

Sonderdruck

aus

GEOLOGIE

Jahrgang 21

Heft 6 · 1972



Akademie-Verlag Berlin

kundungsbohrungen

709

ных выработок, которые представляют все

зов были получены кривые варьирования
те вытекающей из этих кривых варьиро-
т от расстояния между отдельными сква-
активных целях. Для каждого объекта
ности интерпретации расстояния между
ии этих функций видно, что каждому
зные группы кривых. На этом основании
с каждого типа в отдельности. Доказы-
исследования располагаются в пределах
х типов групп кривых. Установлено, что
рпретации необходимое количество сква-
ных слоев Лужицкой ледниковой речной
гребуется для Лужицкого плоскогорья
иссейна Белого Эльстера.

ных результатов для аналогичных ком-
ся возможности практического исполь-
емая при этом методика. Обсуждаются
атика масштаба относительно требований

atur

lithologische Untersuchungen am Deckgebirgs-
stlegung eines optimalen hydrologischen Er-
gakad. Freiberg, Freiberg 1966.

lithologische Untersuchungen am Deckgebirgs-
legung optimaler hydrologischer Erkundungs-
iberg, Freiberg 1966.

n Deckgebirgsstoß des Tagebaues Glückauf III,
ydrogeologischer Erkundungsbohrabstände. —
65.

am Deckgebirgsstoß des Tagebaues Bluno des
ung optimaler hydrogeologischer Erkundungs-
iberg, Freiberg 1965.

den Braunkohlenabbaugebieten der DDR. —
erger Forsch.-H., A 337, Leipzig 1966.

igen zum Problem der Bestimmung optimaler
EB Deutsch. Verl. Grundstoffind., Freiberg

1 am Deckgebirgsstoß des Tagebaues Schlaben-
her Erkundungsabstände. — Meldearb., Berg-

hungen am Deckgebirgsstoß des Tagebaues
legung optimaler hydrologischer Erkundungs-
g, Freiberg 1966.

ge des Tagebaues Greifenhain zur Festlegung
stände. — Meldearb., Bergakad. Freiberg,

Zur Morphologie der Rugosa (Pterocorallia)

Von DIETER WEYER, Berlin

Mit 7 Abbildungen und 2 Tafeln

(Mitteilung aus dem Zentralen Geologischen Institut, Berlin)

1. Einleitung

Internationale Anerkennung und das Attribut wissenschaftlich kann jede Terminologie der biologischen Morphologie erst dann erhoffen, wenn sie zwei grundlegende Forderungen erfüllt. Sie muß erstens strikt morphogenetisch sein und konsequent zwischen Homologem und Analogem trennen. Zum zweiten hat sie sprachlich einheitlich und (den Gepflogenheiten in Biologie und Medizin entsprechend) latinisiert zu sein. Die Rugosa-Forschung ist von diesem anzustrebenden Ziel trotz zahlreicher Bemühungen älteren und jüngeren Datums leider noch recht weit entfernt. Das dürfte nicht weiter verwundern, wenn berücksichtigt wird, welche Unklarheiten und Widersprüche heute noch immer bei vielen wesentlichen Problemen über Bau und Genese des Pterocorallia-Skeletts bestehen. Ungelöste Fragen grundsätzlicher Art wie Anzahl der Protosepten, Modus der Septeninsertion oder Existenz von Spaltsepten und Mesenterien verdienen ebenso wie die in den letzten Jahren wieder verstärkt geführten und dabei oft gegensätzlichen Diskussionen um die Beziehungen zwischen Tabulata und Rugosa und zwischen Rugosa und Scleractinia, daß unser gegenwärtiges morphologisches Wissen über das Skelett der Rugosa vielfach nur eine rein descriptive morphographische Terminologie zuläßt.

Die momentan meist verwendete „British terminology“ von HILL (1935) brachte seinerzeit einen gewaltigen Fortschritt gegenüber den zwei einzigen früheren Versuchen (EDWARDS & HAIME 1848, DYBOWSKI 1873), eine umfassende morphologische Rugosa-Terminologie zu schaffen, obwohl der gewählte „nationale“ Charakter natürlich nicht befriedigen konnte. Inzwischen mußte aber auch das ihr zugrunde liegende morphogenetische Gedankengut von 1935 in mancherlei Hinsicht korrigiert werden, wobei besonders Arbeiten von SCHINDEWOLF und SCHOUPE & STACUL zu nennen wären. Daraus resultiert mitunter eine mehrdeutige Anwendbarkeit einzelner Termini, deren Definition eigentlich auch nach einem Typus-Verfahren und nach Prioritätsregeln erfolgen sollte, damit bei sich wandelnden morphogenetischen Konzeptionen eine gewisse Stabilität gewährleistet bleibt. In der letzten großangelegten Synthese über Bau und Genese des Pterocorallia-Skeletts (SCHOUPE & STACUL 1966) sind ganz offensichtlich immer noch mehrere inkorrekte oder zumindest problematische morphogenetische Ideen stillschweigend vorausgesetzt. Nur zu einigen dieser morphologischen Fragen soll hier Stellung genommen werden. Zahlreiche andere anzweifelbare Vorstellungen über den Skelettbau werden künftig noch kritisch zu untersuchen sein. Selbst einer so fundamentalen These wie der wohl stets für selbstverständlich gehaltenen Annahme, daß das Korallenskelett den Weichkörper genau abforme, ist unlängst (GILL 1967) indirekt widersprochen worden.

Die hier skizzierten morphologischen Details sind ein Ergebnis mehrjähriger Korallenstudien, die ursprünglich einmal auf die monographische Bearbeitung von Rugosa-Faunen orientiert waren, dann aber zwangsläufig sehr schnell mehr allgemeinen Charakter annahmen und einzelnen Problemen der Morphologie und Systematik nachgingen. Auf diesen Arbeitsgebieten haben Tradition und Autorität breiten Raum inne, so daß SCHINDEWOLFS (1930, S. 215) Feststellung, es bestehe „eine bemerkenswerte umgekehrte Proportionalität zwischen der Zahl theoretischer Korallenarbeiten und der Zahl der vorliegenden Beobachtungen, auf die jene sich stützen können“, leider nicht viel an Aktualität verloren hat. Wie lückenhaft unser Wissen über die allgemeine Korallenmorphologie ist, kann unter anderem daraus geschlossen werden, daß es jetzt noch möglich war, zwei zusätzliche Anthozoa-Ordnungen zu entdecken (YÜ 1957 — Mesocorallia; EASTON 1962), wobei es in diesem Zusammenhang unwesentlich erscheint, ob beide Gruppen taxonomisch tatsächlich gerechtfertigt sind oder sich weitaus wahrscheinlicher als überflüssig erweisen werden. Im Rahmen der eigenen Untersuchungen stellte sich übrigens heraus, daß neben den Tabulata, Heliolitida, Scleractinia, Rugosa und Heterocorallia noch eine weitere selbständige, demnächst zu begründende neue Ordnung existiert, der zahlreiche längst „bekannte“ paläozoische Korallen angehören.

2. Das Höhenwachstum der Rugosa, Scleractinia und Tabulata

Beim diskontinuierlichen Höhenwachstum kalkiger Korallenskelette soll sich der Weichkörper nach allgemein anerkannter Meinung immer wieder von seiner Skelettunterlage lösen, sich nach distal hochziehen und den dabei freiwerdenden proximalen Hohlraum durch basale Bildungen (Tabulae, Dissepimente) gegen den bewohnten Polyparabschnitt abgrenzen. Solche Vorstellungen werden nicht nur in der paläontologischen, sondern auch in der zoologischen Korallenliteratur fast immer als selbstverständlich vorausgesetzt und seit langem nicht mehr angezweifelt, sondern höchstens im Hinblick auf Einzelheiten der dabei wirksamen Mechanismen diskutiert (WELLS 1969, SORAUF 1970). Trotzdem liegt hier nur ein merkwürdiger Trugschluß vor.

Mehrere Skeletteigenschaften der Rugosa (und auch der Scleractinia und Tabulata) sind mit dem bei diaphragmatophoren und pleonophoren Korallen bisher postulierten Anheben des Polypen absolut nicht vereinbar und widerlegen diese These. In erster Linie wären hier Synapticulae, Septalporen, eine Synapticulotheca und eine spongiöse (synapticuläre) Columella zu nennen, die bei Rugosa lediglich von den Calostylidae ZITTEL, 1879 bekannt sind (Abb. 1; WEYER im Druck). Im Falle einer Synapticula (Rugosa, Scleractinia) werden die aus Ectoderm, Mesogloea und Endoderm bestehenden zwei lateralen Weichteilpartien einer Septentasche und ein von der Mundscheibe herabhängendes Mesenterium in einem Interseptalraum von einer stabförmigen Skeletttraverse durchbohrt (DUERDEN 1904, Taf. 6, Fig. 33, etc.). Der Weichkörper ist hier wie mit einem Nagel an das Skelett geheftet und könnte lediglich bei Zerstörung der proximalen Abschnitte entfernt werden. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Septalporen (und bei den Wandporen der Tabulata), die ein Hörschalten des Polypen nur durch Zerreißen der die benachbarten Skelettlumina verbindenden Gewebsteile ermöglichen würden. Auch bei den Axialsynapticulae einiger Rugosa-Genera¹⁾ (*Enterolasma*

¹⁾ Das Erscheinungsbild dieses speziell bei *Enterolasma* besonders charakteristischen Bauplans gleicht dem Typ der axialen Septenverbindung, den H. M. EDWARDS (1857, Taf. D1, Fig. 6) von dem rezenten *Flabellum pavoniae* LESSON, 1831 abgebildet hat. Als im wesentlichen homolog dürften die bei so ungemein vielen Scleractinia auftretenden parietalen (synapticulären) und fasciculaten Columella-Formen anzusehen sein, die ebenfalls ein einfaches Herausziehen des Polypen aus seinem Skelett verhindern.



Abb. 1. *Calostylis concavotabulata* MA, 1933; oberes Llandoverly (obere Visby-Mergel) oder unteres Wenlock (Högklint-Gruppe); Zementfabrik Visby, Insel Gotland; Querschnitt im Bereich der zentralen Kelchbasis, Vergr. 5 \times , (Nr. X4113, Zentr. Geol. Inst., Berlin)

Synapticulae an den Großsepten und an den contratingenten Kleinsepten; periphere Synapticulotheca im Bereich der Trabekeldivergenzachse der everten Septenoberländer; extern sporadisch entwickelte Epithel.

SIMPSON, 1900, *Ditoecholasma* SIMPSON, 1900, *Rhegmaphyllum* WEDEKIND, 1927, *Helicelasma* NEUMAN, 1969, *Bodophyllum* NEUMAN, 1969, *Dalmanophyllum* LANG & SMITH, 1939) verzahnen sich Weichkörper und Skelett wie Kettenglieder miteinander und sind nicht einfach durch Zugkräfte voneinander zu lösen. Bei den Tabulata verankern die cribriforme Wand von Genera wie *Yavorskia* FOMICHEV, 1931 und *Donetzites* DAMPEL, 1940 oder die spongiöse Skelettfüllung der Kelche von *Cleistopora* NICHOLSON, 1888 Weichkörper und Skelett unlösbar in der gleichen Weise, wie es durch eine Synapticulotheca oder durch eine spongiöse (parietale) Columella bei den Rugosa und Scleraetinia geschieht. Schließlich bietet das mit der Hebungstheorie untrennbar verbundene, bisher aber eigenartigerweise noch nie diskutierte Problem der nach der Anhebung notwendigen erneuten Platznahme des Weichkörpers bei Formen wie *Spongophylloides cockei* SUTHERLAND, 1965 (Rugosa) oder *Lessnikovaea* SOKOLOV, 1951 (Tabulata) die größten Schwierigkeiten.

Derartige Überlegungen wurden schon einmal von MATTHAI (1914, S. 9–10) recht eindeutig ausgesprochen. Nach seiner von mir geteilten Auffassung vollzieht sich das vertikale Wachstum bei Dissepiment- und Tabulae-Bildung durch Abschnürung und anschließende Atrophie eines basalen Polypenabschnitts, wobei der gesamte Weichkörper in situ verbleibt. KAESTNER (1965, S. 189) vertritt ebenfalls einen solchen Modus, daß beim Höhenwachstum eine horizontale Einfaltung entsteht und der proximale Weichkörper verkümmert, bis er schließlich abstirbt. Früher hatte sich bereits KOCH (1896, S. 261) gegen die auch zu seiner Zeit ohne Beweis für selbstverständlich gehaltene periodische Lösung und An-

hebung des Polypen gewandt.²⁾ Als wesentlichen Hinweis für die Unmöglichkeit einer ständigen diskontinuierlichen Hebung des Weichkörpers sah MATTHAI (1914) den Verankerungseffekt der Synapticulae an. Dieses an sich als stichhaltig anerkannte Argument versuchte WELLS (1969, S. 19) mit der Feststellung zu entkräften, daß mit Synapticulae ausgestattete oder hochporöse Scleraetinia-Skelette „gewöhnlich“ keine Dissepimente besitzen und daß ihr Polyp demzufolge durch einfachen Zuwachs und durch Dehnung wachse. Das ist natürlich an sich korrekt, kann aber trotzdem MATTHAIS Konzeption nicht widerlegen, da außerdem auch „ungewöhnliche“ Formen existieren, die sowohl Synapticulae als auch eine Endotheca gebildet haben und deren Wachstum sich dann eben nicht mit der von WELLS allein als gültig angesehenen Theorie der Anhebung des Polypen erklären läßt. Scleraetinia mit einem Basalapparat (Tabulae, Dissepimente) und mit synapticulären Bildungen sowie mit Septalporen gibt es zudem in großer Menge (beispielsweise *Alveopora* DE BLAINVILLE, 1830, *Heliastraea* EDWARDS, 1857, *Diploastrea* MATTHAI, 1914, *Ebrayia* DE FERRY, 1870, *Paleoastroides* CHEVALIER, 1961).

Als Anomalie sind derartige Strukturen, die den Weichkörper im Skelett wie in einer Falle festhalten, an einem Vertreter des Rugosa-Genus *Neaxon* KULLMANN, 1965 beobachtet worden (Abb. 2). Eines der Großsepten, die normalerweise im unteren Kelchdrübel fest mit der Wand des Aulos verbunden sind, ist auf eine kurze vertikale Strecke vorübergehend axial frei, so daß an dieser Stelle zwei Interseptalräume über eine axiale Septalpore untereinander in Verbindung stehen (Abb. 2a, erstes Metaseptum des rechten Gegenquadranten). An dem gleichen Exemplar verschmolz auch eines der sonst frei endenden Kleinsepten im tieferen Kelch zeitweilig in contratingenter Weise mit dem zugehörigen Großseptum, löste sich aber nach proximal wieder (Abb. 2b, morphologisch drittes = morphogenetisch zweites Kleinseptum rechts neben dem Hauptseptum). Der so entstandene Verbindungssteg zwischen den beiden Septen entspricht einer Synapticula.

