische *Epimastopora*.

Mit diesem Formenkreis enge verwandt ist die unterkarbonische *Koninckopora*. Hier vereinigten sich die terminalen Zweige in gleicher Weise zu einer Rindenschicht, die aber nur gelegentlich verkalkt war. Anscheinend ist *Koninckopora* die älteste Dasycladaceen-Type, welche die Sporangien bereits in den Seitenästen bildete.

Im ganzen besteht zwischen den Cyclocrineen und den Dasyporellen eine ziemliche Verschiedenheit; man kann von einer engeren Verwandtschaft nicht sprechen. Die Entwicklungslinien beider Tribus reichen in die Vergangenheit zurück, ohne daß man einstweilen den Zusammenhang überblicken kann. Dasselbe ist von den Primicorallineae in ihrem Verhältnis zu den beiden eben genannten Tribus zu sagen. *Primicorallina* (Ordovicium) war im großen und ganzen ähnlich dem *Dasycladus* gebaut; nur standen die Seitenäste nicht in Wirteln; auch waren noch keine gesonderten Sporangien vorhanden, weil die Sporen bei diesen alten Formen innerhalb der Stammzelle entsprangen. Möglicherweise zählt das noch nicht genügend erforschte Genus *Callithamniopsis* (Ordovicium) hierher, wo an einer schlanken Stammzelle viele Paare gegenständiger Seitenäste saßen, die sich ähnlich wie bei *Primicorallina* verzweigten.

Die Diploporeae sind phylogenetisch auf die Dasyporelleae zurückzuführen, im besonderen auf das Genus *Rhabdoporella*. Die Differenzierung der Tribus in ihre verschiedenen Genera muß sich offenbar schon in mittlerer oder sogar früher paläozoischer Zeit außerhalb des europäischen Bereiches abgespielt haben. Die Diploporeen sind nicht nur die formenreichste aller Dasycladaceen-Tribus und erstrecken sich vom Unter-Karbon bis in das Alt-Tertiär, sondern haben auch eine besondere phylogenetische Bedeutung, indem sie als Stammgruppe für sämtliche jüngeren, also jungmesozoischen und neozoischen Dasycladaceen aufzufassen sind. Früher galten die ältesten bekannten Diploporeen als mitteltriadisch, bis man gewisse triadische Genera (*Diplopora*, *Gyroporella*, *Macroporella*, *Oligoporella*, *Physoporella*) im Perm auffand und die karbonische Gattung *Dvinella* entdeckte; dann war das höhere Alter der Tribus sichtbar geworden.

Die Herausbildung der Diploporeen aus den Dasyporellen ist auf zwei hauptsächlichen Entwicklungswegen vor sich gegangen. Der eine Weg führte von *Rhabdoporella* über *Anatolipora* und *Dvinella* zu *Diplopora*, der andere unmittelbar von *Rhabdoporella* zu *Macroporella*.

*Anatolipora* aus dem Unter-Karbon Japans ist die ursprünglichste aller Diploporeen. Der Bau der Seitenäste ist ähnlich jenem von *Macroporella*. Sie stehen schief zur Stammachse. Einen wesentlichen Unterschied aber gegen *Macroporella* bedeutet die Geringfügigkeit der Verkalkung um die Seitenäste herum. Beachtenswert ist die Tatsache, daß die Seitenäste bereits in Wirteln angeordnet sind. Es ist dies das erstmalige Auftreten von Wirteln in der Geschichte der Dasycladaceen-Familie.

*Macroporella* (Perm, Mittel-Trias, Ober-Trias, Malm) ist eine besonders langlebige Gattung. Sie unterscheidet sich von der silurischen *Rhabdoporella* im wesentlichen durch die bedeutendere Dicke und Länge der Seitenäste sowie durch deren dichteren Zusammenschluß. Auch das Thallom als Ganzes war größer. Schon in paläozoischer Zeit war *Macroporella* die Quelle für die Herausbildung mehrerer Genera: *Physoporella*, *Gyroporella*, *Oligoporella*, *Eogoniolina*. Aus *Gyroporella* ist die oberjurassische *Neogyroporella* entstanden. Der Unterschied beider Genera liegt in folgendem. Während *Gyroporella* einen zusammenhängenden Kalkmantel besitzt, in dessen Hohlräumen die gegen die Peripherie hin angeschwollenen Seitenäste eingelagert waren, hatte *Neogyroporella* um jeden Ast eine selbständige Kalkhülle, weshalb diese Glieder häufig isoliert und verstreut im Gestein anzutreffen sind. Im Lauf der Entwicklung der *Gyroporella* zur *Neogyroporella* fand die Aufteilung des Kalkmantels in Einzelglieder statt.

Was *Oligoporella* anbetrifft, so zeigt *O. prisca* ursprünglichere Verhältnisse, indem die Elemente der untersten Astwirtel so wie bei *Macroporella* noch gegen außen erweitert sind; aber in den höher gelegenen Teilen des Thalloms von *O. prisca* und bei sämtlichen anderen Arten des Genus sind die Äste gegen außen verjüngt. Offenbar endigten sie in lange Assimilationshaare. *Physoporella* besaß die Assimilationshaare wahrscheinlich nur in der Jugend; und die proximalen Partien der Äste mögen, da sie durchwegs von Kalk umhüllt sind, als Sporangien gedient haben.

*Poikiloporella* bildet einen besonderen, mitteltriadischen Seitenzweig an dem zu *Oligoporella* führenden Entwicklungsweg.

*Uragiella* (Malm) erinnert ebensosehr an *Gyroporella* wie an *Physoporella*. Die Seitenäste waren in der Mitte angeschwollen. Pia meint jedoch, daß *Uragiella* kaum auf eine der beiden anderen Gattungen zurückgehen dürfte; vielmehr gehört sie zu den mit sehr ursprünglichen Merkmalen in das Jungmesozoikum hineinreichenden Ausläufern von *Oligoporella*.

*Actinoporella* (Ober-Jura) und *Munieria* (Ober-Jura und Unter-Kreide) schließen sich enge an die triadischen Oligoporellen an. Doch bahnt sich bei *Munieria* eine den Astwirteln entsprechende Aufteilung des Kalkmantels an. Bei *Actinoporella* ist bereits kein zusammenhängender Zylinder mehr vorhanden, sondern jeder Ast ist für sich von Kalk umhüllt, und der Kalkmantel wird durch Furchen, welche zwischen die Wirtel eingesenkt sind, in Glieder zerlegt. Von *Actinoporella* ist *Clypeina* (Malm, Unter-Kreide, Alttertiär) abzuleiten, bei der übrigens die Wirteläste in Sporangien umgewandelt sind.

Es sind noch mehrere Genera zu nennen, die unmittelbar auf *Macroporella* zurückgehen: *Stichoporella* (Dogger), *Salpingoporella* (Malm), *Cylindroporella* (Kreide) und *Thaumatoporella* (Oberkreide).

