Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 63 (1953)

Artikel: Über primitivste Landpflanzen

Autor: Vischer, Wilhelm

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-44361

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 06.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über primitivste Landpflanzen

Von *Wilhelm Vischer*, Basel

Eingegangen am 15. Oktober 1952

Durch die Entdeckung silurischer und unterdevonischer Pflanzenreste haben unsere Vorstellungen vom Aussehen primitiver Landpflanzen in den letzten Jahrzehnten konkretere Form erhalten. Aber immer noch klaffen zwischen den einfachsten *Psilophytales* und lebenden *Archegoniatae* einerseits und den etwa als Vorfahren in Betracht kommenden Algen anderseits so große Lücken, daß wir uns vom Werdegang der Landpflanzen noch kein genaues Bild machen können. Das einzige, was wir als gesichert annehmen dürfen, ist, daß die Archegoniaten weder von Phaeophyten noch von Rhodophyten abstammen, sondern höchstens mit dem Stamm der isokonten Chlorophyten in Beziehung stehen können. «Farbe, Assimilationsprodukt und das Vorhandensein von Spermatozoiden lassen annehmen, daß alle Archegoniaten von den Chlorophyceen (im engern Sinne) abstammen.» (Bohlin, 1901, S. 28, S. III des deutschen Résumé.) Alle neuern Untersuchungen über Gestalt der Chloroplasten, Farbstoffkomponenten, Stoffwechselprodukte, Begeißelung usw. haben die Ansicht von Bohlin bestätigt: "This leads us inevitably to look for the ancestry of higher forms among the *Isokontae*." (Fritsch, 1916, S. 234; ebenso z. B. Bower, 1935, S. 483 u. ff., speziell S. 489—490, S. 498; vgl. dagegen Tansley, 1920, S. 7.)

Verschiedene Autoren haben in neuerer Zeit versucht, wenigstens eine theoretische Vorstellung zu gewinnen, wie der Aufstieg zur Landpflanze etwa vor sich gegangen sein mag. Insbesondere hat Fritsch (1945, S. 1—25) einige Grünalgen namhaft gemacht, die tatsächlich gewisse Anpassungen an Landleben erkennen lassen, und ein Schema aufgestellt, nach welchem wir uns Zwischenformen zwischen Algen und primitiven Archegoniaten etwa denken können. Vier Faktoren werden als besonders wichtig für die Entwicklung algenartiger Wasserpflanzen zu höheren Landpflanzen angesehen:

1. Heterotrichie, d. h. verschiedenartige Ausbildung kriechender, festsitzender und freier, ins Wasser oder in die Luft ragender Sprosse;
2. apikales an Stelle von interkalarem Wachstum der Sprosse;

3. Ausbildung von parenchymatischem Gewebe an Stelle von einfach-fädigen, monosiphonalen Sprossen;
4. Spezialisierung und Lokalisierung der Reproduktionsorgane, der Gameten, Tetrasporen usw. und deren Bindung an bestimmte Generationen.

Bekanntlich fehlen wirkliche, lebende Zwischenglieder zwischen Algen und höhern Landpflanzen und sind auch fossil nicht bekannt. Es seien daher im folgenden einige Beispiele von Chlorophyten zusammengestellt, welche wenigstens in gewissen Beziehungen und Merkmalen einige Schritte in Richtung Landleben zurückgelegt haben und damit allererste Stadien, wie wir sie auch theoretisch erwarten dürfen, tatsächlich repräsentieren. Es sind zum Teil dieselben Arten, die schon Fritsch erwähnt, zum Teil weitere, die uns in diesem Zusammenhang besonderes Interesse zu verdienen scheinen. Dabei zeigt sich, daß Merkmale verschiedener Wertigkeit, solche des Wachstums, der physiologischen Reaktionsfähigkeit, der äußern Form usw., sich verändern müssen, um den Übergang vom Leben im Wasser zu dem an der Luft zu ermöglichen. Über die Bedeutung dieser Merkmale stimmt unsere Auffassung im ganzen mit derjenigen von Fritsch überein. In bezug auf die Rolle der Heterotrichie mag sie etwas abweichen.

An mehreren Orten (neuerdings 1949, S. 49) ist auch Zimmermann auf dieses Problem eingegangen. Wir kommen am Schlusse unserer Darstellung auf seine Ansichten zurück.

Zwar erreichen Phaeophyten und Rhodophyten eine sehr viel höhere Organisation ihres Thallus und ihres Generationswechsels als Grünalgen. Doch ist ihre Struktur eine ganz andere, und ihre Höherentwicklung verläuft in ganz anderer Richtung als bei Grünalgen. Schon ihre Hyphenstruktur, abgesehen von andern Merkmalen, schließt die Möglichkeit aus, die Archegoniaten von ihnen abzuleiten. Wohl können Pilze vielleicht als von heterokonten Vorfahren abgeleitete Landpflanzen aufgefaßt werden. Ob sie eine einheitliche Gruppe oder verschiedene konvergente Entwicklungsreihen darstellen, kann in diesem Zusammenhang außer Betracht gelassen werden. Wesentlich ist, daß die höhern Pilze, wie die Phaeophyten, ihren Vegetationskörper aus Hyphen aufbauen, und daß sie von allen grünen Landpflanzen total verschieden sind. Als heterotroph benötigen sie die Lichtenergie nicht zu ihrer Ernährung und können daher massige Vegetationskörper ausbilden. Nur die Flechtenpilze, deren Symbionten auf Lichtgenuß angewiesen sind, besitzen flach ausgebreitete Vegetationsorgane. Gerade durch diese Gegensätze lassen die Pilze die Einheit der Archegoniaten deutlich in Erscheinung treten.

Ein wichtiges Merkmal ist höhern Pilzen und grünen Landpflanzen gemeinsam: Erst dadurch, daß im einen Falle Hyphen, im andern Ge-

webezellen sich zu kompakten Vegetationsorganen zusammenschließen, sich gegenseitig vor Austrocknung schützen und die Versorgung apikaler Teile mit Wasser sichern, sind Vorbedingungen für Landleben und Ausgestaltung eines größern Vegetationskörpers geschaffen. Die innere Struktur ist jedoch für beide Klassen verschieden. "The Fungi, sprung perhaps from various Algal sources, show some degree of adjustment to the subaerial life parallel to that already seen in Green Plants. But as the Hypha is the basis of their construction, their vegetative system gives less opportunity for adaptive change than their propagative organs." (Bower, 1947, S. 446.)

Chlorophyta, Isokontae

Stigeoclonium

Abbildungen 1 und 2

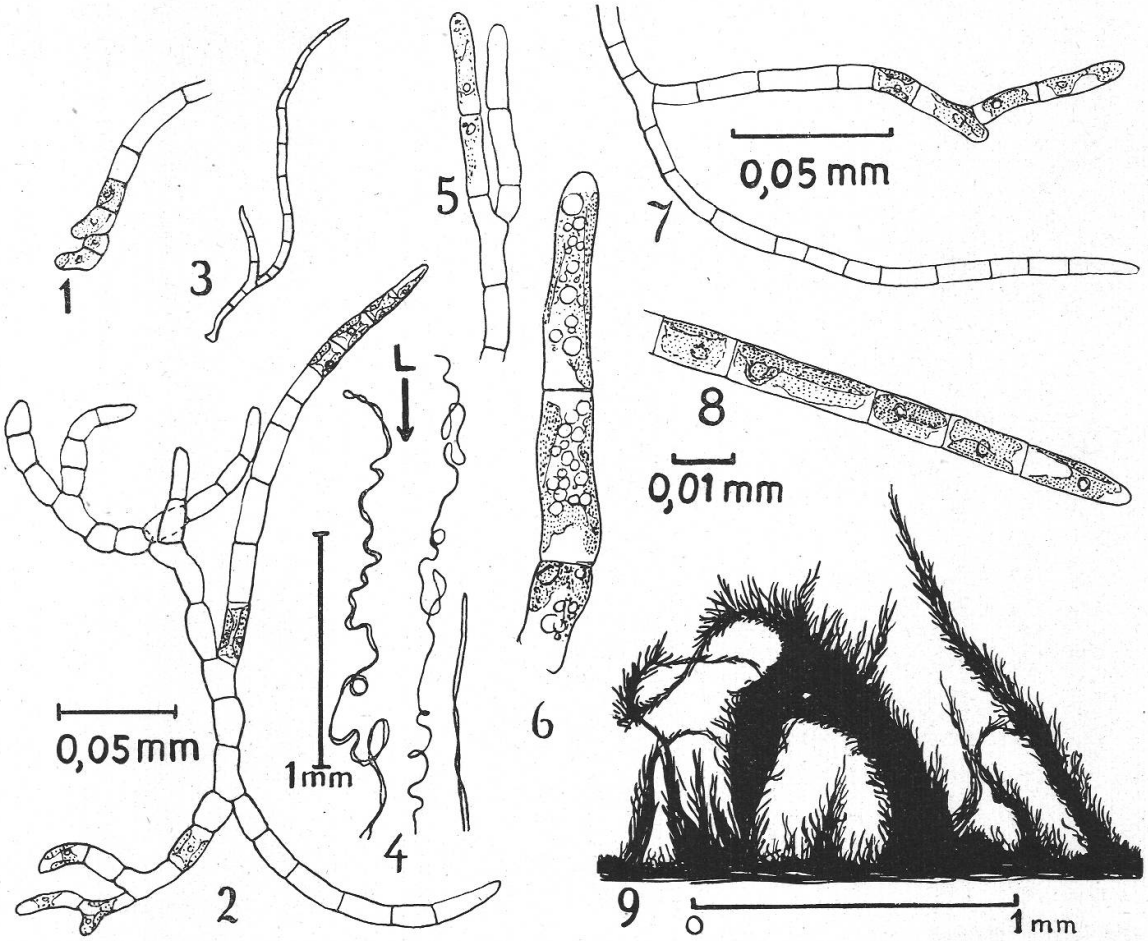

Abbildung 1. *Stigeoclonium helveticum,* Basel Nr. 26

1—3 Keimlinge aus flüssiger Kultur, mit prostraten und erekten Fäden.
4 Auf Agar ausgelegte Fäden, nach starker interkalarer Verlängerung, schwach vergr.
5, 6 Luftfäden aus alter Kultur, Detail aus 9.
7, 8 Fäden von der Oberfläche, gleiche Kultur.
9 Habitus, von der Seite, einer alten Agarkultur, mit erhobenen Fäden.
Zum Teil nach Vischer, 1933.

Die Gattung *Stigeoclonium* besteht aus wasserbewohnenden, festsitzenden Arten. Der Thallus ist aus einreihigen, monosiphonalen Fäden gebildet und in eine haftende Sohle, das prostrate, und in freiflutende Äste, das erekte System, differenziert, also typisch heterotrich. Es gibt Arten mit wenig deutlicher und solche mit stark ausgeprägter Heterotrichie. Die haftenden Fäden verlängern sich hauptsächlich durch apikales, die flutenden durch interkalares Wachstum.

