

Überreicht vom Verfasser.

Sonderabdruck aus
Palaeontologische Zeitschrift
Band **13**

Einige allgemeine an die Algen des Paläozoikums anknüpfende Fragen.

Von **JULIUS PIA.**

Palaeont. Z.	13	1/2	1—30	Berlin, 31. 5. 1931
--------------	----	-----	------	---------------------

Einige allgemeine an die Algen des Paläozoikums anknüpfende Fragen.

(Erweiterte Wiedergabe eines Vortrages auf dem 5. Internationalen
Botanischen Kongreß, Cambridge 1930.)

Von JULIUS PIA,
Naturhistorisches Museum, Wien.

Inhaltsübersicht.

1. Die Zusammensetzung des Meerwassers im Paläozoikum	2
a) Schizophyceae	2
b) Diatomeae.	7
2. Temperaturänderungen	10
a) Die Schizophyteen und die Temperatur des archaischen Urmeeres	10
b) Die Dasycladaceen und die Kälteperioden	11
3. Algen als Leitversteinerungen	13
4. Phylogenetische Fragen	14
a) Schizophyteen und Rhodophyceen	14
b) Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Grünalgen	16
α) Dasycladaceen und Codiaceen	16
β) Dasycladaceen und Characeen	17
c) Zur Abstammung der Kormophyten	19

Der Aufforderung, ein Referat über fossile Algen zu halten, bin ich sehr gerne nachgekommen. Das zu behandelnde Gebiet hat aber in den letzten Jahrzehnten neuerlich viel Aufmerksamkeit erfahren und ist deshalb ziemlich angewachsen. Es wäre ganz unmöglich, im Rahmen eines Vortrages eine allgemeine Übersicht darüber zu geben. Ich habe meinen Gegenstand deshalb in zweifacher Hinsicht eingeschränkt: Ich will vorwiegend von den paläozoischen Algen sprechen und ich will diese nicht beschreiben, sondern vielmehr zeigen, daß ihre Erforschung interessante Ausblicke auf verschiedene allgemeine Fragen gestattet.

Es ist meine Absicht und ich bitte um die Erlaubnis, in diesem Vortrag der Phantasie die Zügel etwas schießen zu lassen und vielfach bloße Deutungsmöglichkeit vorzuführen. Tatsachen und „gesicherte“ Erkenntnisse entnimmt man am besten aus Büchern. Die mündliche Aussprache soll in erster Linie Anregungen vermitteln und als solche können auch gewagte Vermutungen wirken, wenn sie nicht nur aus der Luft gegriffen sind, sondern mit einer größeren Reihe von Erfahrungen in Verbindung stehen.

1. Die Zusammensetzung des Meerwassers im Paläozoikum.

Dieser Gegenstand, der mich in der letzten Zeit mehrfach beschäftigt hat, soll etwas ausführlicher behandelt werden. Weiterhin werde ich mich kürzer fassen müssen.

a) Schizophyceae.

Es ist eine höchst merkwürdige, eigentlich viel zu wenig beachtete Tatsache, daß die Kalkbildung durch Algen im Meer der Hauptmasse nach ganz anders erfolgt, als in Süßwasserseen. Im stehenden Süßwasser findet man sehr große Mengen von sog. physiologischem Kalk, der durch Entzug des Kohlendioxydes aus dem Wasser bei der Assimilation der Algen und auch der Phanerogamen gebildet wird. Hierher gehören — wenigstens vorwiegend — die Seekreiden, ferner die Algenkalkkrusten und die Algenkalkknollen. Diese Kalke bilden in vielen Seen, die wenig Detritus erhalten, die Hauptmenge der Absätze. Ich brauche nur an die sog. Marl-lakes Nordamerikas zu erinnern, betone aber, daß die Erscheinung in Deutschland und Dänemark kaum weniger wichtig ist.

Im Meer dagegen tritt die Kalkfällung durch Kohlendioxydentzug ganz zurück. Vielleicht kommt sie bei manchen Codiaceen, Valoniaceen und bei der Braunalge *Padina* vor. Den Spaltalgen des Meeres wird neuerdings die Bildung des Pelagosites zugeschrieben (ONORATO, 1926). Die überwiegende Menge der meerischen Algenkalke gehört aber jedenfalls in die Gruppe der sog. echt organischen, so z. B. die Lithothamnienkalke. Sie sind nicht durch Kohlendioxydentzug gefällt, sondern auf dem Weg über organische Ca-Verbindungen ausgeschieden. Im Süßwasser spielt dieser zweite Vorgang höchstens eine ganz geringe Rolle. Ein Teil des Kalkes der Characeen scheint ja aus Kalziumsukzinat ($\text{CaC}_4\text{H}_4\text{O}_4$) zu entstehen (DAVIS, 1901, S. 504).

Auf ein verschiedenes chemisches Verhalten des Kalkes im Meerwasser und im Süßwasser weisen auch wohl die Beobachtungen an Foraminiferen hin. Bekanntlich bilden dieselben oder nächst verwandte Arten im Meer Kalkschalen, im Süßwasser aber Chitinschalen.

Im Brackwasser scheint unter günstigen Umständen Kalkfällung durch CO_2 -Entzug leichter möglich zu sein. Wenigstens wird berichtet (PASSARGE, 1904, S. 144, Anm. 2), daß im Kaspischen Meer ausgedehnte mit Kalk überkrustete Pflanzenrasen vorkommen.

Sonderbarerweise treten ähnliche Spaltalgenkalke wie im Süßwasser, auch in Salzseen auf. ANDRUSSOW fand sie in dem berühmten

Karabugas-Busen am Kaspisee (1897, S. 26). In dem sehr sodareichen Soap lake (Douglas County, Staat Washington) gibt es Algenkalkstöcke, die nach der Beschreibung (RUSSEL, 1893, S. 94—95) sehr an die paläozoische „Gattung“ *Gymnosolen* erinnern.

Das Merkwürdigste ist nun, daß dieser Gegensatz zwischen Meer und Süßwasser nicht immer bestanden zu haben scheint. Denn im Paläozoikum und noch im älteren Teil des Mesozoikums kennen wir eine Menge marine Algenkalke, die nur mit den physiologisch gefällten Süßwasserkalken der Gegenwart verglichen werden können. Ich fasse diese Fossilien in den — jedenfalls künstlichen, aber derzeit nicht entbehrlichen — Gruppen der Spongiostromen und Porostromen zusammen (vgl. HIRMER, 1927, S. 36—41; HÖEG, 1929a, S. 5—13). Zu den Spongiostromen gehören auch die Stromatolithe, die Cryptozoen, Archaeozoen usw. (nicht aber die meisten der von WALCOTT [1914] beschriebenen sog. präkambrischen Algen, wie *Newlandia*, die ich für anorganisch halte). Zu den Porostromen stelle ich Gattungen wie *Girvanella*, *Mitcheldeania*, *Ortonella*, *Epiphyton* und andere. Ob man diese nun zu den Schizophyceen oder zu den Siphoneen rechnet, ob man sie mit *Rivularia*, mit *Cladophora* oder mit *Vaucheria* vergleicht, scheint es doch kaum zweifelhaft, daß der Kalk außen zwischen den Zellfäden niedergeschlagen wurde, also höchst wahrscheinlich durch Kohlendioxidzug.

Solche Fossilien findet man reichlich in marinen Schichten bis zum obersten Jura. Am verbreitetsten sind sie im Paläozoikum und die größten Kalkmassen bilden sie wohl schon im Präkambrium bis Ordovizium, um dann allmählich abzunehmen. In der Kreide scheinen sie bereits auf das Süß- und Brackwasser beschränkt zu sein. Dasselbe gilt sicher für das Tertiär. Allerdings hat HÖEG in jüngster Zeit (1929a) aus dem südlichen Norwegen einige kleine postglaziale Stromatolithe sehr schön und genau beschrieben, die seiner Meinung nach als marin angesehen werden müssen. Ob nicht doch eine andere Deutung möglich ist oder ob es sich hier und beim Pelagosit um untergeordnete Ausnahmen von der aufgestellten Regel handelt, möchte ich heute nicht näher erörtern.

Es ist gewiß äußerst unwahrscheinlich, daß die Art der Assimilation der Pflanzen sich während der geologischen Zeiten wesentlich geändert hat. Eher könnte man sich vorstellen, daß das Meerwasser dem Süßwasser früher chemisch ähnlicher war. Veränderungen in der Zusammensetzung des Weltmeeres während der Erdgeschichte sind ja schon oft vermutet worden, wenn man dabei auch vorwiegend an die Zeiten vor dem Beginn der paläontologischen Überlieferung gedacht haben dürfte. Besonders hat man eine allmähliche Zunahme des Salz-

gehaltenes für unzweifelhaft gehalten und daraus ja auch die Länge der Zeit seit der ersten Bildung des Ozeans zu berechnen versucht (vgl. CLARKE, 1924, S. 150—155; KIRSCH, 1928, S. 122—123). WALTHER (1927, bes. Kap. 61) stellt Änderungen in der Zusammensetzung des Meerwassers bei der Erklärung der Entwicklung der Lebewelt sehr in den Vordergrund. DALY (1907) und CLARKE (1916) gelangen auf Grund theoretischer Überlegungen zu der Vorstellung, daß der präkambrische Ozean kalkfrei war. Das scheint mir allerdings nicht gut möglich, wenn die Spongiostromen, die ja — wie erwähnt — schon im Präkambrium vorkommen, richtig als Algenkalke gedeutet sind.

Wenn wir wüßten, warum heute der Kohlendioxydentzug nur im Süßwasser zu einer reichlichen Kalkbildung führt, könnten wir auch vermuten, in welcher Richtung das Urmeer von dem gegenwärtigen abwich. Leider sind wir aber von einer Einsicht in das chemische Verhalten des Kalziums im Meer noch weit entfernt. Wissen wir doch nicht einmal, ob das Meer mit Kalziumkarbonat gesättigt ist. Von den amerikanischen Geologen wird im allgemeinen mit einer Sättigung des Meerwassers gerechnet — wenigstens nächst der Oberfläche (vgl. etwa VAUGHAN, 1917, S. 935), während viele europäische Forscher der entgegengesetzten Ansicht sind (so etwa ANDRÉE, 1920, S. 185). Besonders bezeichnend sind die vorläufigen Berichte der deutschen „Meteor“-Expedition. 1927 (S. 141) glaubte WATTENBERG noch schließen zu müssen, daß das Meerwasser in allen untersuchten Fällen nicht mit Kalziumkarbonat gesättigt war. Ein Jahr später (1928, S. 101—102) berichtet er, daß es besonders in den Tropen sehr viel (bis 50%) mehr Kalk enthält, als es lösen könnte. Genaue Untersuchungen stehen von dieser Seite glücklicherweise in Aussicht.

Die Vorstellungen, die JOHNSTON und WILLIAMSON in ihren bekannten Arbeiten (1916) entwickelt haben, beruhen ja nicht auf eigenen Versuchen mit Meerwasser, sondern auf theoretischen Berechnungen an der Hand älterer Zahlen für das Süßwasser. LUNDEGÅRDH (1924, S. 112, Anm. 4), hat nun aber sicher recht, wenn er die wahren Verhältnisse in einer Karbonat-Bikarbonatlösung als ungenügend bekannt bezeichnet. Um so mehr gilt dies von einer so außerordentlich komplizierten Lösung, wie das Meerwasser. Auch die Werte der wichtigsten chemischen Konstanten sind ja noch nicht geklärt. Ich nenne als Beispiel nur die zweite Dissoziation der Kohlensäure. Sie ist für unsere Frage zweifellos besonders wichtig, denn durch sie entstehen in der Kohlendioxydlösung ja die Karbonationen, CO_3^{--} . Das Produkt $[\text{Ca}^{++}] \cdot [\text{CO}_3^{--}]$ bedingt aber bekanntlich die Sättigung der Lösung. Für den zweiten Dissoziationsgrad der Kohlensäure nimmt nun JOHNSTON (1915) Werte zwischen 0,56 und 0,70 an, BUCH dagegen (1917) unter nicht sehr abweichenden Bedingungen 0,02 bis 0,08. Wenn man die Zahlen höher ansetzt, stimmen die berechneten Mengen des CO_2 in einem Wasser von gegebener Wasserstoffionenkonzentration und Alkalität mit den beobachteten schlechter überein (BUCH, S. 84).