*Stichoporella* unterscheidet sich von *Macroporella* dadurch, daß bei ihr die äußeren Membranen leicht verkalkt und daher fossil erhaltungsfähig waren. Die Kurztriebe stehen, im Gegensatz zu den triadischen Arten von *Macroporella*, in Wirteln. Aber das Thallom als Ganzes ist, als Ergebnis einer sekundären Wandlung, unregelmäßig gestaltet und verzweigt.

*Salpingoporella* hat so wie die *Macroporella* lauter gegen außen erweiterte Seitenäste, die aber nicht zu einer Rindenschicht zusammengeschlossen sind. Die Ableitung dieses Genus geschieht nur mit Vorbehalt.

Gleichfalls mit Vorbehalt wird hier das Genus *Cylindroporella* (Kreide) aus *Macroporella* hergeleitet. Nach Johnsons Schilderung (1954) sind die Seitenorgane teils zu gewöhnlichen sterilen Ästen, teils zu Sporangien spezialisiert. Beide Sorten stehen je in vertikalen Reihen, die miteinander alternieren. Johnson, der Autor der Gattung, reiht diese in Pias Macroporellinae (Subtribus) ein. Leider unterließ er es, eine Rekonstruktion der neuen Form zu entwerfen; und die Mikrophotogramme, die er seiner Publikation beigefügt hat, reichen nicht aus, eine gesicherte Vorstellung vom Bau des Thalloms zu liefern. Wir halten uns an die textlichen Ausführungen und nehmen provisorisch an, daß die Form von *Macroporella* abstamme und daß sich bei ihrer Herausbildung ein Teil der Seitenorgane zu Sporangien umgewandelt habe.

Die oberkretazische Gattung *Thaumatoporella* ist nach Gestalt und Anordnung der Äste wie *Macroporella* beschaffen; nur ist das Thallom regellos gekrümmt und verzweigt.

Eine etwas isolierte Position im Stammbaum-Diagramm nehmen die Teutloporelleae (Gattung *Teutloporella*, Perm, mittlere Trias, Malm) ein. Bezeichnend ist die große Zahl der dünnen, gegen außen deutlich verjüngten, ungeteilten Äste. Deren Stellung ist regellos oder wirtelig. Die Sporen wurden meistens in der Stammzelle gebildet. Pia (1922, p. 66) betrachtete die phylogenetische Abkunft der Tribus als ungeklärt; vielleicht könne man sie von primitiven paläozoischen Typen, ähnlich *Dasyporella*, ableiten.

Von den Diploporeae sind die Triploporeae ausgegangen, im besondern von Vorfahren der Gattung *Oligoporella*. Die typische Gattung der Tribus ist *Triploporella* aus dem Malm. Von *Oligoporella* unterscheidet sie sich durch ihre keulenförmige Gesamtgestalt, Vermehrung der assimilierenden Haare und Umwandlung der primären Seitenäste zu Sporangenschläuchen. Ähnlich beschaffen ist die gleichfalls dem Malm zugehörige *Goniolina*. Dieses Genus war nur wenig verkalkt. Im Jugendstadium endigten die Äste in lange Haare, die im Alter durch eine Rindenschicht ersetzt wurden. Die Herauentwicklung von *Triploporella* und *Goniolina* aus der Aszendenz von *Oligoporella* dürfte sich über die permische *Eogoniolina* abgepielt haben. Bei *Eogoniolina* war

wohl die Keulenform der Stammzelle deutlich ausgeprägt; aber die Seitenäste sind einfach und zeigen noch keine Gliederung in zwei Ordnungen.

Das alttertiäre Genus *Broeckella* bildet zeitlich den jüngsten Ausläufer der Triploporelleae und leitet sich phylogenetisch von *Triploporella* her. Es unterscheidet sich von *Triploporella* nur durch die größere Zahl der sekundären Wirteläste und dadurch, daß der Kalkmantel gegliedert ist.

Gleichfalls an *Triploporella* ist die alttertiäre Gattung *Uteria* (Tribus Uterieae) anzuschließen. Das Skelett ist tonnenförmig und gegliedert. Es waren mehrere Wirtel verzweigter Äste vorhanden.

*Sestrosphaera* (Ober-Trias, Lias) ist mit Wahrscheinlichkeit gleichfalls von den Triploporelleae abzuleiten. Durch ihre Gliederung in Halsteil und Kopfteil erinnert die Alge sehr an *Goniolina*. Die Verkalkung ist eine so schwache, daß der innere Bau des Thalloms, vor allem die Gestaltung der Seitenäste, sich nicht aufklären läßt. Dieselbe Schwierigkeit besteht für *Tersella*. Wir sind daher genötigt, diese beiden Genera als *incertae sedis* zu betrachten und abseits vom eigentlichen Stammbaum in das Diagramm einzufügen.

Zu den Nachfahren von *Oligoporella* gehört wahrscheinlich das oberjurassische Genus *Petrascula*, dessen Eigenart bereits Pia veranlaßte, eine besondere Tribus aufzustellen (Petrasculeae).

An der Entwicklungslinie, die von *Oligoporella* (richtiger gesagt, aus dem Ahnenkreis der *Oligoporella*) über *Eogoniolina* zu *Triploporella* führte, nahm augenscheinlich eine Zweiglinie zu den Linoporelleae (Malm) ihren Ausgang. Die eine der beiden hieher gehörigen Gattungen, *Linoporella*, hatte einen zylindrischen Kalkmantel, und die Äste standen in Wirteln und verzweigten sich büschelig. Bei der zweiten Gattung, *Myrmekioporella*, waren die sekundären Äste, zum Unterschied gegen *Linoporella*, außen von einer Kalklamelle bedeckt. Bei beiden Arten dürften die Sporen in der Stammzelle gebildet worden sein.

Die Coniporeae, bestehend aus den Gattungen *Palaeodasycladus* (Lias) und *Conipora* (Dogger und Malm) führte Pia unmittelbar auf *Diplopora* zurück. *Palaeodasycladus* hatte mehrfach verzweigte Seitenäste. Die schwach verkalkte *Conipora* dürfte ähnlich gebaut gewesen sein und auf *Palaeodasycladus* zurückgehen. Dazu kommt nun die permische Gattung *Archaeodasycladus*. Nach Endo, dem Entdecker der letztgenannten Gattung, ist diese als die primitivste unter den Coniporeae anzusehen und ist geeignet, den Übergang von der ebenfalls im Perm nachgewiesenen *Diplopora* zu *Palaeodasycladus* zu vermitteln.

Die nunmehr von uns zu besprechenden Tribus gehören durchwegs dem jüngsten Mesozoikum und dem Neozoikum an.