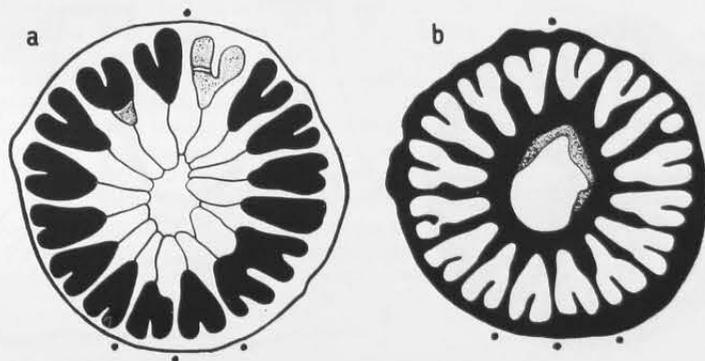


Abb. 2. *Neaxon* nov. sp.; untere *Wocklumeria*-Stufe (Oberfamenne); „Mauxion“-Bahnhof am N-Ende des Bohlens südlich Saalfeld; zwei Querschnitte der unteren Kelchregion (Nr. X 4165, Zentr. Geol. Inst., Berlin)

a) Vergr. 10 \times , supratrabuläre Bereiche schwarz, subtabuläre Bereiche punktiert; b) Vergr. 8 \times , supratrabuläre Bereiche weiß, Ansatz der obersten Tabula im Aulos punktiert

²⁾ KOCH (1896, S. 261, Abb. 11) war übrigens schon das zentrípetales Wachstum von Tabulae und Dissepimenten bekannt, das WELLS (1969) und SORAUF (1970) ausführlich beschrieben.

Ein ganz anderes Phänomen belegt gleichfalls die Atrophie basaler Weichkörper-teile beim Höhenwachstum. An einem Exemplar der karbonischen Rugosa-Gattung *Fasciculophyllum* THOMSON, 1883 wurde beobachtet, daß die unverdauten Reste eines in die Leibeshöhle geratenen Fremdkörpers (Ostracode) nicht wieder durch die Mundöffnung ausgestoßen, sondern nach proximal in subtabulare Bereiche abgekapselt worden sind (Abb. 3). Über dieselbe Erscheinung hat früher schon TSCHERNYCHEV (1930) berichtet, der zwei abgekapselte Crinoidenstiel-

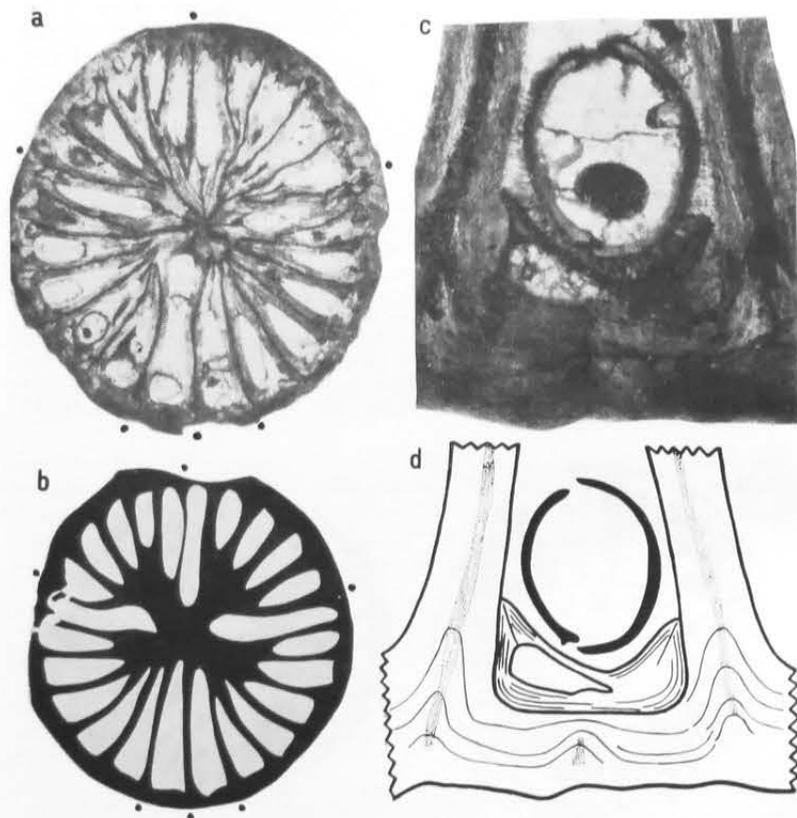


Abb. 3. *Fasciculophyllum omaliusi* (EDWARDS & HAIME, 1851); Unterkarbon (Nr. X4166 Zentr. Geol. Inst., Berlin)

a) Querschnitt unterhalb der Kelchbasis, Vergr. 10×; b) Querschnitt unmittelbar über der Kelchbasis, Vergr. 8× (Skelettlamina in den Gegenquadranten hauptsächlich supratabular, in den Hauptquadranten mit Ausnahme der echten Cardinalfossa subtabular); c) Ausschnitt aus dem Querschnitt von a (Interseptalraum zwischen 1. und 2. Metaseptum des linken Gegenquadranten), Vergr. 60×; d) zeichnerische Darstellung des Querschnittsausschnitts von c, Vergr. 50× (Medianstreif der Septen punktiert; Tabula-Schnitt infolge des abgekapselten Ostracodengehäuses nicht konvex, sondern anomal konkav gegen das Polyparzentrum verlaufend, insgesamt in Form einer nterseptalen Skelettwanne sensu SCHOUPPE & STACUL 1966 ausgebildet)

glieder im Tabularium einer als „*Cyathophyllum* sp.“ bestimmten Rugosen Koralle fand.³⁾ Hier handelt es sich natürlich um eine Störung des normalen Lebensprozesses, die aber prinzipiell die Fähigkeit des Rugosa-Polypen zur Abstoßung von Weichkörperteilen widerspiegelt.

WELLS (1969) sprach den Vorstellungen von MATTHAI (1914) über das Höhenwachstum der Scleractinia auch deshalb jegliche Gültigkeit ab, weil die Mikrostruktur die Dissepimente als einseitig ausgeschiedene Skelettpartien ausweist, während es bei der von MATTHAI angenommenen Bildungsweise zweiseitig ausgeschiedene, wie Septen struierte Skelettelemente mit dunklem Medianstreif sein müßten. Mit der gleichen Begründung lehnten schon SCHOUPPE & STACUL (1966, S. 97) entsprechende Gedanken KOCHS (1896, S. 261) ab. Weder MATTHAI (1914) noch KOCH (1896) hatten sich jedoch über die innere Struktur der Dissepimente geäußert, denen erst von den späteren Kritikern ein zweiseitiges Wachstum für den Fall zugeschrieben wurde, daß die Anlage tatsächlich nach der bei MATTHAI und KOCH vertretenen Entstehungsweise erfolge. Eine solche Schlußfolgerung erscheint mir keineswegs zwingend, weil bereits unmittelbar mit der horizontalen Einfaltung der Septentasche und dem beginnenden zentripetalen Dissepimentwachstum auch die Atrophie der proximalen Gewebsteile einsetzen wird. SORAUF (1970, S. 10, Abb. 6) konnte an *Manicina areolata* (LINNAEUS, 1758) erstmals belegen, daß ausnahmsweise gleich zu Beginn der Dissepimentbildung auch der proximale Schenkel der in der Septentasche entstandenen Weichkörperfalte noch kurzfristig normal ernährt wird und daher skelettbildend in Erscheinung tritt.

Aus allen angeführten Gründen ist zu folgern, daß der Polyp beim Höhenwachstum der Rugosa, Scleractinia und Tabulata in situ verbleibt, hauptsächlich nur am Kelchrand und an den distalen Septenrändern einen Zuwachs erfährt und an der Basis atrophiert wird.

3. Die „zyklische“ Kleinsepten-Insertion der Rugosa

Von mehreren Merkmalen, in denen sich die Skelettbildungen der Anthozoa-Ordnungen Rugosa und Scleractinia unterscheiden, wird üblicherweise nur ein einziges als wesentliches diagnostisches und nahezu ausnahmslos gültiges Kriterium betrachtet — die verschiedene Art und Weise, nach der die ontogenetische Entwicklung des Septalapparats abläuft. Bei den Rugosa erfolgt die Einschaltung von Septen nach dem Gesetz, das KUNTH (1869) aus der äußeren Wandstreifung einer silurischen „*Streptelasma*“-Art⁴⁾ ableitete und das seitdem unter der Bezeichnung „KUNTHSches Gesetz“ zu den wichtigsten Grundlagen unseres Wissens über den Skelettaufbau dieser Korallengruppe gehört.

Trotz der fundamentalen Bedeutung, die der Genese des Septalapparats seit langem von wohl allen Korallenforschern zuerkannt wird, finden sich in der Literatur nur merkwürdig wenige korrekte Darstellungen des KUNTHSchen Gesetzes. Die Lage der Protosepten haben zu erst KUNTH (1869, Taf. 18, Fig. 1, non Fig. 2, 4), VOJNOVSKY-KRIEGER (1928, Taf. 7, Fig. 9), VOLLBRECHT (1928, Taf. 4, Fig. 2) und SCHINDEWOLF (1930, S. 221, Abb. 16) richtig in natur-

³⁾ K. OEKENTORP, Münster (Westf.), informierte mich freundlicherweise brieflich (28. 11. 1960) über einen ähnlichen Fall (subtabular abgekapselter Goniatit), den Y. M. CHENG, Taiwan, in *Diplochone striata* FRECH, 1886 feststellen konnte.

⁴⁾ Das Original exemplar KUNTHS (1869, Taf. 18, Fig. 1–2) wird in den Sammlungen der Paläontologischen Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität zu Berlin aufbewahrt. Es ist, wie schon LINDSTRÖM (1882, S. 22; 1896, S. 35) vermerkte, ein typisches Polypar der im Llandovery Gotlands recht häufigen Art *Dinophyllum involutum* LINDSTRÖM, 1882. Verschiedene Autoren [beispielsweise L. FAUROT (1900, S. 2, Abb. 1) oder SCHINDEWOLF (1942, S. 222, Abb. 90)] hielten irrtümlich auch eine Textfigur von KUNTH (1869, S. 647, Abb. 1) für die Wiedergabe der externen Wandstreifung dieser „*Streptelasma*“-Art. Nach KUNTHS eigenen Angaben (1869, S. 662) handelt es sich hier jedoch um die Zeichnung eines nahe der Polyparbasis gelegenen Querschnitts von *Palaeocyclus porpita* (LINNAEUS, 1767).

getreue Skizzen der externen Wandstreifung eingetragen. Von vier Handbüchern der letzten Zeit bringen zwei (HILL 1956, SOSHINA 1962) überhaupt kein Schema der externen Rugosa-Septalfurchen, während LECOMPTE (1952, S. 424, Abb. 17–18) eine falsche ältere Zeichnung übernahm; nur bei MÜLLER (1963, S. 211, Abb. 222) wurde der Bauplan in zutreffender Weise dargestellt. Für die serielle, retro-alternierende Insertion von Groß- und Kleinsepten gaben nach ihrer Entdeckung durch FAUROT (1909, S. 20, Abb. 17) lediglich VOLLBRECHT (1928, S. 14, Abb. 2, und Taf. 4, Fig. 2, von der Septenspaltung abgesehen), WEDEKIND (1933, Septenformel S. 782), HILL (1935, S. 503, Abb. 17B; 1956, S. F239, Abb. 169/13 – Copien nach FAUROT 1909) und WRIGHT (1969, S. 1235, Abb. 2) korrekte Aussagen. Das Verhältnis von externer Wandstreifung zu interner Position der Groß- und Kleinsepten ist nur sehr selten abgebildet worden. Von den wenigen Versuchen ist derjenige von VOINOVSKY-KRIEGER (1928, Taf. 7, Fig. 10) falsch, weil er überhaupt keine Kleinsepten berücksichtigt, während der von VOLLBRECHT (1928, Taf. 4, Fig. 2) richtig ist, sofern man von der postulierten Septenspaltung absieht.

Verschiedene Forscher (CARRUTHERS 1913, S. 55, und 1919, S. 437; VOLLBRECHT 1928, S. 28; SCHINDEWOLF 1931, S. 642, und 1942, S. 244; SMITH 1931, S. 648; HILL 1935, S. 505, und 1956, Abb. 169/13–14; HUDSON 1936, S. 68; WRIGHT 1969, Abb. 1) haben später dargelegt, daß innerhalb der Rugosa bei stets serialer Einschaltung der Großsepten zwei unterschiedliche Wege der Kleinsepten-Insertion anzutreffen sind. Ein Teil, darunter die als typische Beispiele oft zitierten Genera *Cyathaxonia* MICHELIN, 1847 und *Petraia* MÜNSTER, 1839, besitzt serial (alternativ mit den Großsepten) eingeschaltete und daher schon in frühen Jugendstadien auftretende Kleinsepten, deren Entstehungsweise zuerst von FAUROT (1909) erkannt wurde. Andere Rugosa (beispielsweise *Lophophyllidium* GRABAU, 1928, zahlreiche karbonische Hapsiphyllidae) sollen sich dagegen durch ein zyklisches (gleichzeitiges) und ontogenetisch spätes Erscheinen der Kleinsepten auszeichnen (DUERDEN 1906, S. 232; GERTH 1919, S. 204). Von LANG (1931, S. 649), HUDSON (1943, S. 367), SMITH (1945, S. 9) und KULLMANN (1965, S. 159) wurde angenommen, daß die serielle Kleinsepten-Insertion als ursprüngliches und primitives, die zyklische dagegen als abgeleitetes und progressives Entwicklungsstadium zu werten sei. Auf gewisse Übergangsformen zwischen beiden zunächst kraß verschieden erscheinenden Typen der Kleinsepten-Einschaltung wies vor allem J. KULLMANN (1965, S. 68) hin. Tatsächlich ließe sich aus dem Verhalten der Kleinsepten bei einigen Arten von „*Syringaxon* LINDSTRÖM, 1882“ und bei *Stereolasma rectum* (HALL, 1843) konsequenterweise folgern, daß ein ganz kontinuierlicher Übergang von der serialen zur zyklischen Kleinsepten-Insertion besteht. Eine derartige Wandlung in der Kleinseptenenentstehung müßte allerdings mehrfach und nicht nur im Devon stattgefunden haben, weil die ältesten Rugosa der Subordo Streptelasmatina schon im Mittelordoviz deutlich in zwei Gruppen differenziert sind (serial eingeschaltete Kleinsepten bei *Protozaphrentis* YÜ, 1957, Familia Cyathaxoniidae; „zyklisch eingeschaltete“ Kleinsepten bei den übrigen zur Zeit bekannten Genera der Familie Streptelasmatina wie beispielsweise *Coelostylis* LINDSTRÖM, 1880, *Streptelasma* HALL, 1847, *Brachyelasma* LANG, SMITH & THOMAS, 1940).