Es hat unter diesen Umständen wohl keinen Sinn, sich mit Überlegungen darüber aufzuhalten, ob das Meerwasser im Gegensatz zum Süßwasser nicht als eine Kalziumkarbonat-Bikarbonatlösung, sondern als eine Natriumkarbonat-Bikarbonatlösung anzusehen ist und ob sich daraus ein verschiedener Einfluß der Konzentration des Kohlendioxydes auf die Löslichkeit des CaCO_3 ableiten läßt. Wir können auch noch zu wenig überblicken, wie weit sich unsere ganze Betrachtungsweise über die Löslichkeit des CaCO_3 durch die Aktivitätstheorie ändern wird.

Nicht wenige Forscher sind ja dazu gelangt, eine Beziehung zwischen CO_2 -Gehalt und Löslichkeit des CaCO_3 für das Meerwasser zu bezweifeln oder ganz zu leugnen. COHEN und RAKEN (1901) hatten gefunden, daß in kohlenstoffsaurem Meerwasser von 15°C 126 mg/l CaCO_3 löslich sind. Das ist etwa das Zehnfache dessen, was man unter gleichen Bedingungen meist für das Süßwasser erhält. Unter „kohlenstoffsaurefrei“ ist dabei selbstverständlich eine sehr niedrige Tension des CO_2 zu verstehen, denn vollständig läßt sich das Kohlendioxyd im Versuch nicht entfernen. Es hätte auch wenig Sinn, von einer Löslichkeit von Karbonaten in vollständig kohlendioxydfreiem Wasser zu sprechen, weil in einem solchen nicht Karbonate, sondern Hydroxyde die feste Phase bilden müßten. Im Süßwasser würde die angegebene Löslichkeit sich erst bei einem sehr stark erhöhten Kohlendioxydgehalt der Atmosphäre einstellen (etwa 0,0022 Atmosphären Teildruck).

RUPPIN (1910, S. 292) behauptet geradezu, daß CaCO_3 in kohlenstoffsaurem Meerwasser ebenso löslich ist, wie in solchem, das mit der gegenwärtigen Atmosphäre im Gleichgewicht steht. Nach KROGH (1904, S. 395) wäre zur Fällung von Kalk aus dem Meer mindestens eine außerordentlich starke Verkleinerung des Kohlendioxydgehaltes notwendig.

Theoretisch scheinen mir diese Ansichten schwer haltbar zu sein. Eine Änderung der Kohlendioxydmenge in einer Lösung muß wohl eine Änderung der Konzentration der CO_3^{--} -Ionen und diese eine Änderung der möglichen Menge der Ca^{++} -Ionen mit sich bringen. Wahrscheinlich spricht sich in den angeführten Versuchsergebnissen ebenso wie etwa in den so bekannten von TREADWELL und REUTER (1898), durch die viele Geologen irre geführt wurden, nur die große Neigung der Kalziumkarbonatlösungen aus, lange Zeit übersättigt zu bleiben (vgl. etwa die sehr lehrreichen Versuche von WELLS, 1915). Für unsere Frage ist aber gerade diese Neigung zur Übersättigung auch wieder sehr bedeutsam. Denn im allgemeinen wird für die physiologische Kalkfällung ja nur eine verhältnismäßig kurze Zeit — während die Pflanzen dem Sonnenlicht ausgesetzt sind — verfügbar sein. In dieser Zeit wird das metastabile Gleichgewicht der Lösung aber nur aufgehoben werden, wenn die Übersättigung ein hohes Vielfaches der stabilen Lösung beträgt.

Nun haben die Versuche von CAMERON und seinen Mitarbeitern (CAMERON und SEIDELL, 1902; CAMERON, BELL und ROBINSON, 1907) ergeben, daß zwar auch in Kochsalzlösungen die Löslichkeit des CaCO_3 mit dem Teildruck des CO_2 fällt, aber viel langsamer als im Süßwasser. Folgende Zahlen, die für eine Temperatur von 25°C bestimmt wurden, zeigen das:

1. Konzentration des NaCl , ungefähr entsprechend dem Meerwasser, 36 g in 1 l Lösung. Löslichkeit des CaCO_3 , in den Tabellen der genannten Forscher interpoliert:
 - a) Lösung im Gleichgewicht mit Laboratoriumsluft, deren CO_2 -Gehalt wohl etwas größer als im Freien angenommen werden muß, 135 mg/l;
 - b) „kohlendioxydfreie“ Lösung, 81 mg/l.
2. Reines Wasser:
 - a) bei normaler Kohlendioxydspannung (0,0003 Atmosphären) 55 mg/l;
 - b) in sog. kohlendioxydfreiem Wasser, d. h. in destilliertem Wasser mit Spuren von Kohlendioxyd, die ungefähr dem Minimum der Löslichkeit für Ca entsprechen, nach vielen ziemlich gut übereinstimmenden Angaben etwa 13 mg/l (vgl. SCHLOESING, 1872, S. 1555; WALKER, 1914, S. 425; HOLLEMAN, 1893, S. 135; JONES, 1914, S. 83; JOHNSTON und WILLIAMSON, 1916a, S. 980; KLÄHN, 1925, S. 731).

Stellen wir uns also vor, daß einem bei 25° und normaler CO₂-Spannung mit CaCO₃ gesättigten Wasser durch assimilierende Pflanzen das Kohlendioxyd bis auf Spuren entzogen wird, so würde das im Süßwasser eine 4,2fache, im Meerwasser aber nur eine 1,7fache Übersättigung geben. Es ist wohl anzunehmen, daß die zweite Lösung viel mehr geneigt sein wird, in ihrem Zustand zu beharren, als die erste.

Dazu kommt natürlich noch, daß die ungeheure, stets bewegte Wassermasse des Meeres durch den Einfluß der Vegetation überhaupt nicht leicht auch nur örtlich so sehr verändert werden wird, wie ein Süßwassersee. Das spielt aber hier keine Rolle, weil es ebenso für die paläozoischen Meere gilt.

Die paläozoischen Algen scheinen also darauf hinzuweisen, daß das Meer tatsächlich, wie auch sonst schon angenommen wurde, im Laufe der Zeit reicher an Salzen, vor allem an Kochsalz, geworden ist. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint auch die Tatsache, daß manche alte Gruppen, wie die Characeen, die Dipnoer, die Crossopterygier, die Ganoidfische und andere heute nur mehr im Süßwasser leben, vielleicht in einem anderen Licht. Sie könnten dorthin nicht nur vor überlegenen, höher entwickelten Feinden, sondern auch vor dem zunehmenden Salzgehalt ausgewichen sein, der für sie möglicherweise schwerer zu ertragen war, als vollständig süßes Wasser.

Auf die große Rolle, die eine Änderung des Salzgehaltes im Meer für die Physik der ganzen Erde spielen würde, kann ich hier nur kurz hinweisen. Schmelzpunkt und Temperatur der größten Dichte würden in einem süßen Ozean um mehrere Grade höher liegen, als in dem heutigen, so daß auch die Durchschnittstemperatur höher wäre. Ferner würde die Verteilung des CO₂ zwischen Meer und Atmosphäre wesentlich geändert. Einestails wird der Absorptionskoeffizient für dieses Gas durch einen NaCl-Gehalt etwas herabgesetzt (vgl. etwa Fox, 1909, S. 10). Andernteils nimmt aber die Gesamtmenge des gelösten CO₂ fast proportional mit der Alkalinität, d. h. mit der Menge der gelösten Karbonate, zu (vgl. bes. BUCH, 1917). Nun sahen wir schon, daß Salzwasser viel mehr kohlensauen Kalk lösen kann, als Süßwasser. Die Zunahme des Salzgehaltes wird also, falls der Grad der Sättigung mit CaCO₃ ungefähr gleich bleibt, zur Folge haben, daß sich die Verteilung des Kohlendioxydes zwischen Atmosphäre und Meer zugunsten des Meeres verschiebt. Das kann in der viel besprochenen, wenn auch noch nicht geklärten Weise weiter auf die Temperatur und auf die Lebewesen einwirken. Da die im Meer vorhandene Kohlendioxydmenge bekanntlich ein Vielfaches derer in der Atmosphäre ist, kann dieser Einfluß recht bedeutend sein.

Der Kalkfällung in Salzseen gegenüber versagt allerdings der vorgetragene einfache Erklärungsversuch. Denn bei hohen Konzentrationen des NaCl würde nach den angeführten Untersuchungen von CAMERON und anderen die Löslichkeit für CaCO₃ in kohlendioxydfreiem Wasser schließlich größer als in kohlendioxydhaltigem. Dann könnte überhaupt kein Kalk durch Kohlendioxydentzug gefällt werden.

Nehmen wir etwa eine Salzlösung, wie sie in den oberflächlicheren Teilen des Karabugas gefunden wurde (STAHL, 1905, S. 695; CLARKE, 1924, S. 169):

Temperatur 25° C,

spezifisches Gewicht 1,1395,

Cl-Gehalt 81,20 g in 1000 g Lösung. Da Cl rund die Hälfte aller gelösten Stoffe ausmacht, erhält man daraus den Salzgehalt mit 162,4 g in 1000 g Lösung, das ist 185 g in 1 l (= 1139,5 g).

Wenn es gestattet ist, diese ganze Menge durch NaCl ersetzt zu denken, ergäbe sich folgende Löslichkeit des CaCO_3 :

im Gleichgewicht mit Laboratoriumsluft 111 mg/l,
„kohlendioxidfrei“ 104 mg/l.

Hier würde also durch nahezu vollständigen Entzug des Kohlendioxydes nur mehr eine unmerkliche Übersättigung entstehen. Bei gesättigten Kochsalzlösungen, die in der Natur allerdings wohl kaum vorkommen, nimmt die Löslichkeit des CaCO_3 — wie erwähnt — infolge Entzuges des CO_2 sogar zu. In diesen Fällen kann die Kalkfällung durch Algen also wohl nicht als eine Folge des Kohlendioxydentzuges erklärt werden.

Ich habe mich wiederholt gefragt, ob ein höherer Teildruck des Kohlendioxydes in der Atmosphäre, der ja oft für das Paläozoikum vermutet wurde, nicht einen ähnlichen Einfluß auf die Kalkfällung haben könnte, wie ein geringerer Salzgehalt des Meeres. Voraussichtlich würde ein CO_2 -reicheres Meer mehr CaCO_3 enthalten, als das heutige. Wenn das Kohlendioxyd dann gänzlich entzogen würde, müßte eine stärkere Übersättigung entstehen. Leider verfüge ich über keine Zahlen für verschiedene Salzgehalte und CO_2 -Drucke, an denen das näher geprüft werden könnte.

b) Diatomeae.

Wenn wir uns nur an die allgemein anerkannten Vorkommen halten, können wir die Diatomeen bekanntlich bis in den Lias zurückverfolgen. Es zeigt sich dabei, daß die Floren der rezenten immer unähnlicher werden, je weiter wir in den Schichten hinuntersteigen. Im Paläozän und im unteren Eozän bestehen sie etwa zur Hälfte aus ausgestorbenen Gattungen und zu einem sehr großen Teil aus ausgestorbenen Arten. Im Mesozoikum kennt man vorwiegend die Gattungen *Pyxidicula*, *Coscinodiscus* und ausgestorbene Genera, wie *Actinoclava*.

