DIE

KULTUR DER GEGENWART

IHRE ENTWICKLUNG UND IHRE ZIELE
HERAUSGEGEBEN VON PAUL HINNEBERG

DRITTER TEIL

MATHEMATIK · NATURWISSENSCHAFTEN MEDIZIN

VIERTE ABTEILUNG
ORGANISCHE NATURWISSENSCHAFTEN

UNTER LEITUNG VON R.v.WETTSTEIN

VIERTER BAND

ABSTAMMUNGSLEHRE · SYSTEMATIK PALÄONTOLOGIE · BIOGEOGRAPHIE

UNTER REDAKTION VON
R. HERTWIG UND R. v. WETTSTEIN



ABSTAMMUNGSLEHRE · SYSTEMATIK PALÄONTOLOGIE · BIOGEOGRAPHIE

UNTER REDAKTION VON R. HERTWIG UND R. v. WETTSTEIN

BEARBEITET VON

R. HERTWIG • L. PLATE • R. V.WETTSTEIN • A. BRAUER
A. ENGLER • O. ABEL • W. J. JONGMANS • K. HEIDER
J. E. V. BOAS

MIT 112 ABBILDUNGEN IM TEXT





PALAEOBOTANIK.

Von W. J. Jongmans.

I. Einleitung.

Einleitung.

Fossile Pflanzen sind schon sehr früh in der Literatur erwähnt. Es war schon vielen Forschern des 17, und 18. Jahrhunderts aufgefallen, daß sich in verschiedenen Gegenden Pflanzenabdrücke oder versteinerte Bäume oder Äste befanden. In den meisten Fällen war jedoch die Deutung dieser Gebilde höchst eigentümlich. In der allerersten Zeit hielt man sie für zufällige Erzeugnisse und dachte nicht entfernt daran, sie mit Pflanzen, welche früher gelebt haben, in Verbindung zu bringen. Doch schon verhältnismäßig früh sah man ein, daß diese Auffassung nicht haltbar ist und daß es sich tatsächlich um Reste früherer Pflanzen handelt. Es ist nun selbstredend, daß die weitere Entwicklung der Paläobotanik regelmäßig Schritt hält mit derjenigen der allgemeinen Geologie. Daher wurden, nachdem man einmal eingesehen hatte, daß es sich um Pflanzenreste handelt, diese Pflanzen mit der damals noch allgemein angenommenen Sintflut in Zusammenhang gebracht. Man nahm an, daß die fossilen Pflanzen dieselben waren, welche zu dieser Zeit die Erde bedeckten. Daß die Typen, welche man fossil fand, ganz andere waren, als die, welche jetzt in den Gegenden, wo man die Fossilien antrifft, vorkommen, empfand man nicht als besondere Schwierigkeit. Teilweise wurden sie ganz falsch bestimmt und zum anderen Teil als durch jenes Ereignis von fremden Gegenden angeschwemmte Pflanzen gedeutet. Man war so fest überzeugt, daß die Pflanzen aus der Zeit der Sintflut stammten, daß sogar eine ganze Literatur darüber entstand, in welcher man aus den Pflanzen und den Entwicklungsstadien, in welchen man sie fand, die Jahreszeit, in der die Sintflut stattgefunden hatte, zu bestimmen versuchte.

Schon im 18. Jahrhundert gab es indessen einige Forscher, die darauf hinwiesen, daß die fossilen Pflanzen von den jetzt lebenden verschieden waren. Die eigentliche Grundlage der Paläobotanik wurde jedoch erst im Anfang des 19. Jahrhunderts gelegt. Männer wie Sternberg, Schlotheim und Brongniart haben für die damalige Zeit ausgezeichnete Arbeiten geliefert. Erst von dem Erscheinen ihrer Bücher an war es möglich, von einer Paläobotanik zu reden.

Die Hauptaufgabe der Paläobotaniker bestand damals noch in der Beschreibung der Flora der einzelnen Gegenden und Formationen. Leider war es vielen Forschern unmöglich, ihr Material mit dem von anderen zu vergleichen und zudem war die Technik noch nicht so weit fortgeschritten, um solche aus-

gezeichnete Abbildungen, wie wir sie jetzt z. B. in Zeillers Büchern bewundern, liefern zu können. Der Vergleich mit älteren Abbildungen mußte in vielen Fällen zu falschen Schlußfolgerungen führen, da doch immer bei der Anfertigung von Zeichnungen die Phantasie eine mehr oder weniger große Rolle spielt. Eine der ersten Folgen dieser Schwierigkeiten sehen wir in den jetzigen Synonymenlisten. Fast jede einigermaßen allgemeine Pflanze ist wiederholt als neue Art beschrieben worden. Nun muß zwar zugegeben werden, daß auch das Material an und für sich leicht zu solchen Verwirrungen führt. Denn was das Material betrifft, sind die Paläobotaniker entschieden im Nachteil den Paläozoologen gegenüber. Bei den fossilen Pflanzen handelt es sich fast ausschließlich um Fragmente, und erst große Serien von Exemplaren oder sehr glückliche Zufälle können zur richtigen Erkenntnis einer fossilen Pflanze führen.

Die Beschreibungen der einzelnen Floren haben ein riesenhaftes Material angehäuft, dem vieles für spätere Forschungen von pflanzengeographischer oder klimatologischer Natur entnommen werden kann. Ein Ergebnis von ganz besonderer Wichtigkeit war es jedoch, daß, wie jede Formation ihre eigene Fauna hatte, sie auch durch ihre eigene Flora charakterisiert war. Die Pflanzen sind also, ganz ebenso, wie die Tiere, für die Bestimmung des geologischen Horizontes geeignet.

In dieser Zeit, welche wir die der beschreibenden Paläobotanik nennen können, haben sich die Botaniker nur sehr wenig mit diesem Zweige ihrer Wissenschaft beschäftigt, denn auch die oben angedeuteten pflanzengeographischen und klimatologischen Arbeiten datieren fast ohne Ausnahme aus den letzten Jahrzehnten. Die Botaniker wurden erst dann aufmerksam, als es sich um Reste handelte, welche noch die Struktur zeigten. Zwar gibt es schon einige ältere Arbeiten über solche Reste. Sogar Brongniart hat sich schon damit beschäftigt, aber immer handelte es sich doch mehr um die Beschreibung der allgemeinen Merkmale, als um Einzelheiten des feineren anatomischen Baues. Auch hier mußte die Technik erst zu Hilfe kommen. Die früheren Forscher fertigten sehr dicke Schliffe an, welche nicht durchsichtig waren, oder sie begnügten sich damit, die Schnittflächen zu polieren und eine Zeichnung davon zu entwerfen. Es ist selbstredend, daß es unmöglich war, auf diese Weise die feineren Einzelheiten zu Gesicht zu bekommen. Eine etwas sorgfältigere Präparation erfuhr z. B. schon das Material von Renault. Aber wenn man die Originalschliffe seiner Sammlung sieht, versteht man doch kaum, wie es ihm möglich war, schon so viele Details an solchen dicken Schliffen festzustellen. Man muß staunen, wenn man das Material vergleicht mit den großartigen Resultaten seiner Arbeit.

Der eigentliche Vater der Anatomie der fossilen Pflanzen war Williamson. Ihm verdanken wir wundervolle Untersuchungen, welche zum weitaus größten Teil an Material aus dem englischen Karbon ausgeführt wurden. Williamson ist der Gründer der englischen Schule, welche jetzt eine der bedeutendsten auf paläontologischem Gebiet ist. Die Technik der Anfertigung der Dünnschliffe ist so weit fortgeschritten, daß wir imstande sind, die dazu geeig-

neten fossilen Pflanzen fast genau so gut zu untersuchen wie rezentes Material. Dafür nur ein Beispiel. Es gelang Gordon bei seinen Untersuchungen über Diplolabis Serien von Dünnschliffen anzufertigen, welche aus einem Block in bestimmten Intervallen von einer Dicke von 1/10 bis 1/12 und bisweilen sogar nur 1/16 eines englischen Zolls geschnitten wurden.

Erhaltungssilen Pflanzen und methoden.

Die weitaus größte Zahl der fossilen Pflanzen kommt als Abdruck vor. weisen der fos- Ist z. B. ein Blatt eingeschlossen, so erhält man eine Platte mit dem Abdruck Untersuchungs- der Oberseite und eine Gegenplatte mit dem der Unterseite. Dazwischen findet man dann die in Kohle umgewandelte Blattsubstanz. In einigen Fällen, besonders bei Blättern und Wedeln aus der Juraformation, kann diese Kohlenschicht in größeren oder kleineren Stücken vom umgebenden Gestein abgehoben und getrennt aufbewahrt werden. Sehr schöne Beispiele dafür werden im Stockholmer paläobotanischen Museum aufbewahrt. In solchen Fällen ist es dann auch möglich, durch geeignete Methoden, wie Mazeration der Kohle mittels Salpetersäure und Kaliumchlorat, noch mehr von der Struktur zu Gesicht zu bekommen. Die vielen Arbeiten von Nathorst über Rhätische und Jurassische Pflanzen liefern zahlreiche Beispiele.

Diese Abdrücke werden oft von manchem als botanisch wenig wichtig bezeichnet. Als Grund dieser Auffassung wird dann angegeben, daß sie so wenig Einzelheiten zeigen. Diese Auffassung ist jedoch gänzlich unberechtigt.

Wohl allgemein wird der hohe Wert der Abdrücke für stratigraphische und allgemeine Studien zugegeben. Dadurch, daß Funde von Abdrücken viel häufiger sind als solche von Struktur zeigenden Resten, werden die Abdrücke für die Lösung von allgemeinen geologischen Fragen wohl immer von sehr großer Wichtigkeit bleiben. Aber auch die Auffassung, daß die Abdrücke zu wenig botanische Details zeigen, trifft nicht im allgemeinen zu. Durch die neueren Methoden, nämlich die Kollodiummethode und das Mazerieren der Kohle, welche den Abdrücken anhaftet, hat man in der letzten Zeit Einsicht erhalten in viele Details bei Abdrücken. Wenn man die oben schon erwähnten Arbeiten von Nathorst und von vielen anderen durchblättert, ist man erstaunt über den Reichtum von Tatsachen, welche in dieser Weise gefunden worden sind. Es ist bei vielen Fruktifikationen gelungen, die Sporen zu isolieren; man kann Epidermis und Spaltöffnungen studieren; die Struktur der Sporangien wird in vielen Fällen äußerst klar durch Anwendung der Kollodiummethode. Kurz, ein ganzes, in vieler Hinsicht noch unbearbeitetes Feld für neue Untersuchungen auf paläontologischem Gebiet liegt vor uns. Nur soll man diese Methoden nicht auf dazu nicht geeignete Objekte anwenden. So ist es z. B. nicht oder fast nicht möglich, Kollodiumabdrücke zu erhalten von Abdrücken von Wedeln aus dem Karbon, denen die Kohle noch anhaftet. Ausgebranntes Material aus den gleichen Schichten liefert dagegen oft ein sehr gutes Resultat.

Zur Aufhellung nicht sehr deutlicher Objekte kann in manchen Fällen mit gutem Erfolg Zedernöl verwendet werden. Wie Halle angibt, hat er damit bei der Untersuchung jurassischer Farnreste und ihrer Fruktifikationen schöne Resultate erzielt.

Auch die allgemeine Benutzung der binokulären Mikroskope wird noch in manchen Fällen Klarheit bringen, wo jetzt noch Zweifel herrscht. Renier hat vor kurzem zum ersten Male Stereoskopaufnahmen von Calamiten-Fruktifikationen veröffentlicht, welche auch viel für die Zukunft versprechen.

Hieraus ersieht man, daß durch Anwendung geeigneter Methoden auch von Abdrücken in vielen Fällen sehr weitgehende Aufklärung über die Struktur zu erhalten ist.

Falls die Pflanzen, welche fossilisiert wurden, innere Hohlräume besitzen, wie dies bei vielen Stengeln und Früchten der Fall ist, so können diese Hohlräume auch mit der Umhüllungsmasse erfüllt sein. In diesem Falle entsteht ein Steinkern. Die Oberfläche solcher Steinkerne zeigt dann die Skulptur, welche die Innenfläche der Höhlungen gehabt hat. An der Außenseite ist ein solcher Steinkern in den meisten Fällen mit einer Kohlenschicht als Rest der Gewebe bedeckt, auf welcher man zuweilen mehr oder weniger deutliche Spuren der Skulptur der Oberfläche der betreffenden Stämme oder Früchte findet. Den Abdruck dieser Oberfläche findet man in dem sogenannten Hohldruck, welcher den Steinkern und die Kohleschicht umgibt und durch das Abdrücken der äußeren Oberfläche in die Umhüllungsmasse gebildet wurde.

Die am besten erhaltenen Abdrücke findet man in Schiefern, oder, wenn es sich um jüngere Formationen handelt, in Lehm oder Ton. Diese zeigen oft die Details der Nervatur in staunenswerter Klarheit. Viel weniger gut, aber doch oft brauchbar, sind Abdrücke in sandigen Schiefern oder in nicht zu grobkörnigen Sandsteinen. Ist der Sandstein zu grobkörnig, so werden die Abdrücke undeutlich und sind dann in den meisten Fällen nicht mehr zu bestimmen.

Ganz besonders schöne Abdrücke findet man im Innern der Toneisenknollen. Aus diesen stammt z. B. ein großer Teil des Materials, an welchem Kidston seine Entdeckungen über *Neuropteris* und *Crossotheca* gemacht hat.

Wird eine Pflanze in die Umhüllungsmasse eingeschlossen, so kann es vorkommen, daß die organische Substanz nicht als Kohle zurückbleibt, sondern ganz verwest. Der Pflanzenkörper hinterläßt dann im umgebenden Gestein eine Höhlung, deren Wand genau die äußere Skulptur der Oberfläche der Pflanze zeigt. So zeigen die pliocänen und quaternären Tuffe von Meximieux bei Lyon und von Cannstadt zahlreiche Höhlungen und Löcher, aus denen die Pflanzensubstanz verschwunden ist. Wenn man nun unter der Luftpumpe diese Tuffstücke mit geschmolzenem Wachs imprägniert, und dann das umgebende Gestein, falls es sich um Kalk handelt, mit Salzsäure löst, so erhält man den Pflanzenteil wieder körperlich. Diese Erhaltungsweise kommt viel vor bei Pflanzen, welche sich in Ablagerungen von Mineralquellen befinden oder in vulkanischen Tuffen.

Auch im Bernstein findet man oft solche Hohlräume, welche genau die Form der eingeschlossenen Pflanzen und Tiere zeigen. Auch hier ist die Substanz der Pflanze gänzlich verschwunden.

Diesen Erhaltungszuständen gegenüber hat man noch solche, bei welchen die Struktur der Pflanze erhalten ist. Dies sind die sogenannten echten Versteinerungen oder Intuskrustate. Die ganze Pflanze ist dabei mit der versteinernden Substanz durchtränkt. Als solche versteinernde Substanzen kommen in erster Linie Kieselsäure und Kalziumkarbonat in Betracht, daneben auch noch Eisenkarbonat und Dolomit. Die schönsten Versteinerungen sind die mit Kieselsäure. Die besten Beispiele sind die berühmten verkieselten Pflanzen von Autun und der Umgebung von Chemnitz. Von solchen mit Kalziumkarbonat sind besonders bekannt die sogenannten Coalballs aus Großbritannien, Deutschland (Ruhrrevier und Aachener Becken), Rußland (Donetz) und aus Österreich. Als weitere Beispiele von versteinerten Pflanzen sind der versteinerte Wald von Arizona und die vielen sonstigen versteinerten Hölzer zu erwähnen.

Coalballs

Die Coalballs sind, wie der Name schon sagt, in der Kohle vorkommende Knollen. Auch im Hangenden der betreffenden Kohlenlager werden sie angetroffen. In typischer Ausbildung sind sie nur aus dem Karbon bekannt. Sie sind an bestimmte Flöze gebunden, in Deutschland z. B. an die Flöze Catharina und Finefrau-Nebenbank. Eigentümlich ist es, daß alle Flöze mit Coalballs, in welchem Lande sie auch gefunden sind, im Hangenden von einer marinen Schicht begleitet sind. Es war also selbstredend, daß man den Ursprung der Knollen in diesen marinen Transgressionen suchte. Als das Karbonmoor, aus dem später das betreffende Flöz entstand, vom Meere überdeckt wurde, wurden die in Lösung befindlichen Kalzium- und Magnesiumsulfate durch den Kohlenstoff der darunter liegenden verwesenden Substanzen reduziert und als Karbonate abgesetzt. Bei einer solchen Absetzung dienten die Pflanzenfragmente als Mittelpunkt für die Entstehung knollenförmiger Gebilde. In dieser Weise konnten also in der Kohle selbst größere und kleinere Knollen gebildet werden. Die Bildung der Knollen, welche sich im Hangenden befinden, wird dadurch erklärt, daß auch von dem umgebenden Land Pflanzen ins Meer hineintrieben. Diese sanken dort zu Boden und wurden dann von Sedimenten, denen viele Tierreste beigemischt waren, überdeckt. Durch die Verwesung der organischen Reste hat wieder die gleiche Reduktion der Sulfate stattgefunden und konnten die Pflanzen wieder versteinert werden. Man findet sie in den Knollen aus dem Hangenden daher auch immer mit Tieren zusammen. In solchen Knollen sind fast immer die Gewebe nicht so gut erhalten wie in den Knollen aus den Flözen. Dies wird erklärt durch ihren längeren Aufenthalt im Meereswasser und die langsamere Versteinerung. Die Pflanzen aus diesen Knollen sind also im Gegensatz zu denjenigen aus den Knollen, welche in der Kohle selbst vorkommen, nicht an Ort und Stelle, wo sie jetzt gefunden werden, gewachsen, also nicht autochthon, sondern allochthon. Hierdurch wird auch erklärt, daß die in den Knollen aus dem Hangenden gefundene Flora oft gänzlich verschieden ist von der aus den Flözknollen, ja sogar teilweise ganz andere Typen umfassen kann. Ob es sich nun in diesen Fällen, wie von einigen Forschern behauptet wird, um die Flora der höher gelegenen Gegenden handelt, läßt sich nicht entscheiden. Notwendig ist es nicht, es kann sich auch um an nah gelegenen Stellen gewachsene Pflanzen handeln. Nur wuchsen sie aller Wahrscheinlichkeit nach nicht in dem zu dem Kohlenflöz gewordenen Karbonmoor.

Solche Knollen sind nicht nur aus dem Karbon, sondern auch aus jüngeren Formationen bekannt. Stopes und Fujii haben ähnliche Knollen in der Kreide von Japan und Gothan und Hörich in der rheinischen Braunkohlenformation gefunden und untersucht.

Manche Pflanzen, zumal niedere Formen, haben in gewissen Formationen die Entstehung ganzer Bänke veranlaßt. So sind die triasischen Diploporenkalke, die tertiären Lithothamniumkalke und die Diatomeenlager ganz oder fast ganz aus Pflanzen aufgebaut. Von ganz besonderem Interesse ist jedoch die Rolle, welche die Pflanzen bei der Entstehung der Kohlenlager gespielt haben. Potonié hat sich durch seine Studien über die Entstehung der Kohle ein großes Verdienst erworben und mit einigen Ausnahmen wird seine Auffassung jetzt wohl von jedem als die richtige angesehen.