Hieher zählen zunächst die Thyrsoporelleae. Diese leitete Pia im Jahr 1922 auf die Coniporeae zurück. Ein Lustrum nachher änderte der Autor seinen Standpunkt und meinte, die Gruppe stamme wahrscheinlich von den Triploporeen ab. Diese neuere Auffassung wollen wir als maßgebend

erachten. Zu den *Thyrsoporellen*-Genera, die Pia in seinem Stammbaum-Diagramm aufgeführt hat, tritt nun *Dissocladella* hinzu. In systematischer Beziehung stellte Pia dieses Genus in die Nähe des Ausgangspunktes der ganzen *Tyrsoporellae*. Die Äste sind wie bei *Goniolina* gebaut. Jedenfalls besteht eine enge stammesgeschichtliche Verbindung mit *Trinocladus*, der sich in der Unter-Kreide-Zeit von Vorfahren der *Thyrsoporella* abgelöst haben mag. Es existiert bei *Trinocladus* die nämliche Verdickung der Äste wie bei *Thyrsoporella*; nur sind höchstens Äste 3. Ordnung vorhanden, während diese Organe bei *Thyrsoporella* 4 Ordnungen aufweisen.

Auch die *Neomereae* sind von den *Triploporeae* herzuleiten. Bei ihnen stehen die Seitenäste in Wirteln und tragen Büschel sekundärer Zweige. An der jungen (zuweilen auch an der adulten) Pflanze endigen die Äste 2. Ordnung in Haare. Die Sporangien sitzen an den Ästen 2. Ordnung.

Die Gattung *Meminella* (Alttertiär), bei welcher die Enden der Zweige offenbar Haare trugen, steht phylogenetisch in der Mitte zwischen *Triploporella* und *Neomeris*. Bei *Lemoinella* (Alttertiär) erweitern sich die Zweige zu Rindenzellen, und die Sporangien sind in der Einzahl. Auch *Neomeris* (Ober-Kreide bis Holocän) besitzt so eine Rindenschicht. Das Thallom von *Cymopolia* (Ober-Kreide bis Holocän) ist verzweigt und periodisch gegliedert. *Karrerria* (Ober-Kreide bis Jungtertiär) ist dadurch ausgezeichnet, daß die distalen Partien der primären Seitenäste in eigentümlicher Weise verbreitert sind, wobei sich die Verbreiterungen zu einem (vom Kalkmantel durch einen Zwischenraum getrennten) bald mehr, bald weniger vollständigen Ring zusammenschließen. Das Genus *Indopolia* (Ober-Kreide) endlich hat zwei Sporangien im Zentrum des Büschels der sekundären Äste. Die angeführten sechs Gattungen sind stammesgeschichtlich durchwegs auf *Triploporella* zurückzuführen.

Ein wenig abseits von diesen Neomereen stehen die Genera *Parkerella* und *Jodotella* (beide Alttertiär). *Parkerella* hat kugelige Sporangien, *Jodotella* birnförmige. In beiden Fällen sind diese Organe in der Mehrzahl vorhanden und sitzen paarweise an den Enden der primären Äste. Bei *Jodotella* sind die Seitenäste einmal geteilt, während bei *Parkerella* eine Gabelung der Äste zu fehlen scheint. *Bornetella* (Alttertiär bis Holocän) hat Sporangien in großer Zahl an den Ästen 1. Ordnung; doch sind sie nicht wie bei *Jodotella* zu Paaren vereinigt. Alle drei Gattungen sind phylogenetisch aus *Goniolina* hervorgegangen.

Von der Ober-Kreide bis in das Holocän reicht die Mehrzahl der Gattungen bei den *Acetabularieen*; eine Gattung reicht sogar bis in den Ober-Jura zurück. Typisch ist hier die Gattung *Acetabularia* (Alttertiär bis Holocän). Es wechseln fertile und sterile Wirtel miteinander ab, wobei sich an den fertilen die Sporangien zu einem schirmartigen Gebilde vereinigen. Bei den meisten Arten ist der Schirm nur in der Einzahl vorhanden. *Acicularia* (Malm, Ober-Kreide bis Holocän) unterscheidet sich von *Acetabularia* dadurch, daß die Sporangien von nadelförmig texturierten Kalkmassen ausgefüllt sind, die

in zahlreichen runden Höhlungen die Sporen enthalten. *Chalmasia* trägt gleichfalls terminale Sporangien-Schirme; aber ein Kranz von Ästen an der Unterseite der Schirme fehlt bereits. Die rezente Gattung *Halicoryne* zeigt ein regelmäßiges Alternieren fertiler und steriler Wirtel.

Auch die alttertiäre *Orioporella* gehört mit großer Wahrscheinlichkeit hierher; es handelt sich um gefächerte Scheiben, ähnlich den Sporangien-Scheiben von *Acetabularia*. Analoges gilt von *Carpenterella* (Alttertiär) und *Terquemella* (Ober-Kreide, Alttertiär), kugeligen und scheibenförmigen Körpern, in die je eine Anzahl mittels Poren sich öffnender Sporenhöhlen eingesenkt sind.

Die Acetabularieae als Ganzes sind von den Neomereae abzuleiten.

Eine ausschließlich alttertiäre Tribus stellen die *Dactyloporeae* vor. Sie sind dadurch charakterisiert, daß an jedem Astwirtel mehrere bis zahlreiche Sporangien haften. Die Kurztriebe sind außen zu Rindenzellen erweitert. Die Tribus umfaßt vier Gattungen. Bei *Dactylopora* folgen Wirtel von dicken Ästen dicht übereinander, und die Stammzelle trägt eine eigene, sehr zarte Kalkhülle. Dieses Genus geht wahrscheinlich auf den *Macroporella*-Typus zurück. Der stammesgeschichtliche Übergang vollzog sich in der Weise, daß die Sporenbildung zuerst in die Wirteläste, dann in besondere Sporangien verlegt wurde, und daß sich die Kurztriebe deutlicher in Stiel und Rindenzelle differenzierten. *Digitella* unterscheidet sich von *Dactylopora* hauptsächlich durch die bedeutendere Größe und die geringere Zahl der Sporangien. Bei *Zittelina* bildet der Kalk eine dünne, zusammenhängende Schicht unterhalb der Rinde; ihr sind die Sporangien in einer oder mehreren Lagen angefügt. Die Stammzelle ist zuweilen von einer dünnen Kalkhülle eingefast. *Montiella* besaß an jedem Wirtelast nur ein Sporangium. Es scheint, daß bei diesem Genus die Wirteläste nicht zu Rindenzellen erweitert waren; vielleicht endigten sie in Haare.

Die Tribus ist phylogenetisch auf *Macroporella*, unter Vermittlung durch das mitteljurassische Genus *Stichoporella*, zurückzuführen.

Als letzte der zu besprechenden Tribus bleiben die holocänen *Dasycladaceae* übrig. Bei ihnen sitzen die Sporangien seitlich oder am Ende der wiederholt verzweigten Kurztriebe. Die Verkalkung ist sehr gering oder fehlt überhaupt; auch ist keine Facettenrinde vorhanden. *Dasycladus* hat ein verzweigtes, zylindrisch-keuliges Thallom. Dieses besteht aus einer fadenförmigen Stammzelle und dicht übereinanderliegenden Wirteln der Kurztriebe. Nur die äußerste Wandschicht der Stammzelle ist verkalkt. Sporangien (Gametangien) befinden sich scheinbar terminal an den primären Ästen. Von diesem Aufbau unterscheidet sich *Batophora* dadurch, daß die Äste länger sind und weiter voneinander abstehen. Kalkkrustationen fehlen hier gänzlich. Die Sporangien stehen teils scheinbar terminal, teils ausgesprochen lateral am Ende der primären oder der sekundären Seitenäste. *Chlorocladus* weicht von *Dasycladus* dadurch ab, daß die obersten Glieder der Seitenäste weiche Haarpinsel tragen.