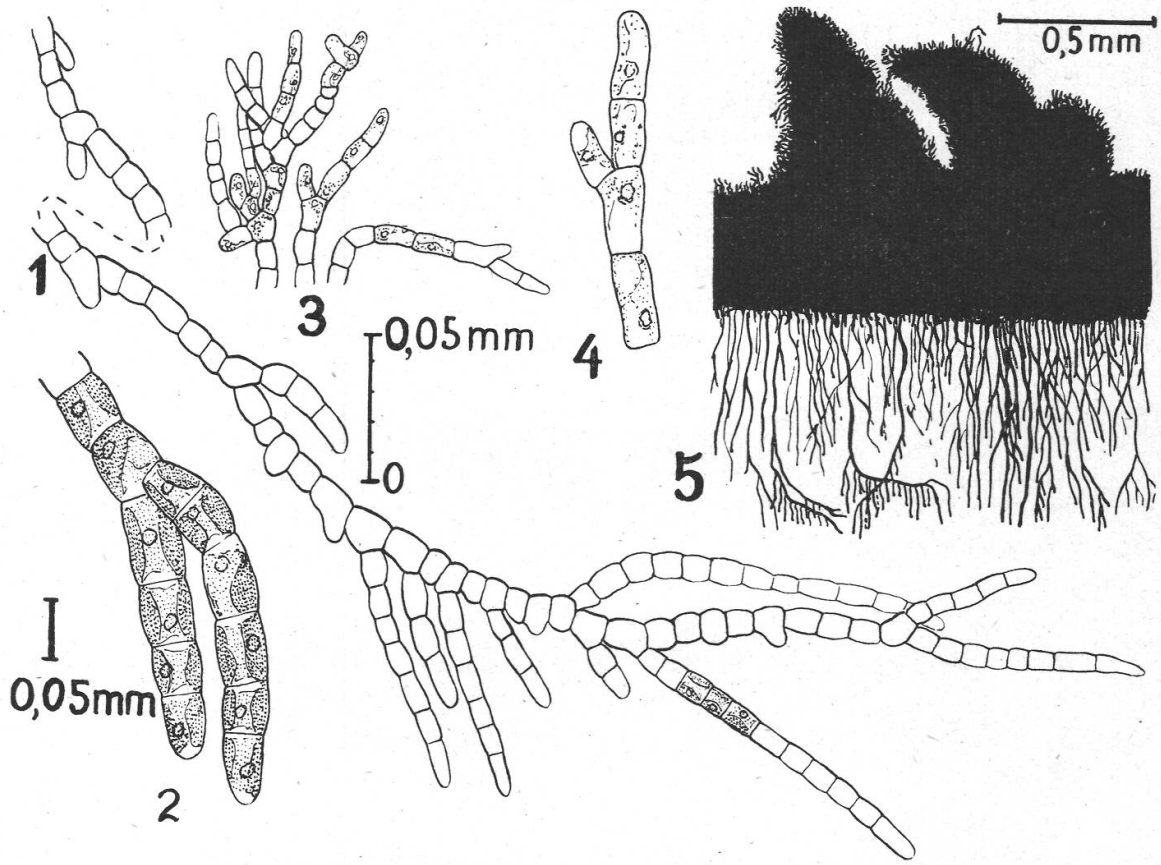

Abbildung 2. *Stigeoclonium* spec. aff. *farctum*, Basel Nr. 579

1, 2 Detail von 5, Fäden aus dem Agarinnern.
3, 4 Id., Luftfäden.
5 Habitus einer alten Kultur auf Agar.

Stigeoclonium helveticum (Vischer, 1933, S. 36 u. ff.) besitzt eine kleine Sohle und große, flutende Fäden (Abbildung 1). Auf Agar liegen die Fäden bald in Wellenlinien und bedecken in ältern Kulturen die Oberfläche in dicker Schicht. Unter günstigen Umständen können sie sich derart zusammendrängen, daß ihre Massen schließlich etwas über die Oberfläche in die feuchte Luft des Kulturglases hinausragen. Solche «Luftorgane» bestehen aber nur aus dicht durcheinander gewachsenen Fäden, die sich gegenseitig empordrängen und auch durch Wassermangel etwas geschädigt erscheinen. Das Ganze gleicht einem losen Hyphengewebe; von wirklichen «Luftsprossen» kann nicht ge-

sprochen werden. Ähnlich dürften sich andere Arten verhalten, bei denen das erekte gegenüber dem prostraten System dominiert, zum Beispiel *S. falclandicum, S. tenue* (vgl. Fritsch, 1916, S. 236).

Stigeoclonium, Basel Nr. 579, wurde epiphytisch auf *Cladophora* im Rhein bei Basel gefunden und isoliert. Die Identifizierung kultivierter mit «bekannten» Arten von *Stigeoclonium* ist schwierig oder unmöglich, da die Beschreibungen nach der Natur sich ebensogut auf verschiedene Wuchsformen gleicher Arten wie auf gleiche Stadien verschiedener Arten beziehen können. Wir führen daher die Art unter ihrer Kulturnummer, unter Vorbehalt einer spätern Benennung, auf. Im Gegensatz zu *S. helveticum* ist hier das prostrate System sehr viel stärker, das erekte schwächer entwickelt. Auf Agar wachsen zahlreiche Fäden mit deutlichem Apikalwachstum in die Tiefe, andere legen sich auf die Oberfläche, bleiben aber kürzer als bei voriger Art und erreichen nur eine geringe Distanz vom Impfpunkt. So bleiben die einzelnen Pflänzchen isoliert. Die ersteren Fäden sind mehr oder weniger negativ, die letztern positiv phototrop. Immerhin liegt in alten Kulturen eine ziemlich dicke Schicht der Agarfläche auf, und auch die erekten Fäden sind offensichtlich mit apikalem Wachstum ausgerüstet. Ihre Fäden wachsen gegen das Licht, scheinen allerdings an der Luft gehemmt zu sein und zeigen blassere Färbung der Chloroplasten. Wenn auch in geringem Maße, so zeigt Nr. 579 gegenüber *S. helveticum* doch einen gewissen Fortschritt: Die erekten Fäden können dank ihrem Spitzenwachstum und ihrer zum Lichteinfall positiven Einstellung bis zu einem gewissen Grade sich als Luftfäden ausbilden; sie schützen sich durch dichte Lage und starke Verzweigung gegenseitig etwas. Das stärker ausgebildete prostrate System vermag auch ihre Ernährung besser zu ermöglichen. Ähnlich scheinen sich Arten wie *S. farctum* usw. zu verhalten (Fritsch, 1916, S. 16).

In diesem Zusammenhange sei auch auf die Tatsache hingewiesen, daß bei *Stigeoclonium* ein regelrechter Generationswechsel nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht ist, daß also in dieser Gattung Vorbedingungen für weitere Möglichkeiten noch vorhanden sind (Juller, 1938, S. 55).

Caespitella

Abbildung 3

Wie schon früher festgestellt (Vischer, 1933, S. 58—74; Fritsch, 1945, S. 4), unterscheidet sich trotz großer Ähnlichkeit in flüssigem Milieu *Caespitella* auf Agar wesentlich von *Stigeoclonium.* Bei *Caespitella* wachsen alle Fäden mittels Apikalzelle. Gleichzeitig sind die prostraten Fäden transversal oder negativ, die erekten positiv phototropisch. Somit bilden sich auf Agar bei einseitiger Belichtung plagiotrope, rhizomartige Fäden, mit sowohl negativ phototropischen «Rhi-

zoiden» wie positiv phototropischen Lichtsprossen. Diese letztern bedecken schließlich die Agaroberfläche mit einem dichten Rasen. Mit rein apikalem Wachstum, verbunden mit verschiedener Art von Phototropismus, wird eine wichtige Voraussetzung für Luftleben erfüllt. Das wird durch die Unterschiede zwischen *Stigeoclonium* und *Caespitella* anschaulich illustriert. Doch bleibt die Anpassung an das Luftleben durch die monosiphonale Struktur der Fäden begrenzt, und über eine bestimmte Größe kann der Vegetationskörper nicht hinausgehen.

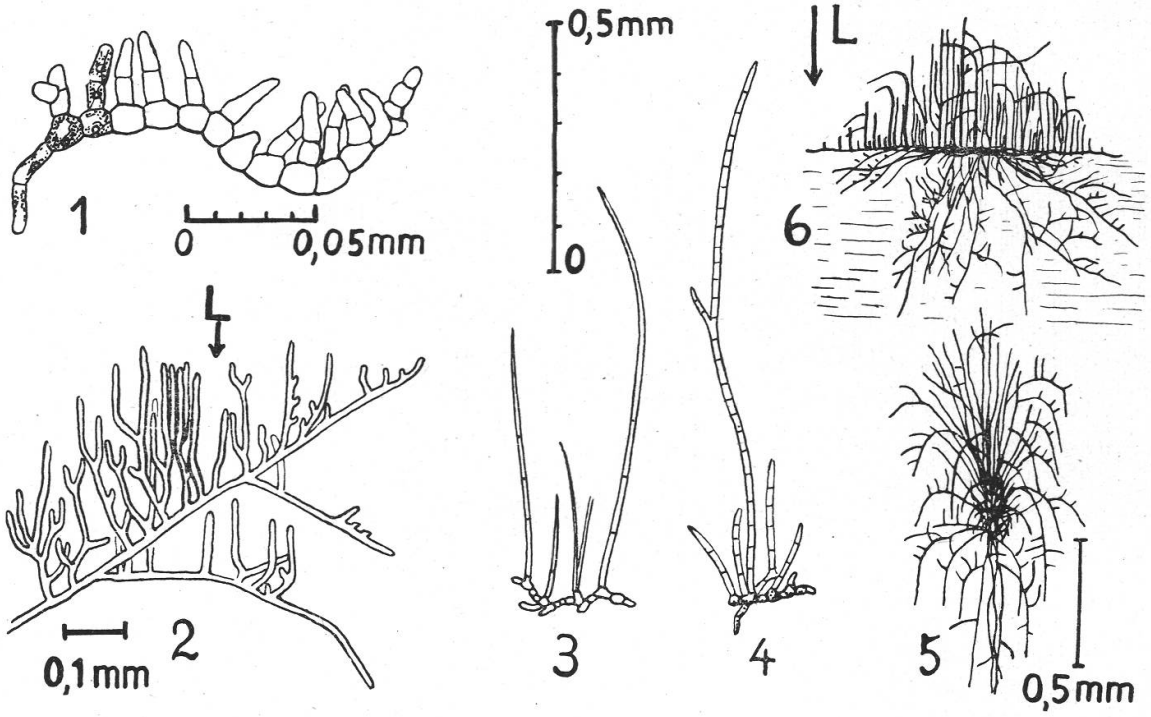

Abbildung 3. *Caespitella Pascheri*

1 Keimpflänzchen.
2 «Rhizom»-artige Fäden in Agar mit Lichtsprossen und Apikalwachstum, *L* = Lichteinfall.
3, 4 Keimlinge in flüssiger Lösung.
5, 6 Habitus älterer Pflänzchen in (5) und auf (6) Agar.
Zum Teil nach Vischer, 1933.

Trentepohlia

Die *Trentepohliaceae* stellen jedenfalls die am weitesten ans Luftleben angepaßte Grünalgengruppe dar. Der Unterlage anhaftende, prostrate, und in die Luft ragende, erekte, Fäden, die durch Resistenz des Plasmas und der Zellwände gegen Vertrocknung ausgezeichnet sind, ermöglichen die Besiedelung verhältnismäßig trockener Standorte, wie Rinde, Fels usw. Auch die Reproduktionsorgane sind dem ausgezeichnet angepaßt. Doch mit seiner monosiphonalen Struktur gelangt der Vegetationskörper ebensowenig wie von *Caespitella* über eine gewisse Größe

hinaus. Als Vorfahren höherer Landpflanzen kommen die *Trentepohliaceae* daher nicht in Betracht.

Cladophorella

Auf ähnlicher Organisationsstufe steht *Cladophorella calcicola* Fritsch und zeigt hübsch, daß unter ähnlichen Außenbedingungen verschiedene Verwandtschaftskreise ähnliche Formen hervorbringen (Fritsch, 1944, S. 157).