Die serielle und die zyklische Kleinsepten-Insertion der Rugosa sollen aber andererseits nach PICKETT (1967, S. 9–10) grundsätzlich voneinander verschieden sein. Auch RÓZKOWSKA (1969, S. 25, 33, 57) bewertete den Unterschied in systematischer Hinsicht hoch und ordnete die bei KULLMANN (1965, S. 64) in einer Unterfamilie vereinten Genera „*Syringaxon* LINDSTRÖM, 1882“ und *Neaxon* KULLMANN, 1965 zwei getrennten, nach der Art der Kleinsepten-Einschaltung definierten Familien zu. Schließlich wurde noch von KULLMANN (1965, S. 68, 80)

angedeutet, daß serial und zyklisch eingeschaltete Kleinsepten möglicherweise einander gar nicht homolog seien und eventuell völlig verschiedenartige Skelettbildungen darstellten. Eigenartig und problematisch wäre dann allerdings die von HILL (1935, S. 505, und 1956, S. F239) und VOINOVSKY-KRIEGER (1954, S. 59) betonte Erscheinung, daß bei „zyklisch“ eingeschalteten Kleinsepten nachträglich bei einem weiteren Wachstum des Polypars und bei Zunahme der Metasepten-Zahl noch eine zusätzliche serielle Insertion einzelner Kleinsepten zwischen den neu erworbenen Großsepten erfolgt.

Merkwürdigerweise ist in diesem Zusammenhang nie diskutiert worden, warum einige Rugosa angeblich überhaupt keine Kleinsepten haben, was ja immer wieder von einigen Gattungen behauptet wurde. Meines Erachtens gibt es allerdings keine Rugosa Korallen ohne Kleinsepten. Bei den Formen, die laut Diagnosen und Darstellungen in der Literatur nur Großsepten besitzen sollen, fehlen die allein entscheidenden, unverständlicherweise aber meist vernachlässigten Beobachtungen am Kelchoberrand, wo Kleinsepten vorhanden sind. Eigene Untersuchungen an *Stewartophyllum intermittens* (HALL, 1876), das nach HILL (1956, S. F257) lediglich Großsepten haben soll, ergaben, daß kaum wahrnehmbare Kleinsepten (mit entsprechendem externen Septalfurchen) am Kelchrand ausgebildet sind. Ähnliches gilt für *Calophyllum* DANA, 1846, das nach SCHINDEWOLF (1942, S. 67) zwei Art-Gruppen mit und ohne Kleinsepten umfaßt. Geeignete Präparate des unmittelbaren Kelchrandes (Abb. 4) zeigen auch hier wohlentwickelte Kleinsepten, die übrigens schon in älterer Literatur dargestellt wurden (KING 1850, Taf. 3, Fig. 2). Auch die Originaldiagnose von *Dorlodotia* SALÉE, 1920 ist in dieser Hinsicht zu korrigieren; bei dieser Gattung befinden sich die Kleinsepten

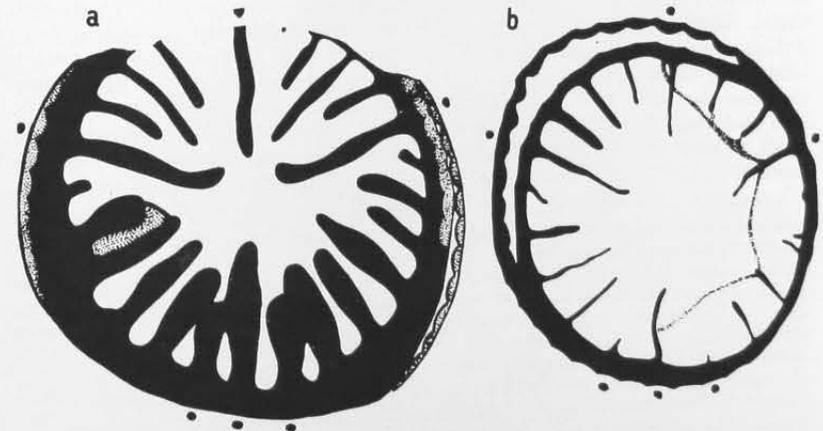


Abb. 4. Kleinsepten von zwei Oberperm-Arten des Genus *Calophyllum* DANA, 1846

a) *Calophyllum profundum* (GEINITZ, 1842), unterer Zechstein (Zechsteinkalk), Bohrung Wiesenthal 2/1963 ca. 20 km NW Meiningen (Nr. X4167, Zentr. Geol. Inst. Berlin), Vergr. 5×; b) *Calophyllum quadrifidum* (HOWSE, 1848), unterer Zechstein (Zechsteinkalk), Schacht Beeckerwerth bei Duisburg (Nr. X4168, Zentr. Geol. Inst., Berlin), Vergr. 8× — in beiden Querschnitten sind Verjüngungszonen angeschnitten, in denen der unmittelbare Kelchoberrand erhalten blieb; die dort ausgebildeten Septen erweisen sich auf Grund ihrer Anzahl als Groß- und Kleinsepten, obwohl noch keine Längendifferenzierung eingetreten ist; in tieferen Polyparbereichen ist nur noch die Hälfte dieser Septen aktiv

nur im Bereich der externen Wand, wo sie vor den Präseptimenten gebildet worden sind (MONTY 1964, Taf. 1, Fig. 5).

Einige typische Beispiele verschiedener Erscheinungsformen der Kleinsepten sind auf den Taf. I u. II dargestellt. Die charakteristische alternativ-seriale Insertion der Kleinsepten einer neuen „*Syringaxon*“-Art (Taf. I, Bild 1) entspricht genau den Verhältnissen bei den Genera *Petraia* MÜNSTER, 1839 (SCHNEDWOLF 1931, S. 639, Abb. 10–14) und *Cyathaxonia* MICHELIN, 1847 (FAUBOT 1909). Bei einer *Fasciculophyllum*-Art (Taf. I, Bild 2) erscheinen die Kleinsepten „zyklisch“ in mittleren Kelchbereichen, fehlen aber an der Kelchbasis und in allen tieferen Polyparregionen. Als Übergangsform zwischen der serialen und der „zyklischen“ Kleinsepten-Insertion könnte eine neue *Sychnoelasma*-Art (Taf. II, Bild 1) angesehen werden; bei ihr treten die Kleinsepten im Prinzip in serialer Einschaltungsweise, aber geringfügig später als bei *Petraia* auf (in den Gegenquadranten von Taf. II, Bild 1a, erst nach der Bildung der zweiten Metasepten). Eine andersartige „Übergangsform“ stellt *Saleelasma delepini* (VAUGHAN, 1915) (Taf. II, Bild 2) dar, wo die Kleinsepten erst in höchsten Kelchregionen gleichzeitig in „zyklischer“ Weise erscheinen mit Ausnahme der zwei dem Gegenseptum benachbarten Kleinsepten, die schon in frühen ontogenetischen Stadien deutlich ausgebildet sind und beinahe den Charakter von Großsepten tragen. Ganz ähnlich verhält sich *Stereolasma rectum* (HALL, 1843) nach den Abbildungen bei BROWN (1909, S. 72, Abb. 17–19).

Obwohl diese bisher übliche Unterscheidung zwischen einer serialen und einer zyklischen Kleinsepten-Insertion anscheinend ganz ausgezeichnet begründet ist und daher auch nie bezweifelt wurde, so beruht sie doch nur auf einem fundamentalen Irrtum, nämlich auf falschen oder zumindest nicht konsequent angewandten richtigen Vorstellungen über das ontogenetische Wachstum des Skeletts Rugoser Korallen. Die Ursache dieser inkorrekten Auffassungen ist im wesentlichen methodischer Art und läßt sich auf die für ontogenetische Untersuchungen angewandte Serienschlifftechnik zurückführen, die den morphologischen Blickwinkel einengt und in eine bestimmte, für spezielle Fragestellungen oft ungeeignete Richtung lenkt. Daher wurde fast immer stillschweigend vorausgesetzt, daß die Ontogenese eines Polypars direkt und genau bildlich aus einer Querschliffserie abgelesen werden könne. Im Grund sind so bei der Annahme von zyklisch inserierten Kleinsepten einander gar nicht homologe Skelettabschnitte miteinander verglichen worden. Wie im folgenden näher begründet werden soll, liegt bei den beiden auf den ersten Blick so kraß verschiedenen Erscheinungsformen der Kleinsepten stets eine ausschließlich alternativ-seriale und niemals eine zyklische Kleinsepten-Insertion vor.

Vermutlich hatte bereits KUNTH (1869, S. 664) ähnliche Vorstellungen über eine allein seriale Kleinsepten-Einschaltung bei Rugosa. Nur vorübergehend glaubte er, daß auch ein zweiter Typus von Rugosen Korallen — mit gleichzeitig und erst im Alter gebildeten Kleinsepten — existiere, konnte dann aber alle betreffenden Exemplare, die zu einer solchen Annahme Anlaß gaben, auf die seriale Kleinsepten-Insertion zurückführen. Da keine nähere Begründung oder morphologische Details genannt und da auch die in dieser Hinsicht untersuchten Arten oder Gattungen nicht angegeben wurden, lassen sich leider die Gedankengänge KUNTHS nicht mehr rekonstruieren. Ein von keinem späteren Autor je noch einmal berücksichtigtes, aber in der Tat entscheidendes Argument KUNTHS für eine ausschließlich seriale Kleinsepten-Insertion dürfte vielleicht das von ihm (1869, S. 663) bei *Palaeocyclus porpita* (LINNAEUS, 1767) beobachtete Verhalten der Kleinsepten gewesen sein. Adulte Exemplare dieser Art zeigen scheinbar zyklisch und ontogenetisch spät eingeschaltete Kleinsepten. Bei einer solchen Deutung kann aber nicht erklärt werden, warum juvenile Polypare schon in gleicher Weise mit Kleinsepten ausgestattet sind. Dieser Widerspruch entfällt bei Annahme einer alternativ-serialen Kleinsepten-Insertion.

Die Ontogenese des Septalapparats Rugoser Korallen kann bekanntlich aus der bei vielen Formen vorhandenen, fiederförmig angeordneten Längsstreifung der äußeren Wand ermittelt werden und ist in ihren Grundprinzipien zuerst auch

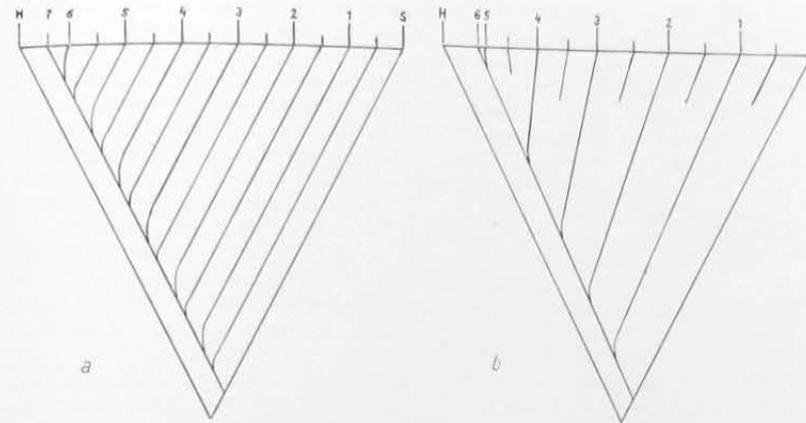


Abb. 5. Schema der Septalfurchen-Anordnung an der Außenwand Rugoser Korallen
a) serial retro-alternierend mit den Großsepten inserierte Kleinsepten; b) theoretisches, in der Natur nicht existientes Modell bei zyklischer Insertion der Kleinsepten



Abb. 6. Septen und Wand in statu nascendi am Kelchoberrand einer Rugosen Koralle mit tiefem Trichterkelch und mit kräftigen externen Septalfurchen und Interseptalrippen — nov. gen. nov. sp. aff. *Coelostylis* LINDSTRÖM, 1880; oberes Mittelordoviz (erratischer Macrourus-Kalk); Pleistozän-Geschiebe von Rostock (Nr. X 4169, Zentr. Geol. Inst., Berlin)

a) Querschliff unmittelbar am Kelchoberrand, Vergr. 5,75×; b) einzelne stärker vergrößerte Septen (Ausschnitt aus dem Querschliff von a) mit multifurkularer (rhabdacanthor) Mikrostruktur, Vergr. 30×
Als ein Septum ist der gesamte gegen das Polyparzentrum vorgewölbte Bereich einer externen Septalfurche anzusehen. Das Fehlen eines dunklen Medianstreifs ist hier als Kriterium für den septalen Charakter genau so belanglos wie bei manchen rhopaloiden axialen Septenenden einiger Polycellidae. Zwei Septen grenzen direkt aneinander und sind nur durch eine winzige Fuge getrennt. Als Wand kann in diesem ersten Entwicklungsstadium nur die Summe aller Septen aufgefaßt werden. In diesem Sinne stellt eine Pseudotheca, wie sie hier und in allen anderen mehr proximalen Polyparbereichen vorliegt, nichts anderes als sich direkt berührende Septensockel dar.

auf diese Weise von KNUTH (1869) entdeckt worden, nachdem LUDWIG (1862, S. 204, Taf. 27, Fig. 2) hier schon beachtliche Vorarbeit geleistet hatte. Unter der gerechtfertigten, meines Wissens anscheinend nur ein einziges Mal (DUERDEN 1906, S. 240)⁵⁾ in Frage gestellten Voraussetzung, daß stets eine direkte Relation zwischen innerer Septen-Insertion und äußerer Wandstreifung besteht, müßte die Anordnung der äußeren Septalfurchen bei serialer und zyklischer Kleinsepten-Insertion grundverschieden sein (Abb. 5). Alle bisher vorliegenden Beobachtungen haben jedoch immer nur einen einzigen Typ der Wandstreifung — den von Abb. 5a — angetroffen und weisen darauf hin, daß der postulierte zweite Typ der Septalfurchenanordnung — der von Abb. 5b — gar nicht existiert. Bei eigenen Untersuchungen an mehreren Arten mit „zyklischer“ Kleinsepten-Insertion⁶⁾, bei denen eigentlich die in Abb. 5b skizzierte Wandstreifung anzunehmen wäre, konnte stets nur die bekannte streng pinnate Anordnung der Septalfurchen wahrgenommen werden. Diese Verhältnisse — intern „zyklisch“ inserierte Kleinsepten, extern stets serial eingeschaltete Septalfurchen — sind schon von HILL (1956, S. F 241) ganz eindeutig festgestellt worden. Auch SCHNIEWOLF (1942, S. 207; 1952, S. 191, 203, 219) war aufgefallen, daß die den Kleinsepten entsprechenden Septalfurchen ausgebildet sein können, ohne daß die Kleinsepten selbst auch nur angedeutet sind (der dabei verwendete Ausdruck „potentielle Kleinsepten“ sagt allerdings nichts zur Deutung dieser Erscheinung aus). Zahlreiche Querschliffabbildungen bei vielen Autoren zeigen das gleiche Merkmal vorhandener Septalfurchen bei fehlenden Kleinsepten, das jedoch nicht beschrieben, kommentiert oder erklärt wurde.