Dieses scheinbar überzeugende Bild einer fortschreitenden Entfaltung des Stammes wird nun allerdings durch eine Reihe von Angaben gestört, nach denen vollständig aus rezenten Gattungen und auch Arten zusammengesetzte Diatomeengesellschaften schon im Mesozoikum und Paläozoikum auftreten sollen. Sie rühren von O'MEARA (1857) für die Oberkreide, HEINRICH (1913) für die Obertrias, CASTRACANE (1875, 1876 und auch schon von früher) für das Oberkarbon und anderen, besonders aber neuerdings von ZANON (1928—30) für Karbon, Perm und Trias. Keine dieser Angaben konnte mich ganz überzeugen. Wie sie entstanden sind, ist allerdings in vielen Fällen schwer zu erklären.

Bei HEINRICH vermute ich Verwechslung von Präparaten. Sie ist einem vielbeschäftigten Arzt, der nur wenige freie Stunden der Paläontologie widmen konnte, gewiß zu verzeihen. Er fand die Diatomeen in einem einzigen Gesteinsstückchen massenhaft, während sie in den anderen derselben Stelle vollständig fehlten. Auch waren sie ausgezeichnet erhalten, viel besser, als die in denselben Schichten auftretenden, doch bedeutend kräftigeren Radiolarien.

EDWARDS (1893) scheint diluvial umgeschwemmten New red für anstehenden gehalten zu haben.

CASTRACANE's Funde, die jüngst durch ZANON (1928) bestätigt wurden, sind vielleicht am ehesten so zu erklären, daß Kohlen, die sehr trocken aus den Gruben kommen, nicht selten zur Verminderung des Staubens mit Wasser begossen werden. Wenn dieses Wasser aus Tümpeln entnommen wird, mag es reich an Diatomeen sein, deren äußerst zarte Schälchen entlang feinsten Spalten wohl auch mit einem kapillaren Wasserstrom ein Stück weit in die Kohle hineingesaugt werden können. Ganz vereinzelte marine Frusteln können in solche Pfützen wohl eingeweht sein. Übrigens kommen bekanntlich an manchen Stellen einzelne meerische Arten sogar in beträchtlicher Stückzahl zusammen mit einer typischen Süßwasserflora vor (FRENGUELLI 1925, S. 315). Wie mir Herr Prof. R. KRÄUSEL unlängst mitteilte, hat er aus dem Inneren von Steinkohlenproben Diatomeen gewonnen, die noch Plasmareaktion zeigten, also sicher rezent waren.

Daß CASTRACANE auch DAWSON unter den Verfassern anführt, die im Karbon Diatomeen gefunden haben, beruht auf einer Verwechslung von *Pinnularia* EHRENBURG, der bekannten Süßwasserdiatomee, mit *Pinnularia* LINDLEY & HUTTON, der Wurzel einer höheren Pflanze, wahrscheinlich eines Calamiten (vgl. DAWSON, 1868, S. 445). Die doppelte Verwendung des Namens kommt wohl daher, daß die Diatomeen früher vielfach für Tiere gehalten wurden. Das Beispiel zeigt auch, daß der Gebrauch gleicher Gattungsnamen in den beiden Reichen doch nicht immer so harmlos ist, wie es gerne hingestellt wird.

GRÜSS (1928) gibt aus dem Devon zwar keine rezenten Gattungen und Arten, aber doch eine Reihe von Diatomeen an. Ich habe diesem Fund früher große Bedeutung beigemessen (PIA, 1929). Nach brieflichen Auskünften, für die ich Herrn Dr. KOLBE, der das Material kennt, zu danken habe, scheint er mir jetzt doch auch nicht gesichert.

Am merkwürdigsten sind wohl die Angaben über das Auftreten reicher Diatomeenfloren, die so gut wie ausschließlich aus heute noch lebenden Süßwasserarten bestehen, in verschiedenen mesozoischen und jungpaläozoischen Gesteinen (O'MEARA, 1857; ZANON, 1929 und 1930). Teilweise handelt es sich dabei unzweifelhaft um rein marine Gesteine, die auch von terrigenen Einschwemmungen ziemlich frei sein dürften, so bei dem Diploporenkalk von Valsorda bei Predazzo in den Dolomiten (ZANON, 1930, S. 91). Die Floren deuten auf ein von dem heutigen nicht merklich verschiedenes Klima der Fundstellen. Auch Arten kühler Bergbäche, für die in der triadischen Geographie Europas wohl kein Platz ist, finden sich in ihnen.

Es wäre verlockend, in diesen Diatomeengesellschaften eine glänzende Bestätigung für meine Annahme eines süßen Meeres während der älteren geologischen Zeiten zu sehen. Ich bin also gewiß nicht voreingenommen gegen die Ergebnisse der genannten Forscher. Trotzdem vermag ich sie — vielleicht aus übertriebener Zweifelsucht — nicht als gesichert anzusehen. Gegen sie spricht:

1. Die klimatische Zusammensetzung der Floren, die nicht zu unserem sonstigen Bild, besonders der mittleren Trias und tieferen Obertrias, paßt.
2. Die schon erwähnte Entwicklung der Diatomeen während des Tertiärs, von der aus sich kein Zusammenhang mit den angeblich mesozoischen und paläozoischen Floren herstellen läßt.
3. Die Analogie mit anderen Algengruppen, in denen niemals rezente Arten aus dem Mesozoikum bekannt geworden sind. Man muß sich dabei vor Augen halten, daß die Diatomeen ja nicht etwa sehr primitiv, sondern trotz ihrer Einzelligkeit sicherlich — wenn auch auf einem eigentümlichen Weg — sehr hoch entwickelt sind. Man kann sie wohl ruhig mit den Siphoneen in Vergleich setzen.
4. Die von O'MEARA beschriebenen Diatomeen aus der Weißen Schreibkreide Irlands wären wohl auch zu jung, als daß man sie durch eine wesentlich abweichende Zusammensetzung des Meerwassers erklären dürfte.

Ich muß also immer noch vermuten, daß die besprochenen Beobachtungen auf irgend welchen bisher nicht entdeckten Verunreinigungsmöglichkeiten beruhen. Ich betone, daß diese keineswegs in den angewandten, sehr sorgfältigen Präparationsmethoden stecken müssen. Das Verdienst ZANON's, der die hochwichtige Frage der vorjurassischen Diatomeen erst wieder in Fluß gebracht hat, soll durch meine Ausführungen überhaupt in keiner Weise geschmälert werden. Es wäre sehr wünschenswert, wenn einmal eine größere Anzahl von ganz frischen Gesteinen aus recht trockenen Stollen geprüft würde.

Meiner Vermutung nach wird es also wohl dabei bleiben, daß die Diatomeen erst im Mesozoikum erschienen sind, wobei ja nicht gerade der Lias die unterste Grenze sein muß. Wie vereinbart sich das nun aber mit ihrer grundlegenden Verschiedenheit von den anderen Algen, die von den Botanikern als ein Hinweis auf sehr hohes Alter aufgefaßt wird?

Es schien bis vor kurzem, daß der Besitz eines Kieselpanzers mit der Organisation der Diatomeen unzertrennlich verbunden ist. Das

wurde auch durch RICHTER's Beobachtung (1906) nahegelegt, daß SiO_2 den Diatomeen zum Leben unentbehrlich ist. Nun fanden aber kürzlich BACHRACH und LEFÈVRE (1929), daß bei der Zucht auf Gelatine, und zwar auch, wenn diese reichlich Silizium enthält, manche Diatomeenarten mehr oder weniger rasch ihren Panzer verlieren. Sie leben im nackten Zustand noch viele Monate lang weiter, wobei sie sich auch reichlich teilen. Daraus geht jedenfalls hervor, daß die Diatomeen ohne Kieselpanzer leben können. Dieser mag also eine verhältnismäßig späte Erwerbung sein. Dadurch würden die Standpunkte des Geologen und des Botanikers vereinbar.

Die Bedingungen, unter denen der Panzer verloren geht, sind noch nicht geklärt. Wenn man aber annehmen dürfte, daß die Diatomeen erst verhältnismäßig spät in das Süßwasser eingewandert sind und daß das Meer früher anders als heute zusammengesetzt war, ließe sich das späte Auftreten der Verkieselung vielleicht verständlich machen. Bis wir die äußeren Einflüsse, die für das Vorhandensein oder Fehlen des Panzers maßgebend sind, kennen, werden weitere Vermutungen über die Zusammensetzung des paläozoischen Ozeans möglich sein. BACHRACH und LEFÈVRE haben den Panzerverlust ganz vorwiegend bei meerischen Arten — ausnahmsweise allerdings auch bei Süßwasserformen — beobachtet.

Ich werde auf die Frage der paläozoischen Diatomeen in einem Sammelreferat im „Neuen Jahrbuch für Mineralogie usw.“ näher eingehen.

2. Temperaturveränderungen.

a) Die Schizophyceen und die Temperatur des archaischen Urmeeres.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Spaltalgen un-
gemein hohe Temperaturen, bis zu 85°C aushalten können. Die am
einfachsten gebauten von ihnen, die einzelligen und unter den Kolonien
die ohne Heterozysten, gehen darin am weitesten. Von mehreren Seiten
wurde das als eine uralte Anpassung an das Leben in einem heißen
Urozean angesehen (vgl. SETCHELL, 1898; GLOCK, 1923; PIA, 1924a).
Allerdings scheinen der Annahme einer beträchtlichen Erwärmung des
Meeres von unten, von einer heißen Erdkruste her große physikalische
Schwierigkeiten entgegenzustehen. (Den Hinweis darauf verdanke ich
Herrn Kollegen G. KIRSCH). Ich möchte es aber fast für das richtigere
halten, die paläontologischen Beobachtungen zunächst möglichst für sich

auszuwerten und dann erst zu sehen, welche physikalische Theorie ihnen am besten gerecht wird.

Aus morphologischen und ökologischen Gründen ist es wahrscheinlich, daß die Spaltalgen und Spaltpilze die ältesten Gruppen heute noch lebender Organismen sind. Es schien eine Zeitlang, daß diese Vermutung auch paläontologisch bis zu einem gewissen Grade gestützt sei. Denn GRUNER (1923 und 1925) glaubte Spaltalgenreste in archaischen Schichten Nordamerikas nachgewiesen zu haben. Man wird aber zugeben müssen, daß HAWLEY's Zweifel gegen die organische Natur der beschriebenen Gebilde (1926) ein beträchtliches Gewicht haben.

b) Die Dasycladaceen und die Kälteperioden.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß während des Alttertiärs in den süd- und mitteleuropäischen Meeren eine reiche Wirtelalgenflora gelebt hat, die in ihrer ganzen Zusammensetzung — von mehreren ausgestorbenen Gattungen abgesehen — deutlich an diejenige der heutigen Tropenmeere erinnert. Mit dem Herannahen der Eiszeit verschwindet diese Algengesellschaft und heute treffen wir in den europäischen Meeren nur wenige Arten, die zu systematisch weit voneinander entfernten Gattungen, *Dasycladus* und *Acetabularia*, gehören.

Eine ähnliche Verarmung der Dasycladaceenflora trat schon im Verlauf der oberen Trias und des Lias ein. Ihr Höhepunkt scheint im Rhät zu liegen, aus dem wir bisher noch keine Wirtelalgen kennen. Aber auch im Nor und im Lias Europas sind nur ganz wenige Arten der Gattungen *Gyroporella* und *Griphoporella*, *Sestrophæra* und *Palaeodasycladus* nachgewiesen. Dagegen schließt sich die einzige tropische norische Flora, die wir kennen, durch die reichliche Entwicklung von *Macroporella* an die europäische Mitteltrias an (PIA, 1924b). Ich habe schon bei früherer Gelegenheit zu zeigen versucht, daß auch diese Veränderungen mit einer Temperatursenkung zusammenhängen dürften, für die es an anderen Anzeichen nicht vollständig fehlte (PIA, 1920, S. 184 bis 185).