Die Tribus wurzelt in dem Genus *Palaeodasycladus*. Unter den Gattungen scheint *Dasycladus* den ältesten Typus vorzustellen, und die beiden anderen Gattungen gehen auf ihn zurück.

Abseits von den vielen Gattungen, die sich für den Versuch, den Stammbaum der Dasycladaceae zu rekonstruieren, mit bald größerer, bald geringerer Berechtigung verwenden ließen, sind in unserem Diagramm auch jene Einheiten eingezeichnet, deren verwandtschaftliche Beziehungen zu den anerkannten Sippengattungen noch ziemlich unklar sind, da man es mit unvollständig bekannten Formen zu tun hat. In taxionomischer Hinsicht gehören sie in die Kategorie der Paragenera.

Diese unvollständigen Fossilien sind sehr verschieden beschaffen.

Bei einigen solchen Funden liegen nur die kalkigen Ausfüllungen der Stammzelle vor. In ihnen sind die Höhlungen, in denen die Sporangien enthalten waren, deutlich sichtbar. Für die einschlägigen Vorkommnisse triadischen Alters stellte Pia die Paragenera *Aciculella* (1927, p. 86) und *Holosporella* (1930, p. 178) auf. Bei dem ersten Paragenus ist die Verkalkung auf dünne Hüllen um die einzelnen Sporangien beschränkt; bei dem zweiten wurden im Reifezustand die ganze Achsenzelle von Kalk ausgefüllt. *Holosporella* fand sich dann auch in der oberen Kreide. Entsprechende jungpaläozoische Funde haben nicht Stabform, sondern Keulen- oder Spindelform. Da es Pia unwahrscheinlich dünkte, daß eine Dasycladaceen-Gattung vom Unter-Karbon bis in die obere Trias anhielt (eine Auffassung, die angesichts neuerer Funde von *Teutloporella*, *Macroporella* und *Oligoporella* im Perm, dann bei den zwei erstgenannten Genera auch im Malm, wohl nicht mehr stichhältig ist), stellte er für die jungpaläozoischen Funde das Paragenus *Atractyliopsis* auf (1937, p. 829).

Gewisse andere Funde bestehen in einer Kalkröhre, deren Wand keine genügende Dicke aufweist, um die systematisch wichtigen Merkmale, vor allem Anordnung und Gestalt der Seitenäste auf Grund der Poren, also der Negative dieser Organe, erkennen zu lassen. Für solcherlei Fälle wurde das Paragenus *Griphoporella* bereitgestellt, das schon im Perm auftaucht, dann in der Ober-Trias und im Malm vorkommt, ohne daß man imstande wäre, engere stammesgeschichtliche Beziehungen zwischen den an geologischem Alter so weit auseinanderliegenden Formen zu behaupten.

Bereits oben wurden die Genera incertae sedis *Sestrosphaera* und *Tersella* angeführt. Auch die alttertiäre *Furcoporella* gehört in diesen lockeren Formenkreis, desgleichen *Coelosporella*. Bei *Furcoporella* ist das Thallom zylindrisch. Die Poren stehen in Wirteln und erweitern sich gegen außen. In der Ebene des Wirtels vereinigen sie sich an dessen Basis zu je zweien. Sie könnten vielleicht Achsen zweiter Ordnung entsprechen; doch ist einstweilen darüber keine Entscheidung möglich. Sporangien sind nicht bekannt. *Sestrosphaera* hat ein in Kopf und Hals gegliedertes Thallom. Bei ihr ist, ebenso wie bei *Tersella*, die Verkalkung so schwach, daß sich der Bau der Seitenäste nicht erschließen läßt. Für die merkwürdige *Coelosporella* ist keine klare Beziehung zu den übrigen Dasycladaceen ersichtlich.

Alle diese unvollständig bekannten Genera sind in das phylogenetische Diagramm isoliert und abseits vom Stammbaum eingezeichnet.

Eine nicht geringe morphologische Bedeutung ist der wirteligen Insertion der Seitenäste und der peripheren Verlagerung der Sporangien zuzumessen.

Nach Pia (1922, p. 81) ist die wirtelige Anordnung der Seitenäste mindestens dreimal im Lauf des stammesgeschichtlichen Werdens der Familie eingetreten, und zwar innerhalb des Genus *Teutloporella*, ferner beim Übergang von *Macroporella* zu *Stichoporella*, und schließlich bei den Vorfahren von *Oligoporella*.

Damals kannte man die Gattungen *Macroporella*, *Diplopora*, *Physoporella*, *Gyroporella* und *Oligoporella*, desgleichen *Teutloporella*, mit Sicherheit nur aus der Trias, *Macroporella* übrigens auch aus nachtriadischen Schichten. Wenigstens in Europa schienen sie in der mittleren Trias erstmalig aufzutreten. Die stammesgeschichtliche Verbindung von den Dasyporellen zu den angeführten Gattungen mußte man über einen umfangreichen Schichtenstoß (das ganze Karbon und das Perm, zum Teil sogar das Devon) legen. Heute sind diese triadischen Gattungen auch im Perm nachgewiesen. Endo (1924, p. (6) hat schon vor langer Zeit berichtet, daß *Macroporella*, *Diplopora* und *Gyroporella* im Perm auftreten; und eine noch ältere Angabe (Wille 1897, p. 123) bringt gleichfalls einen Hinweis auf das Vorkommen von *Gyroporella* im Perm. Aber erst die Arbeiten, welche Endo in den letzten Jahren publiziert hat, enthalten den endgültigen Beweis. Durch diese Feststellungen wird der Abstand, der zwischen den genannten Gattungen und den Dasyporellen klafft, wesentlich verringert.

Nun wollen wir uns das einschlägige Formenmaterial, das uns die permischen Ablagerungen darbieten, näher vergegenwärtigen. Eine wirtelige Anordnung der Seitenorgane ist nach Endo bei folgenden Formen vorhanden: *Teutloporella japonica* (1956, X, p. 234), *T. taishakuensis* (1957, XI, p. 289), *T. cf. triasina* (1952 a, II, p. 141); *Gyroporella Konishii* (1957, XI, p. 288), *G. kwantoensis* (1956, X, p. 232), *G. microporosa* (1956, X, p. 231), *G. nipponica* Endo & Hashimoto (1955, p. 705); *Macroporella maxima* (1952, III, p. 26); *Oligoporella Horiguchii* (1957, XI, p. 290), *O. hidaensis* Endo & Kanuma (1954, VII, p. 198), *O. Kawadai* (1952, IV, p. 245), *O. omiensis* (1952, IV, p. 246); *Physoporella japonica* (1957, XI, p. 291). Andererseits fanden sich innerhalb der nämlichen Genera verschiedene Formen, denen eine wirtelige Stellung der Äste abgeht: *Gyroporella tenuimarginata* (1956, X, p. 232), *Macroporella mina* (1957, XI, p. 286), *Physoporella elegantannulata* (1954, VII, p. 200). Bei einigen weiteren Arten dieser Gattungen ist es fraglich, ob man von Wirteln sprechen darf oder nicht.

