

PSEUDOPALAEOPORELLA UND DAS PROBLEM DER UNTERSCHIEDUNG PALÄOZOISCHER HALIMEDACEEN – GYMNOCODIACEEN

Bernhard Hubmann & Alois Fenninger

Mit 1 Abbildung, 1 Tabelle und 3 Fototafeln

Zusammenfassung:

Die systematische Zuweisung erecter 'siphonaler Kalkalgen' zur Familie der Gymnocodiaceae oder Halimedaceae stellt Bearbeiter in vielen Fällen vor große Probleme. Vertreter beider Familien weisen auffallende Parallelismen sowohl im Extermbau des Thallus als auch im Aufbau ihrer Internstrukturen (deutliche Gliederung des Thallusbaues, medullare und corticale Zone, Filamente, etc.) auf.

Eine Fehlzurweisung ist aber nicht von unerheblicher kategorischer Konsequenz, gehört die erstgenannte Familie zu den Rhodophyta, die zweite zu den Chlorophyta. Als „kritische“ Unterscheidungsmerkmale zieht man für Gymnocodiaceen neben „feineren“ Zentralfilamenten, globuläre Strukturen im Cortexbereich heran, die als Reproduktionsorgane interpretiert werden.

Pseudopalaeoporella, wenn auch nicht ohne Kritik, wird allgemein zu den Halimedaceen gestellt. Die hier diskutierten „globulären Strukturen“ im Cortex-Bereich einiger Exemplare sprechen – unter Aufrechterhaltung oben ausgeführter Unterscheidungskriterien – konsequenterweise für eine Zuweisung zu den Gymnocodiaceen.

Abstract:

The systematic assignment of erect calcareous 'siphonous algae' to the family of Gymnocodiaceae or Halimedaceae is a matter of some controversy. Representatives of these two families show remarkable similarities in both, architecture of the thallus and organisation of internal structures (distinct arrangement of thallus architecture, medullar and cortical zone, filaments, etc.).

A systematic mis-interpretation results in a considerable consequence of classification since the former belong to the Rhodophytes the latter to the Chlorophytes. Discerning characteristics of Gymnocodiaceans vs. Halimedaceans are distinct delicate central filaments in addition to spherical structures within the cortical zone, which are interpreted as reproductive organs.

Pseudopalaeoporella is interpreted as a Halimedacean. But, spherical structures occurring in the cortical zone of some specimens consequently indicate an assignment of *Pseudopalaeoporella* to the Gymnocodiaceans when accepting the criteria of systematic discrimination mentioned above.

1. Einleitung

Vergleicht man die (taxonomisch-) systematischen Konzepte, bzw. Arbeitsweisen an Algen von Rezentbotanikern und Paläobotanikern in Fragen der Zuordnung zu diversen kategorischen Gruppen (vom Artniveau, Familie bis hin zur Zuordnung zu Abteilungen!), wird die Problematik „biologische“ versus „nominelle“ Art besonders deutlich.

Im letzten Jahrzehnt kam es sowohl im rezenten, wie auch im paläontologischen Bereich der Algo-

logie zu einem starken Wissenszuwachs (vgl. HOEK et al., 1993; HUBMANN, 1993 a). Während Untersuchungen am Rezentmaterial die Art und Zusammensetzung der Photosynthesepigmente, die chemische Zusammensetzung der Reservestoffe und Zellwände, molekularbiologische Untersuchungen, etc. einfließen lassen, um Zuweisungen zu einzelnen Abteilungen festzulegen, muß sich die paläontologische Forschung auf die Klassifizierung anatomischer Gegebenheiten 'beschränken'. Das bringt in einigen Fällen eine Diskrepanz, bzw. Inkompatibilität in der Auffassung zur Algensyste-

Gymnocodium bellerophonitis (ROTHPLETZ, 1894)

„Gut entwickelte sterile Exemplare der Art haben meist grobe Poren, die sich gegen aussen allmählich trichterförmig erweitern. Manchmal ist die Schale in ziemlich regelmäßigen Abständen eingeschnürt, doch vermag ich nach eingehenden Vergleichen darin kaum ein Merkmal einer klar fassbaren Varietät zu sehen. Neu ist die Beobachtung, dass der Thallus gegabelt war, wenn auch scheinbar nicht reichlich. Die Markschläuche sind bei den sterilen Exemplaren nur ausnahmsweise gut zu sehen, weil die Verkalkung nicht weit nach innen reicht. Bei den fertilen Exemplaren sind die Poren oft recht unregelmässig, im inneren Teil eher dünn, gegen aussen plötzlich becherförmig erweitert. Doch ist dieses Merkmal nicht sehr konstant. Die Sporangien sind im Verhältnis zum ganzen Thallus gross, so dass man auf einem Querschnitt nur etwa 6–8 trifft. Sie sind dick spindelförmig und mit der Spitze entschieden nach oben gerichtet.“ (PIA, 1937: 68–69)

Emendation von ELLIOTT (1955: 85):

„Gymnocodiaceae represented by hollow, calcareous segments, cylindrical, oval or cone-shaped, circular or oval in cross-section, rarely bifurcating; the walls perforated by pores which radiate oblique-distally and widen markedly outward; the segment-interior may be empty, or may show calcified traces of the plant-fibres that filled it in life, in the form of longitudinal-oblique streaks; sporangia ovoid, in terminal segments. Segments usually smaller than those of *Permocalculus*, and the perforations usually coarser.“