Potonié teilt die Kaustobiolithe, die brennbaren Gesteine, in Sapro-Kaustobiolithe. pelite, Humusgesteine und Liptobiolithe ein.

Entstehung der Kohle.

Sapropel entsteht aus den im Wasser lebenden tierischen und pflanzlichen Organismen. Das rezente Sapropel ist ein Schlamm. Nicht die Kohlehydrate, sondern Fette und Proteine bilden die Hauptbestandteile. Beispiele fossiler Sapropelite sind die Cannelkohlen, auch die Mattkohle der sogenannten Streifenkohle gehört hierher. Bogheadkohlen können besser Sapropeltone genannt werden, da viele anorganische Bestandteile beigemischt sind. Die eigentlichen Sapropelkohlen werden Sapanthrakon genannt.

Die meisten Kohlen gehören zu den Humusgesteinen, zu welchen von rezenten Bildungen die Moore gerechnet werden. Diese entstehen in folgender Weise. Zuerst ist ein offenes Wasser vorhanden, in dem Sapropelbildung stattfindet. Allmählich wird das Wasser mit dem Sapropel gefüllt, und an den flachsten Stellen werden höhere Pflanzen Gelegenheit haben, zu wurzeln und den Schlamm fest zu halten. In dieser Weise entsteht eine Verlandungsstelle, welche im allgemeinen durch Röhrichte eingeleitet wird. Ein Flachmoor entsteht. Aus diesem kann sich dann durch weitere Hebung der Unterlage ein Zwischenmoor und zum Schluß ein Hochmoor entwickeln.

Mit welchem dieser drei Typen nun die Moore aus den verschiedenen geologischen Horizonten verglichen werden müssen, ist ziemlich klar. Hochmoore können sich nur lokal und ausnahmsweise fossil erhalten, da sie die Überschwemmungsgebiete meiden. Die Kohlenlager (und also auch die Moore, aus welchen sie entstehen) können sich nur dann erhalten, wenn sie bedeckt werden. Es sind also vorzüglich Flachmoore, aus welchen die Kohlenlager entstanden sind.

Potonié macht nun einen Unterschied zwischen Tertiär- und Karbonkohlen. Daß zwischen diesen ein Unterschied sein muß, liegt schon in der Natur des Urmaterials. Aber auch klimatologisch sind die beiden offenbar verschieden gewesen, indem die Karbonmoore mit tropischen, oder doch subtropischen Sumpfflachmooren und die Tertiärmoore mit solchen aus gemäßigten Gegenden zu vergleichen sind. Besonders darüber, ob den Karbonmooren ein tropischer Charakter zugesprochen werden muß, sind die Meinungen noch sehr geteilt. Auf die verschiedenen Auffassungen kann hier jedoch nicht eingegangen werden. Da es höchst wahrscheinlich ist, daß Potoniés Auffassungen doch in großen Zügen richtig sind, tun solche Fragen von untergeordneter Bedeutung verhältnismäßig wenig zur Sache.

Für die fossilen Moore, die Kohlenlager, gibt Potonié nun folgende Entwicklungsreihe an: Moor, Torf, Braunkohle, Schwarz (Stein-)kohle, Anthrazit. Durch Einwirkung von Hitze kann aus letzterem Graphit entstehen. Mit dieser stufenweisen Verdichtung des Materials geht eine Abnahme des Gasgehaltes parallel. Anthrazit enthält am wenigsten Gas. Dieser Gasgehalt kann durch Einfluß von Atmosphärilien infolge tektonischer und sonstiger Verhältnisse (Bedeckung, Störungen) wesentlich beeinflußt werden. Auch durch Einwirkung plutonischer Gesteine können die einzelnen Stufen ineinander übergeführt werden.

Autochthonie und Allochthonie. In solcher Weise gebildete Kohlen sind selbstverständlich autochthon, d. h. an Ort und Stelle entstanden. Es kommt indessen auch vor, daß die Urmaterialien der Kohle weggeschwemmt und an anderen Stellen wieder abgelagert worden sind. Es handelt sich dann um Allochthonie, und zwar um primäre, da es auch möglich ist, daß durch irgendeine Ursache die Kohle (Braunoder auch Steinkohle) selbst verbröckelt und verschleppt wird. Die letztere Art von Allochthonie nennt man sekundär.

Es gibt nun mehrere Forscher, die nicht annehmen, daß die Kohlenlager nur aus an Ort und Stelle gewachsenen Pflanzen entstanden sind, sondern angeschwemmten Materialien eine mehr weniger große Rolle zusprechen. Einer der wichtigsten Gründe ihrer Auffassung ist wohl der, daß die Bildung eines großen Teiles der Kohlenlager paralisch war. Hierunter versteht man, daß es sich um Küstenland oder doch um Bildungen in der Nähe des Meeres handelte, und es wird angenommen, daß dorthin viel Treibmaterial hingeschwemmt wurde. Nun sind erstens gerade solche Tiefländer ausgezeichnet zu Moorbildungen geeignet, und zweitens wird, wenn das Wasser so rasch fließt, daß es viel Treibmaterial mitführen kann, die erste Bedingung für die Ablagerung, stagnierendes oder doch ruhiges Wasser, nicht gegeben sein. Es ist denn auch nicht wahrscheinlich, daß solche angeschwemmten Bestandteile wesentlich zur Bildung der Steinkohlenlager beigetragen haben.

Wirkliche Allochthonie ist nun zwar wohl möglich, aber aus den genannten Gründen wird es nur selten vorkommen, daß Materialien, welche weggeschwemmt wurden, an anderen Stellen wieder in solcher Menge angehäuft werden, daß sie zur Bildung von Kohlenlagern führen können. Sekundäre Allochthonie scheint bei Braunkohlen eine nicht gerade seltene Erscheinung zu sein; im allgemeinen wird aber die Kohle in diesem Falle nicht über große Strecken transportiert worden sein.

Aufbau der Kohlenlager. Es ist interessant, die hier nach Potonié geschilderte Entwicklungsweise zu vergleichen mit dem, was man z.B. an einem Kohlenlager in einer Steinkohlengrube beobachten kann. Unter dem Kohlenlager findet man die Stigmariabank, welche die unterirdischen Teile solcher Pflanzen enthält, welche das Karbonmoor bewohnten. Unter dieser Stigmariabank findet man fast immer eine mit Calamites gefüllte Schicht. In vielen Fällen ist die Calamitesschicht

sehr deutlich, in anderen Fällen mehr weniger verdrückt, aber fast ausnahmslos kann man in den untersten Teilen der Stigmariabank Calamiten finden, Calamites ist nun von allen Karbonpflanzen am besten zu vergleichen mit den Röhrichten und hat ganz gewiß die gleiche Rolle gespielt. Hier haben wir also den Anfang der Verlandung. Die Stigmariabank und das Kohlenlager repräsentieren das Moor. Da ein solches Moor mit Wasser überdeckt war, so ist es selbstredend, daß das Wasser zeitweilig höher, zeitweilig niedriger stand. Bei ganz hohem Wasserstand wurde die eigentliche Moorbildung geringer und fand mehr Sapropelbildung statt. Hieraus entstand ein Sapropelit, und dieser lieferte ein Sapanthrakon. Diese Erscheinung sieht man in vielen Kohlenlagern, welche Streifenkohle enthalten. Die Mattkohlen dieser Streifenkohle sind die Sapanthrakone und vergegenwärtigen die Perioden in der Moorentwicklung, in welchen der Wasserstand ein höherer war.

Wäre es möglich, in der Glanzkohle noch genau nachzuweisen, aus welchen Pflanzen sie entstanden sind, so würde man wahrscheinlich in der Glanzkohle, welche direkt über und unter der Mattkohle liegt, wieder mehr Calamitenreste

Als nun die Moorbildung zu Ende ging, gab es viele verschiedene Möglichkeiten. Wurden die Verhältnisse, welche zur Moorbildung notwendig waren, nur ganz allmählich ungünstiger, so wird man im Hangenden dunkle Gesteine mit vielen autochthonen Pflanzenresten finden, und unter diesen viele Farne. Diese Gesteine enthalten noch viel Kohle und tragen oft in der allernächsten Nähe des Kohlenlagers Brandschiefercharakter. Wenn indessen der Wasserstand in raschem Tempo gestiegen ist, so wird man weniger Pflanzen oder nur angeschwemmte Fetzen oder gar keine im Hangenden finden. Meist ist dann auch das Gestein aus dem Hangenden nicht so dunkel gefärbt. Findet man in diesem Falle doch dunklere Gesteine, so sind diese meistens reich an Tierresten. In anderen Fällen erfolgten Überschwemmungen durch das Meer, und dann wird man über dem Kohlenlager eine marine Schicht finden.

Man kann nun oft, wenn ein Kohlenlager über große Strecken bloßgelegt ist, wahrnehmen, daß das Hangende nicht immer gleich ist. So ist mir ein Kohlenlager bekannt, bei dem das Hangende teilweise Pflanzen enthält und teilweise keine oder wenige. Diese beiden Teile gehen ganz allmählich in einander über. Die ersten Strecken, welche Pflanzen enthalten, zeigen nur Calamites und darüber Lepidodendron und Filices. Hieraus geht also hervor, daß der Wasserstand in dem Teil des Karbonmoores, welcher dem Teile des Kohlenlagers mit wenigen Pflanzen im Hangenden entspricht, bei der Überschwemmung des Moores höher gewesen sein muß als in dem übrigen Teil. Die Calamitesschicht zeigt auch hier wieder die Verlandungsstelle, während die darüber liegenden Pflanzen diejenigen waren, welche in dem teilweise überschwemmten Moore wuchsen. Wäre der Wasserstand an der Stelle noch niedriger geworden, so hätte die Moorbildung weiter fortschreiten können und so zu einer Zunahme der Mächtigkeit des Kohlenlagers führen können.

Im Zusammenhang damit muß noch darauf hingewiesen werden, daß eine

genaue Feststellung des Vorkommens von Pflanzenbänken und deren Natur ebensogut wichtige Resultate für stratigraphische Studien haben wird, wie die Feststellung der Bänke mit tierischen Resten. Viel zu wenig sind die Pflanzen bis jetzt von den Geologen berücksichtigt worden. Es gibt sogar Bücher über Leitfossilien, in welchen die Pflanzen ganz weggelassen wurden. Nur an sehr wenigen Universitäten werden von geologischer Seite Vorlesungen über Paläobotanik gehalten.

II. Die Flora der verschiedenen geologischen Formationen.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, hat sich die Flora in den verschiedenen geologischen Formationen oft und beträchtlich geändert. Jede Formation hat ihre eigenen Charakterpflanzen. Von diesen können hier nur die wichtigsten in allgemeinen Zügen besprochen werden. Hierbei wird sich dann wiederholt Gelegenheit bieten, auf einige mehr allgemeine Fragen hinzuweisen.

Man unterscheidet die folgenden Hauptformationen:

- A. Archäikum.
- B. Paläozoikum.
 - a) Präkambrium.
 - b) Kambrium.
 - c) Silur.
 - d) Devon.
 - e) Karbon.
 - f) Perm oder Dyas (Zechstein, Rotliegendes).

- C. Mesozoikum.
 - a) Trias (Rhät, Keuper, Muschelkalk, Buntsandstein).
 - b) Jura (Malm, Dogger, Lias).
 - c) Kreide (Senon, Turon, Cenoman, Gault, Neocom oder Wealden).
- D. Känozoikum.
 - a) Tertiär (Pliocän, Miocän, Oligocän, Eocän).
 - b) Diluvium (Pleistocän).
 - c) Alluvium.

Von der Flora der ältesten Zeiten wissen wir nichts. Aus vorsilurischer Zeit sind überhaupt keine Pflanzen bekannt. Im Silur selbst werden an manchen Stellen Kieselalgen gefunden, welche in ihrem Bau merkwürdigerweise mit den jetzt noch lebenden Formen übereinstimmen. Was an Landpflanzen aus dem Silur angegeben wird, ist meist sehr problematisch. Mehrere als silurisch beschriebene Floren gehören überhaupt nicht hierher, sondern zum Devon und einige sogar (Little River Group) zum Karbon.

Devon.

Die Flora des Devons ist von manchen Stellen gut bekannt. Man findet hier schon alle Gruppen der paläozoischen Flora vertreten. Am meisten wurden Farne und Lycopodiales gefunden. Daneben wahrscheinlich auch schon Vertreter der interessanten Pteridospermen oder Cycadofilices. Diese Gruppe zeigt, wie später beschrieben werden wird, im Habitus alle Eigenschaften von Farnen, in der Anatomie auch von Cycadeen. Der Hauptunterschied der Cycadofilices von den Farnen besteht darin, daß sie Samen tragen.

Equisetales sind im Devon mit Ausnahme von Asterocalamites noch nicht bekannt. Sphenophyllum, eine jetzt ganz ausgestorbene Gruppe, welche wahrscheinlich mit den Equisetales verwandt ist, hat im Devon schon einige Vertreter. Daneben tritt im Devon der Bäreninsel eine eigentümliche Form, Pseudo-

bornia, auf, welche als Mittelform zwischen Equisetalen und Sphenophyllen betrachtet wird.

Lycopodiales sind auch schon in manchen Formen vertreten, besonders die eigentümliche Gattung Bothrodendron oder Cyclostigma.

Gymnospermen sind noch sehr selten. Indessen sind doch z.B. Arten von Cordaites und ein Psygmophyllum (Spitzbergen), welches wahrscheinlich zu den Ginkgoalen gehört, bekannt.

Die Flora des Karbons ist viel reicher und auch viel besser bekannt. Karbon. Im unteren Teil, dem sogenannten Culm, zeigt die Flora in verschiedener Hinsicht noch Anklänge an die devonische. Asterocalamites gehört hier zu den typischen Formen, daneben jedoch schon manche andere, welche mehr den Pflanzen des mittleren und oberen Teiles des Karbons ähnlich sind. Man kann vom Culm an bis zum Rotliegenden eine ununterbrochene Serie von Floren aufstellen, welche alle ineinander übergehen, von denen aber jede für sich ihre eigenen typischen Formen besitzt.

Die wichtigsten Bestandteile der Karbonflora sind wieder die Farne und die diesen in so vieler Hinsicht ähnlichen *Cycadofilices*. Letztere Gruppe war im Karbon offenbar sehr mächtig entwickelt, und das Material zu fast allen Untersuchungen und Entdeckungen, welche über sie in den letzten Jahren gemacht worden sind, stammt aus dieser Formation.

Die großen, jetzt ganz ausgestorbenen Vertreter der Lycopodiales, wie Sigillaria, Lepidodendron und Bothrodendron, haben im Karbon ihre höchste Entwicklung erreicht. Sie besitzen mächtige Stämme, welche offenbar ganze Wälder bildeten. Ihre unterirdischen Teile, die Stigmarien, bilden die charakteristischen Bänke unter den Kohlenlagern dieser Formation.

Sphenophyllum fand ebenfalls seine größte Entwicklung in dieser Zeit; über dem Rotliegenden hat man diese Gruppe nicht mehr gefunden.

Typische Vertreter der Karbonflora findet man auch unter den Equisetalen. Die hierzu gehörenden Calamiten kann man am besten vergleichen mit riesengroßen Schachtelhalmen. In der Fruktifikation zeigen sie eine große Mannigfaltigkeit. Man nimmt oft an, daß die Calamiten aus dem Karbon gänzlich von den Formen der späteren Perioden, Equisetum und Equisetites, verschieden sind. Meiner Meinung nach ist der Unterschied nicht so groß. Zwar ist die Fruktifikation der jüngeren Formen von der der meisten Calamiten verschieden; es sind jedoch schon aus dem Karbon ganz ähnliche Exemplare beschrieben worden.

Die Gymnospermen sind im Karbon hauptsächlich durch die Gruppe der Cordaitales vertreten. Diese gehören an mancher Stelle zu den häufigsten Pflanzen. Daneben findet man im Karbon noch einige Formen, wie Psygmophyllum, welche vielleicht zu den Ginkgoalen gerechnet werden müssen. Aus den Coalballs und dem sonstigen echt versteinerten Material kennt man noch viele andere Typen. Von den früher den Gymnospermen zugerechneten Samen werden wohl schr viele, wenn nicht die meisten, zu den Cycadofilices gehören. Aus dem obersten Teil des Karbons und dem Rotliegenden kennt man noch mehrere andere Gruppen von Gymnospermen, wie Walchia und Voltzia.

etwas eingehender besprechen,

Calamarien.

Die Calamarien gehören zu den gemeinsten fossilen Pflanzen aus dem Karbon. Sie besitzen ein verzweigtes Rhizom und aufwärts wachsende Stämme, an welchen man Knoten und Glieder unterscheiden kann. Auch die Stämme sind verzweigt. Die Blätter stehen in Wirteln und zwar in sternförmigen Wirteln an dünneren, besonderen Blattzweigen oder an den Knoten der dickeren Stämme. Im letzten Falle besitzen sie mehr oder weniger das Aussehen einer Scheide. An den Steinkernen der Calamiten, den Ausfüllungen der Markhöhle, findet man auf den Gliedern Rippen und Furchen. Die äußere Oberfläche der Stämme zeigt diese meistens nicht. Hier sind dagegen an den Knoten die Blattnarben und. wenn der Stamm verzweigt war, auch die Astnarben zu finden. Es ist jedoch möglich, daß nicht alle sogenannten Astnarben wirklich Äste getragen haben. sondern, daß in mehreren Fällen die Fruktifikation an solchen Narben befestigt war. Auch die Wurzeln hinterlassen ähnliche, nur meist etwas kleinere Narben. welche oft fast ebenso regelmäßig angeordnet sind wie jene der Äste.

Wir werden nun die verschiedenen Gruppen der paläozoischen Pflanzen

Die Fruktifikation der Calamiten besteht aus Ähren mit einer zentralen Achse, welche abwechselnde Wirtel von sterilen und fertilen Blättern trägt. Die fertilen haben meist die Form von säulenförmigen Sporangienträgern, an deren oberem Ende die Sporangien befestigt sind. Man kann verschiedene Typen dieser Ähren unterscheiden, hauptsächlich nach der Weise, in der die Sporangienträger der Achse eingefügt sind. Die meisten Ähren besitzen nur eine Art von Sporangien, man hat jedoch in letzterer Zeit auch Exemplare gefunden mit großen (Makro-) und kleinen (Mikro-) Sporen. Die Entdeckung dieser Heterosporie ist von großer Bedeutung gewesen für die Frage der Verwandtschaft der Equisetales.

Der Bau der Stämme stimmt im großen und ganzen mit dem von Equisetum überein. Der Hauptunterschied ist darin gelegen, daß Equisetum kein Dickenwachstum und auch keine Holzbildung besitzt. Denn bei Calamiten wird von den Außenecken der Gefäßbündel aus Holz gebildet. Dadurch entsteht schließlich ein solider Zylinder, der nur von den Markstrahlen unterbrochen wird. Diese Markstrahlen verlaufen vom zentralen Teil nach außen und teilen also den Holzzylinder in Segmente.