Fritschiella

Abbildung 4

Einen wichtigen und charakteristischen Schritt vorwärts macht die Gattung *Fritschiella* (Iyengar, 1932, S. 229; Randawa, 1939,

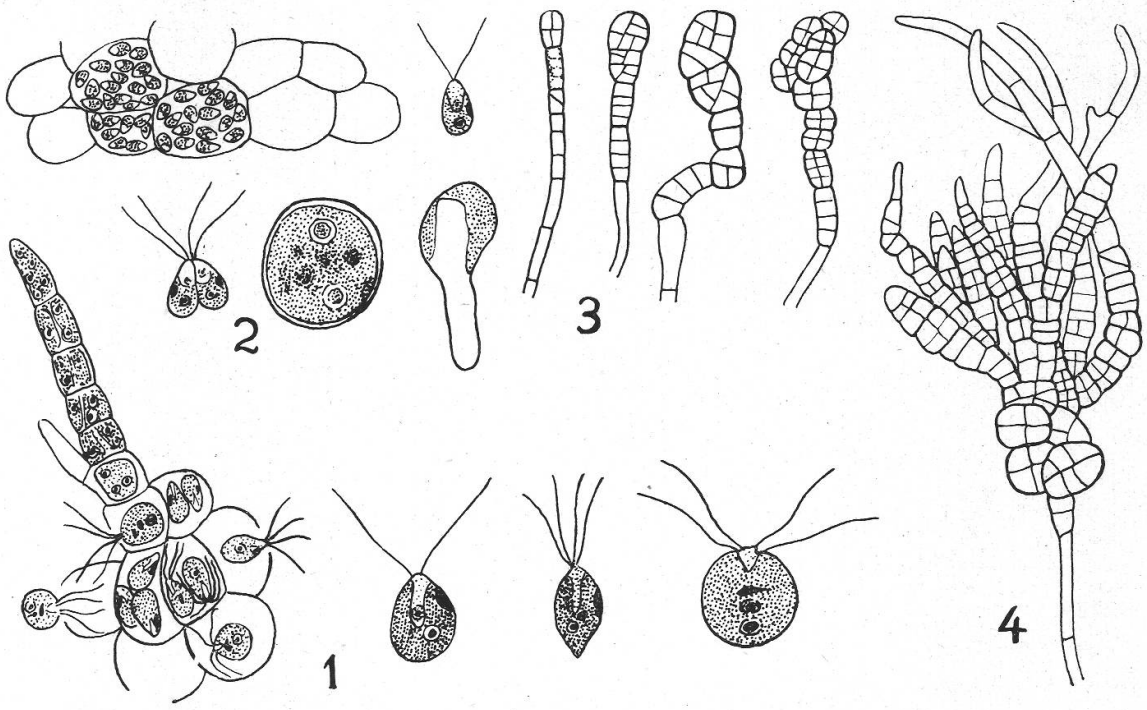

Abbildung 4. *Fritschiella tuberosa*. 1, 2 nach Singh; 3, 4 nach Iyengar

1 Zoosporenbildendes Pflänzchen.
2 Gameten und Kopulation.
3 Keimpflänzchen.
4 Älteres Pflänzchen.

S. 131; Singh, 1941, S. 170; Fritsch, 1945, S. 1). Bei dieser interessanten, auf feuchtem Boden in Indien verbreiteten Alge teilen sich die Fadenzellen auch längs; so entstehen schwach «parenchymatisch» verdickte Sprosse, deren Zellen sich gegenseitig schützen. Ferner erscheinen Rhizoiden und aus den verdickten Sproßteilen nachträglich besondere «Luftsprosse» mit anscheinend apikalem Wachstum.

Außerdem besitzt *Fritschiella* noch die Fähigkeit, Gameten und Zoosporen zu produzieren. Ob ein wirklicher obligater Generations-

wechsel mit haploiden Gametophyten und diploiden Sporophyten besteht, bleibt noch näher zu untersuchen. Auf alle Fälle illustriert *Fritschiella* besonders schön, wie wir uns ein primitives Landpflänzchen vorstellen müssen. "Very probably the first land plants originated and evolved from humble ancestors like *Fritschiella,* and not from massive sea weeds..." (R a n d a w a , 1939, S. 131.)

Pseudendoclonium

Abbildung 5

Die Gattung *Pseudendoclonium* besitzt einen kurzfädigen, verzweigten Thallus; ältere Teile zerfallen leicht in Palmellen (V i s c h e r ,

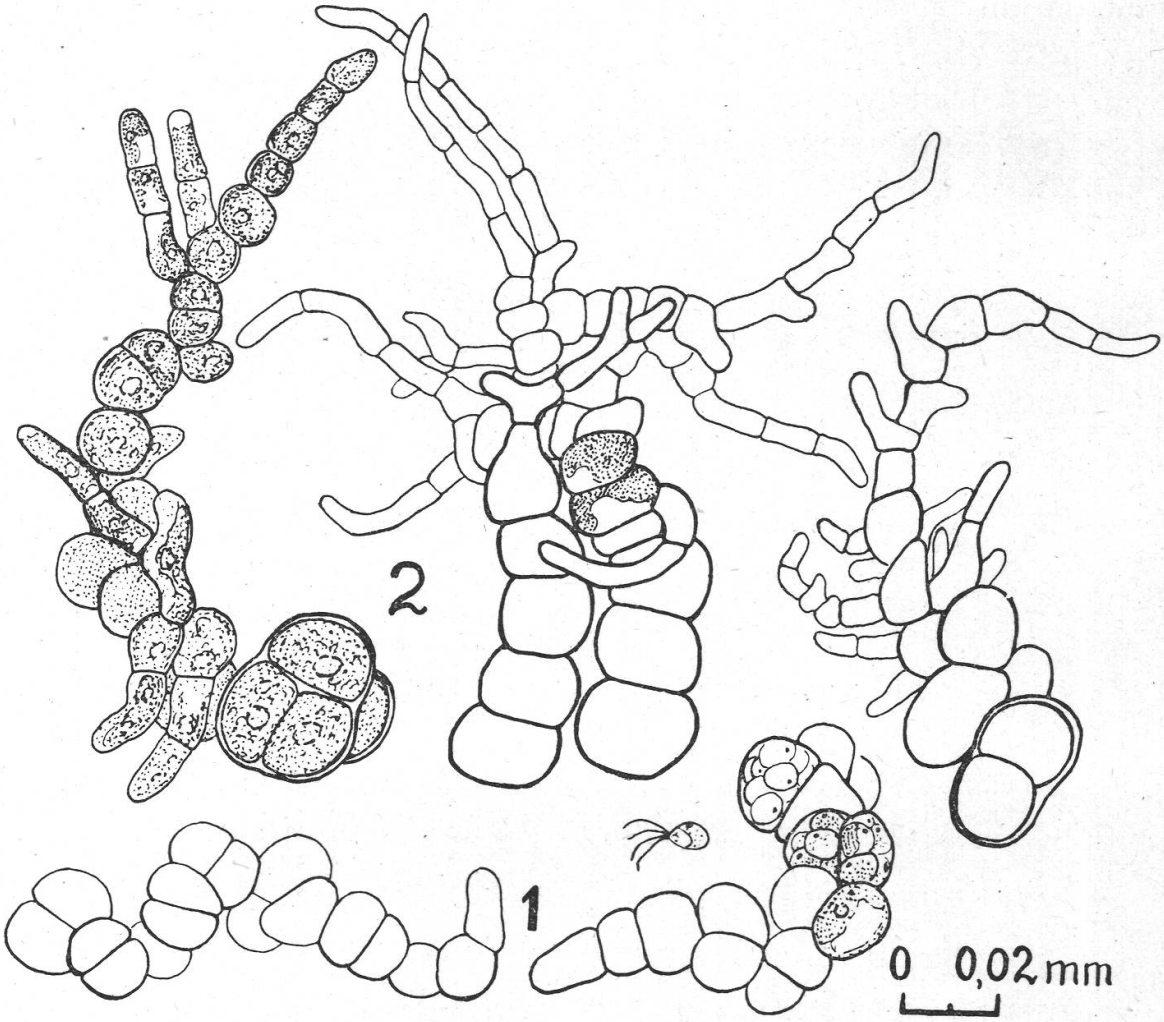

Abbildung 5. *Pseudendoclonium* aff. *basiliense,* Basel Nr. 186
1 Jung mit Zoosporen.
2 Alte Agarkultur, Luftsprosse.

1933, S. 21—24). Die einzelnen Arten bewohnen teils Wasser, teils feuchte Stellen, sind also in beschränktem Maße Aerophyten. Auf Agar bilden sich bei verschiedenen Arten etwas verschieden große Pflänzchen von mehr oder weniger festem Zusammenhang. Immerhin bleiben sie

stets recht klein und erheben sich nur wenig von der Oberfläche. Der Thallus ist auf ein System kurzer, kriechender Fäden beschränkt mit einzelnen, schwach in die Luft ragenden Enden. Man kann kaum von eigentlicher Heterotrichie oder von Reduktion auf prostrates System sprechen. Bei einer Art erheben sich die Fäden etwas mehr in die Luft als bei andern (Basel Nr. 186). Solche «Luftsprosse» erinnern, wenn auch in schwächerem Grade, etwas an diejenigen von *Fritschiella:* Die Fadenzellen können sich etwas in verschiedener Richtung teilen (Vorstufe der Palmellenbildung), und die verdünnten Enden können etwas in die Luft ragen. Ebenfalls erwähnenswert mag sein, daß *Pseudendoclonium,* im Gegensatz zu den folgenden Arten, noch die Fähigkeit der Zoosporenbildung besitzt und daß der Chloroplast primitiver als bei *Pleurococcus* und insbesondere bei den *Prasiolaceae* ist.

Pseudopleurococcus

Abbildung 6

Etwas ähnlich wie *Pseudendoclonium* verhält sich *Pseudopleurococcus* (Vischer, 1933, S. 28—35). Als Beispiel geben wir Abbildungen einer aus der Flechte *Arthopyrenia Kelpii* von Klement (Klement und Doppelbaur, 1952, S. 166) gewonnenen und mir freundlichst zugestellten Gonidie, *P. Arthopyreniae* spec. nov., Basel Nr. 654. Die Flechte bildet auf Schneckenschalen der Brandungszone der Nordsee dunkle Krusten. Die Alge, die wir in Reinkultur nahmen, gedeiht gut auf Knopagar mit Zusatz von NaCl. Auf Agar bilden junge Pflänzchen verzweigte Fäden mit verhältnismäßig langen Zellen. Ältere Pflänzchen bestehen aus kurzen Zellen, die sich in verschiedener Richtung teilen. Eigentliche verzweigte Fäden bilden sich nur in den Agar hinein; im Luftraum dagegen sind die Zellen meistens kurz, isodiametrisch und von lockerem Zusammenhang, obwohl sich die Pflänzchen ziemlich stark emporheben. Selten sind solchen Zellmassen dünnerfädige Enden aufgesetzt. Wir finden somit ähnliches wie bei *Pseudendoclonium,* nur nicht Zoosporen. Die Anpassung an das Luftleben besteht somit mehr in der Resistenzfähigkeit der Einzelzellen als in der Anpassung der Form. Auch als Gonidie bildet die Alge meistens kurze Zellen, die ihre systematische Stellung kaum erkennen lassen.

Diagnose

Pseudopleurococcus Arthopyreniae nov. spec. Vischer et Klement, Leptosirearum.

Thallus filamentosus ramosus. In culturis cellulae primo 2—25 μ longae, 3—4 μ latae, filamenta substrato adpressa formant. Deinde cellulae partitione repetita breviores, subglobulosae vel isodiametricae, 10—18 μ longae, 5—12 μ latae. Plantulae adultae cellulis plurimis, isodiametricis, solide cohaerentibus constitutae sunt. Propagantur ita, ut cellulae adultae se separent. Zoogonidia desunt.