Nun wiederholt sich eine ganz ähnliche Erscheinung aber noch einmal in viel älteren Schichten, nämlich im Ordovizium und Silur der Umgebung der Ostsee. Im Ordovizium treffen wir dort eine der reichsten überhaupt bekannten Wirtelalgenfloren mit teilweise hoch spezialisierten Gattungen, wie *Cyclocrinus*, *Coelosphaeridium*, *Mastopora*, *Apidium*. Auch das Obersilur von Gotland ist reich an Algen, sie gehören aber vorwiegend zu den Porostromen und Solenoporaceen. Die Dasycladaceen sind nur durch wenige Arten der primitiven Gattung *Rhabdoporella* vertreten (ROTHPLETZ, 1913).

Es ist nun höchst bemerkenswert, daß man im nördlichen Norwegen um die Wende des Ordoviziums und Silurs eine Vergletscherung nachweisen kann. HOLTEDAHN (1918, S. 309 ff., 1919, S. 103—107) versetzt sie in das obere Ordovizium, STILLE (1924, S. 69) aus theoretischen Gründen in das obere Obersilur. Das ist für uns nicht sehr wichtig, weil die Abkühlung selbst jedenfalls länger gedauert haben wird als die Vereisung.

Die Wirtelalgen haben sich also auch in diesem Fall als empfindliche Wärmemesser erwiesen.

Daß der ganze Vorgang sich im Altpaläozoikum wesentlich weiter im Norden abspielt als im Mesozoikum und im Känozoikum, deutet vielleicht auf eine gleichmäßigere, in den hohen Breiten durchschnittlich wärmere Temperatur zu jener Zeit — wenn man nicht lieber eine Polverschiebung annehmen will.

Die hochspezialisierten *Cyclocrineae* sind mit dem Ordovizium nicht etwa gänzlich ausgestorben, denn wir treffen ihre wenig veränderten Nachkommen ja noch im Karbon; *Mizzia*, vielleicht auch *Epi-mastopora*. Sie wurden offenbar nur nach dem Süden verdrängt. (Vgl. über alle die genannten Formen HIRMER, 1927).

Zusatz während des Druckes: Durch meine im Anschluß an den botanischen Kongreß ausgeführten paläophykologischen Untersuchungen im englischen Kohlenkalk bin ich zu folgenden Überlegungen angeregt worden: Das Devon ist — soweit bisher bekannt — ungemein arm an Kalkalgen, viel ärmer als irgend eine andere Formation. Nur wenige, wahrscheinlich zu den Spaltalgen gehörige Vorkommen sind bisher daraus beschrieben worden (WETHERED, 1892, S. 378; ROTH-PLETZ, 1914; SCHINDEWOLF, 1925). Dieser Umstand kann kaum durch dauernden Wärmemangel erklärt werden. Dagegen sprechen die anderen meerischen Lebewesen, obwohl auch die Foraminiferen im Devon auffallend zurücktreten. Vergleicht man die Kalkalgenfloren der dem Devon vorhergehenden und nachfolgenden Verbände, so zeigt sich eine besondere Ähnlichkeit des Obersilurs mit dem Kohlenkalk, des Ordoviziums aber mit Oberkarbon und Perm. Ich beschränke mich im Folgenden, um weitschweifige systematische Erörterungen zu vermeiden, auf Gattungen, die ich gegenwärtig zu den Grünalgen rechne. Stellt man diejenigen altpaläozoischen Genera, die im Jungpaläozoikum wiederkehren oder sehr nahe Verwandte haben, zusammen, so ergibt sich folgende Übersicht (für die ich einige noch unveröffentlichte eigene Beobachtungen mitbenutze):

Ordovizium	Silur	Devon	Unterkarbon	Oberkarbon + Perm
<i>Dimorphosiphon</i> <i>Palaeoporella</i> <i>Vermiporella</i> <i>Dasyoporella</i> <i>Coelosphaeridium</i> <i>Mastopora</i>	<i>Hedstroemia</i>		<i>Mitcheldeania</i>	<i>Gymnocodium</i> <i>Boueina</i> <i>Vermiporella</i> <i>Anthracopora</i> <i>Mizzia</i> <i>Epimastopora</i>

Man hat unwillkürlich den Eindruck, daß hier ein zyklischer Vorgang vorliegt, bei dem die Gruppen, die zuletzt aus Europa verdrängt wurden, zuerst wieder einwandern. Zur Erklärung eines solchen Geschehens käme von allen Ursachen, die ich bisher prüfte, vielleicht am ehesten eine Änderung im kurzwelligen Teil des Sonnenspektrums in Betracht, deren Bedeutung WILSER jüngst (1930) hervorgehoben hat. Daß *Girvanella* verhältnismäßig wenig betroffen wurde, wäre einer solchen Deutung nicht ungünstig, da die Schizophyceen im ganzen wohl weniger lichtbedürftig sind, als die Chlorophyceen. Der weiter oben erwogene Zusammenhang zwischen Florenänderung und Eiszeit soll durch diese Ausführungen nicht widerlegt werden. Vorübergehende Abkühlung und länger dauernde Änderung des Lichtes können leicht zusammengewirkt haben, wie sie ihrerseits von derselben Ursache herühren mögen.

3. Algen als Leitversteinerungen.

Bisher spielen die Algen als Leitfossilien hauptsächlich in jüngeren Schichten eine Rolle. Die Dasycladaceen sind in der Trias, die Corallinaceen im Tertiär von hervorragender Bedeutung. Durch die sorgfältigen Aufsammlungen J. PFENDER's dürften jene auch für die Kreide bald wichtig werden.

In einem besonderen Fall scheint sich der Leitwert einer Algenflora aber auch für das jüngste Paläozoikum zu bewähren (vgl. PIA, 1928, S. 230). In dunklen Kalken des Bükk-Gebirges in Ungarn wurde eine Vergesellschaftung von Grünalgen gefunden, die ganz an diejenige im oberpermischen *Bellerophon*-Kalk erinnert. Hauptsächlich sind die Gattungen *Mizzia* und *Gymnocodium* vertreten. Das Gestein galt früher auf Grund der Fauna für karbonisch. Ich habe in der genannten Arbeit die Vermutung gewagt, daß diese Einreihung noch keine endgültige ist.

Inzwischen schreibt mir Herr Dr. G. RAKUSZ, daß er die Fundorte besucht hat. Er fand zwischen den Gesteinen mit den größeren Tierresten und denen mit den Algen bedeutende, bisher unbekannte Störungen. Die Algenkalke hält er auf Grund der darin vorkommenden Foraminiferen für unterpermisch. Leider kennen wir noch keine Algenflora, die sicher dieses Alter hat. Es ist durchaus möglich, daß sie sich von der bisher untersuchten oberpermischen nicht wesentlich unterscheiden würde. In diesem Punkt versagen die Meerespflanzen also noch infolge ungenügender Untersuchungen. Sie haben aber jedenfalls den ersten brauchbaren Hinweis zum besseren Verständnis des geologischen Baues des Jungpaläozoikums im Bükk-Gebirge geliefert. Während des Druckes dieser Zeilen hat RAKUSZ eine ausführliche Arbeit über das Karbon und Perm des Bükk-Gebirges veröffentlicht (1930).

4. Phylogenetische Fragen.

a) Schizophyceen und Rhodophyceen.

Unter den knolligen Kalkalgen des Paläozoikums, die (im Gegensatz zu den Spongiostromen) eine deutliche pflanzliche Struktur zeigen, kann man hauptsächlich zwei Gruppen unterscheiden, die ich als Porostromen und Solenoporaceen zusammengefaßt habe (HIRMER, 1927). Sie unterscheiden sich in der Regel gut durch zwei Hauptmerkmale.

Bei den Porostromen sind die Röhren locker angeordnet, so daß sie einander kaum gegenseitig abflachen, und nicht durch Querwände gegliedert. Dieses Fehlen von Querwänden wurde oft so ausgelegt, als müßten die Fossilien zu den Siphoneen gehören. Das halte ich nicht für zwingend. In der Regel wird es sich um Zellfäden handeln, an denen aber nur die äußeren Teile der Scheiden verkalkt waren. Wahrscheinlich gehört die Hauptmenge der Porostromen zu den Schizophyceen, unter denen wir heute weitaus die meisten vergleichbaren Kalkbildungen finden.

Bei den Solenoporaceen stehen die Zellreihen dicht, so daß sie einen vieleckigen Querschnitt annehmen, und Querwände sind deutlich zu erkennen, wenn auch oft sehr zart.

Nun gibt es aber verschiedene Arten, bei denen das eine oder das andere dieser Merkmale weniger gut ausgebildet ist. Ich nenne etwa *Epiphyton fasciculatum* CHAPM. aus dem Kambrium, das ursprünglich als „*Solenopora-like organism*“ beschrieben worden war und verweise besonders auf Taf. 1, Fig. 16 bei GORDON (1920), im Vergleich zu Taf. 1, Fig. 5, die das viel lockerer gebaute *Epiphyton grande* GORDON darstellt.

Weniger Wert möchte ich auf die Gattungen *Pycnoporidium* und *Stenoporidium* YABE & TOYANA (1928) legen. Bei ihnen sind Querwände nur in unregelmäßigen, oft ziemlich großen Abständen vorhanden. Die Röhrchen sind ziemlich weit voneinander entfernt. Ich sehe von ihnen deshalb ab, weil sie dem jüngeren Mesozoikum angehören, also einer Zeit, in der Übergänge zwischen großen Algengruppen nicht zu erwarten sind, besonders aber deshalb, weil mir ihre Algennatur wegen der eigentümlichen, konkaven Gestalt der Querwände nicht sicher ist (vgl. auch PIA, 1930, S. 129).

Das Vorkommen solcher Fossilien von zweifelhafter Stellung ist nun sicher gar kein Beweis für eine nähere Verwandtschaft der Porostromen und Solenoporaceen. Dazu sind die vergleichbaren Merkmale gerade bei diesen Algen viel zu wenig zahlreich und bezeichnend. Man wird aber durch den paläontologischen Befund doch angeregt zu fragen, ob für eine solche Verwandtschaft nicht auch andere Anhaltspunkte vorliegen. Ich möchte deshalb an die Arbeiten von ISHIKAWA (1921 und 1924) erinnern. Er kommt auf Grund seiner Untersuchungen an *Prasiola*, *Enteromorpha*, *Thorea* und *Compsopogon* zu dem Schluß, daß die *Bangiales* einen Übergang von den Schizophyceen zu den Florideen vermitteln. Diese Abstammungsreihe hat keine nähere Verbindung mit der der Flagellaten und Chlorophyceen. ISHIKAWA weist besonders auf das Fehlen von Geißeln in der ersten Reihe hin, sowie auf das Vorhandensein eigentümlicher Farbstoffe, des Phykozyanin oder Phykoerythrin oder (bei den *Bangiales*) auch beider.