Spheno-

Die Sphenophyllaceen zeigen gleichfalls gegliederte Stämme; an den Knoten phyllaceae. stehen auch hier Blattwirtel. Die Blätter sind bei den meisten Arten der Hauptsache nach keilförmig, bei anderen jedoch mehr oder weniger tief gespalten. Es kommt sogar bei einigen Arten vor, daß sie nur aus dichotomisch verzweigten, linealen Zipfeln bestehen. Die Glieder sind auch hier gerippt. Während jedoch bei allen Calamiten, mit Ausnahme von Asterocalamites und vielleicht von einigen Formen aus dem unteren Teil des Karbons, die Rippen an den Knoten alternieren, ist dies bei den Sphenophyllen nicht der Fall.

Die Fruktifikationen zeigen sehr verschiedene Typen. Bei den meisten Formen sind es endständige Ähren. Aber je nach Zahl und Stellung der Sporangien zerfällt diese Gruppe noch weiter in verschiedene Typen. In einer anderen Gruppe ist jedoch der fertile Teil oben und unten von sterilen Teilen begrenzt. Ähnliche Unterschiede findet man auch bei rezenten Lycopodiaceen. Interessant ist es, daß in neuerer Zeit an Material aus dem böhmischen Karbon auch bei den Sphenophyllen Heterosporie gefunden worden ist.

MitSphenophyllum ist vielleicht auch der sehr komplizierte Cheirostrobus verwandt. Diese Form sowie die devonische Gattung Pseudobornia von der Bäreninsel können vielleicht, wenn mehr darüber bekannt wird, vieles beitragen zur Kenntnis der Verwandtschaft zwischen den Sphenophyllaceen und den Equisetaceen.

Der Stamm von Sphenophyllum besitzt im Zentrum ein dreieckiges (triarchisches) Gefäßbündel, welches sich zentripetal entwickelt hat. Durch Vermittlung einer Kambiumschicht findet später sekundäres Wachstum statt; wenn diese sekundäre Holzschicht dicker wird, verschwindet nach außen zu die dreieckige Form des primären Holzes. Das voll ausgewachsene Stengelbündel ist rund. Das Ganze wird von einer dicken, aus mehreren konzentrischen Schichten bestehenden Rinde umgeben.

Die Lycopodiales sind zu den charakteristischsten Pflanzen des Paläozoi- Lycopodiales. kums zu rechnen. Wie schon gesagt wurde, haben sie ihre Höchstentwicklung im eigentlichen Karbon. Es sind Stämme von einer oft staunenswerten Höhe. Viele dieser Formen müssen sehr hohe Bäume gewesen sein. Man rechnet neben einigen kleineren Formen, wie Selaginellites und Lycopodites, welche in mancher Hinsicht mit den jetzt lebenden Vertretern der Gruppe zu vergleichen sind, zu den Lycopodialen die Gattungen Lepidodendron, Bothrodendron, Sigillaria, Pinakodendron usw.

Alle zeigen sie auf der Oberfläche der Stämme eine eigentümliche Skulptur. Bei den Lepidodendren ist in normalen Fällen die Oberfläche der Stämme von mehr oder weniger rhombischen Blattpolstern bedeckt, welche meist in ihrer oberen Hälfte die eigentliche Blattnarbe tragen, auf welcher man die Durchtrittsstellen des Gefäßbündels und der dieses begleitenden Stränge sehen kann. Über der Blattnarbe findet man noch eine meist dreieckige Narbe, die sogenannte Ligulargrube. Die Ligula ist ein nur bei fossilen Formen und bei Isoeles vorkommendes Organ, dem hoher Wert beigelegt wird für die Beurteilung der Verwandtschaft der einzelnen Formen.

Die Stämme sind oft reich verzweigt. Die dünneren Äste findet man vielfach noch im Zusammenhang mit den Blättern. Es kommt jedoch auch vor, daß man die Blätter noch an alten Stämmen findet. Diese Blätter sind offenbar von sehr verschiedener Größe gewesen. Man hat Blätter von etwa einem Zentimeter und auch solche von etwa einem Meter gefunden.

Die Fruktifikation besteht aus Zapfen, welche entweder am Ende dünnerer Zweige oder auf den Stämmen getragen werden. Die Zapfen bestehen aus einer Achse, an der die Sporophylle, die die Sporangien tragenden Blätter, sitzen. Die Zapfen enthalten auch hier zweierlei Sporen, wie die Ähren der Calamariaceen und Sphenophyllaceen. In dieser Hinsicht sind sie also von den jetzt lebenden Lycopodien verschieden und stimmen darin überein mit den heterosporen Selaginellen.

Die Stammskulptur der Sigillarien ist dadurch von der der Lepidodendren verschieden, daß die Blattnarben nicht auf Polstern stehen, sondern bald locker, bald gedrängt direkt auf der Oberfläche. In einigen Fällen stehen sie in so gedrängten Längsreihen, daß die ganze Oberfläche damit bedeckt ist, in anderen Fällen ist der Stamm gerippt und die Blattnarben stehen in regelmäßigen Längsreihen auf diesen Rippen. Bei einer dritten Gruppe ist von dieser Berippung nichts zu sehen und die Narben stehen in Längsreihen auf der sonst nur mit einer oft überaus reichen Skulptur aus feinen, gebogenen Linien versehenen Stammoberfläche.

Die Verzweigung der Sigillarien ist viel weniger reich als die der Lepidodendren. Die Fruktifikation besteht gleichfalls aus Zapfen, welche im Bau in mancher Hinsicht mit denen der Lepidodendren zu vergleichen sind, aber durch die Form der Sporophylle und einige weitere Eigenschaften sofort von diesen zu unterscheiden sind. Sie wurden niemals am Ende dünnerer Zweige, sondern immer unmittelbar an den Stämmen getragen.

Die dritte Gruppe der Lycopodiales, die der Bothrodendraceen, zeigt in mancher Hinsicht Übereinstimmung mit der Gruppe der Sigillarien, bei welcher die Oberfläche keine Rippen zeigt und die Blattnarben voneinander getrennt in regelmäßigen Längsreihen stehen.

Die Stammoberfläche zwischen den Blattnarben ist bei den Bothrodendraceen, wie in einer anderen kleinen Gruppe, den Pinakodendraceen, mit einer überaus zierlichen Skulptur versehen. Es ist oft sehr schwierig, diese verschiedenen Gruppen auseinander zu halten.

Die unterirdischen Organe der Lepidodendren und Sigillarien nennt man Stigmarien. Diese Stigmarien haben auch eine große praktische Bedeutung, da aus ihnen die fast unter jedem Kohlenlager vorkommenden Bänke aufgebaut sind, Sie bilden dichotomisch verzweigte unterirdische Organe. Wenn man die vollständigen Exemplare betrachtet, wie diese in Berlin und Manchester aufbewahrt werden, wo die Stigmarien noch mit den oberirdischen Stämmen in Verbindung sind, so sieht man zunächst vier Hauptstigmarien an der Basis der Stämme ansitzend. In Wirklichkeit sind es deren nur zwei, welche beide sehr nahe an der Insertionsstelle schon gegabelt sind. Der Aufbau der Stigmarien ist vom Anfang an dichotomisch. Auf der ganzen Oberfläche der Stigmarien sind kreisförmige Vertiefungen zu sehen, welche mehr weniger im Quincunx angeordnet sind. Oft ist durch Druck diese regelmäßige Anordnung gestört. An diesen Vertiefungen waren die Wurzeln befestigt, welche oft noch mit dem Hauptkörper im Zusammenhang gefunden werden. Man erblickt darin, ob die Stigmarien noch ihre Wurzeln tragen oder nicht, eins der Unterscheidungsmerkmale zwischen Autochthonie und Allochthonie; autochthone Stigmarien tragen sie noch, allochthone haben sie während des Transportes eingebüßt.

Gewisse Sigillarien tragen anders gebaute unterirdische Organe, welche man Stigmariopsis nennt. Auch hier sind vier Hauptäste vorhanden. Von der Unterseite jedes dieser Äste geht in der Nähe der Basis des Stammes ein konischer Ast direkt nach unten ab. Weiter trägt die Oberfläche ähnliche Vertie-

fungen wie die Stigmarien; nur scheint die Skulptur der Stigmariopsis etwas anders zu sein.

Die Anatomie jugendlicher Stämme von Lepidodendraceen glich derjenigen der einfacheren Formen von Selaginellen, jedoch zeigten die einzelnen Arten viele Unterschiede des feineren Baues. Meist wird die Struktur in älteren Stämmen durch das sekundäre Dickenwachstum sehr verändert. Der Stamm enthält immer einen einzigen Gefäßbündelkreis. Bei einigen Lepidodendren ist der zentrale Holzzylinder solide. Bei den meisten jedoch ist ein Mark vorhanden. Bei einigen Sigillarien ist der Holzring mehr oder weniger in einzelne Bündel aufgelöst. Die meisten Lepidodendren und alle Sigillarien zeigen sekundäres Dickenwachstum mittels kambialer Tätigkeit. Auch in der Rinde fand Bildung von sekundärem Gewebe in ausgiebiger Weise statt.

Gerade dieses sekundäre Dickenwachstum hat in früheren Zeiten dazu geführt, die Sigillarien und Lepidodendren, welche ein solches zeigen, für Gymnospermen zu halten. Auch die Calamiten, welche Dickenwachstum besitzen, wurden anfangs nicht für Equisetales gehalten, sondern für Angiospermen. Williamson war der erste, der die Zugehörigkeit dieser Pflanzen zu den Kryptogamen beweisen konnte. Er zeigte, daß in paläozoischen Zeiten in jeder Gruppe der höheren Kryptogamen Dickenwachstum vorgekommen ist. In der Jetztzeit ist Isoeles der einzige Vertreter dieser Gruppe, welcher noch Dickenwachstum besitzt.

In früheren Zeiten hat man alle Pflanzen aus dem Paläozoikum, welche ei- Filices und nen farnähnlichen Habitus besitzen, zu den Farnen gerechnet. Jedoch war es Cycadofilices. schon lange aufgefallen, daß viele dieser Farnblätter niemals fertil gefunden wurden. Es hat sich nun gezeigt, daß manche dieser Pflanzen nicht zu den Farnen gehören, sondern echte Samen trugen und also, wie Scott auch sagt, überhaupt keine Kryptogamen waren. Es sind unter den Lycopodialen auch wohl samenähnliche Gebilde gefunden worden, wie Miadesmia und Lepidocarpon, welche zwar einige Merkmale von Samen zeigen, aber doch aus verschiedenen Gründen nicht zu den echten Samen gerechnet werden können. Immerhin ist es höchst bemerkenswert, daß auch bei dieser Gruppe sozusagen der Versuch zur Ausbildung von Samen gemacht worden ist. Bei den farnähnlichen Samenpflanzen, welche man Pteridospermae oder Cycadofilices genannt hat, handelt es sich, wie aus den Untersuchungen besonders von Oliver und Scott hervorgeht, um echte Samen, welche sich - so weit bekannt - in jeder Hinsicht mit denen der Cycadophyten vergleichen lassen.

Schon früher kannte man eine ganze Reihe von Stämmen und Blattstielen, welche in mancher Hinsicht in ihrer Anatomie Übereinstimmungen mit den Cycadophyten zeigen. Potonié war der erste, der diese Reste zu der Gruppe der Cycadofilices vereinigt hat. Nun entdeckte Oliver die Zugehörigkeit des schon früher bekannten Samens Lagenostoma Lomaxi zu Lyginopteris oldhamia (von den Engländern fast immer Lyginodendron genannt). Die Gründe, welche hierfür angeführt werden, sind derartig einleuchtend, daß diese Zugehörigkeit wohl richtig sein wird. An den Resten der Beblätterung, welche in den Coalballs mit

Stämmen, Blattstielen und Samen zusammen gefunden wurden, konnte entschieden werden, daß es sich um Wedel, etwa vom Typus der Sphenopteris Höninghausi handelt. Aus verschiedenen Gründen ist es jedoch geboten, diese letzte Identifizierung nur unter Vorbehalt zu akzeptieren und nur zu sagen, daß es sich um diesen Typus handelt, und die Blattreste nicht spezifisch zu bestimmen.

Wie dem auch sei, durch diese Untersuchungen wurde bewiesen, daß wir im Karbon Pflanzen hatten mit echten Samen, aber noch farnähnlichem Habitus, während in der Anatomie mehr oder weniger Eigenschaften von Cycadophyten vorhanden waren.

Es ist nun eine ganze Menge von solchen Cycadofilices aufgestellt worden. Für viele dieser Fälle liegen aber noch keine direkten oder doch nur sehr unvollständige Beweise vor. Bei der großen Schwierigkeit, zu entscheiden, was in Abdrücken und auch in den Coalballs zusammengehört und was nicht, ist die größte Vorsicht geboten. Von den Abdrücken sind z. B. Neuropteris heterophylla, N. obliqua und Pecopteris Pluckeneti mit Bestimmtheit in Zusammenhang mit Samen gefunden worden. Mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit werden auch Aneimites fertilis, Alethopteris, Lonchopteris, Linopteris, Callipteris und einige weitere Neuropteris-Arten zu den Cycadofilices gerechnet. Besonders bei Alethopteris ist die Wahrscheinlichkeit so groß, daß es sich, wenn man nicht allzu kritisch veranlagt ist, eigentlich um eine sichere Tatsache handelt. Es geht jedoch nicht an, daß man, weil man bestimmte Samen einige Male mit einem bestimmten Blattabdruck auf einer Platte zusammenliegend findet, daraus schließt, daß diese beiden zusammengehören. Ebensogut könnte man, da sehr oft Sphenophyllum neben Calamites gefunden wird, schließen, daß Sphenophyllum die Beblätterung von Calamites ist.

Auch hat man jetzt besonders durch die Untersuchungen von Kidston Einsicht in die vermutlichen männlichen Organe der Cycadofilices. Kidston konnte diese nachweisen bei verschiedenen Sphenopteris-Arten. Wahrscheinlich stellt, was man früher Crossotheca genannt hat, und manche andere Form nur die männlichen Organe von Cycadofilices dar. Es ist zurzeit in manchen Einzelfällen noch nicht möglich, zu entscheiden, inwieweit diese Angaben richtig sind. Die Entscheidung ist um so schwieriger, da es sich bei den männlichen Organen um Gebilde handelt, welche viel farnähnlicher sind als die weiblichen.

Man hat nun auch verschiedene Formen aus dem Devon und dem Perm mit mehr oder weniger triftigen Gründen gleichfalls zu den Cycadofilices gerechnet. Und wie wir später sehen werden, herrscht unter vielen Forschern eine Neigung, auch noch manche Form aus dem Mesozoikum zu dieser Gruppe zu rechnen. Diese Angaben sind jedoch fast alle zweifelhaft.

Wie man nun auch die einzelnen Resultate interpretiert, so steht doch fest, daß im Paläozoikum eine Gruppe von Samenpflanzen existiert hat, deren Wedel (Sphenopteris, Neuropteris usw.) farnähnlich waren, und welche in der Anatomie teils Farn-, teils Cycadeeneigenschaften zeigten (Medullosa, Heterangium, Lyginopteris usw.).

Nun entsteht die Frage, ob es dann im Paläozoikum überhaupt echte Farne vorkommen gegeben hat und wenn ja, zu welchen Gruppen diese gehörten, und weiter- Paläozoikum. hin: Ist es möglich, die Cycadofilices mit diesen echten Farnen in irgendeiner Weise in phylogenetische Verbindung zu bringen? Eine dritte Frage, wie die Cycadofilices mit höheren Formen zusammenhängen, wird später bei der Besprechung der Cycadophyten behandelt werden.

Ohne Zweisel gab es im Paläozoikum eine große Anzahl echter Farne. Diese gehören verschiedenen Gruppen an: Botryopterideen, Zygopterideen, Marattiaceen und wahrscheinlich auch Osmundaceen. Vertreter anderer Gruppen sind zwar oft erwähnt worden, aber die Zugehörigkeit solcher Reste zu diesen Gruppen ist immer wenigstens zweifelhaft. Erst im oberen Paläozoikum, dem Perm, werden sichere Reste von anderen Gruppen gefunden.

Mehrmals werden in den Coalballs und in dem verkieselten Material von Autun isolierte Sporangien gefunden, welche in jeder Hinsicht mit Osmundaceen übereinstimmen. Noch vor ganz kurzer Zeit hat Pelour de solche Sporangien beschrieben und abgebildet. Er fand sie zusammen mit Botryopteris antiqua. Es ist jedoch nicht bekannt, zu welchen Wedeln diese Sporangien gehören. Erst im Perm werden Wedelreste angetroffen, welche zu den Osmundaceen gerechnet werden können. Diese verschiedenen Tatsachen deuten also darauf hin, daß es sich in den Osmundaceen um eine alte Gruppe handelt. Interessant ist es dann auch, daß gerade die Osmundaceen manche Übereinstimmung zeigen mit den Primotilices, unter welchem Namen man die Botryopterideen und Zygopterideen zusammengefaßt hat.

Von den fertilen echten Farnen, welche man aus dem Paläozoikum kennt, gehört der überaus größte Teil den Marattiaceen an. Nach dem Sporangienbau hat man bei diesen eine große Zahl von Gruppen zu unterscheiden, auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann. Typische Vertreter unter den Blattabdrücken bietet die Gattung Pecopteris. Auch Stämme, welche große Ähnlichkeit mit Marattiaceen zeigen, sind bekannt. Die Psaronien, welche so oft und in so wundervoll erhaltenen Exemplaren, die alle Einzelheiten der Struktur zeigen, gefunden worden sind, werden zu dieser Gruppe gerechnet.

Die Botryopterideen und Zygopterideen sind dagegen ausschließlich aus Struktur zeigendem Material bekannt. Wie die Wedel dieser Pflanzen ausgesehen haben, weiß man nicht. Zwar sind einige Gruppen in Abdrücken gefundener Farne, besonders Corynepteris, mit ihnen verglichen worden, und es ist möglich, daß verschiedene andere, bei den Abdrücken vorkommende Fruktifikationstypen ebenfalls hiermit zusammengehören; völlige Bestimmtheit hat man jedoch in dieser Frage noch nicht.

Man hat nun auf anatomischen Merkmalen eine überaus große Zahl von Typen aufgestellt, welchen man Gattungswert beigelegt hat. Besonders P. Bertrand hat die Zygopterideen äußerst genau studiert und eine ganze systematische Einteilung davon gegeben. Inwieweit jedoch diese anatomisch begründeten "Gattungen" wirklich Gattungen sind, muß noch dahingestellt bleiben. Neuere Untersuchungen, wie die von Gordon über Diplolabis, scheinen darauf

hinzuweisen, daß es sich nicht in allen Fällen um "Gattungs"-Merkmale handelt, sondern daß man einige der verschiedenen Typen mehr oder weniger deutlich sukzessive in ein und derselben Pflanze finden kann. Wie dem auch sei, um zu einer guten Übersicht und einem richtigen Einblick in eine so schwierige Gruppe zu kommen, muß allererst Ordnung geschafft werden, und es wird ein großes Verdienst P. Bertrands bleiben, daß er dafür einen in jeder Hinsicht sehr gut gelungenen Versuch gemacht hat.