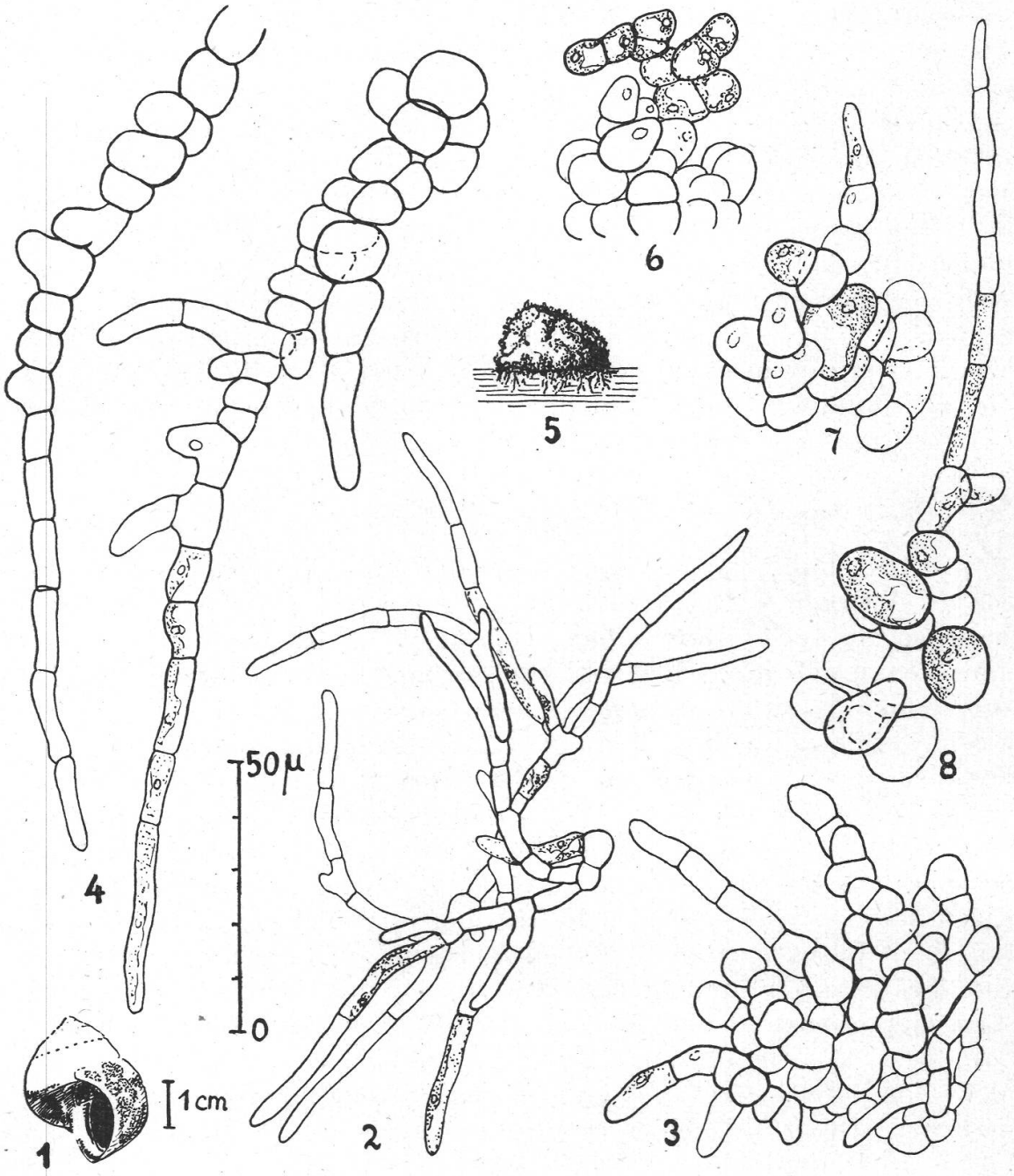

Abbildung 6. *Pseudopleurococcus Arthopyreniae* spec. nov., Basel Nr. 654

1 Gehäuse von *Littorina* mit der Flechte *Arthopyrenia Kelpii.*
2, 3 *Pseudopleurococcus Arthopyreniae,* junges Pflänzchen auf Agar.
4 Alte Kultur, Fäden aus der Tiefe des Agars.
5 Habitus auf Agar.
6—8 Fadenenden von Luftsprossen; 6, 7 häufiger, 8 seltener Fall.

In habitu naturali cum fungo consociata lichenem Arthopyreniam Kelpii, rupes et testas animalium obducentem constituit.

Habitat in ora maritima apud aestum, Europa et aliis regionibus. Cultura basiliensis n. 654.

Pleurococcus vulgaris Naegeli
(Pleurococcus Naegelii R. Chod.; Desmococcus vulgaris Brand)

Abbildung 7

Entgegen der Erwartung, daß unter den am weitesten auf Luftleben angewiesenen Grünalgen, die auf Rinden und Steinen wie *Pleurococcus* und *Apatococcus* außerordentlich verbreitet sind, sich die auch morphologisch am deutlichsten ausgeprägten Anpassungen finden würden, zeigt *Pleurococcus* Naegeli keine besonderen Merkmale, sondern realisiert seine Funktionen auf einfache Weise durch physiologische Resistenz

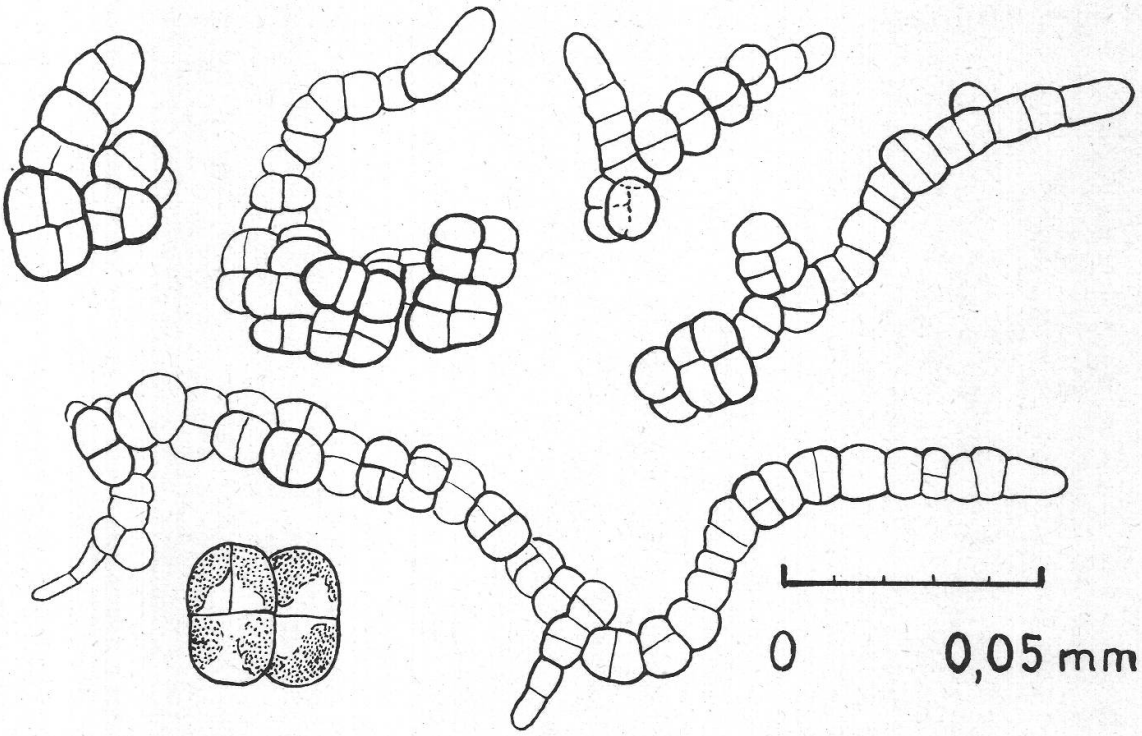

Abbildung 7. *Pleurococcus vulgaris* Naegeli
Luftfäden aus alternder Rohkultur auf Stroh in Petrischale

der Einzelzellen, in welche die Alge leicht zerfällt, gegen Austrocknung. Nur äußerst selten bilden sich an der Luft Fäden, deren Zellen sich schwach parenchymatisch teilen. Ich beobachtete solches nur ein einzigesmal an einer Rasse von einem Strohdach aus Holland. In einer Petrischale mit eintrocknendem Stroh ragten nach drei Monaten kurze, schwach parenchymatische Fäden in die feuchte Luft. In andern Fällen entstanden nur im Agar selber verzweigte Fäden, während die Oberseite der Pflänzchen von Viererpaketen bedeckt war.

Prasiolaceae (= Schizogoniaceae, Blastosporaceae)

Die *Prasiolaceae* (Knebel, 1935, S. 1—120, mit ausführlicher Literaturliste) bieten ebenfalls Beispiele für schrittweise erfolgte An-

passungen ans Luftleben. Bekannt sind die Fadenstadien von *Schizogonium,* die flächigen Thalli von *Prasiola* und die verdickten Fäden von *Gayella.* Zu diesen bisher bekannten Gattungen kommen zwei neue. Die eine, *Prasiococcus,* wird zum Luftleben befähigt durch physiologische Resistenz der Einzelzellen, wie *Pleurococcus,* die andere, *Prasiolopsis,* bildet verzweigte Fäden von parenchymatischem Bau.

Prasiococcus nov. gen.

Abbildung 8

Prasiococcus ist von Boye Petersen (1915, S. 320, 368, T. I, Fig. 11—14) auf Kalkstein in Dänemark beobachtet und unter dem Namen *Pleurococcus calcarius* beschrieben worden. Dem Bau des Chlo-

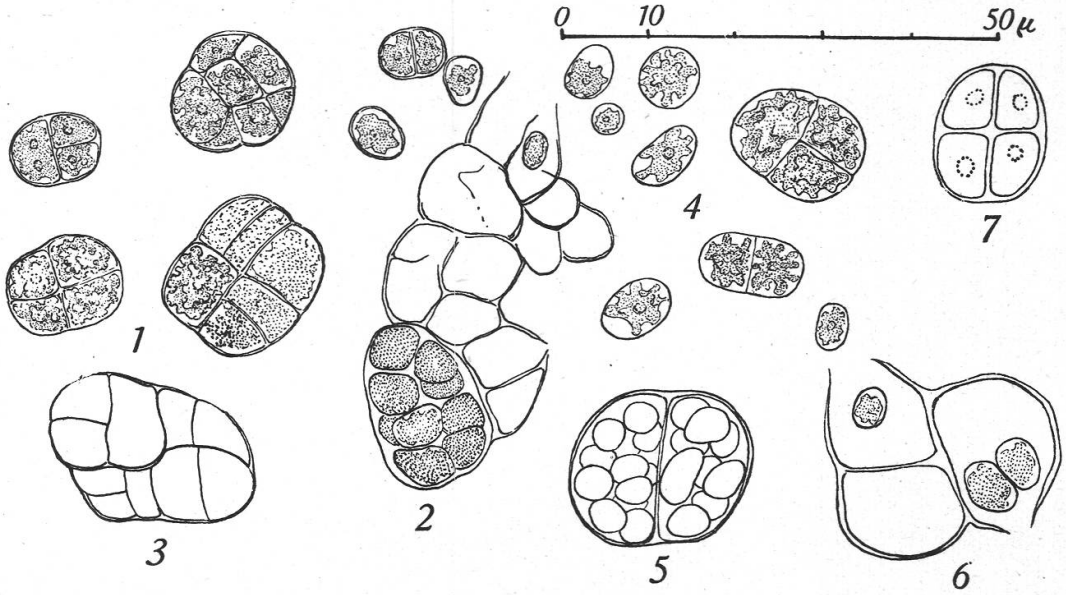

Abbildung 8. *Prasiococcus calcarius* (Boye Petersen) Vischer, Basel Nr. 134
Auf Agar-Knop 1/3, Aplanosporen und vegetative Zellgruppen

roplasten gemäß muß die Alge zu den *Prasiolaceae* gestellt werden. Wir fanden dieselbe Art an Mauern und auf Löß der Schwarzwaldvorhügel unterhalb von Basel (Basel Nr. 134). Die Gattung bildet innerhalb der *Prasiolaceae* ein Analogon zu *Pleurococcus* innerhalb der *Leptosireae:* Echte Zellteilung in allen Richtungen führt zu ähnlichen Vierergruppen, die gegen Austrocknung weitgehend resistent und dadurch zum Luftleben befähigt sind.