Halimeda tuna LAMOUROUX, 1812

„Polipier phytoïde articulé; articulations aplaties, sub-flabelliformes, en général moins longues que larges; axe fibreux; enveloppe crétacée, polypifère.“

Emendation von HILLIS (1959: 340):

„Plants flaccid, prostrate or erect, and generally bushy, arising from a filamentous holdfast system, usually not exceeding 25 cm in height although up to over 40 cm in some lax or prostrate specimens; branches composed of linear series of calcified internodes or segments, the nodes being uncalcified and flexible; segments plane or ribbed, spherical, tear-shaped, compressed-cylindrical, or cuneate to reniform in shape, with the upper margins entire or lobed, organization consisting of coenocytic filaments, these producing a multiaxial core of medullary filaments surrounded by a cortex composed of layers of uricles, the outer walls of the peripheral uricles forming a continuous or slightly discontinuous surface; the medullary filaments remaining separate, or anastomosing in small groups, or into a single large unit at the nodes, their walls generally thickened in these regions; reproduction by biciliate gametes produced in large globular to pyriform gametangia on stalks which are simple or branched, and arise from the segment margin or surface.“

„[...] Während im [...] Querschnitte die mittlere Region der Cylinder zerstreut stehende Längsröhren zeigt, aber auch erkennen lässt, wie dieselben gegen die Peripherie ausstrahlen, bringt [ein weiterer Querschnitt] wieder die überaus gedrängt stehenden Längsröhren in der Axenregion zur Anschauung.

[Im] schrägen Schnitt [erkennt man], wie eine der Centralröhren bis an die Oberfläche hin abzieht und dabei, gegen die Peripherie enger werdend, Gabeläste abschickt, welche anastomosierend an benachbarte Canälchen hinantreten.

Die Querschnitte zeigen weiters die wiederholt dichotomisch sich theilenden Canälchen in der Wandregion, sie lassen aber zugleich erkennen, dass auch in dieser Region vereinzelt Längscanälchen auftreten, ohne dass dieselben jedoch die Weite der centralgestellten erreichen würden.

Die Radialcanälchen zeigen durchaus keine irgend welchen Gesetzen folgende Anordnung, sie erscheinen in der Regel dicht gedrängt. Der Längsschnitt lässt übrigens, wie ich glaube, erkennen, dass sie stellenweise enger aneinander und häufiger auftreten.“

Tab. 1: Gegenüberstellung der Diagnosen der Gymnocodiaceen und Halimedaceen.

Die originale Diagnose von *Boueina hochstetteri* wurde beigelegt, da sie in der Literatur sowohl zu Vergleichenden mit *Gymnocodium*, als auch als typischer Halimedaceenvertreter herangezogen wird.

matik („neontologisch“ versus „paläontologisch“) mit sich. Am Beispiel fossiler, aufrechtwachsender (erecter) Vertreter der Rhodophyta, den Gymnocodiaceen, und aufrechtwachsender Vertreter der Chlorophyta, den Halimedaceen, sollen Unterschiede und Gemeinsamkeiten beleuchtet und die Problematik an *Pseudopalaeoporella* MAMET & PREAT, 1985, diskutiert werden.

2. Bewegte Geschichte erecter ‘siphonaler’ Kalkalgen

2.1 Halimedaceen

Die Familie Halimedaceae wurde von LINK (1832) aufgestellt (= synonym mit Udoteaceae (ENDLICHER) AGARDH, 1887–1888, sensu FELDMANN, 1946, und partim Codiaceae (TREVISAN) ZANARDINI, 1843). Nach der „Groupe français d’étude des Algues fossiles“ werden Halimedaceen (dort: Udoteaceen) wie folgt definiert (BAS-SOULLET et al. 1983: 454): „*Ce sont des Algues Chlorophycées-Siphonées, à thalle non-cloisonné, ramifié ou non, formé de filaments plus ou moins anastomosés et généralement intriqués au point de constituer de faux tissus, plus ou moins différenciés en zones corticale (cortex) et médullaire. Chez les formes fossiles les parties externes sont incrustées de calcaire et les organes de reproduction ne sont généralement pas connus.*“

Zieht man in einem Vergleich der Vertreter der Gymnocodiaceen mit fossilen Halimedaceen in Betracht, daß erstere einen den Halimedaceen absolut vergleichbaren internen (Skelett)Bau aufweisen, reduzieren sich systematisch trennende Unterschiede nur noch auf das Vorhandensein „globulärer Strukturen“ im Cortextbereich der Gymnocodiaceen.

2.2 Gymnocodiaceen

1894 (: 24) beschrieb ROTHPLETZ aus dem Südtiroler Bellerophonkalk „eine echte *Gyroporella*

[...], die sich zwar von den triadischen spezifisch unterscheidet“ als *Gyroporella bellerophontis*. Später wurde diese Form von PIA (1912: 34) zum Genus *Macroporella* gestellt (vgl. auch JABLONSKY, 1919).

Die eigentliche kontroverselle Geschichte der systematischen Zuweisung beginnt aber erst, als PIA (1920) „*lebhafter Zweifel bezüglich der systematischen Stellung*“ an der zuvor zu den Dasycladales (damals: Dasycladaceae) gestellten, „*unter den Namen Gyroporella, Diplopora oder Macroporella bellerophontis bekannten Art*“ artikuliert. In Analogie zur morphologischen Ähnlichkeit von *Boueina hochstetteri* TOULA, 1884, vermutet er eine systematische Zugehörigkeit zu den Codiaceen (entspricht ± der heutigen Auffassung der Halimedaceen) und schlägt, „*da sie bei den bisher aufgestellten Diploporengattungen sicher nicht belassen [sic!] werden kann*“ und es „*für den geologischen Gebrauch notwendig*“ ist, den Gattungsnamen *Gymnocodium* vor. Dabei betont PIA, „*daß die bei vielen Codiaceen vorhandene Rindenschicht fehlt*“ (PIA, 1920: 34).