Meines Wissens ist nur einmal (BUSCH 1941, S. 409) behauptet worden, daß sich die „Pseudocostae“ adult spalten, so daß dann auch extern eine zyklische Kleinsepten-Insertion vorläge. Bei der in Rede stehenden Art *Hapsiphyllum bifurcatum* BUSCH, 1941, die nach STUMM & WATKINS (1961) ein jüngeres Synonym von *Stewartophyllum intermittens* (HALL, 1876) ist, lassen sich aus BUSCHS Abbildungen keine Details entnehmen. Nach eigenem Material von *Stewartophyllum intermittens* aus dem Moscow Shale von Kidders (New York) wird vermutet, daß BUSCH geringfügig abgeriebene Exemplare vorlagen, bei denen die winzigen Kleinsepten in Kelchrandnähe durch die dünne Epithel durchschimmerten.

Der dargelegte Widerspruch zwischen der theoretisch zu postulierenden (Abb. 5b) und der tatsächlich beobachtbaren (Abb. 5a) Ausbildung der äußeren Wandstreifung von Rugosa mit „zyklischer“ Kleinsepten-Insertion zwingt zu der logischen Schlußfolgerung, daß — entgegen allen bisherigen Erfahrungen — entweder keine direkte Relation zwischen Kleinsepten-Insertion im Polyparrinneren und Einschaltung der entsprechenden Septalfurchen auf der Polyparaußenwand besteht oder daß die Kleinsepten gar nicht zyklisch, sondern immer serial inseriert

werden. Wird nun angenommen, daß die Kleinsepten-Insertion sich nicht in der Wandstreifung abzeichnet und wirklich zyklisch erfolgt, so müßte konsequenterweise dann auch angezweifelt werden, daß die Großsepten und die ihnen entsprechenden Septalfurchen in unmittelbarer Beziehung zueinander stehen und daß die Einschaltungsfolge der Septen aus der Anordnung der Wandstreifung abzulesen ist. Damit wäre jedoch das KUNTHsche Gesetz in Frage gestellt, das sich bisher noch immer als gültig erwiesen hat. Da zudem an freigewitterten Rugosa-Kelchen mit gut erhaltenem Kelchoberrand öfters beobachtet werden kann, daß sich die Insertionsstellen eines neu gebildeten Septums und der zugehörigen Septalfurche genau entsprechen, darf mit dieser ersten möglichen Deutung des Widerspruchs „zyklische“ Kleinsepten-Insertion — serielle Septalfurchen-Einschaltung nicht gerechnet werden.

In diesem Zusammenhang ist der Einwand DUERDENS (1906, S. 240) zu erwähnen, daß KUNTH und andere Autoren zu Unrecht allen Septalfurchen — den der Groß- und den der Kleinsepten — die gleiche Bedeutung und Wertung für die Einschaltungsfolge zuerkennen. In Wirklichkeit sollten nur die als Entosepten aufgefaßten Großsepten der Rugosa und damit nur jede zweite Septalfurche die Septen-Insertion angeben. Mit dieser Annahme entfällt für DUERDEN auch jeder Widerspruch zwischen der „zyklischen“ Kleinsepten-Insertion und der ausschließlich serialen Septalfurchen-Einschaltung. Grundlage der genannten Vorstellungen ist die im wesentlichen auf DUERDEN (1904) zurückgehende Theorie der Verdrängung von Exosepten durch Entosepten im Verlauf des ontogenetischen Wachstums einer Koralle. Dieses sogenannte DUERDEN-POURTALÈS-Gesetz wird leider noch immer als eines der grundlegenden Bauplanprinzipien der Scleractinia angesehen, gilt jedoch — wenn überhaupt — allenfalls für eine sehr kleine Gruppe der Hexacorallia mit ganz speziellen Skeletteigenschaften (Synapticulothea, perforierte Septen und Synapticuloae) und ist außerdem nur durch wenige Untersuchungen an drei Genera scheinbar belegt (*Balanophyllia* WOOD, 1844, *Astroides* QUOY & GAIMARD, 1827, *Siderastrea* DE BLAINVILLE, 1830).

Eine Substitution von Exosepten durch Entosepten, so wie sie in den bekannten Schemata bei DUERDEN (1904, S. 103, Abb. 12) oder WELLS (1956, S. F341, Abb. 238) dargestellt wurde, kommt nach den von ALLOITEAU (1959) und CUIF (1968) angestellten Beobachtungen unter den Caryophyllina offensichtlich nicht vor, obwohl zahlreiche Genera dieser Subordo im Alter eine Septenanordnung nach dem POURTALÈS-Plan zeigen und angeblich Pali besitzen. Für die Dendrophyllina, bei denen das DUERDEN-POURTALÈS-Gesetz in erster Linie verbreitet sein soll, liegen die von CHEVALIER (1959) geäußerten Zweifel vor, die eine Septenverdrängung überhaupt in Frage stellen. Auch aus DURHAM'S (1949) ontogenetischen Untersuchungen an *Balanophyllia* läßt sich nicht entnehmen, daß die Exosepten des dritten Zyklus einmal die Stellung von Exosepten des zweiten Zyklus innehatten. Zur Klärung des Problems, ob tatsächlich eine Substitution von Exosepten durch Entosepten bei Scleractinia vorkommen kann und ob Ento- und Exosepten wirklich so verschiedenartige Skelettelemente darstellen, müssen wohl erst noch die eigentlichen Beweise erbracht werden.

Eindeutig läßt sich dagegen aussagen, daß noch niemals eine Septenverdrängung im Sinne DUERDENS (1904) bei Rugosen Korallen beobachtet worden ist. Der Übertragung des DUERDEN-POURTALÈS-Gesetzes auf Rugosa fehlt daher jegliche Grundlage, zumal sich auch nicht belegen läßt, daß die Kleinsepten der Rugosa Exosepten darstellen und daß die Groß- und Kleinsepten der Rugosa zwei Septenzyklen der Scleractinia homolog seien. Den Kleinsepten der Rugosa kann deshalb auch nicht jeglicher Wert in der Einschaltungsfolge des Septalapparats abgesprochen werden, wie es DUERDEN (1906) ohne Beweisführung getan hatte.

Die zweite mögliche Deutung des Widerspruchs „zyklische“ Kleinsepten-Insertion — serielle Septalfurchen-Insertion kommt dann als einzige verbleibende Deutung des Bauplans in Frage. Die Kleinsepten der Rugosa sind demnach stets serial, niemals zyklisch inseriert und ihr doch so offensichtliches „zyklisches“ Erscheinungsbild bei vielen Genera ist konsequenterweise ein sekundäres Phänomen. Jugendliche und mittlere Polyparstadien von Rugosa mit angeblich „zyk-

⁵⁾ FAUROT (1909, S. 7—8) und SCHOUPE & STACUL (1968, S. 59) nahmen zwar auch an, daß aus der externen Wandstreifung nicht direkt auf die innere Septen-Insertion zu schließen sei, begründeten diese Meinung aber überhaupt nicht oder nur mit recht schwachen Argumenten. Die jüngeren Autoren berücksichtigten beispielsweise nicht, daß unmittelbar am Kelchrand Septen und Wand meist nicht zu trennen sind und dort nur als zwei Namen für ein und dasselbe Skelettelement fungieren. Hierfür prägen SCHOUPE & STACUL (1968, S. 218) den Ausdruck „Vorstadien von Kleinsepten“, die meines Erachtens ganz fraglos als echte Septen anzusehen sind. Dies demonstriert am besten ein Schliff (Abb. 6) am Kelchoberrand, wo Septen (= gefaltete Wand) gerade erst angelegt wurden. Die Behauptung von SCHOUPE & STACUL (1968, S. 59), daß die externen Wandfurchen bei einer Pseudothek intern den Interseptalräumen entsprechen, kehrt die tatsächlichen Verhältnisse um. Rugosa mit echten Costae können morphogenetisch nur unter Formen mit evertem Kelch auftreten (*Kozloveskinita phyllis* RÓZKOWSKA, 1969 mit *Thectea* und sporadisch entwickelten Epithekringen).

⁶⁾ Unter anderen lagen Vertreter der Genera *Rhynchophyllum* WEDEKIND, 1927, *Dalmanophyllum* LANG & SMITH, 1939, *Stereolasma* SIMPSON, 1906, *Neaxon* KULMANN, 1965, *Fasciculophyllum* THOMPSON, 1883, *Amplexisaphrentis* VAUGHAN, 1906, *Pterophyllum* HINDE, 1890 und *Lophophyllidium* GRABAU, 1928 vor.

lich⁷⁾ inserierten Kleinsepten sind dementsprechend so zu interpretieren, daß bei ihnen nicht etwa zyklisch eingeschaltete Kleinsepten noch nicht, sondern serial eingeschaltete Kleinsepten nicht mehr ausgebildet sind.⁷⁾

Diese bisher nicht erkannten Verhältnisse lassen sich aus dem Ablauf des Skelettwachstums der Rugosa erklären, das prinzipiell nur im Kelch erfolgt, wobei bestimmte Skelettelemente (Septen) fast immer lediglich am Kelchoberrand neu entstehen, während in den mittleren und tieferen Kelchbereichen bloß noch ein nachträgliches Längen- und Dickenwachstum der Septen neben der Ausscheidung „basaler Bildungen“ stattfindet. Die bis jetzt allein benutzte Methode, die Art und Weise der Einschaltung neuer Septen mit Hilfe von Querschlifffserien früher Polyparstadien zu untersuchen, muß leider als weitgehend verfehlt angesehen werden, weil derartige „ontogenetische“ Studien in vielen Fällen kein genaues und umfassendes Bild der tatsächlichen Ontogenese vermitteln. Grundsätzlich wird in subtabularen Polyparregionen nur der Skelettbauplan konserviert, der an der Basis des Rugosa-Kelchs vorliegt. Über das Aussehen mittlerer und oberer Kelchregionen können subtabular liegende Schriffe keine direkte Auskunft geben (WEYER 1970, S. 62). Der ursprüngliche Zustand von neu inserierten Septen läßt sich daher wegen der nachträglichen Überprägung durch weiteres Skelettwachstum nicht mehr ohne weiteres aus Querschlifffserien juveniler Polyparstadien ablesen. Zur Lösung von Detailfragen der Insertion und des weiteren Wachstums der Septen muß in Zukunft der methodisch entgegengesetzte Weg beschritten werden — an Stelle der gegenwärtig noch im Vordergrund des Interesses stehenden Polyparstadien ist in erster Linie der bisher völlig vernachlässigte Kelch zu untersuchen und hinsichtlich seines Aufbaus vom Oberrand bis zur Basis zu analysieren.

Aus ganz anderen Gründen (Problem des relativen Alters der in einem Rugosa-Querschlifff angetroffenen Skelettelemente) hat früher schon VOJNOVSKY-KRIEGER (1930, S. 326) versucht, die Aufmerksamkeit der Korallenforschung wieder auf die Form des Kelchs zu lenken. Sein eindringlicher Appell blieb leider unbeachtet. Wiederum andere Motive führten KALJO (1965, S. 416) zur Feststellung, daß die Kelchregion der Rugosa bei den bisherigen Untersuchungen offenbar zu sehr vernachlässigt worden ist. Die Notwendigkeit, silifizierte und daher nicht schleifbare solitäre Polypare der Streptelasmataidae bestimmen zu müssen, zwang ihn automatisch zur Beachtung der sich anbietenden Kelchmerkmale. Übrigens ist die Situation auch bei den meisten Tabulata ähnlich erschreckend. Wesentliche Unterschiede in der Kelchform, die schon nach Einsicht in ein ganz geringes Material offensichtlich werden, blieben auch hier völlig unberücksichtigt [speziell bei den Favositidae, wo es Formen mit ganz flachen Kelchen (Kelchhöhe < Korallitendurchmesser) und solche mit sehr tiefen Kelchen (Kelchhöhe >> Korallitendurchmesser) gibt].

Gegen die Annahme, daß neue Septen fast immer nur am Kelchrand inseriert werden, könnte eingewendet werden, daß auch andere Beobachtungen vorliegen. Die hier hauptsächlich⁸⁾ zu erwähnende Feststellung von COOPE (1956, 1957), daß Septen innerhalb des Dissepimentariums einiger pleonophorer Rugosa in ziemlicher Entfernung von der Epitheke entstehen, beruht allerdings auf einer falschen Interpretation von Beobachtungen an Querschlifffserien und ist abzulehnen. Die entsprechenden Schemata bei COOPE (1956, S. 239, Abb. 5; 1957, S. 469, Abb. 3) sind inkorrekt, weil die in den Darstellungen gewählte starke Überhöhung Zusammenhänge im Skelettbau vortäuscht, die gar nicht existieren. Der Ansatz eines neuen

⁷⁾ An anderer Stelle (WEYER 1970, S. 61) wurde schon einmal angedeutet, daß es bei der „zyklischen Kleinsepten-Insertion“ gar nicht um eine Einschaltung neuer, sondern um eine Reduktion längst vorhandener Kleinsepten geht.

⁸⁾ Wie neue Septen bei Rugosa mit evertem Kelch (etwa *Phacelophyllum* GÜRICHER, 1909) inseriert werden, wurde noch nie näher untersucht und auch nicht einmal diskutiert. Eigene Beobachtungen an nov. gen. aff. *Kozłowskiinia* RÓZKOWSKA, 1969 aus dem Unterfamne kommen zwar die Gültigkeit des KÜSTISCHEN Gesetzes bestätigen, lieferten aber keine Anhaltspunkte über die exakte Position der Insertionsstellen neuer Septen.