Diagnose

Prasiococcus nov. gen. Vischer, Prasiolacearum.

Cellulae ellipticae vel subglobulosae, 8—10 μ longae, 5—8 μ latae; chlorophorus unicus, centralis, stellatus vel lobatus, pyrenoideo centrali, amylo obtecto, instructus. Cellulae Pleurococci modo rectangulariter bipartiuntur et plantulas 4—8— pluribus cellulis compositas formant.

Unaquaque cellula in aplanosporangium transformatur, aplanosporis 2—8. Aplanosporae membranis cellulae matricis discissis liberantur.

Prasiococcus calcarius (Boye Petersen) Vischer nov. nom.

Characteres generis. Habitat in rupibus calcariis, Europa. Cfr. Boye Petersen, 1915, tab. I, fig. 11—14, sub nomine Pleurococci calcarii, picturam nostram, 13, 1935, p. 97, sub nomine Pleurococci aff. vulgaris Menegh. Cultura basiliensis n. 134.

Prasiolopsis nov. gen.

Abbildungen 9 und 10

Ein sehr auffallendes und ebenso interessantes Beispiel wie *Fritschiella* finden wir unter unsern einheimischen Algen in der Gattung *Prasiolopsis*. Es ist dies eine Gattung, die zwar in der Literatur seit langem und unter verschiedenen Namen behandelt ist, die aber nie, wie wir andernorts zeigen werden, einen gültigen Namen erhalten hat, sondern meist unter der irrigen Bezeichnung *Pleurococcus* Meneghini non Naegeli erwähnt wird. Am besten wurde sie bisher von R. Chodat (1909, S. 65, T. II) abgebildet, wozu allerdings die Einschränkung zu machen ist, daß zwischen dieser Gattung und *Prasiola* die generische Trennung aufrechtzuerhalten ist. Außer Chodat hat kein anderer Autor die Entwicklung der Pflänzchen verfolgt, sondern nur Altersstadien beobachtet, die die systematische Stellung nicht erkennen lassen, so zum Beispiel auch Brand (1925, S. 338 u. ff., T. 11, Fig. 54—77). *Prasiolopsis ramosa* kommt auf Steinen und Baumrinden in Mitteleuropa vor. Sie kann Äste bis über Mannshöhe in dichten Überzügen besiedeln und ist von bloßem Auge kaum von *Apatococcus* oder *Pleurococcus* Naegeli zu unterscheiden. Je nach Jahreszeit findet man in der Natur verschiedene Stadien. Auf Agar entwickeln sich anfänglich kurzverzweigte *Leptosira*-ähnliche Pflänzchen, die der Oberseite aufliegen. Eigentliche Heterotrichie ist nicht vorhanden. Das Wachstum der Fäden ist deutlich apikal. Der Chloroplast ist zentral, gelappt, mit großem Pyrenoid (Figur 1), vom Typus der *Prasiolaceae,* wie schon Chodat richtig bemerkt. Bald teilen sich die vorerst ziemlich großen und länglichen Zellen quer, später auch in verschiedener Richtung, in kürzere bis isodiametrische Zellen. Einzelne Fäden dringen in die Unterlage ein, andere ragen etwas in die Luft. Die Fäden älterer Pflänzchen sind oft nur an der Spitze monosiphonal, in kurzer Entfernung deutlich parenchymatisch und sind von einer zähen Zellulosewand umgeben. Manchmal (Abbildung 9, Figur 2) erscheinen Fäden, die in den Agar eindringen, gefördert: Sie sind oft dicker («rhizomartig»), die andern dünner, wohl infolge der schlechteren Ernährung («Luftsprosse»). Mit der Zeit zerfallen beide Fadentypen in zahlreiche Aplanosporangien und Aplanosporen, wobei jede vegetative Zelle sich in ein Aplanosporangium oder eine Aplanospore umwandeln kann.

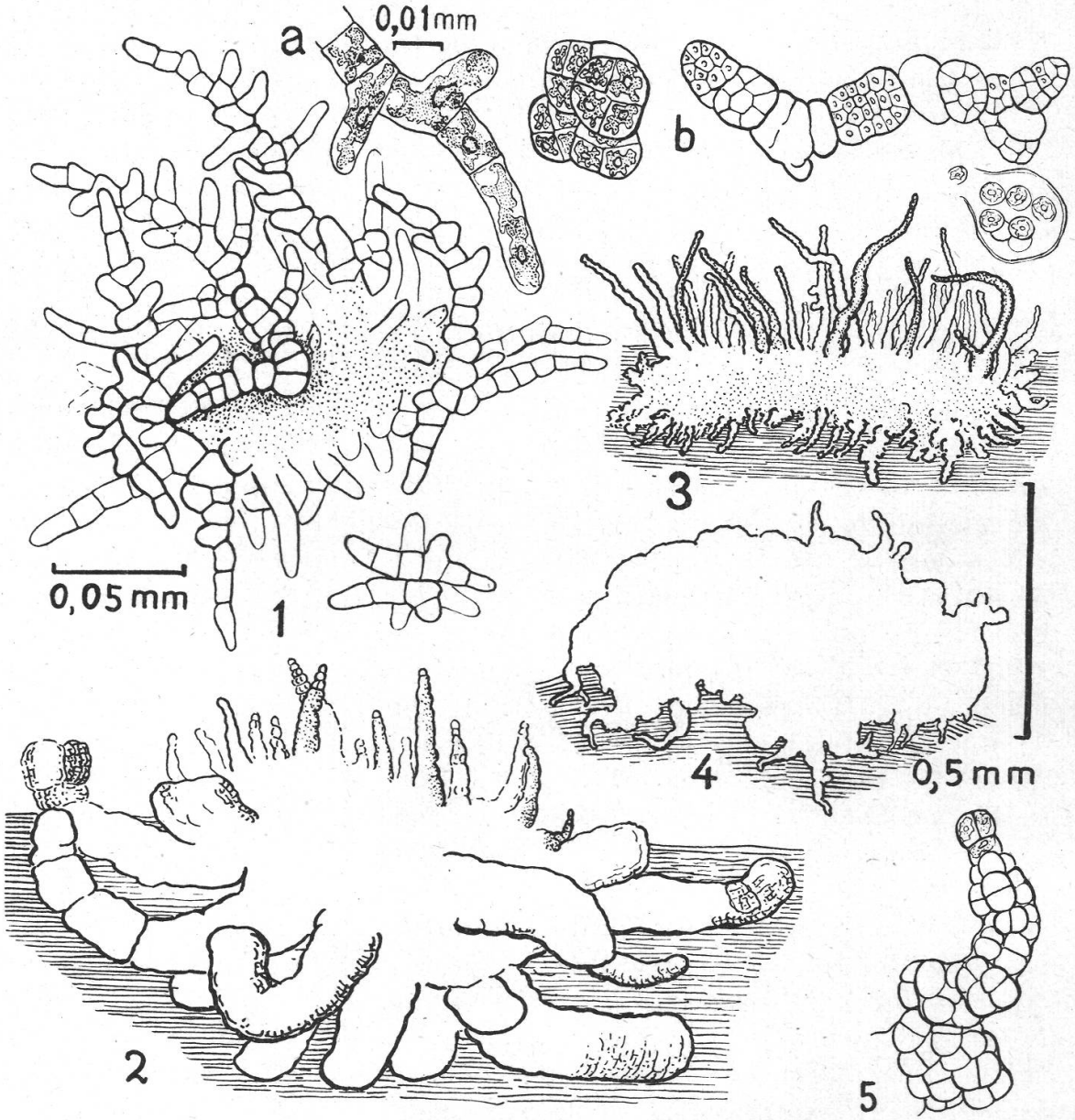

Abbildung 9. *Prasiolopsis ramosa* Vischer, Basel Nr. 456 usw. (= «Pleurococcus Meneghini» auct.)

1 Junge Pflänzchen auf Agar; *a* Detail aus jungem Faden; *b* ältere Stadien.
2—4 Alte Pflänzchen auf Agar (2 Nr. 585; 3 Nr. 532; 4 Nr. 456).
5 Detail aus 4.

Die äußere Form von *Prasiolopsis* stellt wohl unter allen bekannten Beispielen aus den Chlorophyten dasjenige Beispiel dar, das unsern Vorstellungen einer primitiven Landpflanze am ehesten entspricht: verzweigter «parenchymatischer» Thallus mit unterirdischen, ernährenden, und oberirdischen, assimilierenden Ästen (Heterokormie). Freilich sind diese Organe von beschränktem Ausmaß und schwach differenziert. Doch lassen sie die Möglichkeit weiterer Differenzierung ahnen. Allerdings dürfen wir *Prasiolopsis* selbst nicht etwa als Vorfahren von Archegoniaten in Anspruch nehmen; dafür ist die Gattung durch Ver-