PIA (1937) unterstreicht die systematische Eigenständigkeit von *Gymnocodium*, zeigt phänomenologische Ähnlichkeiten zum rezenten Rotalgen-genus *Galaxaura* auf, und stellt sie zu den Chaetangiaceae: „*In mehreren Arbeiten [...] habe ich schon darauf hingewiesen, dass es im Perm Kalkalgen gibt, die man wegen der Gestalt ihrer Sporangien nur mit Galaxaura vergleichen kann [...]. Das entscheidende Merkmal für die Bestimmung scheint mir in dem Auftreten zahlreicher [sic!], grosser, rundlicher Sporangien in der Marksicht oder im inneren Teil der Rindenschicht zu liegen* (PIA, 1937: 830). *Im vegetativen Aufbau erinnern sie oft sehr an Codiaceen, besonders Boueina und Halimeda*“ (PIA, 1937: 832).

Mit der genannten Arbeit verweist PIA also das Genus *Gymnocodium* von den Grünalgen zu den Rotalgen!

Diese systematische Zuweisung auf Abteilungsebene blieb in den folgenden Jahrzehnten unwidersprochen.

Seit ELLIOTT (1955: 85) wird *Gymnocodium* (zusammen mit *Permocalculus* ELLIOTT, 1955) in die Familie Gymnocodiaceae gestellt, einer aus-

gestorbenen Familie der Klasse Rhodophyceae, „with thalles segmented or unsegmented, segments or units of varying size, form and degree of calcification, sporangia internal“.

ELLIOTT (1955: 84) beleuchtet ausführlich den bereits von PIA (1937) mit der rezenten Rotalgengattung *Galaxaura* herangezogenen Vergleich der Verkalkung, die nur die äußeren Cortexanteile betrifft.

Diesem Merkmal wird ein hoher systematisch-taxonomischer Stellenwert beigemessen. Wie kritisch allerdings das Phänomen der Verkalkung (vgl. FLAJS, 1977) systematisch zu bewerten ist (u.a. FENNINGER & HUBMANN, 1994, 1996), – speziell aber auch bei Vertretern der Gymnocodiaceae – verdeutlichen die Abbildungen bei REZAK (1959: Taf. 71, Fig. 12; *Gymnocodium*) und GÜVENC (1966: Taf. 2, Fig. 4; *Permocalculus*), die Exemplare mit verkalkten Medullarzonon zeigen.

3. Phytographisches Dilemma

Die taxonomische Beurteilung von fossilen Kalkalgen beruht auf der äußeren Morphologie und dem anatomischen Internbau des Thallus. Die Dokumentation dieser Strukturen, speziell der Filamente und Reproduktionsorgane, ist neben postmortalen (diagenetischen) Effekten abhängig vom Grad der primären Verkalkung. Letztere betrifft vorallem die achsialen Elemente.

Ist der Grad der primären Verkalkung gering, wie dies bei Gymnocodiaceen (bis auf wenige Ausnahmen) der Fall ist, können nicht nur einzelne taxonomisch relevante Strukturen nicht oder nur schwer bewertet werden, sondern systematische Zuweisungen auf hoher kategorischer Ebene nicht mehr einwandfrei vollzogen werden.

Die Unterscheidung Gymnocodiaceen (Rhodophyta) von Halimedaceen (Chlorophyta) stellt ein diesbezügliches Beispiel dar. Beide Familien weisen oben erwähnte Parallelismen im Aufbau ihrer Internstrukturen (deutliche Gliederung des Thallusbaues, medullare und corticale Zone, Filamente, etc.) auf. Als „kritische“ Unterscheidungsmerkmale werden den Gymnocodiaceen neben

(den schwer quantifizierbaren) „feineren“ Zentralfilamenten, dem Vorhandensein von meist „globulären Strukturen“ im Cortexbereich beigemessen. Diese „globulären Strukturen“ werden in Analogie zu strukturfreien „Hohlräumen“ coralliner Rotalgen als Reproduktionsorgane, bzw. als „Container“ von Sporen gedeutet (vgl. Abb. 1). Sie können, müssen aber nicht (!), in jedem Individuum, bzw. Thallussegment entwickelt sein (Gründe dafür liegen u.a. im Wechsel sexueller vs. vegetativer Phase).

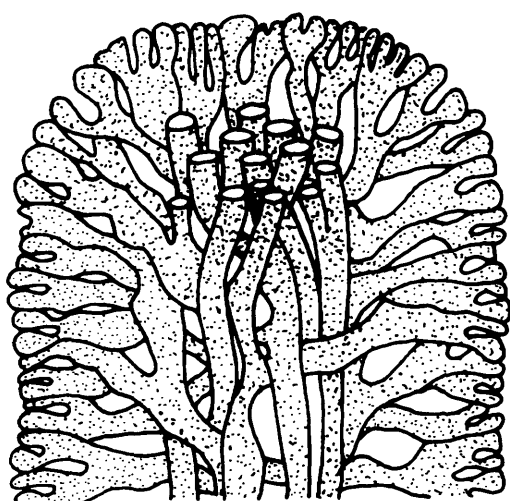
Wenn auch die Erhaltung gut verkalkter Medullarzonon bei Gymnocodiaceen zu "fossilen Raritäten" zählt, so ist darauf hinzuweisen, daß die medullare Anatomie solcher Exemplare eine ausnehmende Ähnlichkeit in Form und Arrangement der filamentären Strukturen mit jener von Halimedaceen aufweist.