Primofilices.

Wie schon oben bemerkt wurde, hat man diese Gruppe die der *Primofiliees* genannt und angenommen, daß es sich um ganz primitive Farne handelte. Von anderer Seite (Kidston, Gwynne-Vaughan) wird jedoch diese Auffassung bestritten und angenommen, daß die Eigenschaften dieser Farne lange nicht so primitiv sind, daß sie diesen Namen *Primofilices* verdienen. Wenn man die enorme Zeit in Betracht zieht, welche in der Erdgeschichte schon vergangen war, bevor die Schichten, aus welchen wir Pflanzen kennen, abgelagert wurden, so brauchen wir nicht darüber zu staunen, daß die paläozoische Flora, wie auch aus dieser Auffassung der *Primofilices* wieder hervorgeht, so wenig wirklich primitive Formen zeigt. Je tiefer wir in die Kenntnisse der paläozoischen Flora eindringen, um so mehr werden wir überrascht durch die Kompliziertheit der Organisation bei den Vertretern der verschiedenen Gruppen, gleich nach ihrem Erscheinen.

Verwandtschaft zwischen Filices und Cycadofilices.

Wie steht es nun mit der Möglichkeit einer Verbindung zwischen den Cycadofilices und den echten Filices? Scott hat in letzterer Zeit diese Frage sehr klar und deutlich beantwortet.

"Es gibt eine große Lücke unter den Cycadofilices. Wie sind diese Pflanzen entstanden und aus welcher Gruppe? Diese Fragen werden vielleicht niemals gelöst werden, da die Cycadofilices vermutlich zurückgehen bis zu der Zeit der ersten uns bekannten Landpflanzen. Die Verwandtschaft ist jedoch deutlich; Habitus, Anatomie und Bau der Mikrosporangien zeigen deutlich auf die Farne hin. Wir kennen Cycadofilices, deren ganze Struktur die von Farnen ist, und die Mikrosporangien dieser Formen sind oft nicht von Farnsporangien zu unterscheiden. Erst, wenn wir die Samen in Betracht ziehen, fangen die Schwierigkeiten an. Die der Cycadofilices sind hoch organisierte Gebilde und zeigen sehr wenige Spuren einer Verwandtschaft mit den Kryptogamen. Es handelt sich hier um echte Samen, denn die Makrospore liegt fortwährend innerhalb des Nucellus, der dem Makrosporangium äquivalent ist, und der Nucellus ist in einer oder mehreren Hüllen eingeschlossen. Alle diese Teile stimmen im Bau mit den Samen der Cycadophyten überein, und es gibt nur wenig Beweise dafür, daß diese alten Samen den Kryptogamen nahestanden. Zwar ragte bei Lyginopteris (Lagenostoma) der Hals der Pollenkammer noch über die Integumente hinaus und hat so ohne Zweifel selbst die Mikrosporen aufgefangen, ohne zu warten, bis diese durch die Mikropyle zugeführt wurden. Aber dieses primitive Merkmal findet man nicht bei allen Samen der Cycadofilices." Die Untersuchungen von Oliver und Salisbury über Conostoma und Physostoma haben bewiesen, daß bei diesen, und zwar besonders bei Conostoma eine wirkliche Mikropyle vorhanden ist.

Eigentümlich ist an diesen paläozoischen Samen, daß noch niemals ein Embryo in ihnen gefunden wurde. Daraus schließt Scott, daß die Ernährung der jungen Pflanze eine Funktion ist, welche die Samen anfangs noch nicht ausübten, sondern erst später erhielten.

Mit den Cycadofilices wird, wie schon hervorgehoben wurde, eine große Stämme von Zahl von Stämmen in Verbindung gebracht. So wird Lyginopteris zu dem Sphe- Cycadofilices. nopteris-Typus Höninghausi, Heterangium ebenfalls zu Sphenopteris-ähnlichen Typen, Medullosa zu Alethopteris und Neuropteris gerechnet. Daneben gibt es nun noch eine ganze Menge von paläozoischen Stämmen, welche auch alle eine mehr oder weniger deutliche Kombination von Farn- und Cycadophyten-Eigenschaften zeigen, aber von deren Fruktifikation und Beblätterung wir keine Kenntnis haben (Megaloxylon, Calamopitys, Cycadoxylon).

Es gibt ferner noch eine andere Gruppe von Stämmen, die von einigen For-Protopityeae. schern gleichfalls mit den Cycadophyten in Verbindung gebracht wird, aber deren Zugehörigkeit zu dieser Gruppe wenigstens sehr zweifelhaft ist. Es handelt sich um die Protopityeen. Vielleicht haben wir in dieser geologisch sehr alten Gruppe — sie stammt aus dem oberen Devon und dem Culm — Typen, welche zur Lösung der Frage nach dem Ursprung der Gymnospermen beitragen können. Es sind in ihrer Anatomie Eigenschaften von Farnen und von Gymnospermen kombiniert, aber keine speziellen Cycadophyten-Eigenschaften. Das primäre Gewebe deutet auf eine Verwandtschaft mit den Farnen, das sekundäre auf eine solche mit Gymnospermen.

Noch eine weitere sehr eigentümliche Gruppe ist aus dem Devon bekannt, Cladoxyleae. die Cladoxyleen. Diese Gruppe wird in Zusammenhang gebracht mit den sogenannten Primofilices, besonders mit Asterochlaena; sie zeigt jedoch auch Ähnlichkeit mit den Medullosen.

Alle diese verschiedenen Formen dürften wohl darauf hindeuten, daß die phylogenetische Trennung der Farne, Cycadofilices, Cycadophyten und übrigen Gymnospermen etwa im Devon oder im untersten Teil des Karbons stattgefunden hat. Daß wir jedoch jemals die Urformen finden werden, ist nicht anzunehmen, da mehrere dieser Gruppen schon in denjenigen Schichten nebeneinander auftreten, aus welchen wir die ersten Landpflanzen kennen. Ganz ausgeschlossen ist es freilich nicht, daß wir einmal Schichten mit Landpflanzen aus dem unteren Silur kennen lernen werden. Eine solche Entdeckung wäre zweifellos für die Paläobotanik und die Phylogenie von größtem Interesse.

Es bleibt nun noch die Behandlung der Cordaitalen übrig, einer alten, aus- Cordaitales. gestorbenen Gruppe, welche zu den Gymnospermen in weiterem Sinne gerechnet werden kann. Diese Gruppe ist schon aus dem Devon bekannt, erreicht im Karbon ihre Höchstentwicklung und stirbt offenbar in der Trias, aus welcher wir noch einige zu ihr gehörige Reste kennen, aus. Ihre Blätter gehören zu den größten, welche wir im Paläozoikum kennen, nur einige zu Psygmophyllum gerechnete Blätter sind von ähnlicher Größe. Die Anatomie der Stämme deutet auf die Coniferen hin. Die großen Blätter und ihre Anatomie zeigen jedoch mehr Übereinstimmung mit den Cycadeen. Die Fruktifikation ist schon weiter

fortgeschritten als bei den Cycadofilices, was besonders in den männlichen Organen zur Geltung kommt. Die Mikrosporophylle werden von Brakteen geschützt und sind zu Kätzchen vereinigt. Jedes Mikrosporophyll ist gestielt und trägt am Ende vier bis sechs aufrecht stehende Pollensäcke. Am besten lassen sie sich mit denen von Gingko biloba vergleichen. Zwar sind hier meist nur zwei hängende Pollensäcke vorhanden, aber es kommt auch bei der rezenten Pflanze vor, daß ihrer mehrere vorhanden sind, und sehr oft ist dies der Fall bei den mesozoischen Gingkoalen. Die Brakteen sind jedoch nur Cordaites eigen.

Die weiblichen Organe und die Samen zeigen alle Eigenschaften von Cycadeen. Es muß hier erwähnt werden, daß es einige Cycado/ilices gibt, deren Samen große Ähnlichkeit mit denen der Cordaiten zeigen, in dem Grade sogar, daß sie isoliert gefunden, nicht davon zu unterscheiden sind, z. B. Pecopteris pluckeneti. Schon diese Eigenschaft deutet auf eine Verwandtschaft hin. Noch verstärkt wird dies aber durch die Tatsache, daß man eine ganze Serie von Stämmen kennt, deren Anatomie alle Übergänge zeigt von Cycadofilices, wie Lyginopteris, welche noch die meisten Farneigenschaften besitzt, bis zu Cordaites. Es ist also wohl außer Zweifel, daß die Cordaiten mit der Cycadofilicesund Cycadophyten-Entwicklungslinie verwandt sind. Wo und wie sie daraus hervorgegangen sind, ist unbekannt, und diese Frage gehört gleichfalls zu jenen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach wohl niemals gelöst werden.

Wir haben nun gesehen, daß man im Paläozoikum zwei große, alte Gruppen kennt, welche beide Verwandtschaft zeigen zu den Gymnospermen im weitesten Sinne. Was ist nun in späteren Zeiten aus diesen geworden und welche später auftretenden Gruppen können mit ihnen in phylogenetische Verbindung gebracht werden? Die Cycadofilices werden in dieser Hinsicht später besprochen werden, hier nur einige Bemerkungen über die Cordaitalen.

Am meisten mit den Cordaitalen verwandt sind die Ginkgoales. Ohne Zweifel ist diese ebenfalls sehr alte Gruppe aus dem gleichen Stamm entstanden wie die Cardaitalen, aber nicht aus diesen selbst. Die Cordaitalen werden allgemein als eine selbständige, ohne weitere Nachkommen ausgestorbene Gruppe betrachtet. Daß die Ginkgoalen eine sehr alte Gruppe darstellen, würde bestätigt werden, wenn wirklich bewiesen werden könnte, daß Psygmophyllum, eine Gattung, welche schon aus dem untersten Karbon bekannt ist, zu ihnen gehört. Auch hätten wir dann bei einigen dieser Psygmophyllen in den Blättern eine neue, wenn auch ganz äußerliche Übereinstimmung mit Cordaites. Die Frage der Zugehörigkeit von Psygmophyllum zu den Ginkgoalen ist jedoch noch nicht entschieden.

Nun bleibt also die Frage: Gibt es einen Zusammenhang zwischen den eigentlichen Coniferen und den Cordaitalen? Wie wir später sehen werden, sind alle Gruppen der jetzt lebenden Coniferen erst im Mesozoikum oder in den jüngsten Schichten des Paläozoikums aufgetreten. Zwar gibt es eine Anzahl von Resten im Paläozoikum, welche Eigenschaften von Araucarien zeigen, wie es auch bei Cordaites selbst der Fall ist, aber echte, wirkliche Araucarien sind sie nicht.

Es gibt indessen in so vieler Hinsicht Übereinstimmung zwischen den Coniferen und den Cordaitalen, daß wir ganz sicher annehmen dürfen, daß auch diese zu einem und demselben Stamm gehören, obgleich auch hier wieder nicht vermutet werden darf, daß sie direkt aus einander hervorgegangen sind.

Man kennt noch viele mehr oder weniger Gymnospermen ähnliche Hölzer aus dem Paläozoikum, welche man vorläufig mit dem Namen Dadoxylon belegt hat. Vielleicht werden spätere Untersuchungen, wie man das schon längst vermutet. unter ihnen noch Formen zutage fördern, welche in die Frage nach dem Ursprung der Coniferen mehr Licht zu bringen geeignet sind. Auch unter den Poroxyleen und Pityeen sollte man nach solchen suchen, denn sie zeigen Eigenschaften, welche mit Cordaitalen, Gymnospermen und auch noch wohl mit Cycadofilices übereinstimmen.

Während des Karbons hat sich die Flora sehr gründlich verändert. Wie Änderung der schon oben angedeutet wurde, ist der untere Teil des Karbons ganz verschieden der Karbonzeit. von dem oberen und besonders von dem daran anschließenden Rotliegenden. Besonders deutlich zeigt sich dieser Florenwechsel bei den Farnen und den Cycadofilices. Im unteren Teil finden sich noch wenig Pecopteris-Arten und keine Farne mit netzförmiger Aderung. Viele Arten aus dem Culm zeigen, wie die aus dem Devon, eine Nervation, bei welcher man keinen Mittelnerv unterscheiden kann. Man nennt dies eine Parallelfächernervation. Im mittleren Teil des Karbons zeigen die meisten Arten eine Fiedernervation, d. h. sie haben einen Mittelnerv, von welchem die Seitennerven ausgehen. Auch treten dann schon einige Formen mit Netzaderung auf, wie Linopteris und Lonchopteris. Das Merkwürdige bei diesen netzaderigen Formen ist, daß sie, in bezug auf den Habitus, eine Parallelreihe bilden mit Formen, wie Neuropteris und Alethopteris, welche lange vorher auftreten. Im oberen Teil des Karbons, sowie im Rotliegenden entfalten dann die Pecopteriden eine reiche Entwicklung, und neben den schon bestehenden treten neue Gruppen auf, wie Odontopteris. Callipteris und Callipteridium, welche nun mehr und mehr die älteren Typen verdrängen.

Auch die Lycopodialen zeigen große Änderungen. Ihre Hauptentwicklung haben sie im mittleren Teil des eigentlichen, sogenannten produktiven Karbons. Die Lepidodendren sind im oberen Teil und im Perm selten; die Sigillarien sind im Perm nur noch durch eine Gruppe vertreten, welche keine Rippenbildung, wie eine solche bei den übrigen Gruppen vorkommt, mehr zeigt. Überhaupt scheinen die Riesen unter den Lycopodialen mit dem Rotliegenden auszusterben.

Die Equisetales werden gleichfalls von den allmählichen Änderungen beeinflußt. Asterocalamites ist beschränkt auf den unteren Teil des Karbons, den Culm. Alle übrigen Formen aus dem Karbon und dem Rotliegenden gehören zu Calamites. Von dieser Gattung findet man mehrere Arten unverändert durch das ganze Karbon und sogar bis ins Rotliegende hinein. Es scheint jedoch, daß besonders im oberen Teil des produktiven Karbons und im Rotliegenden eine eigentümliche Gruppe vorherrscht, welche in den unteren Teilen überhaupt noch nicht vorkommt. Umgekehrt gibt es auch einige den unteren Teilen eigene Formen. Daß die Calamiten sich im Laufe des Paläozoikums sehr eingehend geändert haben, geht deutlich hervor aus der großen Verschiedenheit, welche die Fruktifikationen zeigen.

Im allerobersten Teil des Karbons und im Rotliegenden finden wir auch die ersten Vertreter der Cycadophyten, welche in der mesozoischen Periode eine so große Entwicklung zeigen.

Pflanzengeographie des Karbons

Der Charakter der Flora ist im Karbon über die ganze Welt noch ziemlich einheitlich. Die Flora, welche auf den arktischen Inseln gefunden wird, enthält im allgemeinen die gleichen Typen, wie z. B. eine homotaxiale Flora aus Deutschland. Unter homotaxialen Floren versteht man Floren solcher Schichten, welche die gleiche Stellung im geologischen System einnehmen; es ist jedoch nicht damit gesagt, daß es sich um Schichten handelt, welche genau zur selben Zeit abgelagert worden sind.

In Nordafrika, China und an mehreren anderen Stellen in jetzt wärmeren Gegenden findet man die gleichen Charakterpflanzen wie in unseren Breiten. Selbstverständlich sind hie und da andere Arten aufgetreten, aber die Unterschiede gehen nicht so weit, daß es den Eindruck von verschiedenen Formationen macht. Hieraus folgt, daß die klimatischen Verhältnisse so ziemlich über die ganze Welt die gleichen waren. Auch gab es offenbar noch keine Jahreszeiten; einer der besten Beweise hierfür ist das Fehlen von Jahresringen bei den paläozoischen Hölzern.

Trotzdem kann man doch von einer Pflanzengeographie des Karbons reden. Gothan hat sich schon seit längerer Zeit mit diesem Studium beschäftigt. Es hat sich dabei herausgestellt, daß es auch im Karbon schon viele Lokalfloren gab, welche Formen enthielten, die in anderen Gegenden überhaupt nicht oder doch nur sehr selten vorkamen. Als typische Beispiele können die böhmisch-schlesischen Reviere sowie das Saarrevier genannt werden. Auch ist es auffallend, daß man, obgleich die Flora Europas in vieler Hinsicht mit der von Nordamerika übereinstimmt, doch viele sehr markante Unterschiede finden kann. Dieser Unterschied ist schon in den Floren der verschiedenen Gebiete Europas deutlich sichtbar, und zwar besonders, wenn man Floren aus östlichen Gebieten mit solchen aus westlichen vergleicht. So ist Calamites distachyus eine östliche Form, welche bis jetzt nur aus den schlesischen Revieren und aus Kleinasien bekannt ist. Als sehr typisches Beispiel kann folgendes Zitat aus Gothan über Lonchopteris dienen:

"Man kann die-Gattung in zwei Untergruppen teilen: Eulonchopteris mit typischen, mehr oder weniger engen Maschenadern und Lonchopteridium mit wenig Maschen und Übergänge zu Alethopteris. Diese letztere Gruppe kommt hier, da es sich nur um seltene oder Lokalarten handelt, nicht in Betracht.

Die Eulonchopteris-Gruppe beschränkt sich fast ganz auf die paralischen Becken des variskischen Bogens (d. h. des großen Bogens, welcher von den großen Karbongebieten von Deutschland, Holland, Belgien und Nordfrankreich gebildet wird) und reicht nur über Niederschlesien in einigen Ausläufern nach Böhmen hinein, fehlt im Saargebiet und den sächsischen Becken völlig und erreicht ihre Westgrenze an der variskisch-armorikanischen Scharung in Nordfrankreich; in England sind diese in Deutschland, Frankreich, Belgien im mittleren Teil des mittleren produktiven Karbons so häufigen und charakteristi-

schen, so auffallenden Pflanzen so gut wie verschwunden, und nur äußerst dürftige Funde geben uns davon Kunde, daß die Gruppe dort als große Seltenheit existiert hat (es muß hier hinzugefügt werden, daß in der, als Gothan diesen Aufsatz schrieb, noch nicht bekannten Flora des holländischen Karbons die Lonchopteriden eine richtige Mittelstellung einnehmen. Ganz gewiß sind sie hier nicht so allgemein, wie z. B. im angrenzenden Aachener Becken, aber an einigen wenigen Stellen kommen sie doch in großen Mengen vor). In Amerika findet sich keine Lonchopteris, auch in Osteuropa, im Donetzgebiet, fehlen sie offenbar."

Hier handelt es sich also um eine Pflanze mit östlicher Verbreitung, wenn man Europa und Nordamerika miteinander vergleicht. In Lepidodendron Wortheni haben wir einen westlichen Typus. Die Pflanze ist nach Gothan aus Nordamerika, England, Frankreich und Belgien bekannt. Nach meinen eigenen Beobachtungen kommt sie auch in Holland vor, sie gehört hier doch nicht zu den allgemeinen Formen. In Deutschland ist keine Spur von dieser charakteristischen Pflanze bekannt.