Selbstverständlich schließt eine solche Vorstellung den Gedanken ein, daß die Sexualität in verschiedenen Stämmen der Pflanzen selbständig ausgebildet worden ist. Das wird ja aber auch von anderen Forschern zum Teil sehr entschieden vertreten (vgl. etwa JOST, 1923, S. 190). Andere, teilweise recht bedeutsame Schwierigkeiten, die dem von ISHIKAWA angenommenen Zusammenhang entgegenstehen, hat beispielsweise GEITLER (1926, S. 237) zusammengestellt (vgl. auch ZIMMERMANN, 1930, S. 40—41). Offenbar handelt es sich bei den besprochenen Gedanken nur um Möglichkeiten, die aber vielleicht mehr als bisher beachtet werden sollten. Über die phylogenetische Bedeutung der Merkmale wissen wir a priori nichts und allgemeine Aussagen sind über sie nicht möglich. Eine Eigenschaft kann in einer Gruppe streng an einen Verwandtschaftskreis gebunden, in einer anderen wiederholt selbständig entstanden sein. Ob man mit GEITLER annehmen will, es sei „leichter vorstellbar, daß die Rotalgen ihre beweglichen Stadien verloren haben, als daß ihre Zellorganisation unabhängig von den Flagellaten ein zweites Mal entstanden ist“, bleibt mehr oder weniger Gefühlssache; besonders

wenn man bedenkt, daß die erste der beiden möglichen Entwicklungen uns als ausgesprochen unzweckmäßig, die zweite aber als eine verständliche Anpassung erscheinen muß.

b) Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Grünalgen.

a. Dasycladaceen und Codiaceen.

Ich habe schon bei früheren Gelegenheiten öfter hervorgehoben, daß die Erforschung der geologischen Geschichte der Dasycladaceen unsere Vorstellungen über ihre phylogenetischen Verhältnisse nicht nur im einzelnen sondern auch im allgemeinen sehr geändert hat. Die Botaniker waren offenbar auf Grund der rezenten Gattungen allein geneigt, für die Stammform der Wirtelalgen einen gedrungenen Bau mit wenigen Ästen anzunehmen. Dann lag ein Vergleich mit Valoniaceen, etwa *Siphonocladus* oder *Valonia*, nahe, wozu paßt, daß auch bei dieser Familie gelegentlich eine schwache Kalkkruste vorkommt.

Die paläontologische Untersuchung hat nun aber gezeigt, daß wir uns die ältesten Dasycladaceen sehr langgestreckt, mit äußerst zahlreichen aber kleinen Wirtelästen vorstellen müssen, etwa nach Art von *Rabdoporella* oder *Vermiporella* (vgl. zu diesem ganzen Abschnitt wieder HIRMER, 1927). Zwar gibt es auch im Ordovizium schon kugelförmige Wirtelalgen, die ja in anderem Zusammenhang bereits erwähnt wurden. Diese kommen aber als Ausgangsformen nicht in Betracht, weil sich von ihnen wegen ihrer hohen Spezialisierung weder die langgestreckten paläozoischen Formen noch die Diploporen der Trias ableiten lassen. Sie bilden zweifellos einen im Perm erlöschenden Seitenast.

Es ist mir nun schon immer aufgefallen, daß besonders *Vermiporella* eine ziemliche große Ähnlichkeit mit einzelnen Schläuchen mancher Codiaceen, vor allem *Udotea*, hat (PIA, 1922, S. 79; vgl. auch die Abbildung bei PIA, 1926, S. 128, Fig. 56). Diese Schläuche tragen nämlich bei den stärker verkalkten Arten kurze seitliche Ausstülpungen, die offenbar dem Gasaustausch durch die Kalkhülle hindurch dienen. Man könnte sich vorstellen, daß Codiaceen und Dasycladaceen von einer gemeinsamen Ahnenform abstammen, die aus einem langen Schlauch mit einer ziemlich dicken Kalkhülle und mit vielen, unregelmäßig gestellten seitlichen Ausstülpungen bestand. Allerdings müßte diese Ahnenform wohl weit in das Präkambrium zurückversetzt werden, weil ja im Ordovizium schon sehr hoch entwickelte Dasycladaceen, wie die *Cyclocrineae* und Codiaceen, wie *Dimorphosiphon* bekannt sind.

Daß gerade bei dieser so alten Gattung die Trennung zwischen Markschläuchen und Radialschläuchen ungewöhnlich scharf ist, macht

die Annahme einer Verwandtschaft mit den Dasycladaceen wohl noch einleuchtender. Manche der bei HÖEG (1927) abgebildeten Glieder von *Dimorphosiphon* könnte man fast als ein Bündel durch Kalk miteinander verkitteter Dasyporellen beschreiben.

Sonderbar ist es, daß bei manchen Udoteen die seitlichen Ausstülpungen deutlich in Wirteln gestellt sind (vgl. PIA, 1926, S. 128, Fig. 56 b). Nun kann man darin allerdings kein altes, den beiden Familien gemeinsames Merkmal erblicken, weil ja die paläozoischen „Wirtelalgen“ (von zweifelhaften Ausnahmen abgesehen) noch keine Wirtel hatten. Vielleicht ließe sich aber in diesem Fall ein auch sonst in der Stammesgeschichte oft angewendeter Gedanke heranziehen. Es sollen nämlich Gruppen gemeinsamer Abstammung auch im weiteren Verlauf ihrer getrennten Entwicklung oft im selben Sinne abändern. Durch die Häufigkeit paralleler Umformungen, die Erscheinung der sog. Stammgarben, wird eine solche Vermutung ja tatsächlich nahegelegt. Man wird sich wohl zu denken haben, daß in ähnlichen Erbanlagen oft gleichartige Mutationen auftreten. Der Umstand, daß beispielsweise bei verschiedenen Nagetiergattungen im wesentlichen übereinstimmende Gene nachzuweisen sind (BAUR, 1922, S. 124) deutet wohl in demselben Sinn. Dann könnte die unabhängige Ausbildung von Wirteln in den beiden besprochenen Algenfamilien doch als ein gewisses Anzeichen für ihre nähere Verwandtschaft angesehen werden. Es wäre sozusagen in dieser ganzen Gruppe eine „Neigung zur Ausbildung von Wirteln vorhanden“, strenger ausgedrückt, der Genotypus in dieser Gruppe wäre so beschaffen, daß verhältnismäßig leicht durch Mutation ein Wirtelstellungsfaktor entstehen kann.

β. Dasycladaceen und Characeen.

Daß zwischen den Wirtelalgen und den Armleuchtergewächsen ein — wenn auch entfernterer — phylogenetischer Zusammenhang bestehen mag, ist kein neuer Gedanke (vgl. WILLE, 1909, S. 120). Die paläontologischen Funde scheinen mir aber geeignet, einer solchen Vermutung größere Beachtung zu erwerben. Vor allen Dingen zeigen sie, daß die lebenden Characeen nur ein geringer Rest einer einst weitaus mannigfaltigeren Gruppe sind. Gattungen wie *Lagynophora*, *Clavator*, *Palaeochara* beweisen dies (vgl. HIRMER, 1927, S. 89—91). Wenn meine Vermutung richtig ist, daß auch *Trochiliscus* zu den Charophyten gehört, müßten wir ferner annehmen, daß diese im Paläozoikum auch das Meer bewohnt haben. Ja es ist vielleicht nicht einmal gar so sicher, ob das Vorkommen von Characeenfrüchten in wesentlich jüngeren meerischen Gesteinen wirklich durchwegs durch Einschwemmung zu erklären ist

(vgl. etwa GROVES & BULLOCK-WEBSTER, 1924, S. 78). Daß eine solche Verschiebung in der Verbreitung nicht notwendig auf einer Änderung in den Lebensansprüchen der Alge beruhen muß, sondern vielleicht teilweise mit einer anderen Zusammensetzung des Meeres zusammenhängt, habe ich schon angedeutet (S. 6).

Es gibt ferner im Paläozoikum eine ganze Anzahl von Arten, die sowohl an Charophyten als an Dasycladaceen erinnern, ohne daß man sie bisher einer dieser Gruppen im heutigen Sinn zuweisen konnte. Ein Teil von ihnen wird zu der Gattung *Chaetocladus* WHITF. zusammengefaßt (vgl. HIRMER, 1927, S. 106).

„*Chaetocladus*“ *sardesoni* RUEDEM. aus dem Ordovizium von Minnesota habe ich schon früher von dieser Gattung abgetrennt. Er scheint sich mir von allen diesen Arten am meisten den Dasycladaceen zu nähern und erinnert in der Tat ganz außerordentlich an *Oligoporella*.

Chaetocladus capillatus HÖEG aus dem Obersilur Norwegens besteht aus langen, unverzweigten Stämmen mit vielen Querzonen einfacher, niemals gegabelter Haare. Jede Zone ist aus 1—4 dicht zusammengedrängten Wirteln von Zweigen zusammengesetzt. Dazwischen ist der Stamm nackt. Es ließ sich nicht nachweisen, daß er nach Art einer großen, hohlen Stammzelle gebaut sei.

Chaetocladus plumula WHITF. aus dem Ordovizium von Wisconsin unterscheidet sich von *Chaet. capillatus* dadurch, daß die Haare nur in je einer Reihe stehen, aber selbst verzweigt sind.

In jüngster Zeit hat FLORIN (1929) aus wesentlich jüngeren Schichten, nämlich aus dem Zechstein (Perm), eine Alge, *Piaea*, beschrieben, die ebenfalls hier zu erwähnen ist. Auch bei ihr ist eine Hauptachse vorhanden, die schwach verkalkt und mit zahlreichen, sechszähligen Wirteln von Kurztrieben bedeckt ist. Sowohl Kurztriebe als Langtriebe scheinen aus einfachen Reihen großer Zellen aufgebaut zu sein. Hie und da entsteht in der Achsel eines Kurztriebes ein Seitenast, der wie der Hauptstamm gebaut ist. An Characeen erinnert bei dieser Gattung außer der schwachen Verkalkung besonders die Art der Abzweigung der Nebenachsen. Der Aufbau ist aber allem Anschein nach viel einfacher. Von den bezeichnenden Knoten der Armleuchtergewächse ist bei der permischen Gattung nichts bekannt. FLORIN vergleicht sie denn auch vor allem mit Dasycladaceen und Valoniaceen, ohne sie aber in eine dieser Familien einreihen zu können.

Die bisher vorliegenden Funde sind jedenfalls noch unzulänglich. Möglicherweise deuten sie aber darauf hin, daß im Paläozoikum eine größere Gruppe verwandter, teils verkalkter, teils unverkalkter Grün-

algen vorhanden war, deren heutige Ausläufer einesteils die Dasycladaceen, andernteils die Characeen wären. In noch älterer Zeit mag diese Gruppe mit den Codiaceen zusammengehangen haben.

Sollten die von mir über mögliche Zusammenhänge zwischen Algengruppen gemachten Andeutungen sich später eingehender anwenden lassen, so würden sie eine gewisse Umwertung der Merkmale begründen. Bestimmte stets wiederkehrende Entwicklungsrichtungen in bezug auf scheinbar recht äußerliche Eigenschaften, wie Wirtelstellung der Kurztriebe oder Kalkabscheidung, hätten eine größere systematische Bedeutung, als bisher von den meisten angenommen wurde. In gewissem Sinne wäre das eine Weiterbildung von Ansichten, die A. u. E. S. GEPP der Einteilung der Codiaceen zugrunde gelegt haben (1911, S. 3—7). Es ist mir auch klar, daß ich damit teilweise in den Spuren G. STEINMANNs wandle. Doch war ich immer schon der Meinung, daß dessen allgemeine Grundsätze einen gesunden Kern enthalten und daß nur die Art ihrer Anwendung recht wenig glücklich war.

Zum Teil ist die Bevorzugung äußerer Merkmale beim Aufsuchen stammesgeschichtlicher Zusammenhänge freilich nichts anderes als ein Ausdruck der Unvollkommenheit der paläobotanischen Methode, der die Erkenntnis der Zytologie eben verwehrt ist. Damit müssen wir uns abfinden, wenn wir die einzigen wirklich vorliegenden Urkunden der Entwicklung überhaupt auswerten wollen. Soweit diese psychologische Beeinflussung unbemerkt bleibt, bildet sie aber sicher eine ernste Gefahr. Deshalb sei hier ausdrücklich auf sie hingewiesen.

c) Zur Abstammung der Kormophyten.