4. *Palaeoporella* versus *Pseudopalaeoporella*

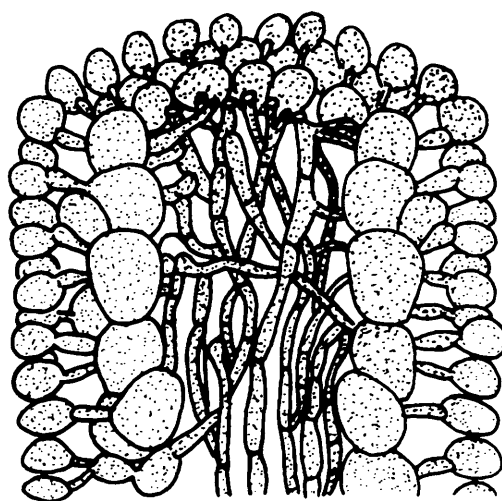
STOLLEY (1893:137) erkannte, daß „durch die Mitte der trichter-, keulenförmigen oder cylindrischen Körper“ des von ihm neu beschriebenen Algentaxon ein „centraler Hohlraum“ geht und „eine Ähnlichkeit mit den recenten Bornetellen“ bestünde. Die systematische Zugehörigkeit zu den Dasycladales unterstrich er 1898 nochmals, indem er *Palaeoporella* mit *Cymopolia* verglich.

PIA (1926:133, 1927:59) sah aufgrund der vielfach gegabelten Trichome einen Vertreter der Codiaceen (= Halimedaceen). Diese Meinung wurde von den meisten nachfolgenden Autoren mit Ausnahme von Hurka (1968), der „eine gemeinsame [phylogenetische] Wurzel der Codiaceen und Dasycladaceen“ im Genus *Palaeoporella* sah, mitgetragen.

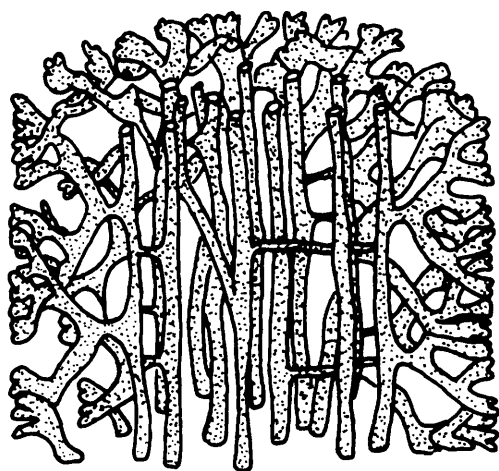
In der synoptischen Darstellung paläozoischer und känozoischer Udoteaceen (= Halimedaceen) setzt sich ROUX in BASSOULET et al. (1983: 550–565) eingehend mit dem von STOLLEY (1893) aufgestellten Genus *Palaeoporella* und den (bis dahin) bekannten Arten auseinander.



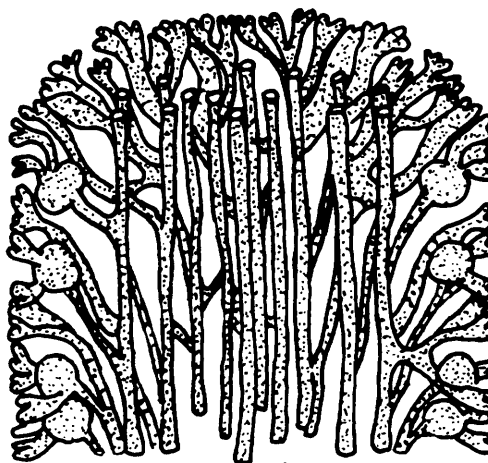
Halimeda



Galaxaura



Boueina



Pseudopalaeoporella

Abb. 1: Schematische Gegenüberstellung von Grundbauplänen rezenter *Halimeda* (Chlorophyta), rezenter *Galaxaura* (Rhodophyta). *Boueina* zeigt einen *Halimeda* vergleichbaren Bau auf (siehe Tab. 1). *Pseudopalaeoporella* kann „Globuli“ an den Verzweigungsstellen corticaler Filamente aufweisen.

Unterschiedliche Auffassungen betreffend des systematischen Stellenwertes wurden bereits von FENNINGER & HUBMANN (1994: 84–85) aufgezeigt.

Für die folgende Betrachtung sind zwei Arbeiten bedeutend:

1985 stellten MAMET & PREAT aufgrund von Neufunden im Becken von Dinant die Gattung *Pseudopalaeoporella* (Generotypus: *Palaeopo-*

rella lummatonensis ELLIOTT, 1961) auf. Das Präfix des neuen Gattungstaxons soll dabei auf „différencie par le nombre de tubes centraux, par la forme des tubes latéraux et par l'absence d'une gaine externe de fins rameaux de dichotomie d'ordre quatre“ hinweisen, bei sonst auffallender Ähnlichkeit zu STOLLEYS *Palaeoporella*. Dabei ist anzumerken, daß der Anzahl (Einzahl vs. Mehr-

zahl) der zentralen Filamente große Bedeutung zukommt, weniger dem Dichotomiegrad peripherer Filamente. Die Rekonstruktion von *Palaeoporella* mit nur einem zentralen Filament als „Stammzelle“ corticaler Filamente, wie sie von MAMET & ROUX in BOURQUE et al. (1981: Abb. 9) bzw. ROUX in BASSOULET et al. (1983: Abb. 10) dargestellt wird, spricht jedenfalls gegen eine Zuweisung zu den Halimedaceen.