Wir betrachten jetzt den von uns angenommenen historischen Ablauf der Entwicklung der Dasycladaceen, und zwar mit besonderer Berücksichtigung des Vorhandenseins oder Fehlens von Wirteln.

Zwischen *Dasyporella* und *Teutloporella* schiebt sich nunmehr *Uraloporella* ein. Diese Gattung besitzt noch keine Wirtel; vielmehr hat sich die euspondyle Stellung der Seitenäste erst beim Übergang zu *Teutloporella* eingestellt.

Komplizierter ist die Sachlage beim Übergang von *Rhabdoporella* zu den Diploporeen. Wir sagten schon oben, daß sich dieser Prozeß auf zwei selbständigen Hauptwegen abgespielt hat. Oberhalb *Rhabdoporella* war eine Gabelung des Entwicklungsganges eingetreten. Auf dem einen Teilweg, der zu *Diploporella* führte, waren die neuen Genera *Anatolipora* und *Dvinella* eingeschaltet. Bei diesen zwei Gattungen stehen die Seitenäste in Wirteln. Die Gattung *Diploporella* läßt sich zwanglos anfügen, und der Übergang vom aspondylen Zustand zum euspondylen ist in die zeitliche Lücke zwischen *Anatolipora* (Unter-Karbon) und *Rhabdoporella* (Gotlandium) zu versetzen, also in das Devon oder in das beginnende Unter-Karbon. Ungefähr um diese Zeit mag sich der zweite Gabelast, der zu *Macroporella* und indirekt zu den aus *Macroporella* hervorgegangenen Gattungen führte, abgelöst haben. A priori könnte man es für möglich halten, daß dieser zweite Gabelast selber wiederum aus zwei Teilwegen bestand, deren einer den aspondylen Zustand beibehielt, während der andere euspondyl wurde. Diese beiden Teilwege des Entwicklungsganges hätten parallel die Merkmale der permisch-triadischen Genera ausgebildet, so daß uns bei jeder dieser Einheiten sowohl Arten mit regelloser Stellung der Seitenäste wie auch andere mit Wirteln entgegnetreten. Aber es ist ebensogut möglich, daß der euspondyle Zustand zu wiederholten Malen selbständig aus dem aspondylen hervorging. In diesem Fall ist dem Unterschied zwischen aspondylen und euspondylen Zustand eine weit geringere phylogenetische Bedeutung beizumessen als bei der erstgenannten Lage der Dinge. In unserem phylogenetischen Diagramm ist der zweite Fall vorausgesetzt. Der Verfasser dieser Blätter hatte selber Gelegenheit, eine euspondyle *Gyroporella*-Spezies zu untersuchen (Kamptner 1948). Damals war das Vorkommen der Gattung *Gyroporella* im Perm noch nicht eindeutig bewiesen, und der Fund von *G. verticillata* (Ober-Trias) war etwas in seiner Art durchaus Vereinzeltes.

Auf der Basis der permischen Funde und der Entdeckung der Gattungen *Anatolipora*, *Dvinella* und *Uraloporella* läßt sich zeigen, daß die Wirtelstellung der Seitenäste im ganzen siebenmal selbständig eingetreten ist, und zwar sechsmal in paläozoischer Zeit und einmal in der Dogger-Zeit. In paläozoischer Zeit war dies der Fall: beim Übergang von *Uraloporella* zu *Teutloporella*, beim Übergang von *Rhabdoporella* zu *Anatolipora*, jeweils innerhalb der Genera *Macroporella*, *Physoporella*, *Gyroporella* und *Oligoporella*. Dazu kommt in der Dogger-Zeit die Herausbildung des euspondylen Zustandes beim Übergang von *Macroporella* zu *Stichoporella*.

Es sei daran erinnert, daß ein weiterer morphogenetischer Vorgang, die Verlagerung der Sporenbildung aus der Stammzelle in die Seitenorgane, heute in einem veränderten Licht erscheint, weil die inzwischen entdeckte Gattung *Koninckopora* lehrt, daß dieser Prozeß nicht, wie Pia glaubte, erst vom Be-

ginn des Mesozoikums an, sondern bereits im Unter-Karbon seinen Weg nahm.

Für die Behandlung unseres Themas ist es von Wert, wenn wir auf die Art und Weise, in welcher die Formenwelt der Dasycladaceen über die verschiedenen stratigraphischen Einheiten verteilt erscheint, einen Blick werfen. Diese Verteilung ist eine sehr ungleichmäßige. Manche Abschnitte sind reich an Formen, während aus der unteren Trias noch keinerlei Funde zutage getreten sind.

Zunächst seien jene angeführt, die eine relativ große Zahl von Gattungen aufweisen. Wir fügen hinter der Bezeichnung des Abschnittes jeweils die Anzahl der zugehörigen Gattungen an: Ordovicium 9, Perm 14, mittlere Trias 9, Ober-Jura 15, Ober-Kreide 12, Alt-Tertiär 23. Wir sehen also, daß die maximale Zahl der Genera (mit Einschluß der hypothetischen Entwicklungslinien) in das Alt-Tertiär fällt. Doch müssen wir dessen eingedenk bleiben, daß diese Zahlen bloß dem heutigen Stand unseres Wissens entsprechen und den in der Tat vorhanden gewesenen Formenbestand keineswegs richtig widerspiegeln. Es sind mehrerlei Umstände, die das wahre Bild verzerren und die Menge der Formen, die von der Forschung erfaßt werden könnten, wesentlich einschränken. Zunächst ist die Zahl abhängig von dem Grad, in welchem die Schicht oder der Schichtenkomplex nach Dasycladaceen durchforscht wurde. Dieser Grad ist aber wiederum in erheblichem Maß Funktion der geographischen Lage der in Betracht kommenden Schichten. So waren die außereuropäischen Gebiete bislang nur untergeordnet der Schauplatz einschlägiger Untersuchungen, Japan einigermaßen ausgenommen. Ein wichtiger Faktor ist das geologische Alter der Schichten. Je älter eine Schicht ist, desto länger waren die zarten Kalkhüllen den diagenetischen Einflüssen ausgesetzt und gingen der Zerstörung entgegen. Die Zahlen, die wir feststellen vermögen, geben aus diesen Gründen nur Minimalbeträge an, die sich jederzeit durch den Fortschritt der Forschung nach oben verschieben können.