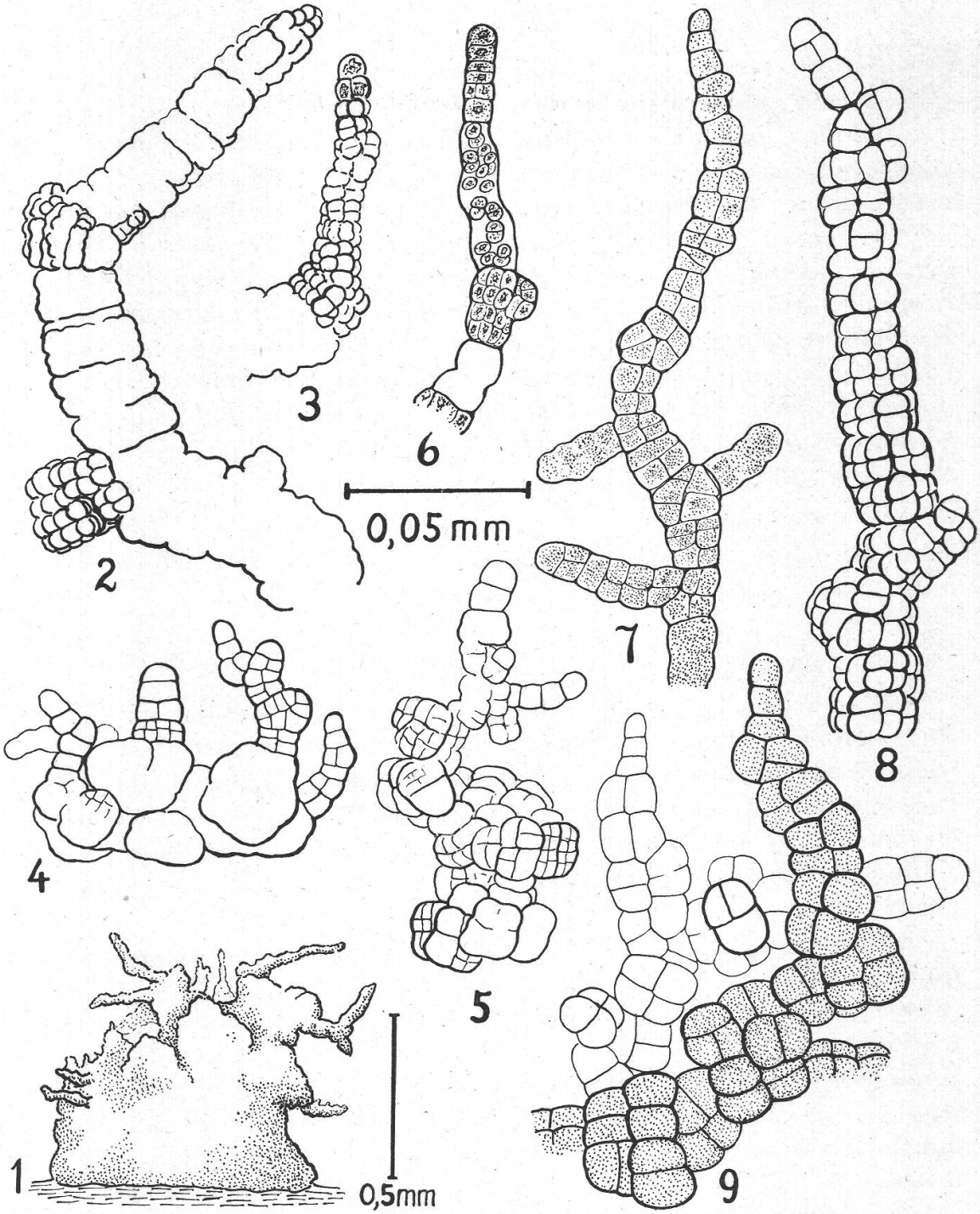

Abbildung 10. *Prasiolopsis ramosa*

1 Altes Pflänzchen (Nr. 472).
2—9 Details von Luftsprossen (2—5 Nr. 472; 6, 7 Nr. 532; 8, 9 Nr. 456).

lust der Zoosporen- und Gametenbildung, die Gestalt der Chloroplasten usw. bereits allzusehr abgeleitet und für ihre jetzigen Lebensbedingungen spezialisiert. Sie verbreitet sich ausschließlich durch ihre pulverulenten Vermehrungsorgane.

Diagnose

Prasiolopsis Vischer, nov. gen. Prasiolacearum (= «Pleurococcus vulgaris Menegh.» auct.)

Thallus juvenilis ramosus, filiformis, substrato Leptosirae modo adpressus est; cellulae apicales cylindricae, 15—25 μ longae, 7—9 μ latae; cellulae filamentorum partitionibus subsequentibus breviores, deinde isodiametricae. Chlorophorus unicus, centralis, stellatus vel lobatus, pyrenoideo centrali, amylo obtecto instructus. Filamentorum adultorum cellulae partitionibus repetitis ramulos parenchymatosos, incrassatos, partim erectos partim in substrato crescentes formant. Deinde unaquaque cellula plantarum veterum in aplanosporangium vel aplanosporam mutantur, plantulae in glomerulos pulverulentos dissolvuntur. Plantulae adultae 1—2 mm latae et altae. Cfr. picturas: R. Chodat, 1909, tab. II.

Prasiolopsis ramosa Vischer, nom nov.

Characteres generis. Habitat in saxis et corticibus, Europa. Culturae basiliensis n. 456, 472, etc.

Heterokormie

Man könnte den Unterschied zwischen den erekten, in die Luft ragenden, und den in den Agar eindringenden Sprossen mit Heterotrichie vergleichen und vielleicht mit demselben Ausdruck bezeichnen. Die sprachliche Schwierigkeit, den Ausdruck auf «parenchymatische» Organe auszudehnen, wäre wohl kein zwingender Grund dagegen, wenn es sich um etwas wirklich Homologes handeln würde. Das scheint uns nun aber nicht ohne weiteres der Fall zu sein. Bei *Stigeoclonium* ist Heterotrichie für Jugendstadien bereits charakteristisch. Bei *Prasiolopsis, Pseudopleurococcus* usw. dagegen sind die fädigen Jugendstadien gerade nicht heterotrich, und die verschiedene Gestaltung der Sprosse tritt erst mit Erstarkung der Pflänzchen zutage. Um unberechtigter Homologisierung vorzubeugen, bezeichnet man diese Erscheinung also wohl besser mit einem eigenen Ausdruck, Heterokormie, da es sich ja um parenchymatische Sprosse handelt. Dieser rein beschreibende Ausdruck hat auch den Vorteil, daß er sich auf die verschiedenen Sproßsysteme der Kormophyten ohne Schwierigkeiten anwenden läßt, wie Rhizome und aufrechte Sprosse der *Psilophytales* usw.

Chlorophyta im allgemeinen

Bei *Chlorophyten* sind folgende Anpassungen ans Luftleben zu erkennen:

1. Physiologische Resistenz der Einzelzellen gegen Austrocknung befähigt schon Einzeller zum Leben an der Luft (*Cystococcus, Dictyococcus,* zerfallende *Stichococcus* usw.).

2. Bei heterotrichen Fadenalgen ermöglichen apikales an Stelle von interkalarem Wachstum und positiver Phototropismus der erekten Fäden, verbunden mit Resistenzfähigkeit gegen Austrocknung, die Besiedelung trockener Standorte. Doch bleibt die Größe solcher Aerophyten durch die monosiphonale Struktur begrenzt (*Caespitella, Trentepohlia* usw.).
3. Verschiedene Gattungen der *Leptosireae* mit schwach ausgeprägter Heterotrichie zeichnen sich durch Resistenz gegen Trockenheit aus. Die Zellen ihrer verzweigten Fäden können sich zum Teil in verschiedener Richtung teilen. So entstehen pulverulente Stadien (Verbreitung durch Wasser und Luft) und vorübergehend schwach parenchymatisch verdickte Fäden (*Pseudendoclonium, Pseudopleurococcus, Pleurococcus* usw.).
4. Teilung der Fadenzellen in verschiedener Richtung und soliderer Zusammenhang der Zellen in parenchymatischem Verbande ermöglichen bessere Leitungsfähigkeit der Stoffe. Damit werden Voraussetzungen für Ausbildung eigentlicher Landpflänzchen geschaffen (*Fritschiella* mit Heterotrichie und weitern Differenzierungen des Pflanzenkörpers; *Prasiolopsis* ohne eigentliche Heterotrichie der jungen, aber mit Heterokormie der älteren Pflänzchen).

Archegoniatae

Abbildung 11

Zwischen den höchstorganisierten Chlorophyten und den niedrigsten Archegoniaten klafft eine sehr große Lücke, die zurzeit unüberbrückbar erscheint. Wohl ist bei einigen Grünalgen (speziell *Stigeoclonium*) ein Generationswechsel bekannt geworden (Juller, 1938, S. 38; Übersicht bei Iyengar, 1951, S. 50). Bei allen Archegoniaten ist ein solcher aber von Anfang an in bestimmter Weise fixiert und weiter entwickelt: Bei den haploiden Gametophyten ist die Produktion der Sexualzellen an bestimmte Orte verlegt. *Coleochaete* unter den Chlorophyten mag als Beispiel dienen, wie dieser Prozeß in seinen Anfängen verlaufen sein mag: Gametangien entstehen hier an einzelnen Thallusästen. Die Tetrasporenmutterzellen der Archegoniaten entstehen an diploiden Sporophyten in Menge vereint subkortikal oder subepidermal. Für einzelne Zwischenstadien, wie wir sie uns etwa vorzustellen haben, sei auf das Schema von Fritsch (1945, S. 4, 13, 17) und unsere Abbildung 12 hingewiesen.

Gleichzeitig mit der Fixierung des Generationswechsels setzte offenbar die verschiedene Gestaltung der beiden Generationen ein. Insbesondere erfuhr der diploide Sporophyt eine außerordentliche Förderung,

indem er bald, bei den Gefäßkryptogamen, besondere Leitungsbahnen für Wasser und gelöste Stoffe ausbildete und sich damit die Möglichkeit weiterer Ausgestaltung und Größe verschaffte. Bei den Bryophyten wird er zum Sporogon. Heterokormie, angedeutet bei *Prasiolopsis,* wird bei den Archegoniaten zur Norm und zum Gestaltungsprinzip, wobei in den einen Fällen das prostrate, in andern das erekte System gefördert ist (vgl. z. B. das Schema, Abb. 13, S. 191).

In bezug auf die Frage, ob ursprünglich beide Generationen äußerlich gleichgestaltet waren, versagen Palaeontologie und vergleichende Morphologie bis jetzt eine Antwort. Wohl scheinen gewisse Beispiele *(Psilotum, Tmesipteris)* darauf hinzudeuten, daß aus ursprünglich gleichgestalteten sich sehr frühzeitig verschieden gestaltete Generationen entwickelt haben. Andere Beispiele *(Bryophyta, Articulatae)* lassen kaum etwas dergleichen erkennen. Wir müssen uns mit der Tatsache begnügen, daß schon bei den niedrigsten bekannten *Archegoniatae* beide Generationen verschieden sind. Auch müssen wir uns beim Suchen nach Beispielen niedriger Archegoniaten, die etwa mit Algen noch Ähnlichkeiten aufweisen könnten, auf die Gametophytengeneration beschränken, da in allen bekannten Fällen die Sporophyten sich bereits so weit von vermutlichen Vorfahren entfernt haben, daß ein Vergleich kaum mehr möglich ist.

Bryophyta

Abbildung 12

Bei manchen *Hepaticae* sind die jungen Thalli einer der erwähnten Luftalgen nicht sehr unähnlich, zum Beispiel *Chomiocarpon* (Wettstein, 1933, S. 339), *Gottschea* (Abbildung 12, Figur 3) (Goebel, 1915, S. 768).

Die Protonemen der *Musci* gleichen verzweigten Fadenalgen und sind ans Luftleben ähnlich angepaßt wie fädige *Chaetophoraceae.* Sie können als lange beibehaltenes Jugendstadium aufgefaßt werden, wie ja auch *Leptosireen* und *Prasiolopsis* in der Jugend einfachfädig sind. Beispiele für besonders lange beibehaltenes Protonemastadium bieten *Buxbaumia* und *Ephemeropsis.* Bei *E. tjibodensis* ist das monosiphonale Protonema hochgradig heterotrich, in prostrate Haftorgane und erekte assimilierende Fäden differenziert (Abbildung 11) mit sehr kleinen Moospflänzchen (vgl. Goebel, 1915, Abb. 774 und 775 nach Fleischer, S. 789 u. ff.). Diese Beispiele lassen den Unterschied zwischen Heterotrichie *(Protonema* von *Ephemeropsis)* und Heterokormie (Sporogon = erektes System eines Cormus) deutlich erkennen.