Weil ich mich schon dazu habe verleiten lassen, diesen Gegenstand in die Ankündigung meines Vortrages mit aufzunehmen, will ich — wenn auch mit einigem Widerstreben — auf ihn eingehen, jedoch nur ganz kurz, da er sich größtenteils auf Gebiete erstreckt, in denen andere viel mehr zu Hause sind, als ich. Die soeben angedeuteten Schwächen der paläobotanischen Methode zeigen sich hier vorläufig noch besonders deutlich. Es ist mir wieder nur darum zu tun, Möglichkeiten hervorzuheben, nicht Entscheidungen zu versuchen. Herrn Prof. C. MEZ, der viele einschlägige Fragen wiederholt brieflich mit mir erörtert hat, danke ich sehr für seine wertvollen Anregungen.

Viele Fachgenossen sind sicher so sehr von der stammesgeschichtlichen Beständigkeit des pflanzlichen Farbstoffes überzeugt, daß für sie

die Frage der Abstammung der Kormophyten in großen Zügen nicht zweifelhaft ist. Die höheren Pflanzen können nur auf die Grünalgen zurückgehen. Ich bitte nun aber, für einige Minuten von diesem Standpunkt abzugehen und sich vielleicht dabei auch an das zu erinnern, was ich soeben (S. 15) über die Unmöglichkeit gesagt habe, den stammesgeschichtlichen Wert irgendwelcher Merkmale allgemein festzulegen. Wir wollen probenhalber annehmen, daß der Farbstoff der Pflanzen sich auch im Laufe der späteren Phylogenie, besonders bei sehr eingreifenden Änderungen der Lebensweise, umbilden kann. Unter dieser Voraussetzung ergeben sich zwei Hauptmöglichkeiten für die Kormophyten: Ableitung von den Grünalgen oder von den Braunalgen. Denn die Rotalgen kommen auch dann aus vielen offensichtlichen Gründen, z. B. wegen des schon früher erwähnten Fehlens der Geißeln, nicht in Betracht.

Die Ableitung der Kormophyten von den Grünalgen fußte auf der Überzeugung, daß die *Bryophyta* und die *Pteridophyta* phylogenetisch zusammengehören. Sie ist in den Lehrbüchern, z. B. bei WETTSTEIN, so vollständig und klar dargelegt, daß es überflüssig ist, bei ihr zu verweilen. Meinungsgegensätze bestehen hauptsächlich in bezug auf die Art der Einreihung der Moose, das Verhältnis der *Musci* zu den *Hepaticae*. Das ist ja alles so bekannt, daß ich darauf nicht einzugehen brauche.

Man wird aber auf jeden Fall zugeben müssen, daß die Lücke zwischen den Chlorophyceen und den Moosen recht groß ist. Sie wird auch durch keinerlei bekannte Formen überbrückt.

Auffallend ist ferner die äußerst geringe Rolle, die fossile Moose spielen. Zwar können wir neben den *Hepaticae* wahrscheinlich auch *Musci* bis in das Karbon zurückverfolgen (vgl. bes. WALTON, 1925 und 1928). Sie gehören aber zu den seltensten pflanzlichen Resten. Im allgemeinen findet man nun, daß die Hauptgruppen der Organismen, die auseinander phylogenetisch hervorgehen, auch in der Erdgeschichte aufeinanderfolgende Massenentfaltungen erleben. In manchen Fällen zeigt sich das bis zu den Gattungen herunter, so bei den Melobesieen (PIA, 1930). Dieser Satz ist freilich nicht so zu verstehen, daß jeweils die herrschenden Typen einer Gruppe die Vorfahren der nächst höheren sind. Im Gegenteil, es vermitteln bekanntlich gerade unscheinbare, wenig spezialisierte Formen den Übergang zu einer höheren Organisation. Die Säugetiere stammen sicher nicht von den Dinosauriern oder ähnlich hoch spezialisierten Kriechtieren ab, sondern von kleinen, den Stegocephalen nicht gar so fern stehenden Formen. Trotzdem geht der Säugetierzeit eine Reptilzeit voraus. Bestünde die Stammreihe Grünalgen—

Moose—Gefäßpflanzen zu Recht, so wäre also doch wohl zwischen der Algenzeit und der Gefäßpflanzenzeit eine Mooszeit zu erwarten. Es scheint eben, daß die Spezialisationshöhe sich meist viel rascher steigert, als die Organisationshöhe. Deshalb hat eine niedrigere Gruppe Zeit, beherrschende, an verschiedene Lebensbedingungen angepaßte Zweige zu entwickeln, während schon irgendwo im Verborgenen an der Ausbildung eines neuen, höheren Bauplanes gearbeitet wird.

Die Moose verhalten sich zu den Gefäßpflanzen aber eher so, wie die Vögel zu den Säugetieren. Beide entfalten sich nebeneinander, jene etwas später als diese. Die Vögel sind ja nun aber keine Vorfahren der Säugetiere, sondern parallel mit ihnen aus einer anderen Stelle des Reptilstammes hervorgegangen. (Daß eine Vogelzeit nichts an sich undenkbares wäre, beweist wohl Neuseeland, das eine solche unter besonderen, zeitlich und örtlich beschränkten Verhältnissen durchgemacht hat.)

Nun sind solche Regeln selbstverständlich keine Naturgesetze. Es kann durchaus sein, daß die Übereinstimmung zwischen phylogenetischem und erdgeschichtlichem Verhalten aus irgendwelchen Gründen einmal ausbleibt. ZIMMERMANN (1930, S. 88) weist nicht mit Unrecht darauf hin, daß die Moose sich schon aus ökologischen Gründen kaum vor den Gefäßpflanzen ausbreiten konnten. Ich wollte nur andeuten, daß die Erdgeschichte jedenfalls keine Stütze für die besprochene phylogenetische Hypothese bildet.

Die Versuche zur Ableitung der Kormophyten von den Phäophyten (vgl. LOTSY, 1909, S. 52; CAMPBELL, 1925) haben die Anknüpfung wohl ebenfalls meist bei den Moosen gesucht. Dann erwachsen ihnen dieselben geologischen Schwierigkeiten, wie der Grünalgenhypothese. Dazu kommen andere, auf die mich besonders Prof. C. MEZ hinwies, wie der Gegensatz des Fettstoffwechsels der Braunalgen und des Kohlehydratstoffwechsels der Kormophyten.

Ausführlichere vergleichende Untersuchungen über das serologische Verhältnis der Bryophyten und Pteridophyten zu den Chlorophyceen einerseits, den Phäophyceen andererseits sind mir nicht bekannt. Ich gebe allerdings zu, daß mir das Schrifttum über diesen Gegenstand leider zu wenig geläufig ist. Doch konnte mir auch Herr Prof. MEZ keine meine Fragen beantwortenden Arbeiten nennen. Übrigens wäre die Auswertung der Serodagnostik in einem solchen Fall, in dem mit einer bedeutenden Umstellung des ganzen Chemismus zu rechnen ist, jedenfalls besonders schwierig. Grundsätzlich wird man ja auch für die die Serumreaktion bedingenden Eiweißstoffe eine Konvergenz nicht ausschließen können.

Es scheint mir nun aber, daß die Braunalgenhypothese nur dann ernstliche Vorteile bietet, wenn wir zunächst von den Moosen ganz absehen und vielmehr Vorfahren für die Psilophytalen suchen. Als solche kämen hochentwickelte Phäophyten, vom allgemeinen Bau der Laminiaceen oder Fucaceen, in Frage.

In der äußeren Wuchsform (und auch in manchen anatomischen Grundzügen) nähern sich Psilophytalen und Brauntange einander so stark, daß früher Verwechslungen fossiler Reste häufig waren. Stellenweise können solche wohl auch heute noch bestehen. Ganz gewiß handelt es sich hier um Konvergenzen. Aber es ist doch beachtenswert, daß bei den Phäophyten eine Neigung, solche kormophytenähnliche Gestalten überhaupt hervorzubringen, besteht, wogegen sie bei den Chlorophyceen kaum angedeutet ist. Vgl. dazu ZIMMERMANN, 1930, S. 47—49, 60, 74. Er hebt hervor, daß die gabelige Verzweigung und der zentrale Gefäßstrang der ältesten Cormophyten am ehesten als eine Anpassung an das Leben in stark bewegtem Wasser, nicht aber auf dem Trockenen, verstanden werden kann. Er verweist auch auf die interessante Möglichkeit, daß die tangähnlichen Vorfahren der Sproßpflanzen vielleicht noch keinen braunen Farbstoff hatten, sondern daß dieser erst nach der Abzweigung der Cormophyten von den Phäophyten erworben worden sein mag. Eine Art Bestätigung dieser Vorstellung könnte man darin sehen, daß die Braunalgen heute vorwiegend in den kälteren Meeren verbreitet sind. Das scheint nicht selten eine Eigentümlichkeit junger Algengruppen zu sein (PIA, 1924a, S. 182). Sonst bietet ZIMMERMANN'S Vorstellung aber sehr große Schwierigkeiten. Entweder wir müssen, wie es wohl auch ZIMMERMANN selbst tut, annehmen, daß die tangähnlichen Vorfahren der Cormophyten vollständig erloschen und die heutigen, ihnen äußerlich ähnlichen Braunalgen aus ganz einfachen Formen, die das Phäophyll erworben hatten, neu entstanden sind. Dann hilft die ganze Hypothese nicht viel zum Verständnis der Phylogenie an der Hand tatsächlich bekannter Formen, läuft überhaupt mehr darauf hinaus, für das Paläozoikum braunalgenähnliche Grünalgen zu fordern. Oder zahlreiche, ganz verschieden hoch organisierte Gruppen von Braunalgen müßten das Phäophyll unabhängig voneinander erworben haben. Das ist aber doch wohl recht unwahrscheinlich, selbst wenn wir eine Änderung der Zusammensetzung des Meeres zu Hilfe nehmen. Es liegt wohl näher, an den Verlust des Phäophylles in einer einzigen Gruppe zu glauben.

Der Generationswechsel der Braunalgen zeigt alle Übergangsstufen von der Gleichwertigkeit der beiden Generationen bis zu einem starken Überwiegen des Sporophyten, ganz wie bei den Pteridophyten (vgl. außer

den Lehrbüchern auch DEKKER, 1929 und die schöne knappe Übersicht bei ZIMMERMANN, 1930, S. 50—52). Dieser Umstand mußte vor einigen Jahren allerdings wichtiger erscheinen als heute. Denn jetzt zeigt sich, daß auch unter den Grünalgen, sehr mannigfaltige Formen des Generationswechsels vorkommen. Die Analogie mit den Gefäßpflanzen ist wohl noch nicht so vollkommen, wie bei den Braunalgen; unsere Kenntnisse sind ja aber auch erst in den Anfängen (vgl. SCHUSSNIG, 1928, Zusammenfassung S. 490 und besonders 1930, eine ausgezeichnete geschichtliche Übersicht über die Erforschung der Frage). ZIMMERMANN (1930, S. 86) vermutet allerdings, daß das Stadium zweier morphologisch gleicher Generationen noch bei den Urkormophyten bestand. Es scheint mir dafür aber keinerlei Anhaltspunkt vorzuliegen. Alles deutet darauf hin, daß der Gametophyt schon bei den Psilophyten ganz unscheinbar war.