Das Studium der Pflanzengeographie im Karbon wird ganz gewiß zu wichtigen Resultaten führen. Leider ist es nur durchzuführen nach einem genauen Vergleich der einzelnen Floren, und da man dabei meist nur auf oft recht mangelhafte Abbildungen angewiesen ist und kein Material zur Hand hat, so kann nur ganz vorsichtig und allmählich damit fortgeschritten werden. Das erste, was zu diesem Zwecke notwendig ist, ist eine genaue Durchforschung der einzelnen Reviere und eine mit guten Abbildungen versehene Veröffentlichung der Resultate.

Ein Vergleich zwischen den nordamerikanischen und den europäischen Floren gehört zu den wichtigsten, noch ausstehenden Untersuchungen für das Karbon. Er ist jedoch, bei dem fast vollständigen Fehlen guter Abbildungen nordamerikanischer Pflanzen, ohne Untersuchung des Typenmaterials nicht durchzuführen.

Die Flora des europäischen Perm ist, wie wir schon gesehen haben, eine Perm, Europa. Fortsetzung der Karbonflora. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß der Unterschied zum großen Teile in dem Auftreten mehrerer Gymnospermen und Cycadeen liegt.

Die Lycopodiales und Equisetales treten in Formenzahl stark zurück, und man kann getrost behaupten, daß Sigillarien, Lepidodendren und Bothrodendren nach dem Perm nicht mehr existieren. Nur Pleuromeia, welche zu den Sigillariaceen gerechnet wird, tritt noch später auf.

Vergleicht man die Farne am Anfang des produktiven Karbons mit denen, welche im Perm lebten, so ist schließlich nicht eine einzige Art aus den früheren Perioden mehr übrig. Die Flora hat sich, obgleich sie aus ähnlichen Elementen besteht, vollständig geändert.

Fast alle Pflanzen, welche im europäischen Perm gefunden worden sind, stammen aus dem unteren Teil; aus dem oberen Teil sind leider nicht viele Pflanzen bekannt. Es sind zwar aus angeblich höheren Horizonten Rußlands

und Kanadas Pflanzen erwähnt, welche eine Übergangsflora zwischen Perm und Trias bilden sollen, aber bis jetzt sind diese Floren noch nicht genauer studiert.

Auch bei diesen Pflanzen findet man immer noch keine Andeutungen klimatologischer Änderungen. Die Hölzer, welche aus dieser Zeit bekannt sind, zeigen absolut keine Zuwachszonen.

Glossopterisflora. Bei dieser Gleichmäßigkeit des Klimas ist es um so auffälliger, daß wir aus Australien, Afrika und Südamerika eine Flora kennen, welche zeitlich mit dem Perm und vielleicht auch mit dem obersten Teil des Karbons gleichgestellt werden muß und doch ganz andere Eigenschaften und Bestandteile zeigt. Es handelt sich hier um die sogenannte Glossopterisflora. Diese hängt eng zusammen mit der Frage der permischen Eiszeit.

Die Glossopterisflora ist bekannt von Indien, Queensland, Neusüdwales, Victoria, Tasmanien, Deutsch- und Portugiesisch-Westafrika, Rhodesia, Zululand, Transvaal, Orange-River-Colony, Natal, Kapland, Argentinien, Brasilien und den Falklandsinseln. Andeutungen für ihre Anwesenheit gibt es in Kaschmir, Afghanistan, Persien, Borneo und Westaustralien.

Die wirklich reine Glossopterisflora besteht aus einer Anzahl eigentümlicher Farne, wie Glossopteris und Gangamopteris mit Noeggerathiopsis, Phyllotheca, einer Anzahl von Sphenopterideen und Coniferen. Es gibt keine Alethopterideen, Neuropterideen, Sphenophyllaceen, und auch Lepidodendren und Sigillarien fehlen gänzlich. Die Flora ist also absolut verschieden von der sonstigen Karbon- oder Permflora. In vereinzelten Fällen sind jedoch Typen aus diesen beiden den Glossopteristypen beigemischt.

Die große Übereinstimmung ihrer Bestandteile in den verschiedenen Gegenden, wo man diese Flora antrifft, hat schon lange dazu geführt, einen großen Kontinent auf der Südhemisphäre anzunehmen, welcher Südasien, Australien, Südafrika und Südamerika umfaßte. Viele Forscher nehmen an, daß südlich von diesem Kontinent ein großes offenes Meer lag. Andere bezweifeln dies und nehmen statt dessen an, daß Südamerika und die Falklandsinseln mit einem permischen antarktischen Kontinent und dieser Kontinent auf der anderen Seite mit Australien und Indien verbunden waren. Jedenfalls steht fest, daß in der perm-karbonischen Zeit große Landmassen auf der südlichen Hemisphäre vorhanden waren, welche entweder einen großen Kontinent bildeten oder wenigstens so nahe beieinander lagen, daß in Flora und Fauna ein Austausch zwischen den verschiedenen Teilen ungehindert stattfinden konnte.

Permkarbonische Eiszeit.

Diese perm-karbonische Landmasse hat eine große Vereisung durchgemacht, deren Spuren schon in Indien, Südafrika und Australien gefunden wurden, in Südbrasilien angedeutet sind und auf den Falklandsinseln durch Halle ebenfalls nachgewiesen wurden. Wie diese Vereisung zustande gekommen ist, kommt für uns hier nicht in Betracht. Übrigens sind auch die Meinungen hierüber noch sehr geteilt.

Daß nun die Glossopterisflora in einem Gebiet vorkommt, wo man auch Spuren einer Vereisung findet, beweist absolut nicht, daß es sich um eine Glazialflora handelt. Denn wie Gothan mit Recht hervorhebt, müßten der Wein

und die mediterrane Flora, welche in Oberitalien auf den Moränen der diluvialen Gletscher wachsen, dann ebenfalls für Glazialpflanzen angesprochen werden.

Jedoch vieles in der Flora deutet darauf hin, daß sie von den Nachwehen der Vereisung noch beeinflußt wurde. Ein Beweis hierfür liegt wohl darin, daß in den ältesten Schichten des Systems die Flora relativ sehr arm ist und nur aus von den sonstigen perm-karbonischen Pflanzen abweichenden Typen besteht. In späteren Schichten wurde die Flora zwar reicher an Formen, aber es hat offenbar ziemlich lange gedauert, bis Elemente der Flora der nördlichen Halbkugel in die Glossopterisflora einwanderten. In den jüngeren Schichten findet man mehrere solcher Einwanderer. Reste der Glossopterisflora werden sogar noch in der Trias gefunden.

Den besten Beweis, daß die Glossopterisflora von den Nachwehen der Vereisung beeinflußt wurde, liefert die Anatomie der in dieser Formation gefundenen Hölzer. Hölzer, welche von Arber aus Neusüdwales aus der älteren Glossopterisflora beschrieben worden sind, zeigen Zuwachszonen, und White gibt an, daß in Brasilien in den tieferen Schichten Hölzer gefunden worden sind, welche ebenfalls solche zeigen. Dagegen die aus den höheren Schichten nicht oder sehr wenig. Auch Halle fand auf den Falklandsinseln Hölzer mit deutlichen Zuwachszonen.

Sehr interessant ist es, daß auch auf der nördlichen Halbkugel die Glossopterisflora gefunden wurde. In Nordrußland findet man typische Glossopteriselemente zusammen mit Typen aus der nordischen Permflora; gleichfalls im Altai und in Sibirien. Diese Vorkommnisse sind offenbar einer Einwanderung der Glossopterisflora in das Gebiet der nordischen zuzuschreiben. Auch einige Pflanzen aus der Trias Europas werden zu den Resten der Glossopterisflora gerechnet.

Ich kann nicht umhin, darauf hinzuweisen, daß viele der Floren, in welchen man Elemente der Glossopterisflora zusammen mit solchen aus der nordischen gefunden hat, am Rande des Gebietes der Glossopterisflora liegen. Dies ist z. B. der Fall mit Argentinien und Südbrasilien, mit Transvaal, Natal, Portugiesisch-Westafrika. Dies wird wohl dadurch zu erklären sein, daß von Norden her die nordischen Typen soweit vordringen konnten und daß es sich um ein wirkliches Zusammentreffen der beiden Floren handelt.

Wie aus diesen kurzen Auseinandersetzungen hervorgeht, sind die fossilen Pflanzen von sehr großer Wichtigkeit für das Studium der Verhältnisse im Permkarbon.

Trias, Jura und Kreide kann man im Gegensatz zu den bis jetzt behandelten Mesozoikum. Abteilungen, in welchen besonders die Pteridophyten, Cycadofilicas und riesengroßen Lycopodiales herrschten, zusammen als Zeit der Gymnospermae bezeichnen. Zumal die Cycadophyten sind die charakteristischen Vertreter der Flora dieser Zeit, und unter diesen gibt es eine ganze Reihe sehr merkwürdiger und höchst interessanter Pflanzen. Auch Coniferen sind sehr häufig, jedoch viele dieser Reste werden immer zu den zweifelhaften gerechnet werden müssen, da es häufig äußerst schwierig ist, beblätterte Zweige dieser Gruppe, ohne daß

Zapfen damit zusammengefunden werden, zu bestimmen. Dagegen sind die in dieser Periode gefundenen versteinerten Hölzer wieder äußerst wichtig, besonders in bezug auf eine der brennendsten Fragen der Geologie und Paläobotanik, die Frage nach dem Klima und den Klimadifferenzierungen in diesen Perioden.

Ob die Cycadofilices im Anfang der mesozoischen Periode schon ganz verschwunden sind, muß wohl bezweifelt werden. Bommer stellt in einer vorläufigen Notiz über die Wealdenpflanze Weichselia Mantelli diese auch zu den Cycadofilices. Einige in dem gleichen belgischen Horizont, Bernissart, gefundenen Samen und einige Reste, welche wahrscheinlich als Infloreszenzen gedeutet werden müssen, wie solche auch bei den Cycadofilices vorkommen, verstärken diese Meinung. Wie wir später sehen werden, gibt es auch unter den sonstigen farnähnlichen Pflanzen dieser Periode verschiedene Formen, welche von manchem Forscher zu den Cycadofilices gerechnet werden.

Die Equisetaceae sind offenbar mehr zurückgegangen. Sie zeigen in ihrem Habitus noch Anklänge an diejenigen aus dem Paläozoikum, und zwar in dem Maße, daß man die Steinkerne der mesozoischen Equisetites-Arten praktisch gesprochen nicht von denen der paläozoischen Calamites-Arten unterscheiden kann. In ihren Fruktifikationen nähern sie sich jedoch mehr den rezenten Equisetum-Arten. Auch scheinen die Blattscheiden von denen der paläozoischen verschieden zu sein, obgleich auch in dieser Hinsicht wohl noch mehr Anknüpfungspunkte an die paläozoischen vorhanden sind, als man bisher gedacht hat. Die Beblätterung einiger amerikanischen Formen ist nicht von Annularia zu unterscheiden.

Die großen *Lycopodiales* aus dem Paläozoikum sind vollständig verschwunden. *Pleuromeia* ist ihr letzter Vertreter in der Trias. Diese Pflanze erreicht noch immer die Höhe eines Meters und kann somit noch zu den baumartigen gerechnet werden. Wahrscheinlich ist diese Gattung verwandt mit *Isoetes*.

Eine der interessantesten Tatsachen, im Zusammenhang mit der jetzigen Flora, ist das Auftreten der Angiospermen. Diese sind sicher nachgewiesen in der untersten Kreide. Auch aus dem Jura sind zwar ab und zu Angiospermen angegeben; es hat sich dabei aber immer herausgestellt, daß die betreffenden Reste nicht zu den Angiospermen gerechnet werden dürfen oder ganz problematisch sind.

Zeiller und Seward haben ausgezeichnete Referate gegeben über die Flora dieser Periode. Die hier folgende Übersicht ist, mit Hinzufügung einiger Angaben aus der neueren Literatur, diesen Referaten entnommen.

Filices.

Fast alle wichtigeren jetzt bestehenden Gruppen der Farne sind im Mesozoikum schon vertreten. Die Hymenophyllaceen haben nur einen und dazu noch zweifelhaften Vertreter aus dem Lias von Polen. Gleicheniaceen sind mehrfach im Lias angetroffen, und mit großer Wahrscheinlichkeit werden auch mehrere fertile Formen der Trias hierzu gerechnet. In der Kreide sind die Gleicheniaceen sehr häufig und zeigen schon alle Eigenschaften, welche die Gruppe auch jetzt noch charakterisieren.

Matonieae.

Eine interessante Gruppe sind die Matonieen. Von dieser sind jetzt nur

zwei Vertreter bekannt, von welchen Matonia pectinata in Westborneo, auf den Karimatainseln und an verschiedenen Stellen der Malaiischen Halbinsel, M. sarmentosa jedoch nur in Sarawak vorkommt. Diese sporadischen Vertreter nun sind die Reste einer einst ziemlich reich entwickelten Gruppe. Die fossilen Matonidium-Arten sind von der rezenten Matonia oft nicht zu unterscheiden. Neben dieser Gattung existierte vom Rhät bis zur Kreide noch die Gattung Laccopteris. In mesozoischer Zeit haben diese Pflanzen in Gegenden gelebt, welche jetzt arktisches, gemäßigtes und subtropisches Klima haben. Die jetzt lebenden jedoch sind auf einige wenige tropische Standorte beschränkt. Ähnliches gilt für eine andere mesozoische Gruppe, die Dipteridinen. Diese werden nach den Polypodiaceen ausführlicher besprochen werden. Sie lebten in Gegenden, welche jetzt zu den gemäßigten, subtropischen und tropischen Gebieten gehören, und werden jetzt wie die Matonieen nur in tropischen Gegenden gefunden, wo sie allerdings eine weitere Verbreitung besitzen. Wir haben in diesen Tatsachen einen außerordentlich deutlichen Beweis dafür, daß die damals in unseren sowie in arktischen und subtropischen Gebieten lebenden Gruppen sich infolge von ungünstigen klimatischen Verhältnissen zurückziehen mußten. Solcher Beweise kann man gerade im Mesozoikum viele finden, wie z. B. in der ganzen Gruppe der Cycadophyten. Seward sagt denn auch: Wenn wir diese Überlebenden aus verflossenen Zeiten unterfragen könnten, würden wir eine tragische Geschichte hören von hoffnungslosen Kämpfen gegen kräftigere Konkurrenten und von ihrem allmählichen Rückzug aus der alten nordischen Heimat bis zum anderen Ende der Welt." `

Cyatheaceen sind mit Sicherheit erst seit dem Lias bekannt. Allerdings wer- Cyatheaceae. den sie schon aus dem Paläozoikum angegeben; so wurde Pecopteris Pluckeneti, welche zu den Cycadofilices gehört, ursprünglich von Sterzel mit den Cyatheaceen verglichen. Die übrigen zu den Cyatheaceen gerechneten Pflanzen des Paläozoikums sind entweder problematisch, oder sie gehören zu den Marattiaceen.

Die fertilen Fiedern mancher fossilen Cyatheaceen gleichen denen von Thyrsopteris, einem in der jetzigen Flora ziemlich isolierten und nur auf der Insel Juan-Fernandez vorkommenden Farn. Eine große Zahl jurassischer und untercretaceischer Reste sind mit dem Namen Thyrsopteris belegt worden, während sie absolut nichts damit zu tun haben. So sind nach Berry die aus der unteren Kreide von Maryland beschriebenen Arten zu Onychiopsis, einer Polypodiacee, zu rechnen. Jedenfalls sind aus dem Jura doch daneben mehrere als Thyrsopteris beschriebene Formen bekannt, welche sicher zu den Cyatheaceen gehören und mit Thyrsopteris verwandt sind.

Auch die Dicksoniaceen sind schon im Mesozoikum vorhanden. Man rech- Dicksoniaceae. net hierzu viele der als Protopteris aus dem Jura und der Kreide von Europa, Sibirien, China, Japan und Nordamerika beschriebenen Stämme von Baumfarnen.

Nach den Untersuchungen von Thomas muß auch die häufige Coniopteris zu den Cyatheaceen gerechnet werden. Das gleiche ist der Fall mit einer Cladophlebis, welche er als Eboracia lobifolia mit den Cyatheaceen vereinigt.

Die jetzt in den Tropen weit verbreitete Gattung Alsophila ist im Mesozoikum nur aus dem Lias von Krakau bekannt. Im übrigen Jura und in der Kreide wurden keine Reste, welche hierzu gerechnet werden können, gefunden. Erst aus dem Tertiär sind weitere zu Alsophila gebrachte Formen bekannt.

Polypodiaceae.

Die Polypodiaceen bilden jetzt die größte, artenreichste Gruppe der Farne. Es ist beachtenswert, daß diese Gruppe im Mesozoikum noch eine ganz untergeordnete Rolle spielte. Sie wird jedoch schon aus dem Paläozoikum angegeben. *Pteridotheca* aus den englischen Coalballs ist ein Sporangium, welches eine auffallende Ähnlichkeit mit Polypodiaceen zeigt. Da es sich jedoch nur um isolierte Sporangien handelt, so ist es unmöglich zu entscheiden, wie diese orientiert waren, und dadurch ist die genaue Stellung des Ringes unmöglich zu bestimmen. Unter den als Abdrücke und anatomisch bekannten Formen findet sich keine weitere Andeutung für die damalige Existenz dieser Gruppe, denn die Gattung *Adiantites* ist nur auf äußere Merkmale hin mit Polypodiaceen verglichen worden, und es ist sogar möglich, daß diese Gattung zu den *Cycadofilices* gerechnet werden muß.

Es sind nun aus dem Jura verschiedene Reste als zu Polypodiaceen gehörig angegeben worden, aber nur in ganz wenigen Fällen spricht mehr als die äußere Ähnlichkeit für diese Zugehörigkeit, und erst in der Kreide werden Reste angetroffen, welche ohne Schwierigkeiten zu den Polypodiaceen gerechnet werden können. Am besten ist von diesen die Gattung Onychiopsis bekannt. Von dieser wurden, wie wir schon sahen, mehrere Arten ursprünglich als Thyrsopteris beschrieben. Die fertilen Exemplare stimmen jedoch in jeder Hinsicht mit der rezenten Gattung Onychium überein.

Dipteridinae.

Eine der interessantesten Gruppen unter den mesozoischen Farnen ist die der Dipteridinen. Diese wurde früher zu den Polypodiaceen gerechnet. Es ist jedoch angebracht, sie wegen anatomischer Merkmale, der Gliederung der Blätter, sowie der Form der Sporangien als eine besondere Familie zu betrachten. Während nun die Dipteridinen in der Jetztzeit nur einige wenige Vertreter in den Tropen haben, gehören sie im Mesozoikum und besonders im Rhät und Jura zu den charakteristischen Formen.

Eine Gattung, *Hausmannia*, scheint ihre Hauptentwicklung in der untersten Kreide gehabt zu haben, ist jedoch auch im Jura gefunden. Zumal diese Gattung zeigt große Ähnlichkeit mit der rezenten *Dipteris*.