1993 faßte VACHARD *Pseudopalaeoporella* und *Palaeoporella* wieder zusammen und stellte sie mit fraglicher Zuordnung zu den Rhodophyta.

5. Corticale Globuli

Im uns vorliegenden, umfangreichen Schliffmaterial (etwa 80 Dünnschliffe mit jeweils bis zu 600 Thallusschnittlagen; UGP 3000-3002) aus dem Eifelium des Grazer Paläozoikum (vgl. HUBMANN, 1990, 1993) weisen wenige Schnitte von *Pseudopalaeoporella lummatonensis* globuläre Strukturen im Cortex auf. Diese Strukturen sind auch an *P. lummatonensis* aus dem Emsium/Eifelium des Cantabrischen Gebirges (HERRMANN & HUBMANN, 1994; Schliffe 109/1A, 109/1B; ex: UGP 3023) bekannt.

Die „Globuli“ liegen nicht terminal an der Thalluswand, sondern etwa im zentralen Cortexbereich (vgl. Taf. 1, Fig. 1-4). Ihre Lage an Verzweigungspunkten der Corticalfilamente scheint charakteristisch zu sein. Folgt man der Diagnose von MAMET & PREAT (1985: 72), wonach im Unterschied zu *Palaeoporella* eine Dichotomie corticaler Filamente vierter Ordnung bei *Pseudopalaeoporella* fehlt, dann sind die Globuli an die Dichotomie 2. Ordnung gebunden. Sie sind fast durchwegs rund, selten ellipsoidisch und vergleichbar den corticalen Filamenten mit Mikrit verfüllt. Eine Internstruktur ist demnach nicht auflösbar. Ihre Durchmesser schwanken zwischen 105 bis 180 µm, ihre häufigsten Durchmesser betragen etwa 135 µm.

KOCH-FRÜCHTL & GEE (1994) konnten säureunlöslich erhaltene Filamente von *Pseudopalaeopo-*

rella lummatonensis aus dem Rheinischen Schiefergebirge isolieren und eine mit unseren Globuli idente Struktur zur Abbildung (l.c.: Taf. 3, Fig. 20) bringen. Sowohl die Lage an einem Dichotomiepunkt, wie auch die Dimension stimmen überein. KOCH-FRÜCHTL & GEE (1994:7) berichten von mehreren Exemplaren dieser „terminal ovoid structures“, deren Zuweisung – ob schräge Schnitte durch „knollige“ Verdickungen an terminalen Filamenten (wie sie von rezenten Halimeda-Vertretern bekannt sind) oder „truly reproductive organs“ – sie offen lassen.

Wir deuten die Globuli als „Reproduktionsorgane“: Sie treten nicht in allen Individuen, resp. in allen Schnittlagen auf. Zum anderen sind sie nicht an alle dichotomen Verzweigungen corticaler Filamente gebunden. Damit ist ein causal bedingter Zusammenhang (KOCH-FRÜCHTL & GEE, 1994:7) mit der Gabelung der Filamente nicht nachvollziehbar.

6. Diskussion

Gametangien rezenter Halimeda-Vertreter sind überwiegend distal des verkalkungsfähigen Thallus entwickelt und haben kein Fossilisationspotential; seltener treten sie intern (subdermal) auf (HILLIS-COLINVAUX, 1984). In der Literatur stößt man nur auf wenige Erwähnungen von „Reproduktionsorganen“ paläozoischer Halimedaceen (z.B. JOHNSON & KONISHI, 1956; MASLOV, 1956; PETRYK & MAMET, 1972), das entsprechende Abbildungsmaterial dagegen fehlt meist oder ist nur bedingt aufschlußreich.

„Reproduktionsorgane“ von Gymnocodiaceen sind an der Grenze Medulla/Cortex oder im Cortex lokalisiert. Sie sind entweder rundlich-ellipsoid und in bezug auf die Thallus-Segmente relativ groß, oder kugelig (dann meist inmitten der corticalen Zone liegend und regellos verteilt) und klein.

Für Gymnocodiaceen ist das Vorhandensein von „Reproduktionsorganen“ ein integrativer Bestandteil der Systematik. Damit steht zum einen zur Diskussion, inwieweit dieses Merkmal isoliert betrachtet ein „Familien-scheidendes“ Kriterium

(vgl. Ausführungen oben!) darstellen kann (MU, 1991: „*problems in determining the systematic position and classification of Gymnocodiaceae and fossil Udoteaceae are the result of inadequate information available regarding fossil material*“, BUCUR, 1994: „*these problems are equally the consequence of inadequate knowledge concerning recent material, because [...] recent researches revealed the presence of internal reproductive organs in the Halimedaceae as well*“).