Kleinseptums erfolgt an der Epitheke nicht distal, sondern proximal von dem Niveau des Dissepimentarium-Profiles, auf dem der angebliche Entstehungspunkt des Kleinseptums am Dissepimentarium-Innenrand liegt. Ontogenetisch sind neue Septen daher zuerst an der Wand angelegt, auch wenn sie in einer Querschlifffserie mitunter zunächst in einiger Entfernung von der Wand auftauchen. Das zugehörige, gleichzeitig gebildete Kelchrandniveau zum Entstehungspunkt der zwei neuen Septen im inneren Dissepimentarium bei COOPE (1957, S. 467, Abb. 2b) müßte nach der bei *Palaeosmilium murichisoni* EDWARDS & HAIME, 1848 üblichen Neigung des Dissepimentariums etwa 5–7 mm über der Schlifffebene zu suchen sein. Eine Verbindung zwischen neu gebildetem Septum und Epitheke besteht aber schon viel früher (2,5 mm über dem Schlifff von COOPEs Abb. 2b). In der Schlifffserie von COOPE (1957, Abb. 2b bis d) kommen die ontogenetisch ältesten Partien des zuletzt entstandenen, direkt rechts neben dem Seitenseptum liegenden Großseptums nicht in dem proximalen Schlifff von Abb. 2b, sondern in dem distalen Schlifff von Abb. 2d vor! Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Cyathaxonia* MICHELIN, 1847, wo man mitunter intern bereits ein neues Septum beobachten kann, zu dem extern noch keine Septalfurche ausgebildet ist. In solchen Fällen wuchs ein am Kelchrand in der Wand neu eingeschaltetes Septum nicht nur oralwärts, sondern auch adapical weiter.

Daneben existieren aber noch andere Rugosa ohne jegliche längsgerichtete externe Wandstreifung (Septalfurchen), bei denen intern am Kelchrand eine schmale Zone ohne die geringste Spur von Septen vorkommt. Ein derartiger Bau wurde an unterdevonischen Arten von *Enterolasma* SIMPSON, 1900 und *Pentaphyllum* (*Oligophyllum*) POČTA, 1902 wahrgenommen. Vielleicht ist diese Erscheinung sogar weiter verbreitet und nur deshalb so wenig bekannt, weil man den Kelchrand fast nie untersucht hat⁹⁾. Ein solches Verhalten spricht scheinbar gegen die postulierte erste Anlage von Septen unmittelbar am Kelchrand, doch bleibt hier zu berücksichtigen, daß das spätere Septum bereits im Weichkörper vorgeprägt sein dürfte [Position von Tentakeln und Mesenterien, Fähigkeit bestimmter Bereiche der Calicoblastenschicht des Ectoderms zu bevorzugt radialgerichtetem (septalem) Wachstum].

Rugosa mit sogenannter „zyklischer“, in Wahrheit aber auch serialer Kleinsepten-Insertion verlieren ihre am Kelchoberrand gebildeten und im höheren Kelch aktiven Kleinsepten in der unteren Kelchregion. Die Reduktion erfolgt nach einem an anderer Stelle abgebildeten Schema (WEYER 1972, Abb. 11) in uniformer oder biformer Weise, wobei das Niveau, in dem der Verlust der Kleinsepten eintritt, je nach Art und Gattung ganz unterschiedlich näher am Kelchrand oder näher an der Kelchbasis liegen kann. An der Stelle, wo die Kleinsepten schließlich verschwinden, hat das Dickenwachstum der Wand das zentripetale Längenwachstum der Kleinsepten übertroffen. Bei guter, nicht zu stark rekrystallisierter Erhaltung lassen sich die sekundär in die Wand inkorporierten Kleinsepten dort immer noch deutlich erkennen. Subtabulare Bereiche einer derartigen Rugosa Koralle können niemals aktive, in das Polyparlumen vorragende Kleinsepten zeigen. Im Unterschied zu diesem Bauplan haben Rugosa mit schon immer als serial angesprochener Kleinsepten-Insertion ein bedeutenderes und auch noch an der Kelchbasis anhaltendes radiales Längenwachstum der Kleinsepten, die in subtabulare Bereiche mit einbezogen werden. Es ist selbstverständlich, daß sich der Reduktionsprozeß der Kleinsepten ebenso wie ihr Wachstum am Kelchrand ständig während der gesamten Ontogenese eines Polypars vollzieht in allen kontinuierlich aufeinander folgenden Kelchstadien, in denen jede Kelchoberrandlage immer wieder zur Kelchbasislage umgewandelt wird und dabei passiv in stets tiefere Polyparbereiche gelangt.

⁹⁾ Ein septenfreier Kelchrand soll bei *Bojoeyelus bohemicus* PRANKE, 1939 vorkommen. Eigenes Material der Art aus dem Eifilium des Thüringischen Schiefergebirges zeigt eindeutig, daß die angeblich glatte Kelchrandzone markant in Septen gegliedert ist. Das läßt sich auch aus W. WEISSERMELS Abbildung (1941, Taf. 6, Fig. 5) von *Petraia minima* WEISSERMEEL, 1941 entnehmen — diese Art ist ein jüngerer Synonym von *Bojoeyelus bohemicus*.

Übergangsformen mit während der Ontogenese wechselndem Habitus der Kleinesepten kommen recht häufig vor (*Streptelasma* HALL, 1847, *Brachyelasma* LANG, SMITH & THOMAS, 1940, *Grewingkia* DYBOWSKI, 1873, *Enterolasma* SIMPSON, 1900, *Barrandeophyllum* POČTA, 1902, *Sychnoelasma* LANG, SMITH & THOMAS, 1940, zahlreiche Clisiophyllidae etc.). Die Jugendstadien werden dabei immer durch fehlende, daß heißt sekundär reduzierte Kleinesepten charakterisiert. Dieser Baustil ist demnach im Sinne der HAECKELschen Regel als der ursprüngliche anzusehen, da kaum mit proterogenetisch ablaufenden Entwicklungsvorgängen zu rechnen ist. Dem entspricht die Morphologie von *Primitophyllum* KALJO, 1956, einer der ältesten und primitivsten Rugosen Korallen, die wir gegenwärtig kennen. Die Groß- und Kleinesepten dieser Form sind lediglich unmittelbar am Kelchober- und unteren Rand normal entwickelt, was aus den kräftigen externen Septalfurchen hervorgeht, und werden nur wenig tiefer weitgehend wieder reduziert (innerhalb der Wand sind sie dann natürlich noch zu sehen — IVANOVSKY 1967a, Taf. 26, Fig. 1, äußeres Wanddrittel). Auch aus der Stammesgeschichtlichen Entwicklung der Polycocliidae läßt sich ablesen, daß im Kelch stattfindende Septenreduktionen ein primitives Merkmal sind. Die Plerophyllinae (sensu SCHINDEWOLF 1942) mit zaphrentoidid verlaufender Ontogenese (ohne Septenreduktionen bei den Großsepten) kommen im wesentlichen im Karbon und Perm vor. Tachylasmatinae (sensu SCHINDEWOLF 1942: Pentaphyllinae) mit pentaphylloid ablaufender Ontogenese und demzufolge mit Septenreduktionen (siehe unten) sind dagegen bereits im Unterdevon (Emsium) ungemein häufig, was allerdings noch wenig bekannt ist. Welche Auswirkungen diese Beurteilung des Merkmals sekundär reduzierte — stets vorhandene Kleinesepten für phylogenetische und systematische Vorstellungen bei Rugosa haben wird, ist noch nicht recht abzusehen. Für die Polycocliidae steht schon fest, daß SCHINDEWOLFS (1942) seinerzeit so ausgezeichnet fundierter Gliederungsversuch nicht den tatsächlichen Ablauf der Stammesgeschichte widerspiegelt. Wesentlich erscheint aber vor allem, daß die oft als primitiv gewerteten Cyathaxoniidae (sensu WEYER 1972) nun umgekehrt als progressiv zu gelten haben und das apomorphe Merkmal der schon in frühesten Jugend langen Kleinesepten bereits im Mittelordoviz (*Protizophrentis* YÜ, 1957) erwarben.

4. Zur „anormalen“ Protosepten-Insertion der „Tachylasmatinae“

Eine eigenartige Koralle aus dem irischen Unterkarbon wurde 1919 von CARRUTHERS als neues Genus *Cryptophyllum* beschrieben und den Rugosa zugerechnet, obwohl eine anomale Protosepten-Insertion zu beobachten war, die später auch von HILL (1935, S. 504) für unregelmäßig gehalten wurde. SCHINDEWOLF (1942, S. 52) nannte diesen Insertionsmodus pentaphylloid nach *Pentaphyllum* DE KONINCK, 1872, einem älteren Synonym von *Cryptophyllum* CARRUTHERS, 1919¹⁰),

¹⁰ FLÜGEL (1968, S. 280) verwendet an Stelle von *Pentaphyllum* wieder den Gattungsnamen *Cryptophyllum*, weil „wir vom Typus von *Pentaphyllum* die Ontogenese nicht kennen und, da es sich um ein der Länge nach gespaltenes Exemplar handelt, auch niemals mit völliger Sicherheit wissen werden“. Ein solches Vorgehen ist zunächst einmal inkonsequent, weil die gleiche Unkenntnis der Ontogenese bei der Typus-Art von *Tachylasma* GRABAU, 1922 nicht zur provisorischen Unterdrückung des Genus-Begriffs führte, für den *Prionophyllum* SCHINDEWOLF, 1942 einspringen könnte, falls *Tachylasma cha* GRABAU, 1922 eine zaphrentoidide Septenentwicklung nach Art von *Ufinia* STUCKENBERG, 1895 besitzen sollte. Zum anderen wird eine Gattung nicht durch einen Typus, sondern durch eine Typus-Art definiert. Im Falle von *Pentaphyllum armatum* DE KONINCK, 1872 ist es selbstverständlich möglich, den Bauplan anhand topotypischen Materials aufzuklären, dessen Identität mit DE KONINCKs Original-exemplar sich dann beweisen läßt, wenn sämtliche im Kohlenkalk von Tournai überhaupt vorkommende Rugosa-Arten erfaßt sind.

und hielt ihn für durchgreifend verschieden und scharf gesondert von der zaphrentoididen Einschaltungsweise der Protosepten. Morphologisch wird der Bauplan durch eine erste Anlage von nur fünf (statt der sonst üblichen sechs) Protosepten gekennzeichnet, wobei das Gegenseptum zunächst noch fehlt und auf Grund einer „Entwicklungshemmung“ erst später wesentlich verzögert oder mitunter sogar überhaupt nicht mehr erscheint. Als weiteres Charakteristikum des pentaphylloiden Entwicklungsmodus sah SCHINDEWOLF außerdem noch die Art und Weise an, wie die relativ spät auftretenden Metasepten gebildet werden. Sie erscheinen als kurze leistenförmige Wandvorsprünge und legen sich nicht zaphrentoidid pinnat aneinander. Der markante Unterschied in der frühen Ontogenese diente zur Definition der Unterfamilien Plerophyllinae KOKER, 1924 und Pentaphyllinae SCHINDEWOLF, 1942 (= Tachylasmatinae GRABAU, 1928) im Rahmen der Polycocliidae ROEMER, 1883, deren Systematik durch diese gründlichen morphologischen Studien SCHINDEWOLFS (1942) zum ersten Mal eine scheinbar solide Basis erhielt und so auch von HILL (1956) weitgehend übernommen wurde.

Eine erste begründete Kritik¹¹) erfuhren diese Vorstellungen durch ILJINA (1965). Sie konnte nachweisen, daß bei einigen Formen mit einem typischen pentaphylloiden Jugendstadium in noch früheren Phasen der Ontogenese bereits ein Gegenseptum ausgebildet und mit dem Hauptseptum zu einem „Axialseptum“ verbunden ist. [ILJINA 1965, S. 21, 49, Abb. 17/1–5, Taf. 14, Fig. 6a–b; *Plerophyllum dzulfense* ILJINA, 1962, *Pleramplexus leptoconicus* (ABICH, 1878)]. Diese teilweise korrekten Feststellungen führten die Autorin zu einer radikalen Vereinfachung der Systematik, in der die morphologisch einander entsprechenden generischen Taxa der Plerophyllinae und Pentaphyllinae (sensu SCHINDEWOLF 1942) miteinander synonymisiert wurden. An Stelle von *Plerophyllum* HINDE, 1890 hätte allerdings der ältere Name *Pentaphyllum* DE KONINCK, 1872 verwendet werden müssen, dessen Typus-Art sogar irrtümlich als Typus-Art von *Plerophyllum* ausgegeben wurde.

Andererseits existieren aber tatsächlich Arten, bei denen Querschlitze der Polyparspitze kein Gegenseptum aufweisen [*Pentaphyllum* (*Pentaphyllum*) *hibernicum* (CARRUTHERS, 1919) — CARRUTHERS 1919, Taf. 11, Fig. 1; *Pentaphyllum* (*Tachylasma*) *gracile* SCHINDEWOLF, 1940 — SCHINDEWOLF 1942, S. 202, Abb. 85a]. Daher lehnte FLÜGEL (1968, S. 281) die weite Fassung der Genera bei ILJINA (1965) ab und verwies darauf, daß *Cryptophyllum* und *Plerophyllum* eine völlig verschiedene Septenentwicklung besitzen, sofern man die Typus-Arten im Auge hat. Gewisse Schwierigkeiten im konkreten Einzelfall veranlaßten ihn jedoch zu dem Zugeständnis, daß die Abgrenzung der im Sinne von SCHINDEWOLF (1942) wieder getrennten und für selbständig gehaltenen Unterfamilien und Gattungen mitunter etwas problematisch sei. Bei Berücksichtigung der anderen Kennzeichen des pentaphylloiden Insertionsmodus der Septen (nicht pinnat verwachsene, sondern spät als kurze radial ausgerichtete Wandvorsprünge auftretende Metasepten) müßten meines Erachtens die meisten der von ILJINA (1965) beschriebenen *Plerophyllum*-Arten zu *Pentaphyllum* (*Pentaphyllum*) und ihre *Pleramplexus*-Formen zu *Pentamplexus* gestellt werden, wenn man die SCHINDEWOLFSche Systematik akzeptiert. Offenbar ist die generische Identifizierung aber nicht in

¹¹) Von den anderen stark abweichenden Versuchen einer systematischen Gruppierung der Polycocliidae, Polycocliaceae oder Polycocliina bei SOKOLOV (1960), KABAKOVITICH (1962) und IVANOVSKY (1967b) kann hier abgesehen werden, weil diese Gliederungsschemata die von SCHINDEWOLF (1942) herausgearbeiteten Differenzen in der Ontogenese überhaupt nicht berücksichtigen, sich recht formal nur auf eine Interpretation von Altersstadien stützen und daher im Grunde bloß als Rückschritt auf das System von GRABAU (1928) zu werten sind.

jedem Fall eindeutig, weil die zwei Entwicklungstypen (zaphrentoidid—pentaphylloid) entgegen SCHINDEWOLF (1942) nicht scharf voneinander getrennt sind und deshalb auch nicht grundverschieden sein können. Aus ganz anderen Gründen hatte übrigens BIRENHEIDE (1969, S. 64) angenommen, daß das Gegenseptum bei den Tachylasmatinae an sich vorhanden sein müsse und nur bei der postulierten Entstehung der ersten Spaltsepten völlig in den Gegenseitensepten „aufging“.