In der verhältnismäßig eingehend untersuchten alpinen Mittel-Trias spielen die Dasycladaceen eine besondere Rolle, und zwar weniger durch ihre Formenmenge als vielmehr durch die Menge der Individuen; manche Arten treten stellenweise geradezu gesteinsbildend auf. Im Alt-Tertiär jedoch imponiert uns in erster Linie die Formenzahl. Gegenüber den 10 Gattungen (mit etwa 3 Dutzend Arten), die wir aus dem heutigen Meer kennen, treten uns im Alt-Tertiär im ganzen 23 Gattungen (mit rund 60 Arten) entgegen.

Es ist auf die Tatsache zu verweisen, daß im heutigen Meer manche zum Teil schwach verkalkte (*Dasycladus*), zum Teil kalkfreie (*Batophora*, *Chlorocladus*) Typen existieren. Sicherlich gab es auch in der geologischen Vergangenheit wenig oder gar nicht verkalkte Typen, von denen aber keinerlei Kunde auf uns gekommen ist; mit großer Wahrscheinlichkeit mag dies bei den Vorfahren der Tribus Dasycladeae der Fall gewesen sein.

Daß das Meer der geologischen Gegenwart eine nur geringe Mannigfaltigkeit an Dasycladaceen aufweist, steht außer Zweifel; denn von einer mangelhaften Durchforschung der rezenten Dasycladaceen-Flora kann keine Rede sein. Es ist zwar ohne weiters möglich, daß neue Arten entdeckt werden; aber das Auftauchen einer neuen Gattung ist doch zu unwahrscheinlich.

Es zeigt sich also, daß seit der alttertiären Zeit ein rapider Verfall der Formenmannigfaltigkeit bei den Dasycladaceen Platz gegriffen hat und sicherlich noch weiter seinen Weg nimmt. Dieser Verfall betrifft auch die Individuenmenge, die uns im Hinblick auf das oben erwähnte massenhafte Vorkommen von Dasycladaceen-Resten in der alpinen Mitteltrias recht ärmlich erscheinen muß. Die Dasycladaceen sind eben in einem auffälligen erdgeschichtlichen Niedergang begriffen. Sie teilen, nebenbei bemerkt, dieses Schicksal mit einer planktonischen Protistengruppe, den Silicoflagellaten, welche durch den Besitz eines Kieselskelettes ausgezeichnet sind. In der Kreidezeit und im Tertiär in eine Reihe von Gattungen aufgeteilt, sind die Silicoflagellaten in der Gegenwart nur durch eine einzige Gattung vertreten.

Von den 10 Dasycladaceen-Gattungen des heutigen Meeres sind 4 auf die geologische Gegenwart beschränkt; 6 Gattungen reichen jedoch verschieden weit in die Vergangenheit zurück. So erstreckten sich *Acicularia* bis in den oberen Jura, *Neomeris* und *Cymopolia* bis in die Ober-Kreide, *Chalmasia* bis in das Sarmat.

Unseren Ausführungen läßt sich entnehmen, daß die Lebensdauer der Dasycladaceen-Gattungen eine überaus verschiedene ist. Rund zwei Drittel aller Gattungen überschreiten nicht die Grenzen eines einzigen Systems, oder einer Serie oder selbst einer Stufe. Einzelne Gattungen haben indes eine auffallend lange Lebensdauer. So reichen *Teutloporella* und *Macroporella* vom Perm bis in den Ober-Jura. Zwar ist *Teutloporella* nur im Perm, in der mittleren Trias und im Oberjura de facto nachgewiesen; *Macroporella* hat man in denselben Schichten und außerdem in der Ober-Trias gefunden. Es ist jedoch anzunehmen, daß diese beiden Genera auch in den dazwischen liegenden stratigraphischen Abschnitten zu finden sein würden, wenn auch außerhalb jener Gebiete, in denen die Erforschung der vorzeitlichen Dasycladaceen bislang mit Erfolg wirksam gewesen ist, also vor allem außerhalb Europas. Freilich ist es nicht ausgeschlossen, daß solche Genera in jenen abliegenden Gebieten aus je einer uns derzeit noch unbekanntem langlebigen Stammform iterativ entstanden und in den Epochen, in denen sie bei uns auftreten, eingewandert sind. Diese Stammformen müßten starke Anklänge an die Vorfahren von *Teutloporella* bzw. *Macroporella* aufweisen.

Der Nachweis dieser beiden Genera im Perm (von Japan) ist ein Ergebnis der letzten Jahre.

Ein weiteres langlebiges Genus ist *Vermiporella*; es persistiert vom Ordovicium bis in das Perm. Im Gotlandium, im Devon und im Karbon sind bislang noch keinerlei einschlägige Reste aufgetaucht.

Wenn wir nun die Lebensdauer der genannten Gattungen in absoluten Zahlen ausdrücken wollen, so können wir sagen, daß *Vermiporella* nach unseren derzeitigen Kenntnissen mehr als 200 Millionen Jahre gelebt hat; *Teutloporella* und *Macroporella* rund 80 Millionen Jahre, *Acicularia* (Malm bis Holocän) gegen 100 Millionen Jahre. Die Dasycladaceen als Ganzes erstrecken sich über den ansehnlichen Zeitraum von mehr als 400 Jahrmillionen.

#### Zur Frage des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der Dasycladaceen mit den Codiaceen

In der Frage, bei welcher Algengruppe am ehesten die Ahnen der Dasycladaceen zu suchen wären, sind die Forscher keineswegs unter sich einig. Die meisten sind geneigt, die Valoniaceen hiefür namhaft zu machen; aber manche denken an die Charales (Wille 1897, p. 120; Printz 1927, p. 290). Pia anderseits möchte in erster Linie die Codiaceen in Betracht ziehen (1931, p. 16). Wir wollen hier nicht untersuchen, wie weit die Valoniaceen oder die Charales geeignet seien, Anhaltspunkte für die historische Herleitung der Dasycladaceen zu bieten; vielmehr wollen wir uns darauf beschränken, über die von Pia vorausgesetzte phylogenetische Rolle der Codiaceen einige Worte zu äußern.

Pia weist darauf hin, daß einerseits *Vermiporella* eine nicht geringe Ähnlichkeit mit jenen Schläuchen aufweist, aus denen sich der Codiaceen-Körper, vor allem von *Udotea*, aufbaut. Sollten wir geneigt sein, für die Codiaceen und die Dasycladaceen einen gemeinsamen Ahnentypus anzunehmen, so mag dieser einen langen Schlauch vorgestellt haben. Er hatte offenbar eine ziemlich dicke Kalkhülle und viele unregelmäßig angeordnete seitliche Ausstülpungen. Eine Codiacee wie die ordovizische Gattung *Dimorphosiphon* (Höeg 1927) mit ihrer scharfen Trennung von Mark- und Radialschläuchen legt den Gedanken einer Verwandtschaft mit Dasycladaceen sehr nahe. Die ältesten Dasycladaceen, etwa vom Bau der *Rhabdoporella* oder der *Vermiporella*, haben wir uns langgestreckt, mit zahlreichen kleinen, unregelmäßig angeordneten Seitenästen vorzustellen.