Was nun die vorzeitlichen Reste betrifft, so glaubte man vor einigen Jahrzehnten eine große Menge fossiler Phäophyceen zu kennen. Später hat sich das als ein Irrtum erwiesen. Die Fucoiden und viele andere Fossilien sind ja sicher keine Pflanzen, sondern Bohrgänge, Kriechspuren und dergl. Andere Gattungen konnten auf Grund genauerer anatomischer Untersuchung bei den Gefäßpflanzen (Psilophyten) eingereiht werden. *Haliserites* ist das bekannteste Beispiel. Immerhin bleiben einige Gattungen fossiler Algen übrig, die für uns hier von Belang sind (vgl. HIRMER, 1927, S. 108).

Die devonische Gattung *Thamnocladus*, deren reich verzweigter Thallus von einem deutlichen medianen Strang durchzogen wird, erinnert einesteils an Fucaceen oder Dictyotaceen, andernteils an Psilophyten, etwa *Hicklingia*.

Unter den früher als *Haliserites* zusammengefaßten Versteinerungen sollen einzelne wirkliche Algen sein (?). Sie werden jetzt *Taeniocrada* WHITE genannt.

Auch die höchst interessante Gattung *Prototaxites* (*Nematophyton*; vgl. SEWARD, 1898, S. 192; HIRMER, 1927, S. 95) ist hier zu erwähnen. Es ist, wenn auch nicht sicher, so doch recht wahrscheinlich, daß dieses Fossil zu den Braunalgen gehört. Merkwürdigerweise spricht aber die Art der Erhaltung und des Vorkommens dafür, daß es sich nicht um eine Meerespflanze gehandelt hat, sondern um eine Binnenwasser- oder sogar Landpflanze. Ich kann mir wenigstens nicht vorstellen, wie unter Meeresbedeckung skelettlose Pflanzenkörper verkieseln sollten und es ist mir auch kein solcher Fall erinnerlich. KIDSTON und LANG haben schon auseinandergesetzt, daß die Verbreitung der Gattung in den Schichten ebenfalls entschieden gegen ihre meerische Natur spricht (1921, S. 887; auch 1924, S. 604). Prof. R. KRÄUSEL gestattet mir, zu er-

wähnen, daß er an einem *Prototaxites* des rheinischen Devons große, mehrfach gelppte Blätter gefunden hat, die sich der Formgattung *Psygmoptyllum* anschließen. Er wird darüber demnächst eingehend berichten.

Aus den angeführten Funden scheint sich also folgendes zu ergeben:

Es lebten im Devon Gefäßpflanzen, die habituell noch sehr an Algen, aber jedenfalls nicht an Grünalgen, erinnerten.

Gleichzeitig kamen Algen von sehr ähnlichem Bau vor, die recht wohl Braunalgen gewesen sein können, wenn dies auch noch nicht erwiesen ist.

Im Silur und Devon lebten Pflanzen, die sich im Bau am meisten den Laminariaceen anschlossen, aber jedenfalls nicht marin, wahrscheinlich zum Teil landbewohnend waren. Es scheint unter den Braunalgen also in jener Zeit eine Neigung zum Übergang auf das Festland bestanden zu haben.

Einen Beweis für die Abstammung der Gefäßpflanzen von den Braunalgen bilden diese Befunde natürlich nicht. Wenn sich ein solcher Zusammenhang aber sonst wahrscheinlich machen ließe, würden sich die paläontologischen Beobachtungen ihm besser anschließen als einer anderen Deutung.

Wenn Prof. MEZ (brieflich) eine Schwierigkeit darin sieht, daß ein höher entwickelter Salzwasserorganismus zu einem Süßwasser- oder Landorganismus geworden sei, möchte ich noch einmal an die vorhergehenden Ausführungen über die Zusammensetzung der paläozoischen Meere erinnern. DEKKER (1929, S. 193) glaubt, daß die ursprünglichsten lebenden Braunalgen primäre, nicht etwa sekundär rückgewanderte Süßwasserbewohner sind. Er bringt das mit dem Umstand in Verbindung, daß die ersten Wasseransammlungen auf der Erde süß waren.

Freilich bleibt jetzt noch die schwierige Frage, was bei einer solchen Betrachtungsweise mit den Moosen zu geschehen hätte. Für eine Antwort gibt es wohl nur zwei Möglichkeiten:

Entweder die Moose stammen von sehr ursprünglichen Gefäßpflanzen ab. Sie wären dann in ihrer Organisationshöhe rückgebildet. Die überwiegende Rolle des Gametophyten wäre durch eine teilweise Umkehrung der Entwicklung zustande gekommen, die ich für durchaus möglich halte. In diesem Sinne könnte vielleicht der Bau des Sporangiums von *Hornea* gedeutet werden, dessen Ähnlichkeit mit Moossporangien ja oft hervorgehoben wurde. *Anthoceros* mit seinem kräftig entwickelten, langlebigen Sporogon, das sich in manchen Fällen sogar unabhängig vom Gametophyten ernähren kann, wäre als ursprünglich anzusehen. Es entfielen damit die Notwendigkeit, bei dieser Gattung eine so auffallende Speziali-

sationskreuzung zwischen der Zytologie und dem Bau des Sporophyten anzunehmen. Innerhalb der Anthocerotaceen müßten die Formen mit dem stärksten und selbständigsten Sporogon die phylogenetisch ältesten sein (vgl. zu diesem Gegenstand besonders LOTSY, 1909, S. 74; CONRADI, 1926, S. 74—76; ZIMMERMANN, 1930, S. 88; CAMPBELL, 1925). Diese Vorstellung unterscheidet sich von der der Königsberger Schule im wesentlichen nur dadurch, daß ich schon für die Algenvorfahren der Sproßpflanzen eine weitgehende Rückbildung der geschlechtlichen Generation vermuten möchte.

Die zweite Deutung wäre, daß die Moose ganz selbständig aus Algen, möglicherweise auch Grünalgen, hervorgegangen sind. Ihre Ähnlichkeiten mit den Gefäßpflanzen, nicht diejenigen der Braunalgen, wären durch Konvergenz entstanden. Beide Vorstellungen bieten, wie ich zugebe, große Schwierigkeiten, die zweite wohl noch die größeren. WETTSTEIN hat in ausgezeichnete Weise die Gründe auseinandergesetzt, die gegen eine bloße Analogie zwischen den wichtigsten Organen der Moose und der Gefäßpflanzen sprechen (1924, S. 264 ff.).

Wie dem immer sei, würde es mir besser scheinen, die Moose den *Plantae vasculares*, die man vielleicht auch *Stelophyta* nennen könnte, als gleichwertige Gruppe gegenüberstellen. Von den Psilophytalen bis zu den Angiospermen sind heute die Homologien wohl kaum mehr zweifelhaft und die Entwicklungsrichtung ist im wesentlichen einheitlich. Das Verhältnis der Moose zu den Farnen ist doch wohl noch weniger klar und jedenfalls haben die Bryophyten durch die Vergrößerung des Gametophyten einen ganz eigenen Entwicklungsweg eingeschlagen.

Schriftenverzeichnis.

- ANDRÉE, K., 1920. Geologie des Meeresbodens. 2: Bodenbeschaffenheit, nutzbare Materialien am Meeresboden. Leipzig.
- ANDRUSSOW, N., 1897. Der Adschidarja- oder Karabugas-Busen. Peterm. Mitt. Gotha 43, S. 25.
- BACHERACH, E. et LEVÈVRE, M., 1929. Contribution à l'étude du rôle de la silice chez les êtres vivants. Observations sur la biologie des Diatomées. J. Physiol. Pathol. générale, Paris, 27, Nr. 2, S. 241.
- BAUR, E., 1922. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5. und 6. Aufl., Berlin.
- BUCH, K., 1917. Über die Alkalinität, Wasserstoffionenkonzentration, Kohlensäure und Kohlensäureretension im Wasser der Finnland umgebenden Meere. Soc. Scientiarum Fennica, Finländische hydrogr.-biol. Untersuch., Helsingfors, Nr. 14.
- CAMERON, F. K. and SEIDELL, A., 1902. Solubility of calcium carbonate in aqueous solutions of certain electrolytes in equilibrium with atmospheric air. J. Phys. Chemistry Ithaca and Leipzig, 6, S. 50.

- CAMERON, F. K., BELL, J. M. and ROBINSON, W. O., 1907. The solubility of certain salts present in alkali soils. *Ebenda* **11**, S. 396.
- CAMPBELL, D. H., 1925. The relationships of the *Anthocerotaceae*. *Flora, Jena, Goebel-Festschrift* **118/119**, S. 62.
- CASTRACANE, Count F., 1875. *Diatomaceae* in the Carboniferous Period. *Geol. Mag., London* (2) **2**, S. 414.
- , 1876. Die Diatomeen in der Kohlenperiode. Übersetzung einer Arbeit in den *Atti Acc. Nuovi Lincei. Jahrb. wiss. Bot., Leipzig*, **10**, S. 1.
- CLARKE, F. W., 1916. Geochemical evidence as to the early forms of life. *J. Washington Acad. Sc.* **6**, S. 603.
- , 1924. The data of Geochemistry. Fifth edition. *U. S. geol. Surv. Bull., Washington*, Nr. 770.
- COHEN, E. und RAKEN, H., 1901. De oplosbaarheid van koolzure kalk in zeewater. *K. Akad. Wetensch. Amsterdam, Verslag Wis- en Natuurkund. Afd., 1900 bis 1901*, **9**, S. 28.
- CONRADI, A., 1926. Das System der Farne unter Berücksichtigung der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Paläontologie und Serodagnostik dargestellt. *Botan. Arch., Königsberg*, **14**, S. 74.
- DALY, R. A., 1907. The limeless ocean of Pre-Cambrian time. *Amer. J. Sc., New Haven* **173**, (4), **23**, S. 93.
- DAVIS, CH. A., 1901. A second contribution to the natural history of marl. *J. Geol., Chicago*, **9**, S. 491.
- DAWSON, J. W., 1868. *Acadian Geology. The geological structure, organic remains, and mineral resources of Nova Scotia, New Brunswick, and Prince Edward Island.* 2nd ed. London.
- DEKKER, E., 1929. Die Phylogenie des Phaophyceen-Astes. *Botan. Arch. Leipzig* **27**, S. 159.
- EDWARDS, A. M., 1893. The *Diatomaceae* of the Triassic (?) sandstone of New Jersey. *Americ. Naturalist, Philadelphia*, **27**, S. 817.
- FLOLIN, R., 1929. Über einige Algen und Koniferen aus dem mittleren und oberen Zechstein. *Senckenbergiana, Frankfurt a. M.*, **11**, S. 241.
- FOX, C. J. J., 1909. On the coefficients of absorption of the atmospheric gases in distilled water and sea water. Part II: Carbonic acid. *Publ. de circonstance du conseil permanent int. pour l'exploration de la mer, Copenhagen*, Nr. 44.
- FRENGUELLI, J., 1925. Los estudios diatomológicos en la Argentina. *Nuova Notarisia, Padova*, **36**, S. 305.
- GEITLER, L., 1926. Über die am besten bekannten, ältesten Organismen. *Die Naturwissenschaften, Berlin*, **14**, S. 231.
- GEPP, A. and E. S., 1911. The *Codiaceae* of the Siboga Expedition including a Monograph of Flabellariae and Udoteae. *Siboga-Expeditie, Leyden*, Nr. 62.
- GLOCK, W. S., 1923. Algae as limestone makers and climatic indicators. *Amer. J. Sc., New Haven* (5), **6**, S. 377.
- GORDON, W. T., 1920. Scottish National Antarctic Expedition, 1902—1904: Cambrian organic remains from a dredging in the Weddell Sea. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, **52**, S. 681.