Die Frage, ob die Meinung ILJINAS (1965 — zaphrentoidide und pentaphylloide Septenentwicklung sind lediglich Art-Kriterien) oder die Ansicht SCHINDEWOLFS (1942 — beide Insertionsmodi sind radikal verschieden)¹²⁾ richtig ist, kann mit den

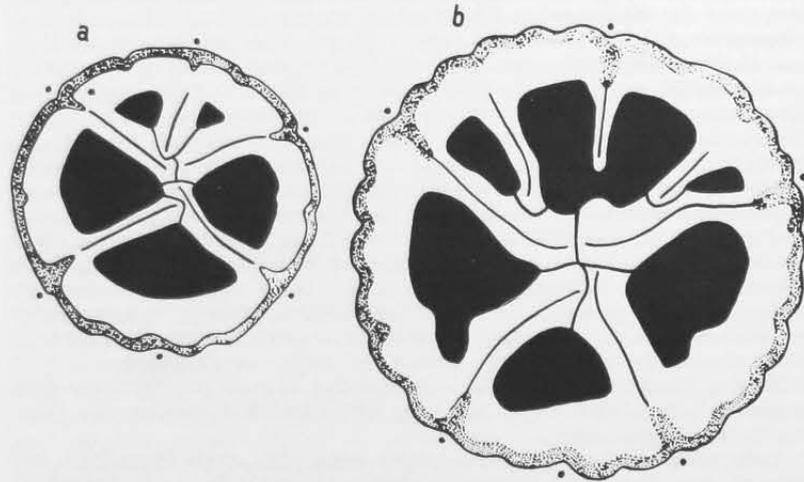


Abb. 7. *Pentaphyllum (Tachylasma) silesiacum* SCHINDEWOLF, 1952; unteres Namur (Arnsbergian, E 2), mariner Gaebler-Horizont der Ostrauer Schichten; Sońnica-Grube (Oehringen-Grube) bei Gliwice (Gleitwitz) in Górny Śląsk (Oberschlesien); Paratypus und Holotypus (Neuzeichnung zu SCHINDEWOLF 1952, Abb. 25a und 24b), Vergr. 25× (Paläont. Abt., Museum für Naturkunde der Humboldt-Univ. zu Berlin)

In beiden Querschliffen sind das Polyparlumen schwarz und die Wand nebst Septen größtenteils weiß angelegt. Die äußere punktierte Wandzone wurde nach der auf Grund der externen Wandstreifung zu postulierenden inneren Struktur abgegrenzt, wobei bei einem sekundären Phänomen wie der Längenabstufung der Septen natürlich etwas schematisch verfahren werden mußte. Die folgenden Septenformeln sind zunächst im Sinne bisheriger Deutungen (interes Kelchbasisbild) und danach für den ehemaligen Kelchrand an der Epithek angegeben (Darstellungswiese nach SCHINDEWOLF 1942, n = Zahl der Großsepten, N = Zahl aller Septen):

a)	$\begin{array}{ c c } \hline 0 & 0 \\ \hline \end{array}$	n = 5 (G fehlt);	$\begin{array}{ c c } \hline 1 & 1 \\ \hline \end{array}$	n = 10
	$\begin{array}{ c c } \hline 0 & 0 \\ \hline \end{array}$	N = 5	$\begin{array}{ c c } \hline 1 & 1 \\ \hline \end{array}$	N = 12
b)	$\begin{array}{ c c } \hline 1 & 1 \\ \hline \end{array}$	n = 9 (G fehlt);	$\begin{array}{ c c } \hline 2 & 2 \\ \hline \end{array}$	n = 16
	$\begin{array}{ c c } \hline 1 & 1 \\ \hline \end{array}$	N = 9	$\begin{array}{ c c } \hline 3 & 3 \\ \hline \end{array}$	N = 25

¹²⁾ Im Hinblick auf die große Bedeutung, die der frühen Septen-Ontogenese zukommt, hat SCHINDEWOLF (1942, S. 54, 60) übrigens konsequenterweise die Pentaphyllinae ausdrücklich nur vorläufig zu den Polyoceellidae gestellt, solange ihre phylogenetische Herkunft noch unbekannt ist. Sollte sich später eine andere Ableitungsmöglichkeit ergeben und sich die Ähnlichkeit mit den Plerophyllinae nur als eine allerdings extrem weitgehende Homöomorphie erweisen, wäre die pentaphylloide Gruppe seiner Meinung nach überhaupt aus der zweifelstfrei mit den Zaphrentoididae (= Hapsiphyllidae) verbundenen Familie Polyoceellidae zu entfernen.

oben bei der Analyse der Kleinsepten-Insertion gewonnenen Erkenntnissen sofort beantwortet werden. Die bisherigen Untersuchungen begingen sämtlich einen schwerwiegenden methodischen Fehler mit der Annahme, daß die Ontogenese des Septalapparats (speziell die Septen-Insertion) einfach aus Serien von Querschliffbildern früher Polyparstadien abgelesen werden könne. Die sich daraus ergebende zweidimensionale Betrachtungsweise berücksichtigt nicht, daß in subtabularen Querschliffen nur die Morphologie der Kelchbasis und damit nur eine einzige und immer dieselbe Ebene aus dem dreidimensionalen, vertikal langgestreckten Kelch überliefert wird. Wenn manche Septen allein in höheren Kelchregionen ausgebildet sind und in unteren Kelchbereichen sekundär durch Einbeziehung in die Wand wieder verlorengingen, muß die übliche Serienschlifftechnik völlig falsche Vorstellungen über die Entwicklung des Septalapparats hervorrufen. Derartige Septenreduktionen im basalen Kelch sind nun ein Charakteristikum der Tachylasmatinae und betreffen hier nicht nur die Kleinsepten, sondern auch die Großsepten.

In Abb. 7 sind zwei charakteristische Jugendstadien eines typischen Vertreters der Tachylasmatinae mit kräftigen und gut erhaltenen Septalfurchen wiedergegeben. Das frühe Stadium von 1,9 mm Durchmesser (Abb. 7a) zeigt fünf Protosepten bei „noch“ fehlendem Gegenseptum und ist bisher immer in dieser Weise interpretiert worden. Bei Beachtung der externen Wandstreifung und der Wachstumsverhältnisse einer Rugosen Koralle ergibt sich jedoch eine ganz andere Deutung. Das Querschliffstadium besaß ursprünglich, als es noch den Kelchrand des Polypars bildete, bereits zwölf Septen (darunter ein wohlentwickeltes Gegenseptum) und nicht nur fünf, wie man aus der internen Situation im Polyparlumen entnehmen könnte. Beim weiteren Höhenwachstum ist das Querschliffniveau ständig in immer tiefere Kelchregionen umgewandelt worden, bis es schließlich seine endgültige morphologische Gestaltung direkt an der Kelchbasis erfuhr. Während dieser Entwicklungsphase trat eine ganz regelmäßig verlaufende Reduktion von Septen ein. Das zugehörige Kelchrandstadium zu dem Kelchbasisbild im Polyparlumen von Abb. 7a hat daher nicht fünf und auch nicht zwölf, sondern schon wesentlich mehr Septen gehabt, deren Zahl sich allerdings nicht genau angeben läßt, weil die exakte Kelchtiefe unbekannt ist (sie kann nur beim Stadium entsprechender juveniler Polypare ermittelt werden). Umgekehrt wissen wir auch nicht konkret, wieviel Septen in dem Kelchbasisstadium noch aktiv waren, das zu dem Kelchrandbild an der äußeren Wandbegrenzung von Abb. 7a gehört. Das gleiche gilt für das etwas spätere Stadium von 2,8 mm Durchmesser (Abb. 7b), wo den internen neun Großsepten der Kelchbasis die externen 16 Großsepten und neun Kleinsepten einer früheren (!) Kelchrandlage gegenüberstehen.

Diese Verhältnisse demonstrieren recht deutlich, daß eine Angabe über die Anzahl der Septen bei einem bestimmten Polypardurchmesser bei Tachylasmatinae nur dann von Wert ist, wenn das Bezugsniveau (Kelchrand bis Kelchbasis) eindeutig definiert ist. Es ist daher ungemein wichtig zu wissen, ob ein Querschliff gänzlich oder teilweise subtabular oder supratubular liegt. Das Fehlen entsprechender Angaben kann leicht zu Fehldeutungen führen. Beispielsweise ist die Zuordnung eines Polypars (FLÜGEL 1968, S. 291, Abb. 6) zu *Pleramplexus* (oder *Pentamplexus*) nur gerechtfertigt, wenn sich der Schliff von Abb. 6/10 unterhalb des Kelchbodens befindet; liegen die Schliffe von Abb. 6/6–10 dagegen supratubular, muß das Exemplar zu *Plerophyllum* (oder *Pentaphyllum*) gestellt werden.

Die Tachylasmatinae sind so zu deuten, daß ihr Gegenseptum wie das aller anderen Rugosa im Sinne des KUNTHschen Gesetzes zusammen mit dem Hauptseptum zuerst inseriert wird und stets vorhanden ist. Sein Fehlen in einzelnen

subtabularen Polyparabschnitten ist eine sekundäre Erscheinung und beruht auf einer Septenreduktion in den unteren, nicht aber in den oberen Partien des Kelchs. Das gilt auch für die sich verzögert einstellenden ersten Metasepten, deren pentaphylloide Ausbildung letztlich auf die gleiche Ursache, nämlich ein geringes radiales Längenwachstum der Septen an der Kelchbasis zurückzuführen ist, wo sonst normalerweise bei den zaphrentoididen Formenkreisen eine axiale Septenverbindung zustandekommt. Der zaphrentoidide und der pentaphylloide Bauplan sind demnach nicht in der Insertionsweise, sondern nur im Verhalten der Septen bei dem sich anschließenden Wachstum verschieden. Beide Ausbildungen gehen zudem fließend ineinander über und gleichen darin den Kleinsepten, bei denen auch kein scharfer Trennstrich zwischen der serialen und der sogenannten „zyklischen“ Anordnung zu ziehen ist. SCHINDEWOLF (1942) Konzeption, die den pentaphylloiden und den zaphrentoididen Insertionsmodus als zwei grundverschiedene, vermutlich nur aus einer gemeinsamen Wurzel kommende Entwicklungslinien ansah, erweist sich so als inkorrekt. Stattdessen ist der Auffassung zuzustimmen, daß Plerophyllinae und Pentaphyllinae (sensu SCHINDEWOLF) eine phylogenetische Einheit bilden, wobei jetzt allerdings ganz andere Motive als bei LJINA (1965) für ein solches Urteil ausschlaggebend sind.

Für die Systematik der Polycœliidae hat das weitreichende Konsequenzen, denen hier nicht im einzelnen nachgegangen werden kann. Künftig läßt sich nur noch eine Unterfamilie Plerophyllinae KÖKER, 1924 anerkennen, mit der die Pentaphyllinae = Tachylasmatinae zu vereinen sind. *Plerophyllum* ist mit *Pentaphyllum*, *Tachylasma* mit *Ufimia* und *Pentamplexus* mit *Pleramplexus* congenerisch, aber auf Subgenus-Ebene sicherlich noch unterscheidbar. Eine wirklich befriedigende Gliederung der Subfamilie erfordert noch intensive Detailstudien, weil gegenwärtig zu wenig über die verschiedenen wirksamen Trends und über die phylogenetische Differenzierung der artenreichen Gruppe bekannt ist. Nach den ältesten Vertretern — *Pentaphyllum* (*Oligophyllum*) ПОЧТА, 1902 im Unterdevon — müssen ein extrem tiefer Kelch, zahlreiche Septenreduktionen im unteren Kelchbereich und ein langes Hauptseptum als plesiomorphe Merkmale gelten. Unverständlich bleibt dann aber, weshalb *Ufimia* mit zaphrentoidider Septenentwicklung und mit verkürztem Hauptseptum schon im Devon vor dem uns bekannten Einsetzen von *Plerophyllum* existierte. Stammesgeschichtlich noch nicht recht deutbar sind hier auch die offensichtlichen Beziehungen zu einigen *Zaphrentites*-Arten [*Z. brevissepta* HUDSON, 1941, *Z. disjunctus* (CARRUTHERS, 1910)], die bisher als Endglieder einer von *Zaphrentites delanoui* (EDWARDS & HAIME, 1851) ausgehenden karbonischen Entwicklungsreihe aufgefaßt wurden und deshalb nicht gut zu einem monophyletischen und älteren Genus *Ufimia* überleiten können.

Innerhalb der Polycœliinae gibt es übrigens ebenfalls zaphrentoidide und in Analogie zum pentaphylloiden Bauplan dort nun „tetraphyllide“ (= hexalasmatoide) Formen, was SCHINDEWOLF (1942, S. 64, 177) bereits andeutete. Die älteste dieser Korallen stammt aus dem Ludlow (cf. *Pseudocryptophyllum* sp. A. SUTHERLAND 1965); aus dem Karbon wäre *Tetralasma* SCHINDEWOLF, 1942, und aus dem Perm *Hexalasma* SOSHINA, 1928 zu nennen. Ihr Septalapparat weist ähnliche Septenreduktionen im tiefen Kelch auf, die in dieser Unterfamilie auch die Kleinsepten und die Metasepten, von den Protosepten aber nicht das Gegenseptum, sondern höchstens die Gegenseitensepten betreffen. Dem Vorgehen bei den Plerophyllinae (incl. Tachylasmatinae) entsprechend sind die im weitesten Sinne *Polycœlia*-artigen Genera natürlich nun auch in einer Unterfamilie (Polycœliinae ROEMER, 1883) zu vereinen und nicht zum Teil noch einer zweiten Unterfamilie (Hexalasmatinae SOKOLOV, 1960) zuzuordnen.