Erst der eigentliche Gametophyt, das Moospflänzchen, steht auf höherer Stufe. Bei *Georgia pellucida* und einigen andern Gattungen tre-

ten sogenannte Protonemaäste auf (Abbildung 12, Figur 2), die zum Teil auffallend an aufrechte Sprossen von *Pleurococcus* oder *Prasiolopsis* erinnern (vgl. auch Goebel, 1915, S. 779, Abbildung 779, nach Correns; dort auch ältere Literatur). Sie besitzen apikales Wachstum und verdicken sich zu schwach parenchymatischen, stengelartigen

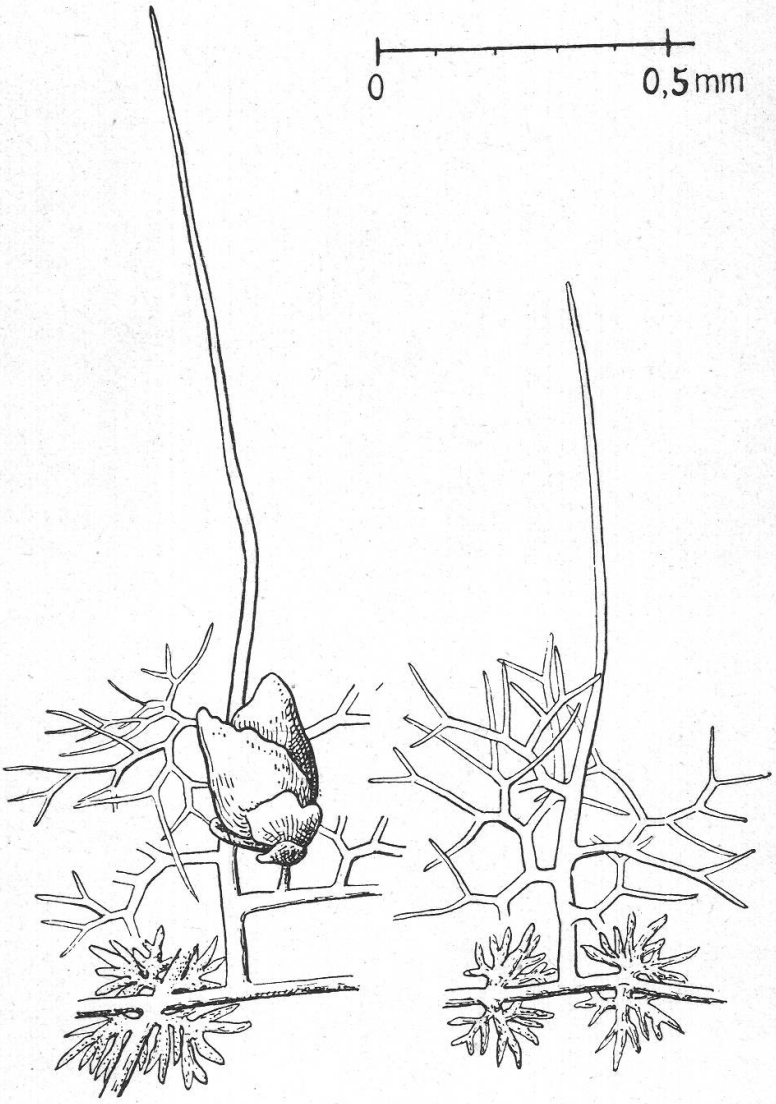

Abbildung 11. *Ephemeropsis tjibodensis,* Protonema mit Moospflänzchen. Epiphyll, Tjibodas, Java 1922, leg. W. V.

Sprossen, realisieren also in ähnlicher Weise wie die genannten Algen den einfachsten Typus eines Landpflänzchens. Sie besitzen keine Funktion als Träger von Reproduktionsorganen und sind in dieser Beziehung durch die höher differenzierten eigentlichen Moospflänzchen ersetzt. Ob als Hemmungsbildungen und Rückschläge oder als primitiv aufzufas-

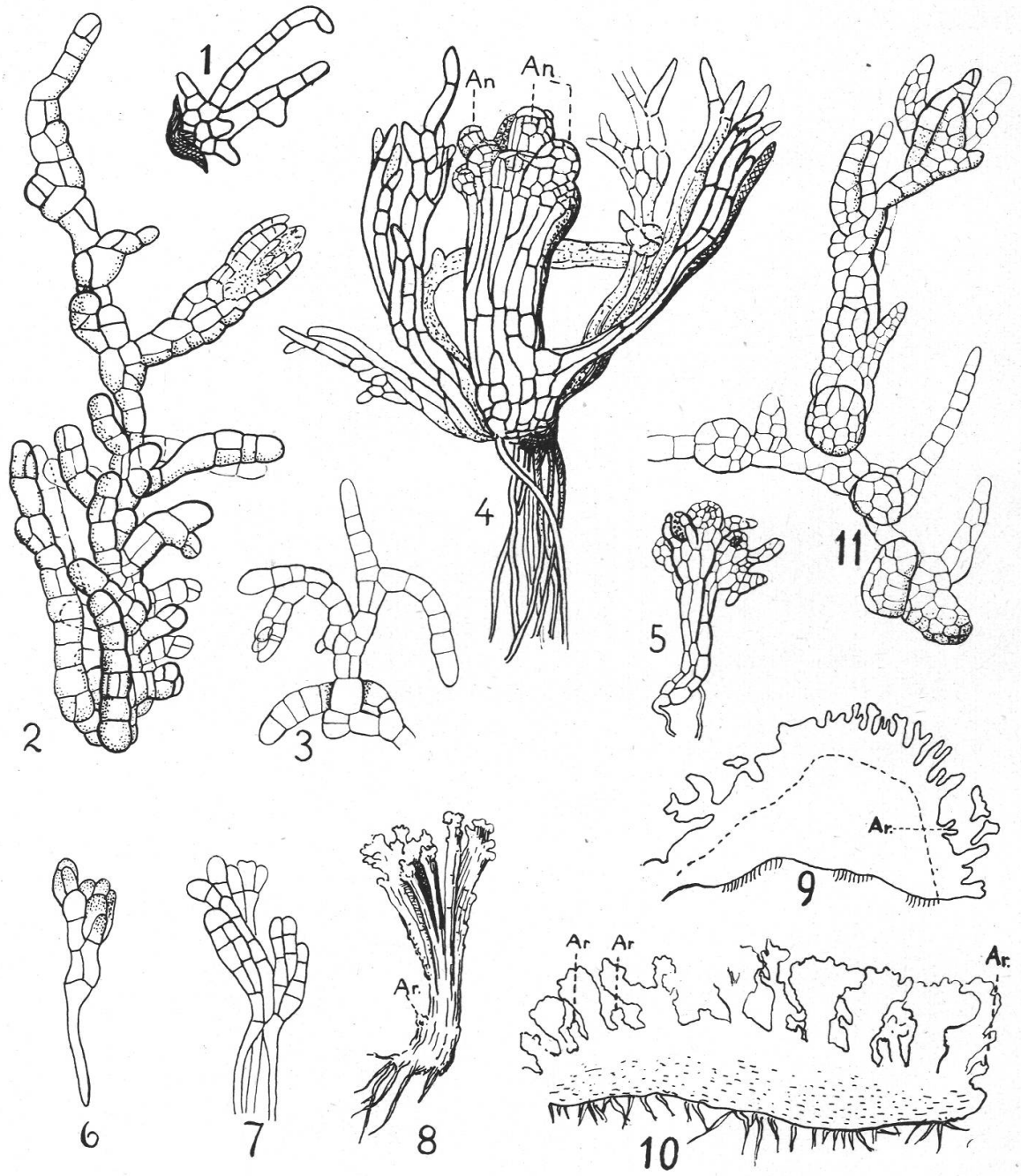

Abbildung 12. Primitive Archegoniaten

1 *Andreaea petrophila* (nach Kühn und Berggren aus Goebel, 1915, S. 781).

2 Protonemaast von *Georgia pellucida* (Basel, Nr. 543), Agar Knop 1/3, mit Übergang in Moospflänzchen.

3 Protonema von *Gottschea,* Lebermoos (Goebel, 1915, S. 920).

4 Prothallien von *Equisetum arvense* (Goebel, 1918, S. 920).

5 Id. (Wettstein, 1933, S. 396).

6—10 Prothallien von *Equisetum debile* (Kashiap, 1914).

11 Prothallium von *Lycopodium salakense* (nach Treub, Goebel, 1918, S. 936).

sen, scheinen sie eine ursprünglichere Thallusform darzustellen. Solche und ähnliche Bildungen erinnern, wie die massigeren Protonemen der Lebermoose, mehr an Leptosireen ohne deutliche Heterotrichie, d. h. an *Pleurococcus* Naegeli und an *Prasiolopsis,* als an heterotriche Chaetophoraceen, wie *Caespitella* und *Trentepohlia,* auf keinen Fall an Churchs oder Zimmermanns «Thalassiophyten».

Pteridophyta

Abbildung 12

Die Prothallien der Gefäßkryptogamen weichen noch stärker von Algen ab, so daß ein Vergleich sich noch problematischer gestaltet. Insbesondere wissen wir nicht, inwiefern anscheinend einfache Prothallien als primitiv oder reduziert aufzufassen sind (z. B. *Hymenophyllum, Ophioglossum* usw.). Am meisten Ähnlichkeit mit der Gestalt von *Prasiolopsis* weist wohl das Prothallium von *Lycopodium salakense* (Goebel, 1918, S. 936, nach Treub), Abbildung 12, Figur 11, auf. Auch mit den Protonemaästen von *Georgia* besteht große Ähnlichkeit. Ein solches Prothallium darf wohl als relativ ursprünglich aufgefaßt werden, und es mag hervorgehoben werden, daß diese Form gerade bei einem tropischen *Lycopodium* angetroffen wird, während die Prothallien unserer einheimischen Arten stärker abgeleitet zu sein scheinen.

Bei den Prothallien von *Equisetum* sind die Einzelzellen zwar stärker als Bestandteile eines größern Gewebekomplexes differenziert, doch läßt das Prothallium trotz seiner Gliederung in blattartige Fortsätze noch eine gewisse Ähnlichkeit mit *Leptosireae* oder *Prasiolopsis* erkennen, besonders in jungen Stadien (Kashiap, 1914, S. 163 u. ff.; Goebel, 1918, S. 920; Wettstein, 1933, S. 395—396; Bower, 1935, S. 187).

Die Prothallien der Farne mögen hier außer Betracht bleiben, da die Unterschiede gegenüber den Grünalgen zu groß sind.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

Zwischen einigen aerophytischen Grünalgen und ancheinend primitiven Gametophyten von Archegoniaten besteht eine gewisse Ähnlichkeit der äußern Gestalt. Die diploiden Sporophyten aller Archegoniaten sind hingegen so weit differenziert, daß ein direkter Vergleich mit Chlorophyten kaum mehr möglich ist.

Wir nehmen an, daß die Archegoniaten durch Weiterbildung aus kleinen, äußerlich *Prasiolopsis*-ähnlichen Chlorophyten sich ableiten lassen. Als wirkliche Vorfahren kommen jedoch nur ausgestorbene

Typen in Betracht, die (wie *Stigeoclonium, Fritschiella* usw.) noch die Fähigkeit zu Gameten- und Zoo- (Tetra-)sporenbildung sowie Generationswechsel besaßen. Wie jedoch die Weiterbildung im einzelnen vor sich gegangen sein mag, darüber können die herangezogenen Beispiele keinen Aufschluß geben.

Es besteht somit ein gewisser Gegensatz zwischen unserer, sich an Fritsch und andere englische Forscher anschließenden Auffassung und der Theorie von Church (1919; vgl. dagegen Tansley, 1919; Schuchert, 1920) und Zimmmerman, wonach die Archegoniaten aus heterotrichen «*Thalassiophyta*» etwa von der Gestalt einer *Dictyota,* bereits hochentwickelt und mit dem prostraten System der Unterlage anhaftend, mit dem erekten frei im Wasser flutend, sich in Anpassung ans Landleben einfach aufgerichtet haben sollen (siehe Schema Abbildung 13). Demgegenüber glauben wir wie Goebel (1941, S. 127) und Fritsch, wirklich existierende Beispiele heranziehen zu sollen.

Schematische Darstellung

Abbildung 13

Ein Schema soll unsern Gedankengang illustrieren. Figuren 1—4 stellen die Ableitung der Archegoniaten nach Zimmermann dar; Figur 1 die hypothetische Ausgangsform, einen «Thalassiophyten»; Figur 2 einen «Typus der Bryophyten, Sporophyt reduziert und abhängig vom Gametophyten»; Figur 3 einen «Typus der Pteridophyten, Gametophyt reduziert» (Zimmermann, 1930, S. 86); Figur 4 «Lebenslauf der Stufe 5, Ur-Landpflanze» (Zimmermann, 1949, S. 50; vgl. auch 1938, p. 568).