- GROVES, J. and BULLOCK-WEBSTER, G. R., 1924. A sketch of the geological history of the *Charophyta*. British *Charophyta*, London, Ray Soc. 2, S. 72.
- GRÜSS, J., 1928. Zur Biologie devonischer Thallophyten. *Palaeobiologica*, Wien, 1, S. 487.
- GRUNER, J. W., 1923. Algae, believed to be Archean. *J. Geol.*, Chicago, 31, S. 146.
- , 1925. Discovery of life in the Archean. *Ebenda* 33, S. 151.
- HAWLEY, J. E., 1926. An evaluation of the evidence of life in the Archean. *Ebenda* 34, S. 441.
- HEINRICH, A., 1913. Untersuchungen über die Mikrofauna des Hallstätter Kalkes. *Verh. geol. Reichsanst. Wien* 1913, S. 225.
- HIRMER, M., 1927. Handbuch der Paläobotanik. Mit Beiträgen von J. PIA und W. TROLL, 1: *Thallophyta—Bryophyta—Pteridophyta*. München und Berlin.
- HÖEG, O., 1927. *Dimorphosiphon rectangulare*. Preliminary note on a new *Codiaceae* from the Ordovician of Norway. — *Avh. Norske Vidensk.-Akad. i Oslo*, I. Mat.-Nat. Kl., 1927, Nr. 4.
- , 1929a. Studies in Stromatolites I. A postglacial marine Stromatolite from South eastern Norway. *Kgl. Norske Vidensk. Selskabs Skr.*, Trondhjem 1929, Nr. 1.
- , 1929b. Desgl. II. A Stromatolitic structure from Ellesmere Land. *Kgl. Norske Vidensk. Selskabs Forh.*, Trondhjem, 11, S. 58.
- HOLLEMAN, A. F., 1893. Bestimmungen der Löslichkeit sogenannter unlöslicher Salze. *Z. physikal. Chemie*, Leipzig, 12, S. 125.
- HOLTEDAHN, O., 1918. Bidrag til Finmarkens geologi. *Norges geol. Unders.*, Kristiania, Nr. 84.
- , 1919. On the Paleozoic formations of Finmarken in Northern Norway. *Amer. J. Sc.*, New Haven (4), 47, S. 85.
- ISHIKAWA, M., 1921. Cytological studies on *Porphyra tenera* KJELLM. *I. Bot. Mag.*, Tokyo, 35, S. 206.
- , 1924. On the phylogeny of *Rhodophyceae*. *Ebenda* 38, S. 130 und (159).
- JOHNSTON, J., 1915. The solubility-product constant of calcium and magnesium carbonates. *J. amer. chem. Soc.*, Easton, 37, II, S. 2001.
- JOHNSTON, J. and WILLIAMSON, E. D., 1916a. The complete solubility curve of calcium carbonate. *Ebenda* 38, I, S. 975.
- , 1916b. The rôle of inorganic agencies in the deposition of calcium carbonate. *J. Geol.*, Chicago, 24, S. 729.
- JONES, J. C., 1914. The tufa deposits of the Salton Sink. *Carnegie Instit. of Washington*, Publ. Nr. 193; D. T. MACDOUGAL, The Salton Sea, S. 79.
- JOST, L., 1923. Formwechsel und Ortswechsel. W. BENECKE und L. JOST, *Pflanzenphysiologie* 2, Jena.
- KIDSTON, R. and LANG, W. H., 1921. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part V. The *Thallophyta* occurring in the peat-bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 52, S. 855.
- , 1924. Notes on fossil plants from the Old Red Sandstone of Scotland. II. *Nemato-phylon Forfarensense*, KIDSTON sp. III. On two species of *Pachytheca* (*P. media* and *P. fasciculata*) based on the characters of the algal filaments. *Ebenda* 53, S. 603.

- KIRSCH, G., 1928. Geologie und Radioaktivität. Die radioaktiven Vorgänge als geologische Uhren und geophysikalische Energiequellen. Berlin.
- KLÄHN, H., 1925. Die Bedeutung geochemischer Vorgänge für die Bildung vadosider Süßwasserkalke. Jb. preuß. geol. Landesanst., Berlin f. 1924, **45**, S. 724.
- KROGH, A., 1904. On the tension of carbonic acid in natural waters and especially in the sea. Medd. om Grønland, Kjøbenhavn, **26**, S. 331.
- LOTSJ, J. P., 1909. Vorträge über botanische Stammesgeschichte, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Zweiter Band: *Cormophyta zoidogamia*. Jena.
- LUNDEGÅRDH, H., 1924. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Ein Beitrag zur Pflanzenökologie und zur landwirtschaftlichen Düngungslehre. Jena.
- O'MEARA, E., 1857. *Diatomaceae* occurring in chalk. Natural Hist. Rev., London, **4**, S. 256.
- ONORATO, E., 1926. Sulla pelagosite delle isole Tremiti nell'Adriatico. Boll. Soc. Geol. Ital., Roma, **45**, S. 17.
- PASSARGE, S., 1904. Die Kalkschlammablagerungen in den Seen von Lychen, Uckermark. Jb. preuß. geol. Landesanst. Berlin f. 1901, **22**, S. 79.
- PIA, J., 1920. Die *Siphoneae verticillatae* vom Karbon bis zur Kreide. Abh. zool.-bot. Ges. Wien, **11**, H. 2.
- , 1922. Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der *Siphoneae verticillatae*. Z. indukt. Abstamm., Berlin, **30**, S. 63.
- , 1924a. Geologisches Alter und geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen. Österr. bot. Z. Wien, **73**, S. 174.
- , 1924b. Einige Dasycladaceen aus der Ober-Trias der Molukken. Geologische Onderzoekingen in den oostelijken Oost-Indischen Archipel door H. A. BROUWER. Jaarb. Mijnwezen, s'Gravenhage, **52**, 1923, Verhandl., S. 137.
- , 1926. Pflanzen als Gesteinsbildner. Berlin.
- , 1928. Neue Arbeiten über die fossilen Kalkalgen aus den Familien der *Dasycladaceae* und *Codiaceae*. (Sammelreferat.) Neues Jb. Min., Stuttgart, 1928, III, S. 227.
- , 1929. Besprechung über J. GRÜSS: Zur Biologie devonischer Thallophyten. Resumptio genetica, Haag, **4**, S. 77.
- , 1930. Neue Arbeiten über fossile *Solenoporaceae* und *Corallinaceae*. (Sammelreferat.) Neues Jb. Min., Stuttgart, 1930, III, S. 122.
- RAKUSZ, G., 1930. Die oberkarbonischen Fossilien von Dobsina (Dobšina) und Nagyvisnyó — Geolog. Hung., Ser. palaeont., **8**, Budapest.
- RICHTER, O., 1906. Zur Physiologie der Diatomeen. (I. Mitteilung.) S.-B. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl. **115**, 1, S. 27.
- ROTHPLETZ, A., 1913. Über die Kalkalgen, Spongiostromen und einige andere Fossilien aus dem Obersilur Gottlands. Sverig. geol. Undersökn., Stockholm, Ser. Ca, Nr. 10.
- , 1914. Über *Sphaerocodium Zimmermanni* n. sp., eine Kalkalge aus dem Oberdevon Schlesiens. — Jb. preuß. geol. Landesanst. f. 1911, Berlin, **32**, II, S. 112.
- RUPPIN, E., 1910. Die Alkalinität des Meerwassers. Meerwasser, Kohlensäure, kohlensaurer Kalk, ein System aus drei Bestandteilen nach der Phasenregel. Wissensch. Meeresunters., Kiel u. Leipzig, N. F., **11**, Abt. Kiel, S. 277.

- RUSSEL, I. C., 1893. A geological reconnaissance in central Washington. U. S. geol. Surv. Bull., Washington, Nr. 108.
- SCHINDEWOLF, O. H., 1925. Einige Bemerkungen über das Sphaerocodien-Konglomerat von Alt-Liebichau bei Freiburg in Niederschlesien. — Z. deutsch. geol. Ges. Berlin, 77, Abh. S. 84.
- SCHLOESING, TH., 1872. Sur la dissolution du carbonate de chaux par l'acide carbonique. C. R. Acad. Sc., Paris, 74, S. 1552.
- SCHUSSNIG, B., 1928, 1929. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. I. u. II. Mitteilung. Ber. deutsch. botan. Ges., Berlin, 46, S. 266 u. 47, S. 266.
- , 1930. Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. Ein historischer Rückblick. Österr. botan. Z., Wien, 79, S. 58.
- SETCHELL, 1898. Life in hot waters. Univ. Chronicle, Univ. of California, Berkeley, 1.
- SEWARD, A. C., 1898. Fossil plants. A text-book for students of botany and geology. Cambridge, 1.
- STAHL, W., 1905. Der Karabugas als Bildungsstätte eines marinen Salzlagers. Naturwiss. Wochenschr., Jena, 20, S. 689.
- STILLE, H., 1924. Grundfragen der vergleichenden Tektonik. Berlin.
- TREADWELL, F. P. und REUTER, M., 1898. Über die Löslichkeit der Bikarbonate des Calciums und Magnesiums. Z. anorgan. Chemie, Hamburg u. Leipzig 17, S. 170.
- VAUGHAN, TH. W., 1917. Chemical and organic deposits of the sea. Bull. geol. Soc. of America, New York, 28, S. 933.
- WALCOTT, CH. D., 1914. Pre-Cambrian Algonkian algal flora. Cambr. Geol. and Palaeont. 3, Nr. 2. — Smiths. Misc. Coll., Washington, 64, Nr. 2, S. 75.
- WALKER, J., 1914. Einführung in die physikalische Chemie. Übersetzt von H. v. STEINWEHR. 2. Aufl. nach der 7. englischen. Braunschweig.
- WALTER, J., 1927. Allgemeine Paläontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. Berlin.
- WALTON, J., 1925, 1928. Carboniferous *Bryophyta*. I. *Hepaticae*. II. *Hepaticae* and *Musci*. Ann. of Botany, London, 39, S. 563 und 42, S. 707.
- WATTENBERG, H., 1927. Dritter Bericht über die chemischen Arbeiten. Die deutsche atlantische Expedition auf dem „Meteor“, III. Bericht. Z. Ges. Erdk. Berlin, 1927, S. 137.
- , 1928. Die chemischen Arbeiten der Deutschen Atlantischen Expedition. Ergänzungsheft III zur Z. Ges. Erdk. Berlin. Verh. d. Ozeanograph. Konferenz, veranstaltet v. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin, anlässlich ihrer Hundertjahrfeier 1928, S. 97.
- WELLS, R. C., 1915. The solubility of calcite in water in contact with the atmosphere, and its variation with temperature. J. Washington Acad. Sc. 5, S. 617.
- WETHERED, E., 1892. On the microscopic structure and residues insoluble in hydrochloric acid in the Devonian limestones of South Devon. — Quart. J. geol. Soc. London 48, S. 377.
- WETTSTEIN, R., 1924. Handbuch der Systematischen Botanik. 3. Aufl., Leipzig u. Wien.
- WILLE, N., 1909. *Conjugatae* und *Chlorophyceae*. A. ENGLER und K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Nachträge zum I. Teil, 2. Abt., Bogen 1—6, Leipzig.
- WILSER, J. L., 1930. Lichtwirkungen in der Paläobiologie. — Z. deutsch. geol. Ges. Berlin, 82, S. 639.

- YABE, H. and TOYAMA, S., 1928. On some rock-forming algae from the younger Mesozoic of Japan. Science Rep. Tohoku Univers. Sendai, Ser. 2, Geol. **12**, S. 141.
- ZANON, V. & TUFFI, R., 1928. Le Diatomee del carbon fossile. Mem. Pont. Acc. Nuovi Lincei, Roma **11**, S. 235.
- ZANON, V., 1929. Diatomee triassiche. Atti Pontif. Accad. Nuovi Lincei, Roma, **82**, S. 289.
- , 1930. Diatomee del Permiano e del Carbonifero. Mem. Pontif. Accad. Nuovi Lincei, Roma, **14**, S. 89.
- ZIMMERMANN, W., 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme. Jena.
-