Eine aus dem Eocän von Bornemouth bekannte Pflanze gehört wahrscheinlich auch zu *Dipteris*; wenn diese Bestimmung richtig ist, läßt sich also die Gruppe auch im Tertiär verfolgen. Anderseits ist auch aus dem Perm eine *Dipteris*-ähnliche Pflanze bekannt.

Zu den typischen Vertretern der Dipteridinen gehören die Gattungen Dictyophyllum, Thaumathopteris, Clathropteris und Hausmannia. Die Gattung Hausmannia, mit der wohl Protorhipis identisch ist, ist vom Lias bis zur Kreide bekannt. Protorhipis hat offenbar polymorphe Wedel, welche oft in zwei voneinander unabhängige Abschnitte geteilt sind, wie es auch bei Dipteris der Fall ist. Nervatur und Stellung der Sporangien stimmen ebenfalls überein. Haus-

mannia zeigt ähnliche Verhältnisse. Besonders instruktive Exemplare sind aus dem Neocom von Quedlinburg bekannt und von Richter, dessen Sammlung jetzt im Stockholmer paläobotanischen Museum aufbewahrt wird, bearbeitet worden. Die Wedel sind hier sehr polymorph. Richter fand einfache oder mit einer Einbuchtung am Rande versehene oder durch wiederholte Dichotomie tief geteilte. Es ist ihm auch gelungen, die Wedel noch im Zusammenhang mit den kriechenden Rhizomen zu finden. Die Sporangien waren genau denen von Dipteris gleich. Ähnliche Typen sind noch im Cenoman, einer viel höheren Stufe der Kreide, gefunden worden.

Bei allen übrigen Dipteridinen findet man gleichfalls eine Teilung des Wedels in zwei unabhängige Teile, welche dem gemeinsamen Blattstiel symmetrisch inseriert sind. Diese Teilung ist am wenigsten deutlich bei *Thaumatopteris*. Es gelang Nathorst jedoch, sie auch bei dieser mit Sicherheit nachzuweisen. Eigentümlich war bei mehreren dieser Pflanzen, besonders bei *Camptopteris* die Torsion der beiden Äste der Rhachis, wodurch die einzelnen Fiedern, deren bei *Camptopteris* sogar etwa 150 oder 160 gezählt werden können, der Rhachis in einer Art Schraubenlinie ansitzen. Der äußere Habitus dieser Pflanzen muß also höchst sonderbar gewesen sein.

Ob die Schizaeaceen schon aus dem Paläozoikum bekannt sind, ist noch Schizaeaceae. eine offene Frage. Die früher hierzu gerechnete Gattung Aneimites aus Kanada und den Vereinigten Staaten gehört sicher nicht hierher. White hat bei derartigen Pflanzen Samen gefunden, und sie gehören daher zu den Cycadofilices.

Ob die aus dem Karbon bekannte Senftenbergia elegans zu den Schizaeaceen gehört, ist noch nicht entschieden. Zeiller ist der Meinung, daß sie wirklich hierher gehört; Solms-Laubach glaubt jedoch an eine Verwandtschaft mit den Marattiaceen. Zeiller vergleicht sie besonders mit Lygodium.

Eine sichere Schizaeacee ist die Gattung Klukia; ihre Sporangien zeigen genau die für die Schizaeaceen typische Form. Die Gattung ist jurassisch; es scheint jedoch, daß sie auch noch im Wealden existierte. Eine weitere zu den Schizaeaceen gerechnete Pflanze ist Ruffordia aus dem Wealden Englands. Diese gleicht habituell Aneimia. Da die Sporangien nicht untersucht werden konnten, so ist, obgleich wegen der für Aneimia typischen Verteilung der fertilen und sterilen Fiedern ihre Zugehörigkeit zu den Schizaeaceen zwar wahrscheinlich ist, diese Zugehörigkeit nicht ohne Einwand.

Berry hat neuerdings eine ganz sichere Schizaeacee beschrieben aus der Patuxentformation, der unteren Kreide von Virginien. Fontaine hatte diese Pflanze als Baieropsis zu den Ginkgoalen gerechnet. Berry konnte jedoch beweisen, daß Habitus und Fruktifikation mit Schizaeaceen übereinstimmen, und nennt die Pflanze Schizaeopsis. In der Form der sterilen Blätter zeigt diese Pflanze auch große Ähnlichkeit mit der Gattung Acrostichopteris, es ist also möglich, daß auch diese zu den Schizaeaceen gehört.

Schon Seward gibt an, daß die sterilen Blätter von Klukia große Übereinstimmung mit Cladophlebis zeigen. Im Wealden von Peru wurden von Zeiller Blätter dieses Typus gefunden, welche Sporangien vom Typus der

Schizaeaceen trugen. Andere *Cladophlebis*-ähnliche Pflanzen gehören jedoch zweifellos zu den Osmundaceen und eine Form, wie wir gesehen haben, zu den Cyatheaceen. Wieder ein Beispiel, wie vorsichtig man sein muß bei der Bestimmung von Farnen nur auf Grund der sterilen Blätter.

In der oberen Kreide von Japan wurden in Knollen, welche versteinertes Material enthielten, Sporangien gefunden (*Schizaeopteris mesozoica*), welche gleichfalls zu den Schizaeaceen gerechnet werden müssen.

Osmundaceae.

Durch die Tatsache, daß versteinertes Material von Osmundaceen sehr häufig gefunden wurde, ist diese Gruppe zu einer der interessantesten unter den Farnen geworden. Wie wir schon gesehen haben, werden mehrere paläozoische Formen zu den Osmundaceen gerechnet. Fast in allen Fällen ist jedoch die Zugehörigkeit zweifelhaft. Abdrücke, welche zu den Osmundaceen gehören, sind erst aus Trias und Rhät bekannt. Wie oben schon erwähnt wurde, gehört ein Teil der als Cladophlebis beschriebenen Reste zu dieser Gruppe. Halle fand fertile Exemplare von C. denticulata, welche zwar große Übereinstimmung mit Osmundaceen zeigen, aber anderseits doch wieder so viele Unterschiede aufwiesen, daß er sie zu einer besonderen Gattung, Cladotheca, rechnet. Zur selben Zeit fand Thomas die Sporen von Todites Williamsoni, welche gleichfalls zu den Osmundaceen gehört. Diese Sporen zeigen große Übereinstimmung mit denen von Cladotheca, so daß, wie Thomas angibt, Todites und Cladotheca recht wohl zu einer und derselben Gattung gehören können.

Aus der Trias sind noch eine Anzahl Formen unter dem Namen Speirocarpus beschrieben worden. Es ist sehr gut möglich, daß es sich auch in diesem Falle um Osmundaceen handelt.

Die von Kidston und Gwynne-Vaughan anatomisch untersuchten Stämme stammen von verschiedenen Horizonten und Fundorten. Ein großer Teil wurde im Perm von Rußland, ein anderer Teil im Jura von Neuseeland und Kapland, wieder eine andere Form in der Kreide von Britisch-Columbien und endlich noch eine in dem Eocän von Wight und in dem Pliocän von Ungarn gefunden. Die Untersuchungen dieser Stämme haben zu folgenden Resultaten geführt.

Die Osmundaceen sind in bezug auf die Entwicklung der Gefäßbündel als eine progressive Serie zu betrachten. Zu gleicher Zeit wurde klar, daß die rezenten Osmundaceen nicht die kompliziertesten sind, denn sie werden in dieser Hinsicht weit von Osmundites skidegatensis aus der Kreide überragt. Obgleich es nun nicht angeht, von vornherein die Möglichkeit, daß die rezenten Formen im Vergleich zu dieser cretaceischen Form reduziert sind, zu verwerfen, ist es doch, wenigstens vorläufig, noch besser, anzunehmen, daß es sich um zwei getrennte Entwicklungsreihen handelt. Wie dem auch sei, es konnte bewiesen werden, daß das typische Gefäßbündel der Osmundaceen gebildet wurde durch Medulation einer Protostele mit ursprünglich solidem Xylem und nachherige Auflösung des peripheren Xylemringes in getrennte Bündel. Die Osmundaceen zeigen nun große Ähnlichkeit mit den Zygopterideen, und durch die Entdeckung der Stämme, welche zu den schon längst als Diplolabis Römeri bekannten Blattstielen gehören, ist diese Übereinstimmung sehr verstärkt worden. Es handelt

sich bei den Osmundaceen offenbar um alte Formen, und eben deswegen ist es sehr eigentümlich, daß wir von dieser Gruppe so wenig mit Bestimmtheit aus dem Paläozoikum kennen.

Wie wir schon gesehen haben, gehört ein großer Teil der im Paläozoikum Marattiaceae gefundenen Farne zu den Marattiaceen. Eine der paläozoischen Gattungen wurde auch im Mesozoikum noch gefunden. Asterotheca, welche im obersten Karbon und im Perm so häufig ist, wurde auch noch in der oberen Trias der Schweiz und in Virginien und sogar im Rhät von Tongking angetroffen.

Im übrigen sind die Marattiaceen vertreten durch Arten, welche zu den jetzt noch lebenden Gattungen Marattia und Danaea gehören oder doch wenigstens sehr nahe mit diesen verwandt sind. Diese wurden schon im Rhät und in der Trias angetroffen. Aus dem Jura sind Danaea-ähnliche Reste bekannt. In der Kreide von Grönland wurde Nathorstia gefunden und ursprünglich mit Laccopteris verglichen. Nathorst hat jedoch beweisen können, daß es sich um Sori handelt, welche genau denen von Kaulfussia ähnlich sind.

Es bleibt nun noch eine Anzahl Farne übrig, wie Taeniopteris, Thinn-Cycadofilices. feldia usw., von welchen es bis jetzt nicht gelungen ist, auch nur einigermaßen sicher anzugeben, zu welcher Familie der Farne sie gehören. Viele von diesen werden mit den Cycadofilices in Zusammenhang gebracht. Jedoch nur bei Weichselia, welche in mancher Hinsicht große Übereinstimmung mit Lonchopteris zeigt, hat man das einigermaßen beweisen können.

Manche dieser vermutlichen Cycadotilices zeigen eine größere oder geringere Übereinstimmung mit Odontopteris, einer der häufigeren Pflanzen des oberen Karbons, welche gleichfalls zu den Cycadofilices gerechnet wird. Odontopteris wird auch aus dem Mesozoikum (Trias) angegeben. Große Ähnlichkeit mit Odontopteris zeigt Dichopteris aus Jura und Kreide. Auch Thinnfeldia, eine zeitlich sehr verbreitete Gruppe, welche schon aus dem Perm erwähnt wird, in Trias. Rhät und Jura ihre höchste Entwicklung erreicht und vielleicht auch in Kreide und Tertiär vorkommt, wird oft mit Odontopteris verglichen. Mit Thinnfeldia wieder zeigen die jurassischen Gattungen Lomatopteris und Cycadopteris große Ähnlichkeit.

Auch Taeniopteris, welche schon aus dem Karbon angegeben wird, im Perm häufig und im Mesozoikum mit Ausnahme der Kreide sehr häufig ist, wird zu den Cycadofilices gerechnet. Ebenso auch Neuropteridium, ein Rest aus der Glossopterisflora, aus der unteren Trias, und Glossopteris selbst.

Neben diesen vermutlichen Cycadofilices gibt es noch einige Gattungen, Ptilozamites und Ctenopteris, von welchen man nicht sagen kann, ob sie besser zu den Cycadophyten oder zu den Cycadofilices gerechnet werden.

Aus diesen Angaben geht jedenfalls deutlich hervor, daß die eigentümliche Gruppe der Cycadofilices nicht jäh mit dem Abschluß des Paläozoikums zu Ende war, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach auch im Mesozoikum, besonders in Trias und Jura, noch viele Vertreter gehabt hat. A priori war auch von einer Gruppe, welche gewissermaßen Eigenschaften zweier großer Abteilungen des Pflanzenreichs kombiniert hat, nichts anderes zu erwarten.

Hydropterideae.

Aller Wahrscheinlichkeit nach haben auch die Hydropterideen ihre ersten Vertreter im Mesozoikum gehabt. Vieles deutet darauf hin, daß die eigentümliche Gattung Sagenopteris zu dieser Gruppe gerechnet werden muß. Halle hat vor kurzer Zeit unter dem Namen Hydropterangium marsilioides Sporokarpe beschrieben, welche große Ähnlichkeit mit Marsilia zeigen und wahrscheinlich die Fruktifikation von Sagenopteris darstellen.

Cycadophytae.

Vielleicht die interessanteste Gruppe aus dem Mesozoikum ist die der Cycadophyten. Wie jeder weiß, spielen die Cycadeen in der jetzigen Flora nur eine ganz untergeordnete Rolle. Fast alle Vertreter dieser Familie sind mehr oder weniger Seltenheiten. Auch im Paläozoikum hatten sie noch keine große Verbreitung. Vor dem Perm sind keine wirklichen Cycadophyten bekannt. Erst im Perm hat man einige wenige, jedoch meist noch zweifelhafte Vertreter gefunden. In Trias und Jura gehören sie zu den besten Charakterpflanzen, und auch in der unteren Kreide sind gewisse Gruppen noch sehr häufig.

Reste, welche mehr oder weniger mit den jetzt noch lebenden übereinstimmen, hat man wiederholt gefunden. Aus Jura und Kreide sind Reste bekannt, welche mit den jetzigen Gattungen sehr große Ähnlichkeit zeigen. Aus dem Rhät von Schonen hat Nathorst einen Zapfen beschrieben, der ganz mit denen der heutigen Zamieen und Cycadeen übereinstimmt. Auch sind aus dem schwedischen Rhät Makrosporophylle bekannt, welche aller Wahrscheinlichkeit nach zu *Podozamites* gehören und dadurch beweisen, daß dieser auch zu den echten Cycadeen gehört.

Die häufigsten Vertreter der Cycadophyten findet man unter den Blattresten, welche oft so sehr alle Merkmale von Cycadeen zeigen, daß es nicht möglich ist, die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe zu bezweifeln.

Es zeigt sich also, daß es sich in den Cycadeen in engerem Sinne auch schon um eine alte Gruppe handelt.

Bennettiteae.

Weit interessanter sind die Bennettiteen. Diese wurden früher mit den Cycadeen vereinigt. Besser ist es jedoch, wie die neueren Untersuchungen zeigen, diese beiden einigermaßen getrennt zu halten. Zusammen bilden sie die Cycadophyten.

Diese Bennettiteen sind von der Trias an bekannt, gehören zu den häufigsten Resten des Jura und erreichen den Höhepunkt ihrer Entwicklung in der unteren Kreide. Aus späterer Zeit sind nur noch einige wenige Formen bekannt.

Die Untersuchungen über diese Pflanzen wurden zumeist von Nathorst an schwedischem und besonders englischem Material und von Wieland an amerikanischem Material vorgenommen. Nathorst untersuchte nur die Abdrücke, er war jedoch dank seiner vorzüglichen Methode imstande, so vieles an diesen zu zeigen, daß seine Resultate zu den wichtigsten aus den letzten Jahrzehnten gehören. Die Untersuchungen Wielands wurden an echt versteinertem Material vorgenommen. Seine Resultate haben uns einen solchen Einblick in bestimmte Gruppen der Cycadophyten gegeben, wie wir ihn selbst in der Organisation mancher lebenden Gruppen noch nicht haben.

Es ist auffallend, daß die weiblichen Blüten im allgemeinen bei allen Gat-

tungen ziemlich gleich gebaut sind. Man kann an diesen drei Teile unterscheiden: den Panzer, die Strahlen und das Polster.

Das Polster ist der obere Teil der Blütenachse, aus welchem die Samenstiele und die Stiele der interseminalen Organe heraustreten. Es muß von fleischiger Beschaffenheit gewesen sein und ist nur selten erhalten.

Die Strahlen werden durch die Stiele der Schilder der interseminalen Organe sowie durch die Stiele der Samen gebildet. Die Samen hatten ihren Platz im peripheren Teil der Strahlenschicht.

Der Panzer ist gefeldert, und zwar so, daß je sechs Schilder der interseminalen Organe um kleine punktförmige Mikropylaröffnungen gruppiert sind.

Im allgemeinen ist nun dieses Schema gültig, sowohl für die weiblichen Blüten der eingeschlechtigen, wie für den weiblichen Teil der zwitterigen Blüten. Es gibt nämlich eine große Anzahl Bennettiteen, welche Zwitterblüten haben. Hierzu gehören Cycadeoidea, Wielandiella und vielleicht Weltrichia. Eingeschlechtige Blüten haben ganz sicher fast alle Arten von Williamsonia und Cycadocephalus. Es gibt aber vielleicht auch Williamsonien, welche zwitterig sind.

Die männlichen Organe kennt man aus den männlichen Blüten von Williamsonia und aus den zwitterigen von Cycadeoidea, Wielandiella und Weltrichia.

Während nun die weiblichen Blüten oder Blütenteile so sehr nach einem Schema gebaut sind, sind die männlichen äußerst verschieden. Danach lassen sich die Bennettiteen sehr gut in Gruppen einteilen. Die erste Gruppe wird von Bennettites und Cycadeoidea gebildet, welche knollenförmige Stämme, zamitesähnliche Blätter und reich gegliederte männliche Sporophylle haben. Diese stehen in einem Kreis und sind wie Farnblätter doppelt gefiedert. An den Seitenfiedern tragen sie die Synangien (Pollensäcke). In der Jugend waren sie eingerollt, ähnlich so wie Farnblätter. Die ganze Blüte war von einem Schopf von Hochblättern umhüllt. Noch muß erwähnt werden, daß die männlichen Organe früher reif waren als die weiblichen; die Blüten waren also proterandrisch.

Die zweite Gruppe wird von Williamsonia und Weltrichia gebildet. Ob hier zwitterige Blüten existiert haben, ist in beiden Fällen äußerst zweifelhaft. Die männlichen Blüten bestehen aus einer Anzahl mehr oder weniger verwachsener Sporophylle. Auf den Sporophyllenfindet man zu beiden Seiten der Mittellinie eine Reihe von Sporangien. Es scheint, daß diese zuweilen im unteren Teil reduziert sind. Wieland hat eine ganz merkwürdige zu dieser Gruppe gehörende Form beschrieben, bei welcher die Mittellinie der Sporophylle allein aus dem verwachsenen Teil hervorragt und die Synangien an beiden Seiten frei trägt. Wie die Stämme dieser Gruppe waren, ist noch nicht genau bekannt. Die Blätter, welche mit ihnen zusammengebracht werden, gehören zu verschiedenen Typen, so daß wir es in dieser Gruppe vielleicht noch mit einem Kollektivtypus zu tun haben.

Von *Cycadocephalus* sind nur männliche Blüten bekannt. Diese sind im Bau der Synangien und der Form der Mikrosporen von den Williamsonien verschieden. Vielleicht bildet er eine dritte Gruppe.