Figur 5 stellt einen hypothetischen Ausgangstypus gemäß unserer Auffassung dar, von ähnlicher Dimension und äußerer Form wie *Prasiolopsis,* aber mit Generationswechsel vom Typus *Stigeoclonium* oder *Fritschiella* und, in Anlehnung an Fritsch, mit beginnender Spezialisierung und Lokalisierung der Reproduktionsorgane, wobei beide Generationen annähernd gleich schwach heterokorm gestaltet sind.

Figur 6 zeigt einen Archegoniaten, dessen Zygote bereits im Gametangium (Archegonium) keimt. Bleibt der Sporophyt in Abhängigkeit vom Gametophyten mit einfachem, erektem Kormus, so entstünde der Typus der Bryophyten (Figur links). Entwickelt er sich zu einem selbständigen Pflänzchen und erreicht weitere Differenzierung mit Leitungsgewebe, subkortikalem Archespor, weiterer Tendenz zu Heterokormie, Gabelung usw., so erhalten wir den Typus eines Gefäßkryptogamen (Figur rechts). Selbstverständlich soll dieses Schema nur illustrieren, daß die Ableitung der höhern Landpflanzen von aerophytischen Grünalgen vom Habitus einer *Prasiolopsis* eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich hat (im Gegensatz zur Thalassiophyten-

theorie), jedoch nichts Bestimmtes über uns unbekannte Dinge aussagen. Insbesondere soll die Frage offen gelassen werden, wie wir uns das ungefähr gleichzeitige Auftreten verschiedener Stämme von Gefäß-

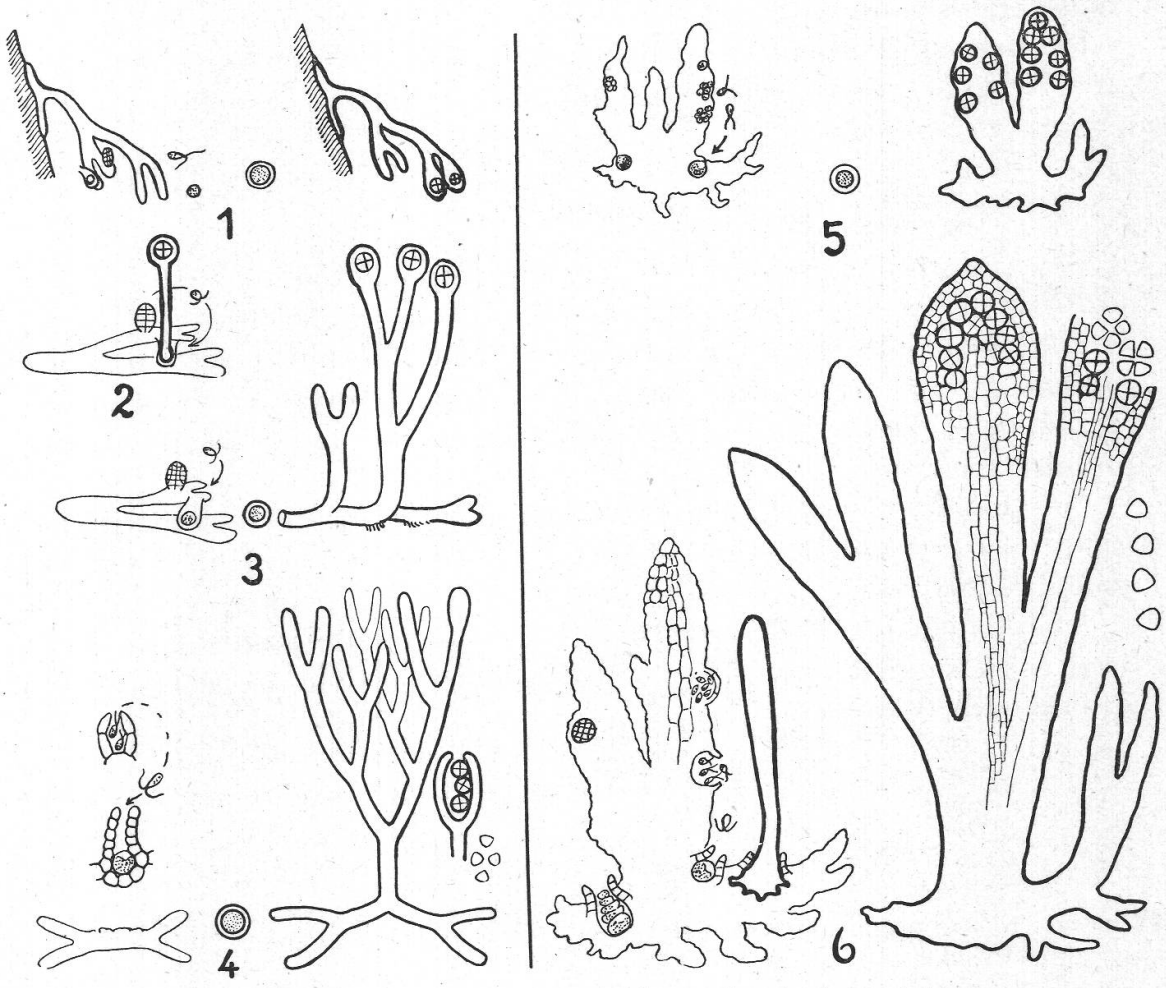

Abbildung 13. Schema der Ableitung der Archegoniaten

1—4 Nach Zimmermann.
1 Hypothetische Ausgangsform.
2 Typus der Bryophyten.
3 Typus der Pteridophyten.
4 Ur-Landpflanze.
5—6 Schema nach Text.
5 Ausgangsform vom Habitus von *Prasiolopsis,* mit Generationswechsel wie *Fritschiella.*
6 Primitiver Archegoniat; links: Sporophyt abhängig vom Gametophyten, Typus der Bryophyten; rechts: primitiver, selbständiger Sporophyt mit Differenzierung in ober- und unterirdische Sprosse, Heterokormie und Andeutung von Gabelung, Übergipfelung und Leitungsbahnen.

kryptogamen (*Zoosterophyllum, Taeniocrada, Baragwanathia, Psilophytales* im Palaeozoicum usw.) sowie das verwandtschaftliche Verhältnis zwischen Bryophyten und Pteridophyten zu denken haben. Immerhin ließe sich aus dem hier dargestellten Schema sowohl der

stachyospore wie — durch Verwachsung einzelner Telome — der phyllospore Typus im Sinne von Lam (vgl. hierzu z. B. die zusammenfassende Darstellung von Suessenguth und Merxmüller, 1952, S. 12) ableiten. Es ist ja wahrscheinlich, daß sehr frühzeitig in verschiedenen Lebensbedingungen verschiedene Stämme entstanden, daß einige wieder ausgestorben sind und nur wenige sich weiterentwickelt haben usw. Hierüber wissen wir zu wenig, um durch unser Schema etwas aussagen zu wollen.

Summary

Several green algae (e.g. two genera of the *Prasiolales, Prasiococcus* and *Prasiolopsis*) are described, who shaw some adaptions to aerial life.

Heterotrichous habit, combined with phototropism of the erect system, permits aerial life for several filamentous Chaetophoraceae (*Caespitella, Trentepohlia*). But the dimensions are limited by the monosiphonic structure.

Development of "parenchymatous" clusters or tissue and heterocormous habit rend possible further differenciation and higher development *(Fritschiella, Prasiolopsis)*.

The conclusion is drawn, that the archegoniate plants may have arised from small green algae, with similar adaptions to aerial life as the mentionned genera.

Literaturverzeichnis

Bohlin, K. De gröna algernas och arkegoniaternas fylogeni. Akademisk afhandling, Upsala 1901, 1—43, I—IV.

Bower, F. O. Primitive Land Plants. London 1935, 1—658.

— Botany of the Living Plants. London 1947, 1—699.

Boye Petersen, J. Studier over danske aërofile Alger. Kgl. Danske Videnskabernes Selskab Skrifter, 7. Raekke, 1915, Naturv. og Mathem. Afd., Vol. 12, Nr. 7, 271—380.

Brand, F. Analyse aerophiler Grünalgen. Archiv für Protistenkunde, **52,** 1925, 265—355.

Chodat, R. Etude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Genf 1909, 1—165.

Church, A. H. Thalassiophyta and the subaerial transmigration. Oxford Bot. Mem., **3,** 1919.

Fritsch, F. E. The algal ancestry of the higher plants. New Phytologist, **15,** 1916, 233—250.

— Thalassiophyta and the algal ancestry of the higher plants. Ibid., **20,** 1921, 165—178.

— Evolutionary Sequence and Affinities among Protophyta. Biological Reviews, **4,** 1929, 103—151.

— The Structure and Reproduction of the Algae. Cambridge, Vol. I, 1935, 1—791.

Fritsch, F. E. The heterotrichous habit. Botaniska Notiser, 1939, 125—134.
— Studies in Comparative Morphology of the Algae, IV, Algae and Archegoniate Plants. Annals of Botany, N. S., **9,** 1945, 1—29.
— The lines of algal advance. Biological Reviews, **24,** 1949, 94—124.
— und Haines, F. M. The moisture-relation of the terrestrial algae. Annals of Botany, **37,** 1923, 683—728.
Goebel, K. v. Organographie der Pflanzen. Jena 1913—1923, 1—1729.
— Ein deutsches Forscherleben in Briefen aus sechs Jahrzehnten. Herausgegeben von Dr. E. Bergdolt. Berlin 1941, 1—273.
Iyengar, M. O. P. *Fritschiella,* a new terrestrial member of the *Chaetophoraceae.* New Phytologist, **33,** 1932, 229—335.
— *Chlorophyta.* In: Smith, G. M. Manual of Phycology, Chronica Botanica, **XXVII,** 1951, 21—67.
Juller, E. Der Generations- und Phasenwechsel bei *Stigeoclonium subspinosum.* Archiv f. Protistenkunde, **89,** 1937, 55—93.
Kashiap, S. R. The structure and development of the *Prothallus* of *Equisetum debile* Roxb. Annals of Botany, **28,** 1914, 163—181.
Klement, O., und Doppelbaur, H. Über die Artberechtigung einiger mariner Arthopyrenien. Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft, **65,** 1952, 166—174.
Knebel, G. Monographie der Algenreihe der *Prasiolales,* insbesondere von *Prasiola crispa.* Diss. Berlin 1935, 1—120. Auch in Hedwigia, 1935.
Randawa, M. S. A note on the Cyst-formation in *Fritschiella tuberosa* Iyengar. Archiv f. Protistenkunde, **92,** 1939, 131—136.
Schuchert, Ch. The Evolution of primitive Plants from the Geologist's viewpoint. New Phytologist, **19,** 1920, 272—275.
Seward, A. C. Plant Life through the ages. Cambridge 1941, 1—607.
Singh, R. N. On some Phases in the Life History of the terrestrial alga *Fritschiella tuberosa* Iyengar and its autecology. New Phytologist, **40,** 1941, 170—182.
Suessenguth, K., und Merxmüller, H. Über die Herkunft der Angiospermen. Phyton, **4,** 1952, 1—18.
Tansley, A. G. The Evolution of Plants. New Phytologist, **19,** 1920, 1—10.
Vischer, W. Zur Morphologie, Physiologie und Systematik der Blutalge, *Porphyridium cruentum* Naegeli. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 1935, **46,** 66—103.
— Über einige kritische Gattungen und die Systematik der Chaetophorales. Beihefte z. Bot. Centralbl., **51,** Abt. I, 1933, 1—100.
Zimmermann, W., Die Phylogenie der Pflanzen. Jena 1930, 1—452.
— Phylogenie. In Verdoorn, F., u. a. Manual of Pteridology. Den Haag 1938, 558—618.
— Geschichte der Pflanzen. Stuttgart 1949, 1—111.