Über einen eigentümlichen Fall eines verzögert erscheinenden Hauptseptums bei *Nalivkinella echoense* OLIVER, 1964 hat OLIVER (1964) berichtet. Das angebliche Fehlen des Hauptseptums in frühen Entwicklungsstadien („brevic“ and „early neanic“ stage) hat aber auch hier nichts mit einer Insertion zu tun, sondern beruht auf dem entgegengesetzten Vorgang einer Septenreduktion. Winzige Kleinsepten-artige Wandvorsprünge, die das Hauptseptum ver-

körpern, sind in Abb. 1/6, 8, 9 bei OLIVER (1964) zu sehen. In einem der Schlibfbilder (Taf. 137, Fig. 7) ist das Hauptseptum klar innerhalb der Wand erkennbar. Es muß in oberen Kelchbereichen, von denen keine Querschliffe vorgelegt wurden, stets aktiv gewesen sein.

Einige Tachylasmatinae des Perms sollen die streng seriale Metasepten-Insertion stellenweise aufgegeben und in Richtung auf eine für die Scleractinia typische zyklische Einschaltungsweise umgewandelt haben. Entsprechende Beispiele, auf die sich auch LJINA (1965, S. 27) und SCHOUPPE & STACUL (1966, S. 27) berufen, hat SCHINDEWOLF (1942, S. 199, 203, 206, 214, Abb. 85, 86, 89) erwähnt: *Pentaphyllum* (*Tachylasma*) *beyrichi* (ROTHPLETZ, 1892), *Pentaphyllum* (*Tachylasma*) *ponderosum* SCHINDEWOLF, 1942, *Pentaphyllum* (*Tachylasma*) *gracile* SCHINDEWOLF, 1940, *Pentamplexus simulator* SCHINDEWOLF, 1940. Hier kommt es vor, daß in einer Querschliffserie ein zweites oder drittes Metaseptum mitunter schon eher als das erste oder zweite des gleichen Quadranten auftaucht. Trotzdem kann dabei nicht, wie es bisher getan wurde, von einem Durchbrechen des KUNTSCHEN Gesetzes die Rede sein, weil in Wahrheit Septenreduktionen vorliegen. Bei allen bekanntgewordenen Fällen handelt es sich bezeichnenderweise immer um „Tachylasmatinae“ (sensu SCHINDEWOLF 1942), für die der Verlust von Septen im basalen Kelch geradezu typisch ist. Die Erscheinung hängt demnach überhaupt nicht mit einer Septen-Insertion zusammen. Eines von vielen Kriterien, mit denen SCHINDEWOLF (1942) die heute wohl meist für einigermaßen erwiesen gehaltene Abstammung der Scleractinia von den Rugosa zu belegen glaubte, entfällt daher. Daß auch alle anderen „Beweise“ für einen solchen phylogenetischen Zusammenhang keineswegs stichhaltig sind und einige weitere schwerwiegende methodische Irrtümer enthalten, soll später in anderem Zusammenhang dargelegt werden.

Zusammenfassung

Einige herkömmliche Vorstellungen grundlegender Art über die Morphologie und Genese des Skeletts Rugoser Korallen werden kritisch analysiert und verworfen. Beim Höhenwachstum der Rugosa und auch der Scleractinia und Tabulata löst sich der Weichkörper nicht immer wieder von seiner Skelettunterlage und wandert anschließend keineswegs ständig diskontinuierlich aufwärts. Der Polyp verbleibt vielmehr in situ und wird in dem Maße proximal atrophiert, wie er distal weiterwächst. Die Kleinsepten-Insertion der Rugosa findet stets in alternativ-serialer Weise nach dem Beispiel von *Cyathaxonia* statt. Bei der sogenannten zyklischen Kleinsepten-Insertion handelt es sich nicht, wie bisher angenommen, um einen ganz andersartigen zweiten Einschaltungsmodus, sondern um eine von der Septenentstehung völlig unabhängige sekundäre Erscheinung, die durch in basalen Kelchbereichen stattfindende Septenreduktionen hervorgerufen wird.

Das gleiche Phänomen der Rückbildung von Septen im unteren, nicht aber im oberen Kelch ist für Polycœliidae mit pentaphylloider und hexalasmatoider Ontogenese des Septalapparats charakteristisch und betrifft dort neben den Kleinsepten auch noch die Großsepten. Die zaphrentoidide Septenanordnung der Plerophyllinae hat sich allmählich aus dem pentaphylloiden Bauplan der Tachylasmatinae entwickelt, deren Gegenseptum dem KUNTSCHEN Gesetz folgend stets vor den Gegenseitensepten gebildet wurde und nicht etwa verzögert inseriert ist. Die einigen permischen Tachylasmatinae zugeschriebenen, angeblich in Richtung auf die zyklische Septeneinschaltung der Scleractinia tendierenden Abweichungen von der normalen serialen Metasepten-Insertion müssen ebenfalls umgekehrt als Septenreduktionen gedeutet werden.

Ontogenetische Rugosa-Studien, die nur mit Hilfe der Serienschlifftechnik angestellt werden, sind methodisch verfehlt und vermitteln lediglich grobe Anhaltspunkte, solange sie

nicht parallel dazu den Kelchbau untersuchen. Subtabulare Bereiche einer Rugosen Koralle überliefern prinzipiell nur die Morphologie der Kelchbasis und können über die Gestalt der mittleren und oberen Kelchregion keine Auskunft geben.

Summary

Some conventional, though erroneous basic ideas concerning morphology and genesis of the Rugose coral skeleton are critically reviewed. During vertical growth of Rugosa, Scleractinia, and Tabulata, soft parts do not repeatedly detach from their skeletal base and do not shift upward again and again. On the contrary, individual polyps remain in situ, increase distally and become atrophied proximally.

Rugose corals are characterized by only one type of insertion of minor septa, proceeding in the serial and retro-alternate manner well known from *Cyathaxonia*. A presumed second mode of cyclic insertion of minor septa is a feature quite independent on any septal insertion; just in the other way, it is caused by secondary reduction of minor septa in lower calicular regions. Minor septa always present in the upper parts of the calice, where insertion takes place, disappear in its lower parts, where they become incorporated into the wall due to secondary deposition of stereoplasma.

The same phenomenon of reduced both minor and major septa occurs in Polycœliids with pentaphylloid and hexalasmatoïd septal ontogenesis. The plesiomorphic pentaphylloid juvenile septal pattern of Tachylasmatinae gave rise to the apomorphic zaphrentoidid juvenile septal pattern of Pterophyllinae. The counter septum of Tachylasmatinae is inserted prior to the two counter lateral septa and always remains active in distal calicular parts. Several Permian Tachylasmatinae are said to have irregularities in the normal septal insertion, which indicate a transition from the pinnate Rugosan type to the cyclic Scleractinian type. In fact, these species do not break the law of Kunth, the cause of their apparent anomaly being not septal insertion, but septal reduction.

Serial sliding technics of juvenile Rugosan corallite parts are an unsuitable method to reveal ontogenetic developments, unless the total vertical calicular configuration will be studied simultaneously. Subtabular regions of a Rugose coral are nothing but the record of only that morphology which is present at the immediate bases of all the successive calices ever produced by the individual. It is absolutely impossible to learn anything about the shape of middle and upper calicular regions directly from sections cut in subtabular corallite parts.

Резюме

Некоторые общепринятые основные представления о морфологии и генезисе скелета рогозовых кораллов подвергаются критическому анализу и в итоге отвергаются. При высотном росте Rugosa, а также Scleractinia и Tabulata мягкое тело не отрывается постоянно от своего скелетного основания, чтобы затем постоянно прерывистым образом перемещаться вверх. На самом деле полли остаются in situ и проксимальная часть его атрофируется в той степени, в какой растет его дистальная часть.

Инерция малых септ рогозовых кораллов происходит всегда по чередующемуся сериальному способу по примеру *Cyathaxonia*.

Если раньше считали, что так называемая циклическая инерция септ представляет собой совершенно иной, второй способ закладки септ, то на самом деле она является совершенно независимым от образования септ, вторичным явлением, названное редукцией септ в базальных участках чашки.

То же самое явление редукции септ и чашек, а не в верхней части чашки является характерным для Polycœliidae с пентафиллоидным и гексаласматоидным онтогенезом септального аппарата и она здесь касается не только малых септ, но распространяется также на крупные септы. Цафрентоидное расположение септ Pterophyllinae постепенно происходило от пентафиллоидного типа строения Tachylasma-

tinæ, противоположная септа которых, следуя закону Кунта, образовалась раньше соседних с противоположной септ и не является западной инерцией. Приписанные некоторым пермским представителям Tachylasmatinae отклонения от нормальной сериальной инерции метасепт, тецирующие якобы в циклическому включению септ Scleractinia, также необходимо считать редукцией септ.

Проведение онтогенетических исследований рогозовых кораллов лишь с помощью эти изготовления серийных шлифов автор считает методической ошибкой. Они дают только примерные представления, если параллельно не изучается строение чашки. Изучение субтабулярных участков рогозового коралла способствует принципиально только получению данных о морфологии базиса чашки, а морфология среднего и верхнего участков чашки, таким образом остается неизвестной.

Literatur

- ALLOTTICAC, J.: Recherches sur le développement du squelette chez des Madréporaires. — Bull. Soc. Géol. France, 7, 1, 678—686, 3 Abb., Paris 1959.
- BIRENHEIDE, R.: Der Holotypus von *Latusastra valvata* (Scleractinia, Oberer Jura). — Senck. leth., 50, 1, 57—66, 10 Abb., Frankfurt a. M. 1969.
- BROWN, T. C.: Studies on the Morphology and Development of Certain Rugose Corals. — Ann. New York Acad. Sci., 19, 3, 45—97, 26 + 22 + 19 Abb., New York 1969.
- BUSCH, D. A.: An ontogenetic study of some Rugose Corals from the Hamilton of Western New York. — J. Paleont., 15, 4, 392—411, 73 Abb., Tulsa (Okla.) 1941.
- CARRUTHERS, R. G.: *Lophophyllum* and *Cyathaxonia*: Revision notes on two genera of Carboniferous Corals. — Geol. Mag., n. Ser., 5, 10, 49—56, 5 Abb., Taf. 3, London 1913. — A Remarkable Carboniferous Coral. — Geol. Mag., 56, 436—441, 6 Abb., Taf. 11, London 1919.
- CHEVALIER, J.-P.: Contribution à l'étude du développement du plan de Pourtalès chez les Eupsammidae (Madréporaires), cas de *Balanophyllia italica* MICH. sp. — Bull. Soc. Géol. France, 7, 1, 691—696, 5 Abb., Paris 1959.
- COPE, G. R.: The Insertion of Septa in the Later Growth Stages of Clisiophyllid Corals. — Geol. Mag., 93, 233—241, 5 Abb., Taf. 9, Hertford 1956.
- The Insertion of Septa in the Later Growth Stages of *Palaeosmilia murchisoni* (Edwards and Haime). — Geol. Mag., 94, 465—471, 3 Abb., Taf. 15, Hertford 1957.
- CUIE, J.-P.: Etude ontogénique de quelques Madréporaires Caryophyllidae actuels et fossiles. — Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., C, 16, 3, 101—156, 6 Abb., 7 Taf., 16 Textaf., Paris 1968.
- DUERDEN, J. E.: The Coral *Siderastrea radians* and its postlarval development. — Publ. Carnegie Inst., 20, V + 130 S., 13 Abb., 11 Taf., Washington 1904.
- The Morphology of the Madreporaria. VIII. The Primary Septa of the Rugosa. — Ann. Mag. Nat. Hist., 7, 18, 226—242, 21 Abb., London 1905.
- DURHAM, J. W.: Ontogenetic stages of some simple corals. — Univ. Calif. Publ., Bull. Dep. Geol. Sci., 28, 6, 137—172, 17 Abb., Taf. 4—5, Berkeley — Los Angeles 1949.
- DYBOWSKI, W.: Monographie der Zoantharia sclerodermata rugosa aus der Silurformation Estlands, Nord-Livlands und der Insel Gotland. — Arch. Naturkde. Liv-, Est- u. Kurlands, Ser. 1, 5, 257—414, Taf. 1—2, Dorpat 1873.
- EASTON, W. H.: New Subclass of Paleozoic Corals. — Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., 68, 22, New York 1962.
- EDWARDS, H. M.: Histoire naturelle des Coralliaires ou Polytypes proprement dits. — Libr. Encycl. Roret, I, XXXIV + 326 S., Atlas, 31 Taf., Paris 1857.
- EDWARDS, H. M., & J. HAIME: Recherches sur les Polyptiers. 1. Observations sur la structure et le développement des polyptiers en général. — Ann. Sci. natur., Sér. 3, Zool., 9, 37—89, Taf. 4—6, Paris 1848.
- FABROT, L.: Affinités des Tétracoraliaires et des Hexacoraliaires. — Ann. Paléont., 4, 69 bis 108, 24 Abb., Paris 1909.