Aber die Herleitung der Dasycladaceen und der Codiaceen aus einer gemeinsamen Stammgruppe begegnet einer gewissen Schwierigkeit, die Pia unberührt gelassen hat. Sie liegt in der unterschiedlichen Stellung der Sporangien in den beiden Familien. Die Codiaceen tragen diese Organe an der Peripherie des Thalloms. Aus der Tatsache, daß bei dieser Familie selbst die geologisch ältesten fossilen Formen niemals Fortpflanzungsorgane oder auch nur die Spuren solcher erkennen lassen, muß man schließen, daß die periphere Lage dieser Organe, wie wir sie bei den rezenten Codiaceen sehen, einen ursprünglichen Charakter vorstellt. Bei den ältesten, ordovizischen Dasycladaceen hingegen hatten die Sporangien ihren Sitz im Innern der Stammzelle, und erst in späterer Zeit traten sie in die Seitenäste über und wurden schließlich zu selbständigen Organen neben oder an den Seitenästen. Wollte

man eine Form wie *Dimorphosiphon rectangulare* als den Urtypus einer altpaläozoischen Codiacee hinstellen und einen engeren Zusammenhang dieses Typus mit den Dasycladaceen annehmen, so müßte man bei *Dimorphosiphon* die Fortpflanzungsorgane in die Stammzelle verlegen, was aber augenscheinlich mit den Tatsachen in Widerspruch steht, da hier Sporangien nicht nachgewiesen werden konnten. Wenn also der allgemeine Aufbau des Codiaceen-Thalloms zwar manchen Anhalt für die Annahme eines frühen stammesgeschichtlichen Zusammenhanges der Codiaceen und Dasycladaceen liefert, so hat sich doch die spezielle Phylogenetik mit dem Widerspruch, den die Stellung der Fortpflanzungsorgane bei den zwei Familien bedeutet, auseinanderzusetzen. Denkmöglich wäre es immerhin, daß die gemeinsame Stammform zeitlich sehr weit zurückliegt, und daß bei ihr die Sporangien in einem zentral gelegenen Zellschlauch gebildet wurden. Der wesentliche Differenzpunkt, der die Codiaceen von den Dasycladaceen scheidet, würde dann nur darin bestehen, daß bei den ersteren das Herausrücken der Fortpflanzungsorgane an die Peripherie des Thalloms zu einer sehr frühen (kambrischen oder präkambrischen) Zeit stattgefunden habe, aus der uns fossile Nachweise nicht überliefert sind, während dieser Prozeß bei den Dasycladaceen erst in historischer, durch fossile Reste belegter Zeit vor sich gegangen ist.

#### Literatur

- Carozzi, A., 1947. La microflore du Purbeckien du Jura suisse. C. R. Soc. Phys. hist. natur. Genève, v. 64, p. 13—15. Genève. — Carozzi, A., 1948. Étude stratigraphique et micrographique du Purbeckien du Jura suisse. Thèse nr. 1122 Univ. Genève, Fac. Sci. Genève. — Carozzi, A., 1953. Découverte du genre *Salpingoporella* dans le Jurassique supérieur marin du Grand-Salève, Haute Savoie. Arch. sci., v. 6, p. 382—386. Genève. — Carozzi, A., 1954. Survivance du genre *Teutloporella* dans le Jurassique supérieur récifal du Grand-Salève, Haute Savoie. Arch. sci., v. 7, p. 319—324. Genève. — Chworowa, J. W., 1949. Eine neue Gattung der Siphoneae verticillatae aus dem mittleren Karbon des Moskauer Beckens. Abh. Akad. Wiss. USSR, n. s., v. 65, nr. 5, p. 749—752. Moskau-Leningrad. [Russisch.] — Elias, M. K., 1954. *Cambroporella* and *Coeloclema*, lower cambrian and ordovician Bryozoans. J. Paleont., v. 28, p. 52—58. Tulsa (Oklahoma, USA). — Endo, R., 1924. Stratigraphical studies of the paleozoic formation in the southern part of the Kitakami mountainland. J. Geol. Soc. Tokyo, v. 31, p. 230, Tokyo. [Engl. Auszug: Jap. J. Geol. Geogr., v. 3, p. (6) Tokyo.] — Endo, R., 1952a. Stratigraphical and Paleontological Studies of the Later Paleozoic Calcareous Algae in Japan. II. Several previously described species from the Sakamotozawa section, Hiko-roichi-mura, Kesen-gun, in the Kitakami Mountainous Land. Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan, n. s., nr. 5, p. 139—144, t. 12. Tokyo. — Endo, R., 1952b. Stratigraphical and Paleontological Studies of the Later Paleozoic Calcareous Algae in Japan. III. A few species from the Maiya section, Maiyamachi, Tome-gun, Miyagi-ken. Sci. Rep. Saitama Univ.; B, v. 1, p. 23—28; t.l. Urawa. — Endo, R., 1952c. Stratigraphical and Paleontological Studies of the Later Paleozoic Calcareous Algae in Japan. IV. Notes on the calcareous algae of the Omi limestone. Trans. Proceed. Paleont. Soc. Japan, n. s., nr. 8, p. 241—248, t. 23. Tokyo. — Endo, R., 1953. Stratigraphical and Paleontological Studies of the Later Paleozoic Calcareous Algae in Japan. VI. Several interesting species from the Kwanto Mountainous Land and a new genus from Kinshozan, Akasaka,