Die vierte Gruppe bildet Wielandiella. Auch von dieser kennen wir zwit-

terige Blüten. Die Mikrosporophylle sind hier sehr reduziert. Oberhalb der letzten Narben, welche die Ansatzstellen der die ganze Blüte umhüllenden Hochblätter andeuten, ist die Blütenachse etwas angeschwollen und bildet hier den sogenannten Palissadenring. Dieser Palissadenring stellt die männlichen Organe dar und ist wohl als die miteinander verwachsenen reduzierten Sporophylle zu deuten. Der Bau des weiblichen Teiles der Blüte konnte durch Anwendung der Mazerationsmethoden von Nathorst wenigstens in großen Zügen festgestellt werden. Die Stämme sind eigentümlich gegabelt; die damit im Zusammenhang gefundenen Blätter gehören zum Anomozamites-Typus.

An Cycadeoidea hat Wieland auch die Samen untersuchen können. Diese zeigen in mancher Hinsicht große Übereinstimmung mit denen der Cycadofilices, besonders mit Lagenostoma und Conostoma.

Verwandtschaft filices.

Es gibt auch noch weitere Übereinstimmungen zwischen Cycadophyten und von Cycadophy-ten mit Cycado- Cycadofilices, und zwar solcher Art, daß kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sie miteinander verwandt sind. Wie sie jedoch voneinander abgeleitet werden müssen, ist zurzeit nicht klar. Scott hat dies neuerdings noch sehr deutlich auseinandergesetzt: "Wir wissen nicht, wie der Übergang zwischen Cycadofilices und Cycadophyten zustande gekommen ist. Die Lücke zwischen Cycadofilices und einer Cycadee, wie der weiblichen Pflanze von Cycas, ist zwar nicht so groß, und wir wissen auch, daß der Cycastypus ein alter Typus ist, der sich bis ins Mesozoikum zurück verfolgen läßt. Wir können den Samen tragenden Teil der Cycadofilices zwar wohl mit den blattähnlichen Karpellen von Cycas vergleichen, und auch die Samen an und für sich bieten keine Schwierigkeiten. Wenn wir jedoch die männliche Cycaspflanze betrachten, gibt es große Unterschiede, denn wir kennen keine Form unter den Cycadofilices mit ihren nicht spezialisierten, von der Rhachis getragenen Sporophyllen, welche vergleichbar ist mit den Cycadeen. Noch weniger können wir die komplizierten Blüten der Bennettiteen vergleichen mit den blütenlosen Cycadofilices. Die Staubfäden der Bennettiteen sind zwar, wie wir gesehen haben, cycadofilices- und sogar farnähnlich, jedoch in dem Zusammentreten der Organe zur Bildung einer Blüte, sowie in dem komplizierten Gynöceum mit seinen reduzierten Karpellen, haben wir neue Merkmale, deren Ursprung noch vollständig im Dunkeln liegt. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß durch spätere Untersuchungen diese Lücke überbrückt wird. Um so mehr, da wir jetzt schon mehrere Formen kennen, welche einigermaßen den Charakter von Übergangsformen tragen, deren Bau aber noch nicht so weit aufgeklärt ist, daß wir aus diesen bestimmte Schlüsse ziehen können."

Aus dem Mesozoikum kennen wir außer den Cycadophyten noch viele andere Gymnospermen.

Cordaiteae.

Vertreter der Cordaiteen werden noch aus der Trias und auch aus dem Jura angegeben. Die meisten dieser Angaben sind auf die Blätter basiert. Doch auch Cordaites-ähnliche Samen sind im Lias gefunden. Da iedoch Cordaitessamen zuweilen eine äußere Ähnlichkeit mit den Samen gewisser Cycadofilices haben, so ist Vorsicht geboten. Wichtig ist die Gruppe im Mesozoikum jedenfalls nicht.

Die Gingkoalen waren im Mesozoikum und besonders im Jura sehr häufig. Ginkgoales. Es war ihre Blütezeit. Wie wir schon gesehen haben, waren sie jedoch schon im Paläozoikum vertreten. Die wichtigste Gattung ist Baiera; diese ist von Ginkgo unterschieden durch die kurzen Blattstiele und die wiederholt und tief dichotom geteilten Blattspreiten. Später treten Formen auf, welche von dem jetzt lebenden Ginkgo biloba fast nicht zu unterscheiden sind. Sie waren über die ganze Welt verbreitet, während jetzt Ginkgo biloba nur noch in China und Japan und vielleicht auch hier nicht einmal mehr wild vorkommt.

Am wichtigsten waren im Mesozoikum von den Coniferen die Abietineen Abietineae und und Araucarien. Es herrscht ein großer Streit über die Frage, welche von diesen beiden Gruppen die älteste ist. Es ist äußerst schwierig, auf Grund von Abdrücken eine solche Frage zu beantworten. Die wichtigsten Beweise muß man im Bau der Zapfen und in der Anatomie suchen, aber erstere sind nur ausnahmsweise so gut erhalten, daß sie genügend Einzelheiten zeigen.

Über die Phylogenie und die geologische Verbreitung der Coniferen wurde in den letzten Jahren von mehreren Forschern, wie Seward, Jeffrey, Gothan und vielen anderen eine große Zahl von Arbeiten veröffentlicht. Die hier fol-

genden Angaben sind hauptsächlich nach Gothan zusammengestellt. Aus allem scheint hervorzugehen, daß die Araucarien sich bis ins obere Paläozoikum zurück verfolgen lassen. Zwar ist es dann notwendig, den Begriff "Araucarien" in etwas abweichendem Sinne aufzufassen. Man unterscheidet in der Holzanatomie der Coniferen zwischen der araucarioiden Hoftüpfelung und dem gewöhnlichen Typus. Bei dem araucarioiden Typus stehen die Hoftüpfel, d. h. die eigentümlichen Verdickungen - oder richtiger vielleicht Perforationen - der Coniferen-Holzzellen, die sich meist nur auf deren Radialwänden finden, sehr gedrängt, sind klein und stumpfen sich gegenseitig polygonal ab. Bei dem gewöhnlichen Typus sind sie größer, lockerer und bei Mehrreihigkeit meist gegenständig. Nun zeigen im Paläozoikum alle Coniferen einen solchen araucarioiden Holzbau. Erst in der Juraformation tritt der gewöhnliche Typus mehr in den Vordergrund. Unter diesen Hölzern mit araucarioidem Typus gibt es nun, wie Gothan bewiesen hat, mehrere, welche auf Grund anderer Eigenschaften besser zu den Abietineen gerechnet werden können, so daß bei der Interpretierung der Anatomie fossiler Hölzer die größte Vorsicht geboten ist. Im Rotliegenden haben wir einen sehr deutlichen Beweis für die Existenz von Araucarien in Walchia. Habitus, Zapfenbau und Anatomie weisen hier alle auf diese Pflanzengruppe. Aus der Triasflora sind sichere Vertreter der Araucarien kaum bekannt. Zwar gibt es hier manche Form, welche aus irgendeinem Grunde zu den Araucarien gerechnet wird, aber absolut überzeugend sind diese Gründe nicht. Besser sind die Beweise im Jura, in der Kreide und im Tertiär. In diesen Perioden gibt es nun einen eigentümlichen Gegensatz in der geographischen Verbreitung. Während im Jura und der Kreide Vertreter von Araucarien aus beiden Hemisphären bekannt sind, sind sie aus dem Tertiär nur von der südlichen Halbkugel bekannt, und zwar aus Südamerika, Australien und Südostasien. Sie gingen im Tertiär aber noch viel südlicher, als es jetzt der Fall ist.

Araucarieae.

Reste, welche zu den Abietineen gerechnet werden, hat man schon aus der Trias angegeben. Diese Reste sind jedoch sehr spärlich und scheinen, wie Gothan auch hervorhebt, in Europa wenigstens, mehr lokale Erscheinungen gewesen zu sein. Interessant ist es, hier nach Gothan die frühere und jetzige Verbreitung der Abietineen kurz zu skizzieren.

"Alle Reste, welche aus Trias und Jura bekannt sind, sind mehr oder weniger unsicher und sind jedenfalls so zusammenhangslos, daß sie pflanzengeographisch nicht zu verwenden sind.

Im oberen Jura der arktischen Gegend hat Nathorst eine große Zahl von Abdrücken gefunden, welche er als Abietineen deutet. Ihre Zugehörigkeit zu den Abietineen wird durch die Resultate von Gothans Untersuchung der Hölzer von Spitzbergen und König Karls-Land bestätigt. Die Anatomie dieser Hölzer beweist, daß es sich um wirkliche Abietineen handelt, obgleich auch hier die araucarioide Hoftüpfelung noch vorkommt. Im oberen Jura zeigen die Abietineen zumal in der Arktis eine reiche Entfaltung. Es scheint, daß sie hier eine dominierende Stellung einnahmen. Seit dieser Zeit kann man mit ziemlicher Deutlichkeit das Vordringen dieser Familie in südlichere Breiten verfolgen, mit anderen Worten ihre zirkumpolare Ausdehnung. Im Wealden sind Reste der Familie z. B. in England und Belgien nicht mehr so selten, und in der eigentlichen Kreideformation hat sich die Familie in unseren Breiten bereits ein ähnliches Areal erobert, wie im Tertiär, doch scheint sie erst im Tertiär selbst allgemeiner bis in die Gebiete der heutigen Mittelmeerregionen vorgedrungen zu sein, wonach sich auch im Tertiär eine weitere Südwanderung dieser Familie annehmen ließe. Auch in Nordamerika finden wir in der Kreideformation die Verhältnisse ähnlich; während in der Potomacformation außer den wenigen unsicheren Abietites-Resten nichts von der Familie zu spüren ist, ist sie in der Dakotagruppe schon häufiger und gerade die neueren Untersuchungen Jeffreys und Chryslers haben ihre Anwesenheit dargetan. Im Tertiär ist sie dort wie bei uns sehr verbreitet. Den Äquator hat keine fossile Abietinee erreicht gleich den rezenten Vertretern der Familie, und ferner können wir als sicher aussprechen, daß nie eine Angehörige dieser Familie sich auf der Südhemisphäre befunden hat; sie ist wie heute so auch früher auf die Nordhemisphäre und zwar vornehmlich auf deren gemäßigtere Breiten beschränkt gewesen und offenbar, wo sie in größerer Zahl auftrat, auch früher für die Pflanzenphysiognomie dieser Gegenden von größter Bedeutung gewesen."

Taxodieae.

Auch die Taxodieen gehen weit in die Vorgeschichte der Erde zurück. Man kann sie bis ins Paläozoikum verfolgen, wenn man annimmt, daß die Voltzien aus dem Perm zu dieser Gruppe gehören. Es gibt auch eine ganze Anzahl triassischer und jurassischer Formen, welche zu den Taxodieen gerechnet werden. Im allgemeinen ist jedoch der Beweis für die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe ziemlich schwer zu liefern. Von der Kreide an kennen wir Reste, welche ganz sicher dazu gehören, und unter diesen ist an allererster Stelle die Gattung Sequoia zu nennen, von welcher wir schon mehrere Vertreter aus der Kreide kennen. Sie erreicht jedoch ihre Höchstentwicklung im Tertiär, wo die Sequoien und

manche andere Taxodieen sehr allgemein verbreitete Pflanzen waren und z. B. sehr viel beigetragen haben zu der Bildung der Braunkohle. Fast alle diese damals häufigen Formen haben sich jetzt stark zurückgezogen. Sequoia findet man nur noch in einigen Gegenden von Nordamerika; Glyptostrobus kommt nur noch in China vor, Taxodium nur in Nordamerika.

Die Cupressineen haben ihre ersten Vertreter vielleicht schon in der Trias; cupressineae. ziemlich sichere Reste sind seit dem oberen Jura bekannt, obzwar andere Forscher annehmen, daß sie mit Gewißheit erst seit der Kreide bekannt sind. Diese ältesten Reste sind verwandt mit den heutigen Gattungen Callitris, Widdringtonia, Chamaecyparis. Eine dominierende Stellung scheinen die Cupressineen niemals eingenommen zu haben, ebensowenig wie die Taxaceen. Interessante, Taxaceae, zu dieser letzten Gruppe gehörende Reste wurden von Nathorst in jurassischen und rhätischen Schichten Schonens gefunden. Im Bau der samentragenden Schuppen zeigt eine von diesen Pflanzen, Stachyotaxus, große Übereinstimmung mit Dacrydium, und der Bau der Zweige weist auf eine Verwandtschaft mit den Podocarpoideen, einer Unterabteilung der Taxaceen, zu welcher Podocarpus und Dacrydium gehören. Hölzer, welche zu Pflanzen aus dieser Verwandtschaft gehört haben müssen, sind aus dem Jura Grönlands bekannt. Im Rhät Schonens fand Nathorst weiter eine Pflanze, Palaeotaxus, welche in mancher Hinsicht mit Taxus übereinstimmt. Im Tertiär scheinen die Taxaceen noch ziemlich weit verbreitet gewesen zu sein.

Die größte Änderung in der Flora des Mesozoikums hat in der Kreide durch Auftreten der das Auftreten der Angiospermen stattgefunden, welche in der älteren Kreide zuerst gefunden wurden und sich von da ab immer mächtiger entwickelt haben. Es ist auffallend, daß die ältesten Angiospermen praktisch gesprochen genau den heute lebenden gleich sind. Wohl gibt es viele Arten, welche nur fossil gefunden wurden und jetzt ausgestorben sind. Aber soweit mir bekannt, ist man, wenn es sich um einigermaßen bestimmbare Reste handelte, niemals genötigt gewesen, darauf eine besondere Familie zu gründen. Auch ist es auffallend, daß gleich nach dem Auftreten der Angiospermen diese Gruppe eine so reiche Gliederung zeigt, daß in den ältesten Schichten, welche Angiospermen enthalten, eigentlich alle Familien, welche zum Fossilisieren geeignet sind, auch schon gefunden werden. Der einzige Unterschied liegt darin, daß im Zusammenhang mit dem Klima viele Pflanzen, welche jetzt nur in tropischen und subtropischen Gegenden vorkommen, damals eine größere Verbreitung zeigten. Auch hat in geologischen Zeiten durch verschiedene Landverbindungen ein anderer Florenaustausch stattfinden können, als das jetzt der Fall ist. Man kann jedoch deutlich sehen, daß viele Gruppen der Angiospermen jetzt einen anderen Anteil an dem Gesamtbild der Flora haben als früher. Besonders auffallend ist dieser Unterschied bei den Monochlamydeae und Polycarpicae. Diese bildeten in den ältesten Zeiten einen viel höheren Prozentsatz als jetzt. Und nun sind es gerade diese Pflanzengruppen, welche von den Phylogenetikern als die ursprünglichsten angesehen werden.

Eine Gruppe von Forschern leitet die Angiospermen von den Coniferen ab, Ableitung der

eine andere leitet sie von den Bennettiteen ab. Es ist bei den Bennettiteen auffallend, daß gerade die älteren, die jurassischen Formen, wie Wielandiella, die größte Übereinstimmung mit den Angiospermen zeigen. Es wird von den Vertretern dieser letzteren Auffassung denn auch ziemlich allgemein angenommen, daß die Verbindung unter den älteren Formen zu suchen ist und daß die Bennettites- und Cycadeoidea-Formen selbst eine jetzt ganz ausgestorbene, selbständige Entwicklungsreihe bilden, welche nichts mehr mit den Angiospermen und ihrem Ursprung zu tun hatte. Diese Auffassung scheint mir wahrscheinlicher als die Ableitung der Angiospermen gerade von denjenigen Gymnospermen, welche wir jetzt als die höchst entwickelten betrachten. Denn fast überall im Pflanzenreich sieht man neben dem Auftreten neuer Gruppen eine selbständige Weiterentwicklung der Formenreihe einhergehen, aus der man annimmt, daß die neue Gruppe ihre Entwicklung genommen hat.

Hallier, einer der Vertreter der Auffassung, daß die Polycarpicae die ältesten Angiospermen sind, nimmt neuerdings als hypothetisches Zwischenglied zwischen diesen und den Cycadophyten die sogenannten Proberberideae an. Die nächsten Verwandten dieser im Gegensatz zu den Gnetaceen und Amentaceen stets und in normaler Weise noch zwitterblütigen Proberberideen waren dann unter den bekannten Gymnospermen die gleichfalls zwitterigen Bennettiteen. Jedoch zeigen diese in mancher Hinsicht schon eine höhere Entwicklung als die Proberberideen. Demnach leitet Hallier die Proberberideen neben den bekannten Cycadophyten von einer älteren, unbekannten Sippe der Cycadophyten ab. Er gibt noch an, daß diese Sippe vielleicht in der Südsee oder auf deren großen Inseln oder auf ihrem andinen Ostrand fossil zu finden sein wird.

Wettstein ist einer der Vertreter der Hypothese, daß die Angiospermen aus hochentwickelten Gymnospermen entstanden sind. Er nimmt an, daß die Blüten der Angiospermen aus Infloreszenzen der Gymnospermen und daß zuerst eingeschlechtige Blüten entstanden sind. Später wurde dann die weibliche Blüte in das Zentrum der männlichen hineinverlegt und damit war die zwitterige Blüte erreicht. Diese Auffassung beruht zu einem sehr großen Teil ebenfalls auf Hypothesen. Er sieht nun in den Monochlamydeae eine Gruppe der Angiospermen, welche in mancher Hinsicht zu den primitiven gehört. Auch zeigen die Monochlamydeen eine Verschiedenheit im Blütenbau, welche sich nach Wettstein sehr gut mit der oben kurz angegebenen Entwicklungsweise in Übereinstimmung befindet.

Wie aus dieser kurzen Skizze der Auffassungen zweier Vertreter der entgegengesetzten Meinungen hervorgeht, ist es bis jetzt noch nicht gelungen, sich ein Bild des Ursprungs der Angiospermen zu machen ohne Zuhilfenahme von mehr oder weniger komplizierten Hypothesen. Es ist darum auch ohne Zweifel berechtigt, zu sagen, daß man tatsächlich, was den Ursprung der Angiospermen betrifft, noch nicht klar sieht. Es gibt zwar manche wertvolle Andeutung, aber mehr als Andeutungen sind es nicht. Es muß also weiteren Forschungen vorbehalten bleiben, uns die Lösung dieser so wichtigen Frage zu bringen.

Noch eine das Mesozoikum betreffende Frage, die der Klimadifferen-Klimadifferenzierung, muß hier kurz beantwortet werden. Wie wir gesehen haben, gab es zierung im Meim Paläozoikum, mit Ausnahme der permokarbonischen Glossopterisflora, noch keine Andeutungen für Klimadifferenzierungen. Diese werden nun im Mesozoikum immer deutlicher. Die in dieser Periode gefundenen Hölzer zeigen durchwegs Jahresringe, was also, da es sich bei diesen Hölzern allermeist um Coniferenhölzer handelt, ganz bestimmt auf eine Differenzierung des Jahresklimas in wärmere und kühlere Perioden deutet. Denn wie Gothan hervorhebt, haben die Coniferen meist xerophile, persistierende Blätter, und deshalb können regelmäßige, periodische Zuwachszonen im Holzkörper nur auf das periodische Einsetzen einer kühleren Periode zurückgeführt werden, d. h. auf einen Wechsel von kälterer und wärmerer Jahreszeit.

Die Angiospermen-Hölzer können in dieser Hinsicht nicht als Beweis dienen, denn unter den Angiospermen gibt es viele, welche infolge der Abwechslung von Regen- und Trockenperioden ihre Blätter abwerfen und demzufolge Wachstumszonen im Holzkörper zeigen.