Zum anderen, unterstützt man die Validität von Gymnocodiaceae, müßte man konsequenterweise *Pseudopalaeoporella* aufgrund der subdermalen „Globuli“ dieser Familie angliedern. Damit würde dieses Genus von den Grünalgen zu den Rotalgen verwiesen werden. Die „Rotalgennatur“ von *Pseudopalaeoporella* würde Unterstützung in den vergleichsweise mit anderen fossilen Halimedaceen (z.B. *Abacella*, *Litanaia*, *Lancicula*, *Orthrosiphon*, etc.) sehr „feinen“ Filamenten finden. Eine letztendliche Klärung ist nur durch eine „exzeptionelle“ Erhaltung (z.B. frühdiagenetische Verkieselung) zu erwarten, wenn man einen coenocytischen Aufbau oder „cross-partitions“ der Filamente nachweisen könnte (vgl. MU, 1991, KUSS, 1994). Die von KOCH-FRÜCHTL & GEE (1994) im REM untersuchten, isolierten Filamente lassen keine weiteren Schlüsse zu.

Die Arbeit entstand im Rahmen des ÖNB Projektes 4630 „Devonische Kalkalgen der Ost- und Südalpen“.

Literatur

AGARDH, J.G. (1887–1888): Till Algernes Systematik, VIII. Siphoneae. – Lund's Univ. Arsskr., **23**, 1–174, 5 Taf., Lund.

BASSOULLET, J.P., BERBIER, P., DELOFFRE, R., GENOT, P., PONCET, J. & ROUX, A. (1983): Les Algues Udoteacées du Paléozoïque au Cénozoïque. – Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine, **7**, 2, 449–621, 13 Abb., 13 Tab., 16 Taf., Pau.

BOURQUE, P.A., MAMET, B. & ROUX, A. (1981): Algues siluriennes du synclinorium de la Baie des Chaleurs, Québec,

Canada. – Rev. Micropaléont., **24**, 83–126, 9 Abb., 1 Tab., 3 Taf., Paris.

BUCUR, I.I. (1994): Lower Cretaceous Halimedaceae and Gymnocodiaceae from Southern Carpathians and Apuseni Mountains (Romania) and the systematic position of the Gymnocodiaceae. – Beitr. Paläont., **19**, 13–37, 2 Abb., 2 Tab., 7 Taf., Wien.

ELLIOTT, G.F. (1955): The Permian alga *Gymnocodium*. – Micropaleontology, **1**, 1, 83–90, 3 Taf., New York.

ELLIOTT, G.F. (1961): A new British Devonian alga, *Palaeoporella lummatonensis* and the brachiopod evidence of the age of the Lummaton Shell-Bed. – Proc. Geol. Ass., **72**, 2, 251–259, 2 Taf., London.

FELDMANN, J. (1946): Sur l'hétéroplastie de certaines Siphonales et leur classification. – Compt. Rend. hebdom. Séanc. Acad. Sci., **222**, 752–753, Paris.

FENNINGER, A. & HUBMANN, B. (1994): Devonian Calcareous Algae of the South- and Austroalpine: The State of Knowledge. – Beitr. Paläont., **19**, 83–89, 2 Abb., Wien.

FENNINGER, A. & HUBMANN, B. (1996): Kalzifikation, Diagenese und die Klassifikation paläozoischer Kalkalgen. – Sediment 91, Kurzfassungen, S. 34, Wien.

FLAJS, G. (1977): Die Ultrastrukturen des Kalkalgenskeletts. – Palaeontogr., **160**, 4–6, 69–128, 16 Abb., 1 Tab., 17 Taf., Stuttgart.

HERRMANN, R. & HUBMANN, B. (1994): Devonian Udoteacean Green Algae from the Cantabrian Mountains (Santa Lucía Formation), NW-Spain. – Rev. Española Paleont., **9**, 2, 195–202, 4 Abb., 1 Taf., Oviedo.

HILLIS, L. W. (1959): A Revision of the Genus *Halimeda* (Order Siphonales). – Publ. Inst. Marine Sci. Univ. Texas, **6**, 321–403, 12 Taf., Texas.

HILLIS-COLINVAUX, L. (1984): Systematics of the Siphonales. – [In:] IRVINE, D.E.G. & JOHN, D.M. (Hrsg.): Systematics of the Green Algae. – 271–296, New York-London (Academic Press).

HOEK, C. VAN DEN, JAHNS, H.M. & MANN, D.G. (1993): Algen. – 3. Aufl., 1+VI-XII+1-411, 235 Abb., 5 Tab., Stuttgart-New York (Thieme).

HUBMANN, B. (1990): Udoteaceen (Grünalgen) aus dem Grazer Paläozoikum/Österreich (Barrandeikalke, Eifelium). – Facies, **22**, 147–158, 7 Abb., 1 Tab., 1 Taf., Erlangen.

HUBMANN, B. (1993a): Zur heutigen Situation der Systematik und Taxonomie devonischer Grünalgen am Beispiel „*Lancicula*“. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **200**, 1, 151–161, 2 Abb., Wien.