Gifu-Ken. Sci. Rep. Saitama Univ., B, p. 97–104, t. 9. Urawa. — Endo, R., 1956. Stratigraphical and Paleontological Studies of the Later Paleozoic Calcareous Algae in Japan. X. Fossil algae from Kwanto and Kitakami Mountains. Sci. Rep. Saitama Univ., B, v. 2, p. 221–248, t. 22–31. Urawa. — Endo, R. & Hashimoto, W., 1955. Unquestionably Paleozoic (Permian) Fossils Found in Hokkaido, Japan. Proceed. Japan Acad., v. 31, p. 705–708. Tokyo. — Endo, R. & Kanuma M., 1954. Stratigraphical and Paleontological Studies of the Later Paleozoic Calcareous Algae in Japan. VII. Geology of the Mino Mountain Land and southern part of Hida Plateau, with descriptions of the algal remain found in those districts. Sci. Rep. Saitama Univ., B, p. 177–208, t. 13–17. Urawa. — Favre, J., 1932. Présence d'une nouvelle espèce d'algue calcaire siphonnée dans le Valanginien du Jura central. Ecl. geol. Helv., v. 25, p. 11–16. Basel. — Favre, J. & Richard, A., 1927. Étude du Jurassique supérieur de Pierre-Chatel et de la cluse de la Balme. Mém. Soc. paléont. suisse, v. 46. Genève. — Florin, R., 1929. Über einige Algen und Coniferen aus dem mittleren und oberen Zechstein. Senckenbergiana, v. 11, p. 241–266, t. 1–5. Frankfurt a. M. — Gerber, M., 1930. Beiträge zur Stratigraphie der Jura-Kreidegrenze in der Zentralschweiz. Ecl. geol. Helv., v. 23, p. 497–547. Basel. — Høeg, O. A., 1927. Dimorphosphon rectangulare. Preliminary note on a new Codiacea from the Ordovician of Norway. Avh. Norske Vidensk. Akad. Oslo, I, mat.-naturv. Kl., nr. 4. Oslo. — Johnson, J. H., 1954 a. Cretaceous Dasycladaceae from Gollespin Country, Texas. J. Paleont., v. 28, p. 787–790, t. 93. Tulsa (Oklahoma, USA). — Johnson, J. H., 1954 b. An introduction to the study of rock building Algae and algal limestones. Quart. Colorado School Mines, 117 pp, 42 t. Golden, (Colorado, USA). — Johnson, J. H. & Dorr, M., 1942. The permian algal genus *Mizzia*. J. Paleont., v. 16, p. 63–77, t. 9–12. Tulsa (Oklahoma, USA). — Johnson, J. H. & Konishi, K., 1956. Studies of Mississippian Algae. Quart. Colorado School Mines, v. 51, nr. 4, 133 pp., 32 t. Golden (Colorado, USA). — Kamptner, E., 1948. *Gyroporella verticillata* nov. spec., eine neue Dasycladacee aus der Obertrias des Lunzbergstollens bei Lunz (Niederösterreich). In: Trauth, F., Geologie des Kalkalpenbereiches der zweiten Wiener Hochquellenleitung (Quellengebiete an und nächst der steirischen Salza und Leitungsstrecke bis Scheibbs). Abh. Geol. Bundesanst. Wien, v. 26, H. 1, Paläontologischer Anhang, p. 79–82, t. 11, fig. 2 u. 3. Wien. — Kamptner, E., 1956. Über ein Vorkommen der Dasycladaceen-Spezies *Griphoporella curvata* (Gümbel) Pia in der Obertrias der nördlichen Kalkalpen. Verh. Geol. Bundesanst., p. 143–146. Wien. — Korde, K. B., 1950 a. Dasycladaceae aus dem Kambrium von Tuwa. Abh. Akad. Wiss. USSR, n. s., v. 73, p. 371–374. Moskau-Leningrad. [Russisch.] — Korde, K. B., 1950 b. Über die Morphologie der Siphoneae verticillatae des Karbon im nördlichen Ural. Ibidem, p. 569–571. [Russisch.] — Leupold, W. & Maync, W., 1935. Das Auftreten von *Choffatella*, *Pseudocyclamina*, *Lovcenipora* (*Cladocoropsis*) und *Clypeina* im alpinen Faziesgebiet. Ecl. geol. Helv., v. 28, p. 129–139. Basel. — Mägdefrau, K., 1953. Paläobiologie der Pflanzen, 2. Aufl. Jena. — Maslow, V., 1939. Contributions to the knowledge of the fossil Algae of the USSR. Study IX. A discovery of green Algae in the Paleozoic of Kazakhstan. Probl. Palaeont., v. 5, pag. 294–296. Moskau. — Morellet, J. & Ters, M., 1951. Deux Dasycladacées du Lias de Vendée. Bull. Soc. Géol. France, s. 6, v. 1, p. 643–648. Paris. — Paréjas, E. & Carozzi, A., 1953. Une Algue marine du genre *Broeckella* dans les grès verts du Petit-Salève, Haute Savoie. Arch. Sci., v. 6, p. 165–171. Genève. — Pia, J. v., 1912. Neue Studien über die triadischen Siphoneae verticillatae. Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung., v. 25, p. 25–81, t. 2–8. Wien-Leipzig. — Pia, J., 1920. Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, v. 11, fasc. 2, 263 pp., 8 t. Wien. — Pia, J., 1924. Einige Dasycladaceen aus der Ober-Trias der Molukken. Jaarb. Mijnezen, v. 52 (1923), p. 137–150, t. 1. 's Gravenhage. — Pia, J., 1927. Thallophtya. In: Handbuch der Paläobotanik, herausg. v. M. Hirmer, v. 1, p. 31–136. München-Berlin. — Pia, J., 1930. Upper Triassic Fossils

from the Burmo-Siamese Frontier. A New Dasycladacea, *Holosporella siamensis* nov. gen., nov. sp., with a Description of the Allied Genus *Aciculella* Pia. Rec. Geol. Surv. India, v. 63, p. 177–181, t. 4. Calcutta. — Pia, J., 1937 a. Sammelbericht über fossile Algen: Dasycladaceae 1928–1936, mit Nachträgen aus früheren Jahren. Neues Jb. Mineral., v. 3, p. 985 bis 1027. Stuttgart. — Pia, J., 1937 b. Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpaläozoikums und ihre geologische Bedeutung. C. R. 2. Congr. Stratigr. Carbonif. Heerlen 1935, v. 2, p. 765–856. Maestricht. — Pia, J., 1942. Übersicht über die fossilen Kalkalgen und die geologischen Ergebnisse ihrer Untersuchung. Mt. Alpenländ. Geol. Ver. (Mt. Geol. Ges. Wien), v. 33, 1940, p. 11–34. Wien. — Pia, J., 1943. Geologische Untersuchungen in der Salmgruppe (Oberdonau). Ann. Naturhistor. Mus. Wien, v. 53 (1942), p. 5–155, t. 1–7. Wien. — Pokorný, V., 1948. *Chalmasia Moreletti* n. sp. (Dasycladaceae) du Sarmatien de la Tchécoslovaquie. Bull. int. Acad. tch. Sci., v. 49, nr. 3, 5 pp., 2 t. Prague. — Printz, H., 1927. Chlorophyceae, nebst Conjugatae, Heterocontae und Charophyta, in: Die natürlichen Pflanzenfamilien, herausg. v. A. Engler & K. Prantl, 2. Aufl. Leipzig. — Rama Rao, L. & Pia, J., 1936. Fossil Algae from the Uppermost Cretaceous beds (the Niniyur Group) of the Trichnopoly District, S. India. Palaeontologia Indica, n. s., v. 21, nr. 4, 49 pp., 6 t. Calcutta. — Wille, N., 1897. Chlorophyceae, in: Die natürlichen Pflanzenfamilien, herausg. v. A. Engler & K. Prantl, I. T., 2. Abt., p. 24–161. Leipzig. — Wood, A., 1940. Two new calcareous Algae of the family Dasycladaceae from the carboniferous limestone. Proc. Liverpool geol. Soc., v. 18, p. 14–18. Birkenhead. — Wood, A., 1943. The algal nature of the genus *Koninckopora* Lee; its occurrence in Canada and Western Europe. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 98, p. 205–222, t. 8–10. London. — Yabe, H. & Toyama, S., 1949. New Dasycladaceae from the Jurassic Torinosu Limestone of the Sakawa Basin, Sikoku. Proc. Japan Acad., v. 25, p. 160–164. Tokyo.