Es ist nun weiter eine große Frage, ob das Klima im Mesozoikum auf der ganzen Welt noch uniform war wie im Paläozoikum, oder ob es damals schon Klimazonen gab, welche mit der jetzigen Verteilung in arktische, gemäßigte, subtropische und tropische Zonen vergleichbar waren.

Es gibt nun vieles, was in letzterem Sinne zu deuten ist. Das Auftreten solcher Zonen muß selbstverständlich auch in der Zusammensetzung der Flora zum Ausdruck kommen, und es scheint tatsächlich, daß die Funde im hohen Norden hierauf weisen. Wir müssen jedoch neue Untersuchungen abwarten, bevor wir uns mit Bestimmtheit darüber aussprechen können.

Es bleibt uns noch übrig, etwas von der Flora des Känozoikums zu sagen. Känozoikum. Das Känozoikum ist die Zeit der Angiospermen. Die im Mesozoikum beginnende Klimadifferenzierung macht immer weitere Fortschritte. Während noch im ältesten Tertiär viele Vertreter jetzt tropischer Familien in Nordeuropa gefunden werden, sind solche im jüngsten Tertiär fast ganz verschwunden. Nur noch einige Gewächse, welche jetzt den Mittelmeergebieten eigen sind, finden sich auch im Pliocan von Nordeuropa. Auffallend ist es, daß auch im Tertiar die arktischen Gebiete noch eine reichere Flora gehabt haben. Man hat das Auftreten dieser Flora in so hohen Breiten und noch in so späten Zeiten mit einer Verschiebung des Poles in Zusammenhang gebracht. Von anderer Seite wird jedoch angenommen, daß die Lage des Poles unverändert blieb. Nachdem Nathorst einwandfrei beweisen konnte, daß die in den arktischen Ablagerungen gefundenen Pflanzen an primärer Lagerstätte liegen, d. h. daß die sie enthaltenden Schichten autochthon sind, bleibt es ein Rätsel, wie eine solche Flora bei der extremen Tag- und Nachtverteilung der arktischen Gegenden dort existieren konnte.

Wie schon weiter oben erwähnt wurde, findet man in der europäischen Tertiärflora viele Pflanzen, welche jetzt nur Ostasien und Australien oder Nordamerika bewohnen, und zwar findet man im ältesten Tertiär mehr östliche, vom

K. d. G. III. IV. Bd A Abstammungslehre etc.

Oligocän ab mehr amerikanische Typen, während in den jüngsten Tertiärablagerungen nur noch einige wenige amerikanische Typen unter reichlicher Entfaltung der Mittelmeerbewohner gefunden werden. Einige dieser amerikanischen Typen, wie Dulichium und Brasenia, scheinen sogar erst im Diluvium in Europa ausgestorben zu sein. Das Studium des Tertiärs wird sehr erschwert durch die Schwierigkeiten bei der Bestimmung isolierter Blattabdrücke. Gibt es doch Blattypen, welche in ähnlicher Weise in Familien vorkommen, die sonst nichts miteinander zu tun haben. Es ist im allgemeinen nur möglich, sichere Bestimmungen zu liefern, wenn ein außerordentlich reiches Material vorliegt, so daß man sich einigermaßen ein Urteil über die Variation der vorliegenden Formen bilden kann.

Ein in letzter Zeit neu in Angriff genommenes Feld für Untersuchungen der tertiären und späteren Ablagerungen wurde besonders durch C. und E. Reid bearbeitet. In vielen Ablagerungen findet man zahlreiche Früchte und Samen. Durch geeignete Methoden ist es gelungen, diese in ausgezeichneter Weise aus dem Substrat zu isolieren und zu konservieren. Der Vergleich des so erhaltenen Materials mit dem rezenten ist äußerst schwierig. Jedoch sind die Resultate, welche in verschiedenen Gegenden durch diese Untersuchungen erreicht wurden, äußerst wichtig und versprechen vieles für die Zukunft.

Tertiäre Eiszeit.

Am Schluß des Tertiärs hat eine umfangreiche Vereisung stattgefunden, welche sich über einen großen Teil von Nordasien, Europa und Nordamerika erstreckte. Das Studium der fossilen Pflanzen hat nun auch vieles zur Kenntnis dieser Eiszeit und der Ausdehnung der Vereisung beigetragen. Die Untersuchungen Nathorsts, Webers und vieler anderer Forscher haben zu schönen Resultaten geführt. Allerdings ist bei der Interpretierung solcher Resultate große Vorsicht geboten. Es ist denn auch von verschiedenen Seiten, besonders in der allerletzten Zeit durch Brockmann-Jerosch, Einspruch erhoben gegen Nathorsts Schlußfolgerungen. Nathorst hatte die Hypothese aufgestellt, daß in der Nähe der vereisten Gegenden eine Tundravegetation geherrscht hatte und daß die Temperatur in den betreffenden Gegenden viel niedriger war, als es jetzt der Fall ist. Daß neben den typischen arktischen Pflanzen auch eine Anzahl von anderen phanerogamen Pflanzen gefunden wurde, steht hiermit nicht in Widerspruch, denn wenn man die Verzeichnisse der letzteren durchsieht, gewahrt man, daß es sich meist um Wasserpflanzen handelt, und es ist eine bekannte Tatsache, daß die Temperatur der Binnenseen im allgemeinen bedeutend höher ist als die der Luft, so daß bei einer Lufttemperatur, welche nur das Gedeihen arktischer Landpflanzen gestattete, die Flora der Seen eine viel reichere gewesen sein kann. Auch darf nicht vergessen werden, daß die typische Glazialflora abgelöst wurde durch eine, in welcher auch andere Pflanzen vorkamen, und daß man noch niemals gesehen hat, daß eine Pflanzengemeinschaft einer anderen plötzlich Platz macht. Solche Übergänge sind immer allmählich. Auch wird diese Florenfolge, da die Temperatur der Seen etwas höher war, in diesen eher eingetreten sein als auf dem umringenden Lande, so daß es in einem seenreichen Gebiet sehr gut möglich ist, unter geeigneten Umständen die Dryasflora

und die Anfänge der postglazialen Birkenregion direkt nebeneinander und sogar mehr oder weniger miteinander gemischt zu finden. Daraus geht hervor, daß man, wenn das Sammeln des Materials in einer Gegend, wo Glazialpflanzen vorkommen, nicht ganz genau und methodisch nach Schichten vorgenommen wird, leicht zu falschen Schlußfolgerungen gelangen kann.

III. Zusammenfassung.

Wenn wir die ganze Geschichte des Pflanzenreichs, so wie sie uns durch die paläobotanischen Tatsachen gelehrt wird, überblicken, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß eine stete Änderung des Gesamtbildes der Flora stattgefunden hat. Von den Formen, welche im Paläozoikum lebten, sind keine, von denen aus dem Mesozoikum nur sehr wenige und dann auch nur stark umgewandelte Reste bis in die heutige Zeit erhalten geblieben. Diese Änderung der Flora kann man im allgemeinen als ihre Entwicklung bezeichnen.

Es ist durchaus nicht notwendig, anzunehmen, daß diese Entwicklung immer vom einfachen zum komplizierteren fortgeschritten ist. Wenn wir die jetzt lebenden Vertreter der Equisetales, Lycopodiales, Filices, Cycadeae, der sonstigen Gymnospermae und der Angiospermae vergleichen mit dem, was wir von ihrer geologischen Vergangenheit wissen, so sehen wir, daß die Angiospermen (und vielleicht auch die Bryophyten) jetzt in voller Entwicklung begriffen sind. Auch die leptosporangiaten Farne befinden sich vermutlich noch unter günstigen Lebensbedingungen. Erst im Mesozoikum haben sie angefangen, ihre volle Entwicklung zu erreichen, und gewisse Gruppen, wie die Polypodiaceen, sind ganz sicher jetzt reicher entwickelt wie je vordem. Andere Gruppen überschritten schon den Höhepunkt ihrer Entwicklung und bilden jetzt nur noch Reste ihrer früheren Blüte, so die Dipteridinen und die Matonieen.

Alle anderen Gruppen sind jetzt nicht mehr auf dem Gipfel ihrer Entwicklung. Und es ist auffallend, daß, was von diesen Gruppen jetzt noch lebt, nicht zu ihren kompliziertesten Formen gehört. Sehr deutlich fällt dies in die Augen, wenn wir die einfachen Equisetales und Lycopodiales der Jetztzeit vergleichen mit ihren äußerst komplizierten und vielgestaltigen paläozoischen Vorfahren. Die Cycadeae aus dem Mesozoikum hatten eine viel reichere Entwicklung und zeigten viel zahlreichere und höher organisierte Formen als die jetzigen.

Das Bild, welches die Geschichte der Pflanzen vor uns entrollt, ist, wie Scott sagt, in Wirklichkeit nur: "eine Aufeinanderfolge dominierender Gruppen, von welchen jede zu ihrer Zeit ihre Höchstentwicklung erreicht hat, um dann, als sich die Lebensbedingungen änderten, in den Hintergrund zu rücken und irgendeiner neu aufgekommenen Gruppe Platz zu machen."

"Die dominierenden Kryptogamen aus dem Paläozoikum, die riesigen Lycopodiales und Equisetales, haben ihre Wichtigkeit in mesozoischen Zeiten verloren. Die große paläozoische Gruppe der Cycadofilices wurde in der ganzen Welt durch die Cycadophyten verdrängt, während zur selben Zeit die echten Farne mehr in den Vordergrund traten. Den Cordaiteen folgten die Coniferen und Ginkgoalen. In der Kreide verschwanden die dominierenden Cycadoqhyten bald, und fast plötzlich wurde ihr Platz von den wahrscheinlich aus ihnen entstandenen Angiospermen eingenommen. Diese großen Änderungen lassen sich zwar in Worte fassen, aber wir haben keine Ahnung davon, wie diese Revolution zustande gekommen ist. Wie die endlose Variation der Blütenpflanzen sich aus den ersten Anfängen offenbar so rasch entwickelt hat, läßt sich zurzeit auf Grund der paläobotanischen Tatsachen nicht erklären. Außer der wahrscheinlichen Verwandtschaft mit den Cycadophyten wissen wir tatsächlich nichts von der Entstehung der Angiospermen, nur ist es höchst wahrscheinlich, daß die Monokotyledonen jünger sind als die Dikotyledonen. Es ist jedoch ein unendliches Material für das Studium dieser Geschichte vorhanden, und wir können ganz bestimmt erwarten, daß weitere Untersuchungen vielleicht schon in verhältnismäßig nahen Zeiten uns wichtige Resultate bringen werden."

Fassen wir kurz zusammen, was wir wissen und was wir je zu erfahren erwarten dürfen. Der Ursprung der Filices liegt wenigstens, bis wir Reste von Landpflanzen kennen werden, welche älter sind, als die bis jetzt gefundenen, vollständig im Dunkeln. Auch wie die Cycadofilices aus diesen entstanden sind, werden wir, da der Ursprung dieser Gruppe wahrscheinlich in einer Zeit liegt, aus welcher noch keine Reste bekannt sind und vielleicht auch niemals bekannt werden, wohl nie erfahren. Daß sie nahe miteinander verwandt sind, ist sicher. Aus den Cycadofilices sind einerseits die Cycadophyten und anderseits die Gymnospermen im engeren Sinne hervorgegangen. Und aus einer dieser Gruppen, wahrscheinlich aus den Cycadophyten, die Angiospermen. Alles deutet darauf, daß die Monokotyledonen sehr früh aus den ältesten Dikotyledonen entstanden sind.

Der Ursprung der *Lycopodiales*, *Equisetales* liegt gleichfalls in einer Zeit, aus der bis jetzt keine Reste bekannt sind; auch die Lösung der Frage nach der Entstehung dieser Gruppen werden wir vielleicht niemals erfahren.

Die Beantwortung der Frage nach der Entstehung der Angiospermen sowie vielleicht der leptosporangiaten Farne, Cycadophyten und Gymnospermen in engerem Sinne dürfen wir noch erwarten, da aller Wahrscheinlichkeit nach diese Entstehung erst stattfand zu Zeiten, aus welchen uns Reste bekannt sind und noch weiter bekannt werden können.

Es sind zwar schon mehrmals Hypothesen aufgestellt worden, wodurch man sich ein Bild der Entstehung solcher Gruppen zu machen versucht hat. Auch lassen sich für verschiedene dieser Hypothesen mehr oder weniger Wahrscheinlichkeitsgründe anführen. Jedoch mehr als Hypothesen sind es nicht. Und, wenn es uns nicht gelingt, genügend alte und vollständige fossile Pflanzen zu finden, werden wir niemals erfahren, ob eine und welche dieser Hypothesen der Wahrheit entspricht.

Leiden, im Mai 1912.

Wichtige Literatur.

Mit wenigen Ausnahmen erwähne ich hier nur Handbücher und Zusammenfassungen, und zwar besonders solche, in welchen man ausführliche Literaturangaben findet. Fast die ganze paläobotanische Literatur ist in vielen Zeitschriften zerstreut, so alle Arbeiten von NATHORST, WILLIAMSON, OLIVER, HALLE, THOMAS, LAURENT, MENZEL und viele von BERTRAND, POTONIÉ, SCOTT, ZEILLER, GOTHAN, KIDSTON, SEWARD, ARBER, STOPES, BERRY, JEFFREY, WIELAND usw. Lokalfloren habe ich nicht erwähnt, da diese alle in den angegebenen Büchern zitiert sind. Auch habe ich die ältere Literatur nicht besonders hervorgehoben, erstens da diese zur richtigen Orientierung nicht geeignet ist und zweitens, da man auch diese in den Literaturlisten leicht finden kann. Mitaufgenommen wurden einige Arbeiten von nicht streng wissenschaftlicher, sondern mehr populärer Natur.

ARBER, E. A. N., The Glossopterisflora. London 1905.

- Bibliography of Literature on palaeozoic fossil plants. Progressus Rei Botanicae I, 1906, p. 218.
- —, The natural History of Coal. The Cambridge Manuals of Science and Literature 1911.
 BERRY, E. W., The Lower Cretaceous Floras of the World. Maryland Geological Survey,
 Lower Cretaceous, p. 99, Correlation of the Potomac Formations id. p. 153, Systematic paleontology id. p. 181, 1911.
- BERTRAND, P., L'étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes, qu'elle soulève. Progressus Rei Botanicae IV, 1911, p. 182.

BOWER, F. O., The origin of a Landflora. London 1908.

- COULTER and CHAMBERLAIN, Morphology of Gymnosperms. Chicago 1910.
- —, Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit (11. Intern. Geologenkongreß). Stockholm 1910.
- FEISTMANTEL, O., Fossil Flora of the Gondwana System, Vol. I—IV, 1880—1886 und die übrigen paläobotanischen Arbeiten aus der Palaeontologia indica.
- GOTHAN, W., Entwicklung der Pflanzenwelt im Laufe der geologischen Epochen. Die Natur, Bd. VI.
- -, Paläobotanik. Handb. d. Naturwiss. Jena, Bd. VII, 1912, p. 408.
- -, Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Das Leben der Pflanze, Bd. VI, 1912.
- -, Aus der Vorgeschichte der Pflanzen. Naturw. Bibliothek, Leipzig 1912.
- HALLIER, H., Über frühere Landbrücken, Pflanzen- und Völkerwanderungen zwischen Australien und Amerika. Mededeel. van's Ryks Herbarium, Leiden, Nr. 13, 1912.
- —, L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. néerl. des Scienc. exact. et natur. Série III B, I, p. 146, 1912.
- HEER, O., Flora fossilis arctica, Bd. I—VII, Zürich 1868—1883 (meist Separata aus K. Svenska Vetensk, Akad, Handl. und anderen Zeitschriften).
- JONGMANS, W. J., Die paläobotanische Literatur. Bd. I-III, 1910-1913.
 - Enthält die Literatur der Jahre 1908-1911, wird jährlich fortgesetzt.
- —, Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen Westeuropas I. s'Gravenhage u. Freiberg 1911.
- LAURENT, L., Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade. Progressus Rei Botanicae I, 1907, p. 319.
- LOTSY, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte I-III. Jena 1907-1911.

- POTONIÉ, H., Die Entstehung der Steinkohle und der Kaustobiolithe überhaupt. 5. Auflage. Berlin 1010.
- Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie. Berlin 1899. (Hauptsächlich Kryptogamen, Pteridophyten, Gymnospermen im weitesten Sinne.)
- Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste der paläozoischen und mesozoischen Formationen. Liefer. I—VII. (Wird fortgesetzt, jede Lieferung enthält die Beschreibung und Abbildung von 20 Pflanzen.)
- —, Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. Abh. k. Pr. Geol. Landesanstalt, Heft 55, 1908—1912. (Wichtig für die Entstehung der Kohle verschiedener Formationen.)
- -, Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie. Jena 1912.
- und GOTHAN, Paläobotanisches Praktikum, Berlin 1912.
- RENIER, A., Les Méthodes paléontologiques pour l'étude stratigraphique du terrain houiller. Paris et Liège 1908.
- SCOTT, D. H., Studies in fossil Botany, 2d Ed., 2 Volumes. London 1908, 1909. (Hauptsächlich Anatomie paläozoischer Pflanzen.)
- —, The evolution of plants. Home University Library. New York 1911. (Eine der besten Übersichten über die Paläobotanik, ihre Aufgaben und die Resultate, sowie über Anklänge der Paläobotanik zur rezenten Botanik.)
- SEWARD, A. C., Fossil plants for students of botany and geology. Vol. I 1908, II 1910 (Die Cycadofilices und höheren Pflanzen werden in Vol. III behandelt werden.)
- -, The Jurassic Flora. I 1900, II 1904. London.
- The Wealden Flora. I 1894, II 1895. London.
- SO LMS LAUBACH, H. zu, Einleitung in die Paläophytologie. Leipzig 1887. (Auch in englischer Übersetzung erschienen.)
- STOPES, M. C., Ancient Plants. London 1910.
- WARD, L. F., The geographical distribution of fossil plants. Eighth Ann. Rept. U. S. Geol, Surv. 1889, p. 665.
- WETTSTEIN, R. VON, Handbuch der systematischen Botanik. I. u. 2. Aufl.
- WIELAND, G. R., American fossil Cycads. Carnegie Institution. Washington 1906.
- WILLIAMSON, W. C., Organisation of the fossil plants of the Coalmeasures. Part I—XIX, 1871 bis 1893. (In Trans. Roy. Soc. London.)
- and D. H. Scott, Further observations on the organisation of the fossil plants of the Coalmeasures. Part I—III, 1894, 1895. (In Trans. Roy. Soc. London.)
- ZEILLER, R., Eléments de Paléobotanique. Paris 1900.
- -, Flore du bassin houiller de Valenciennes. Paris 1886-1888.
- —, Literaturübersichten in: Revue générale de botanique, Annuaire géologique universel und Übersicht über die mesozoische Flora in Progressus Rei botanicae I, 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Monografien Allgemein

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 0016

Autor(en)/Author(s): Jongmans W.J.

Artikel/Article: Palaeobotanik 396-438