- HUBMANN, B. (1993b): Ablagerungsraum, Mikrofazies und Paläoökologie der Barrandeikalk-Formation (Eifelium) des Grazer Paläozoikums. – Jb. Geol. B.-Anst., **136**, 2, 393–461, 34 Abb., 4 Tab., 2 Taf., Wien.
- HURKA, H. (1968): Über den anatomischen Bau und die systematische Stellung des paläozoischen Algengenus *Palaeoporella* STOLLEY. – Nova Hedwigia, **15**, 571–582, 4 Abb., 1 Taf., Lehre.
- JABLONSKY, E. (1919): Magyarországi karbonkorú algák. 397–398. – Die Karbonalgen Ungarns. – Földt. Közl., **48**, 449–451, Budapest.
- JOHNSON, J.H. & KONISHI, K. (1956): Mississippian algae from the Western Canada basin and Martana. – Studies of Mississippian algae, Part 2, Colorado Sch. Mines, **51**, 4, 85–107, Golden.
- KOCH-FRÜCHTL, U. & GEE, C.T. (1944): Middle Devonian Pseudopalaeoporella lummatonensis from the Rhenish Schiefergebirge (Sauerland and Eifel), Western Germany. – Palaeontogr., **232**, 1–6, 1–13, 4 Abb., 3 Tab., 3 Taf., Stuttgart.
- KUSS, J. (1994): Cretaceous (Albian-Turonian) calcareous algae from Egypt and Jordan – Systematics, stratigraphy and paleogeography. – Abh. Geol. B.-A., **50**, 295–317, Wien.
- LAMOUROUX, J.V.F. (1812): Extrait d'une memoire sur la classification des polypiers coralligenes non entierement pierreux. – Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom., **3**, 181–188, Paris.
- LINK, H.F. (1832): Über die Pflanzenthier überhaupt und die dazu gerechneten Gewächse besonders. – Abh. Königl. Acad. Wiss. Berlin, Phys. Kl., **1830**, 109–123, Berlin.
- MAMET, B. & PREAT, A. (1985): Sur quelques algues vertes nouvelles du Givétien de la Belgique. – Rev. Micropaléont., **28**, 1, 67–74, 3 Taf., 1 Abb., Paris.
- MASLOV, V.P. (1956): Izkopaemie izvestkovye vodorosli SSSR. – Trudy Geol. Inst. Akad. nauk SSSR, **160**, 1–301, 86 Taf., Moskva.
- MU, X. (1991): Fossil Udoteaceae and Gymnocodiaceae. – [In:] RIDING, R. (Hrsg.). Calcareous algae and stromatolites, 146–166, 3 Abb., 1 Taf., Berlin-Heidelberg-New York (Springer-Verlag).
- PETRYK, A.A. & MAMET, B. (1972): Lower Carboniferous algal microflora, southwestern Alberta. – Can Jour. Earth Sci., **9**, 7, 767–802, Ottawa.
- PIA, J. (1912): Neue Studien über die triadischen Siphoneae verticillatae. – Beitr. Pal. Geol. Öst.-Ung. u. Orient, **25**, 25–81, 24 Abb., 7 Taf., Wien-Leipzig.
- PIA, J. (1920): Die Siphoneae Verticillatae vom Karbon bis zur Kreide – Abh. zool.-botan. Ges. Wien, **11**, 2, 1–263, 27 Abb., 8 Taf., Wien.
- PIA, J. (1926): Pflanzen als Gesteinsbildner. – 355 S., 166 Abb., Berlin (Borntraeger).
- PIA, J. (1927): Thallophyta. – [In:] HIRMER, J. (Hrsg.): Handbuch der Paläobotanik, 31–136, Abb. 14–129, München-Berlin (Ouldenburg).
- PIA, J. (1937): Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpaläozoikums und ihre geologische Bedeutung. – Congr. Strat. Carb. Heerlen, CR2, 765–856, 2 Abb., 13 Taf. (85–97), Heerlen.
- ROTHPLETZ, A. (1894): Ein geologischer Querschnitt durch die Ost-Alpen nebst Anhang über die sog. Glarner Doppelfalte. – IV + 1-268, 115 Abb., 1 Profiltaf., 2 Taf., Stuttgart (Schweizerbart).
- ROUX, A. (1983): Genre *Palaeoporella* STOLLEY, 1893. – [In:] BASSOULET, J.P., BERBIER, P., DELOFFRE, R., GENOT, P., PONCET, J. & ROUX, A. (1983): Les Algues Udoteacées du Paléozoïque au Cénozoïque. – Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine, **7**, 2, 550–565, Pau.
- STOLLEY, E. (1893): Ueber silurische Siphoneen. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **2**, 135–146, 2 Taf., Stuttgart.
- TOULA, F. (1884): Geologische Untersuchungen im westlichen Theile des Balkan und in den angrenzenden Gebieten. – Sitzungsber. k. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, **88**, (1883), 1279–1377, 6 Abb., 9 Taf., Wien.
- VACHARD, D. (1993): Algues, pseudo-Algues et microfacies carbonates du Devonien du Domaine Ligerien (Massif Armoricaïn, France). – Palaeontogr., **229**, 1–3, 53–113, 16 Abb., 1 Tab., 7 Taf., Stuttgart.
- ZARNADINI, J. (1843): Corallineae. – [In:] Enciclopedia Italiana e Dizionario della Conversazione, **6**, 1013–1036, Venezia.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Doz. Dr. Bernhard Hubmann, Univ.-Prof. Dr. Alois Fenninger, Institut für Geologie und Paläontologie der Karl-Franzens-Universität Graz, Heinrichstr. 26, A-8010 Graz, Austria

Tafel 1

Längsschnitte, bzw. leicht schräge Längsschnitte von Segmenten von *Pseudopalaeoporella lummatonensis* ELLIOTT, 1961, aus den Barrandeikalken (Mitteldevon, Eifelium) des Grazer Paläozoikum (Fundlokalität: Forstweg Attems, Frauenkogel-Südhang im Göstingbachtal, NW Graz). Beachte subdermale Globuli.

Vergrößerungen: Fig. 1: 26x

Fig. 2: 27x

Fig. 3: 37x

Fig. 4: 45x



4



3



2

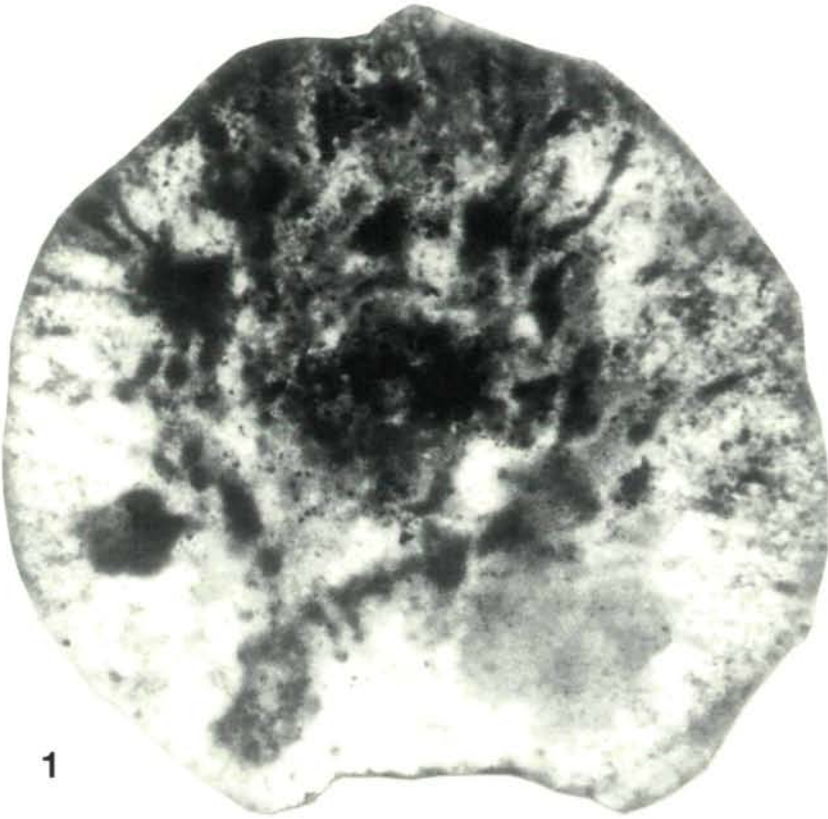


1

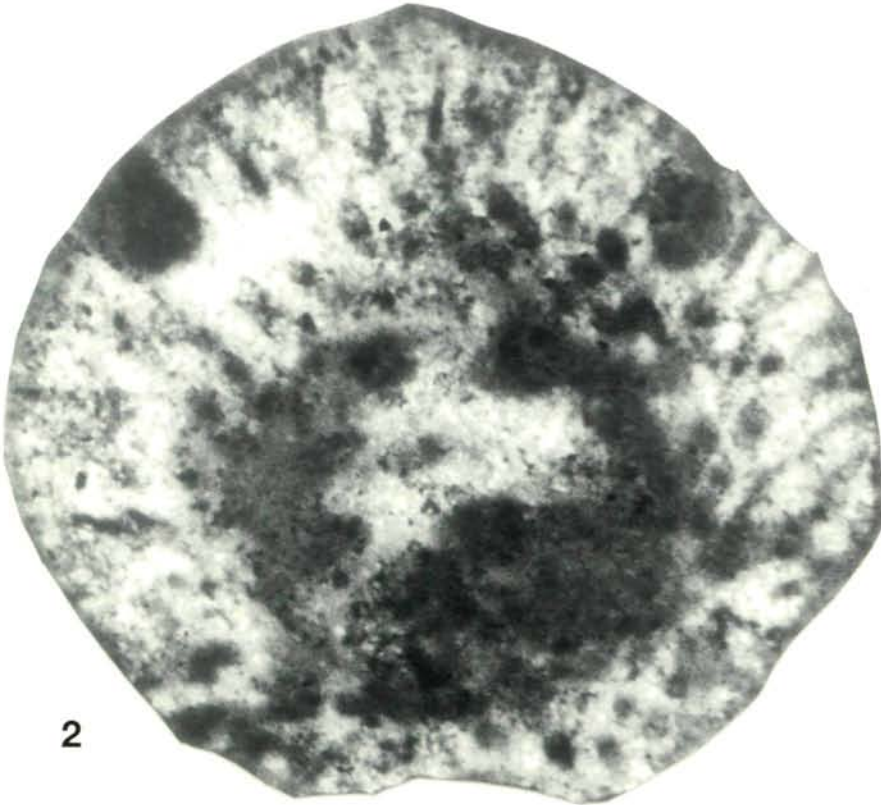
Tafel 2

Fig. 1, 2: Querschnitte durch mit Globuli. Vergrößerungen: 82x

Fig. 3: Längsschnitt eines Thallusfragmentes, Vergrößerung: 60x



1



2



3

Tafel 3

- Fig. 1: Etwas schräger Längsschnitt durch Thallussegment von *Pseudopalaeoporella lummatonensis*. Beachte die geringe Verkalkung der (zentralen) Medullarzone und die gut entwickelte corticale Zone (mit Globuli an Filamentsverzweigungen), wie dies bei Gymnocodiaceen charakteristisch ist. Vergrößerung: 45x
- Fig. 2: Schräger Querschnitt. Vergrößerung: 58x
- Fig. 3: Längsschnitt durch (?)apikales Thallussegment. Vergrößerung: 65x
- Fig. 4: Detail mit verzweigenden Cortexfilamenten und globulärer Struktur. Vergrößerung: 63x