- FLÜGEL, H.: Korallen aus der oberen Neesen-Formation (Dzhulf-Stufe, Perm) des zentralen Elburz (Iran). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **130**, 3, 275–304, 10 Abb., Taf. 25, Stuttgart 1968.
- GEITZ, H.: Über die Entwicklung des Septalapparates bei den paläozoischen Rugosen und bei lebenden Korallen. — Z. induct. Abstamm.- u. Vererbungslehre, **21**, 4, 201–215, 16 Abb., Berlin 1919.
- GILL, G. A.: Quelques précisions sur les septes perforés des Polypiers mésozoïques. — Mém. Soc. Géol. France, n. Sér., **106**, 55–81, 8 Abb., Taf. 5–12, Paris 1967.
- GRABAU, A. W.: Palaeozoic corals of China. Part I. Tetrastepata. 2. — Palaeont. Sinica, B, **2**, 2, 175 S., 22 Abb., 6 Taf., Peking 1928.
- HILL, D.: British Terminology for Rugose Corals. — Geol. Mag., **72**, 481–519, 21 Abb., London 1935.
- Rugosa, Heterocorallia. — In R. C. MOORE: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata, F 233–F 327, Abb. 165–221, Univ. Kansas Press, Lawrence (Kan.) 1956.
- HUDSON, R. G. S.: The development and septal notation of the Zoantharia Rugosa (Tetracorallia). — Proc. Yorkshire Geol. Soc., **23**, 68–78, 7 Abb., Wakefield 1936.
- On the Lower Carboniferous Coral *Permia cavernula* sp. n. — Ann. Mag. Nat. Hist., **11**, **10**, 361–368, 3 Abb., Taf. 4, London 1943.
- ILJINA, T. G.: Tetracoralien des oberen Perm und der unteren Trias des Transkaukasus. — Tr. Paleont. Inst. AN SSSR, **107**, 104 S., 36 Abb., 20 Taf., Moskau 1965 [russ.].
- IVANOVSKY, A. B.: Morphogenese des Septalapparats der ordovizischen und silurischen Rugosa. — Sammelband; Neue Daten zur Biostratigraphie des unteren Paläozoikums der Sibirischen Plattform; Inst. Geol. Geofiz. Sibir. Otd. AN SSSR, **117**–**143**, 14 Abb., Taf. 26 bis 28, Moskau 1967 [1967a] [russ.].
- IVANOVSKY, A. B.: Studien über frühkarbonische Rugosa. — Inst. Geol. Geofiz. Sibir. Otd. AN SSSR, **92** S., 22 Abb., 22 Taf., Moskau 1967 [1967b] [russ.].
- KABAKOVITCH, N. V.: Subordo Polycoculina. — In: Osnovy Paleontologii, vol. Porifera, Archaeocyatha, Coelenterata, Vermes, 324–327, Abb. 68–75, Taf. 13, Moskau 1962 [russ.].
- KAESTNER, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. I. Wirbellose. I. Protozoa, Mesozoa, Parazoa, Coelenterata, Protozoa ohne Mandibulata. — XVI + 845 S., 660 Abb., VEB Verl. G. Fischer, 2. Aufl., Jena 1965.
- KALJO, D. L.: Rugosa. — In D. L. KALJO & E. KLAAMANN, The fauna of the Portrane limestone. III. The Corals. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., **10**, no. 11, 413–434, 1 Abb., 4 Taf., London 1965.
- KING, W.: A Monograph of the Permian Fossils. — Palaeontogr. Soc., XXXVII + 258 S., 28 Taf., London 1850.
- KÖCH, G. v.: Das Skelett der Steinkorallen. — Festschr. C. GEGENBAUR, **2**, 251–276, 23 Abb., 1 Taf., Leipzig 1896.
- KULLMANN, J.: Rugose Korallen der Cephalopodenfazies und ihre Verbreitung im Devon des südöstlichen Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). — Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., **1965**, **2**, 136 S., 21 Abb., 7 Taf., Wiesbaden 1965.
- KUSTH, A.: Beiträge zur Kenntnis fossiler Korallen. 2. Das Wachstumsgesetz der Zoantharia rugosa und über *Calceola sandalina*. — Z. deutsch. geol. Ges., **21**, 647–688, 3 Abb., Taf. 18 bis 19, Berlin 1869.
- LANG, W. D.: Discussion. — In O. H. SCHINDEWOLF, On the genotype and septal development of the coral genus *Petraia* Münster, Quart. J. Geol. Soc., **87**, 649, London 1931.
- LECOMTE, M.: Madréporaires paléozoïques. — In J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, I, 419–538, 154 + 75 Abb., Verl. Masson, Paris 1952.
- LINDSTRÖM, G.: Silurische Korallen aus Nord-Rußland und Sibirien. — Bihang Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., **6**, 18, 24 S., 1 Taf., Stockholm 1882.
- Beschreibung einiger oberilurischer Korallen aus der Insel Gotland. — Bihang Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., **21**, 4, 7, 50 S., 3 Abb., 8 Taf., Stockholm 1896.
- LUDWIG, R.: Zur Palaeontologie des Ural's. Actinozoen und Bryozoen aus dem Carbon-Kalkstein im Gouvernement Perm. — Palaeontographica, **10**, 3–4, 179–226, Taf. 20–37, Cassel 1862.

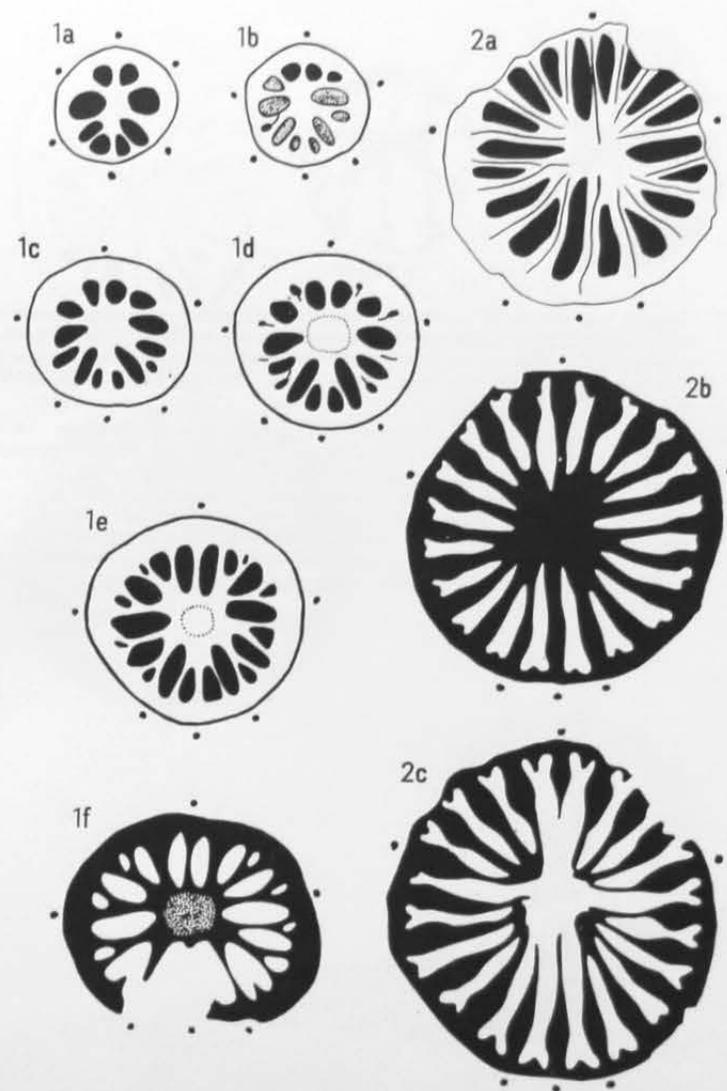
- MATTHAL, G.: A revision of the recent colonial Astracidae possessing distinct corallites. — Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, Zool., **17**, 1, 1–140, 38 Taf., London 1914.
- MONTY, C.: Recherches paléocécologiques dans le V2a de la région „Huy-Moha“. — Ann. Soc. Géol. Belg., **86**, Bull., 8, B407–432, 3 Abb., 2 Taf., 2 Tab., Liège 1964.
- MÜLLER, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie. II. Invertebraten. I. Protozoa–Mollusca. — XV + 574 S., 712 Abb., Verl. G. Fischer, 2. Aufl., Jena 1963.
- OLIVER, W. A. jr.: A new species of the Rugose coral genus *Nalirkinella* from the Middle Devonian of Eastern Pennsylvania. — J. Paleont., **38**, 5, 866–876, 2 Abb., Taf. 137–139, Tulsa (Okla.) 1964.
- PICKETT, J.: Untersuchungen zur Familie Phillipsastreidae. — Senckenberg. Lethaea, **48**, 1, 1–89, 19 Abb., 1 Tab., 7 Taf., Frankfurt a. M. 1967.
- RÓZKOWSKA, M.: Famennian Tetracoralloid and Heterocoralloid fauna from the Holy Cross Mountains (Poland). — Acta Paleont. Polonica, **14**, 1, 187 S., 72 Abb., 2 Tab., 8 Taf., Warschau 1969.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Über die Symmetrie-Verhältnisse der Steinkorallen. — Palaeont. Z., **12**, 3–4, 214–263, 60 Abb., Berlin 1930.
- On the genotype and septal development of the coral genus *Petraia* Münster. — Quart. J. Geol. Soc., **87**, 630–649, 18 Abb., Taf. 52, London 1931.
- Zur Kenntnis der Polycocellen und Pterophyllen. Eine Studie über den Bau der „Tetrakorallen“ und ihre Beziehungen zu den Madréporarien. — Abh. Reichsanst. Bodenforsch., N. F., **204**, 324 S., 155 Abb., 36 Taf., Berlin 1942.
- Korallen aus dem Oberkarbon (Namur) des oberschlesischen Steinkohlen-Beckens. — Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., **1952**, **4**, 143–227, 29 Abb., 2 Taf., Wiesbaden 1952.
- SCHOUPPE, A. v., & P. STACUL: Säulchenlose Pterocorallia aus dem Perm von Indonesien-Timor (mit Ausnahme der Polycocelidae). Eine morphogenetische und taxonomische Untersuchung. — Palaeontographica, Suppl., **4**, 5, 4, 197–359, 41 Abb., 5 Beil., Taf. 9–13, Stuttgart 1959.
- Morphogenese und Bau des Skelettes der Pterocorallia. — Palaeontographica, Suppl., **11**, 186 S., 132 Abb., 8 Tab., 6 Taf., Stuttgart 1966.
- Zur Bildung der Septen und Mesenterien bei den Pterocorallia. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **130**, 1, 47–77, 11 Abb., Taf. 9, Stuttgart 1968.
- SMITH, S.: Discussion. — In O. H. SCHINDEWOLF, On the genotype and septal development of the coral genus *Petraia* Münster, Quart. J. Geol. Soc., **87**, 648–649, London 1931.
- Upper Devonian Corals of the Mackenzie River Region, Canada. — Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., **59**, VIII + 136 S., 35 Taf., New York 1945.
- SOKOLOV, B. S.: Permische Korallen des südlichen Teils des Omolonsker Massivs. — Tr. VNIGRI, **154**, Paleont. Sb., **2**, 38–77, 2 Abb., Taf. 1–3, Leningrad 1960 [russ.].
- SORAPPE, J. E.: Microstructure and formation of dissepiments in the skeleton of the recent *Scleractinia* (hexacorals). — In H. K. ERBEN (edit.), Biomineralisation. Forschungsberichte, hrg. Komm. Biokristall-Forsch. Akad. Wiss. Lit., Mainz, **2**, 1–22, 6 Abb., 6 Taf., (Schattauer) Stuttgart, New York 1970.
- SOSHRINA, E. D.: Subclassis Tetracorallia. Allgemeiner Teil. — In: Osnovy Paleontologii, vol. Porifera, Archaeocyatha, Coelenterata, Vermes, 286–305, Abb. 1–49, Moskau 1962 [russ.].
- STUMM, E. C., & J. L. WATKINS: The Metriophyllid coral genera *Stereolasma*, *Amplesiphyllosum*, and *Stewartophyllum* from the Devonian Hamilton group of New York. — J. Paleont., **35**, 3, 445–447, Taf. 58, Tulsa (Okla.) 1961.
- TCHERNYCHEV, B. I.: Presence of an extraneous body in the inner cavity of a coral. — Annu. Soc. Paléont. Russie, **8**, 148–149, Taf. 11, Leningrad 1930 [russ.].
- VOJNOVSKY-KRIEGER, K. G.: Zur Morphologie der Tetrakorallen (Rugosa). — Annu. Soc. Paléont. Russie, **7**, 99–104, Taf. 7, Leningrad 1928.
- Zur Kenntnis des inneren Baues der Korallen Rugosa (Eine Kritik der Theorie der Septalkegel). — Bull. Acad. Sci. URSS, Ser. 7, cf. sci. phys.-math., **1930**, no. 4, 311–330, 10 Abb., 1 Taf., Leningrad 1930.

- VINOVOVSKY-KRIEGER, K. G.: Über die Dynamik der Entwicklung des Septalapparats in der Ontogenese der Tetracorallen. — Bjull. Mosk. ob. isp. priir., n. Ser., 59, otd. geol., 29, 5, 51—64, 11 Abb., 1 Tab., Moskau 1954 [russ.].
- VOLLBRECHT, E.: Die Entwicklung des Septalapparates bei *Semiophyllum*. Ein Beitrag zur Entwicklung des Septalapparates der Rugosen. — N. Jb. Min. Geol. Paläont., Beil.-Bd., 59, 1—30, 2 Abb., Taf. 1—4, Stuttgart 1928.
- WEDEKIND, R.: Coelenterata (Paläontologie). — Handwörterb. Naturwiss., 2, 774—788, 19 Abb., Verlag G. Fischer, 2. Aufl., Jena 1933.
- WEISSERMEL, W.: Korallen aus dem Unterdevon des östlichen und westlichen Schiefergebirges Thüringens. — Z. deutsch. geol. Ges., 93, 4—5, 163—212, 5 Abb., Taf. 5—7, Berlin 1941.
- WELLS, J. W.: Scleractinia. — In R. C. MOORE, Treatise in Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata, F 328—F 444, Abb. 222—339, Univ. Kansas Press, Lawrence (Kan.) 1956.
- The Formation of Dissepiments in Zoantharian Corals. — In K. S. W. CAMPBELL (edit.), Stratigraphy and Palaeontology. Essays in Honour of Dorothy Hill, Austral. Nat. Univ. Press, 17—26, Abb. 5, Taf. 1—2, Canberra 1969.
- WEYER, D.: The Middle Tournaisian Rugose Coral *Zaphrentis delepini* VAUGHAN 1915 (with stratigraphic context by R. CONIL). — Bull. Soc. Belge Géol., Paléont. Hydrol., 79, 1, 55—83, 3 Abb., 7 Taf., 1 Texttaf., Brüssel 1970.
- Rugosa (Anthozoa) mit biforem Tabularium. — Jb. Geol., 4, Berlin 1972 [im Druck].
- Über den Ursprung der Calostyliidae ZITTEL 1879 (Anthozoa Rugosa, Ordoviz—Silur). — Freiburger Forsch.-H., C, Leipzig 1973 [im Druck].
- WRIGHT, A. J.: Notes on Tetracoral morphology. — J. Paleont., 43, 5, 1232—1236, 2 Abb., Tulsa (Okla.) 1969.
- YÜ, C. C.: Über die Beziehungen des Genus *Cystophrentis* zu den Hexacorallen und die Errichtung der Ordnung Mesocorallia YÜ (ord. nov.) und der Familie Cystophrentidae YÜ (fam. nov.). — Acta Palaeont. Sinica, 11, 3, 307—318, 5 Abb., 1 Taf., Peking 1963 [chines. m. russ. Rés.].

TAFEL I

Bild 1. Seriale Kleinsepten-Insertion — „*Syringaxon*“ nov. sp.; Untertournai (*Gattendorfiä*-Stufe); oberes Mühlthal südlich Saalfeld, Thüringisches Schiefergebirge (Nr. S 41 der Privatsammlung BARTZSCH, Saalfeld); Vergr. 30× (a), 25× (b—e), 20× (f); subtabulare Interseptalräume lediglich in a und b vorhanden (schwarz), alle übrigen Interseptalräume supratabular; Aulos (calicular pit) in d—f mit Stereoplasma kontinuierlich ausgefüllt, stets ohne Tabulae

Bild 2. „Zyklische“ Kleinsepten-Insertion — *Fasciculophyllum* sp. cf. *nodosum* (SMYTH, 1915); Kohlenkalk des Oberen Untervisé (V 1b) oder des Unteren Mittelvisé (V 2a); Kapfenberg bei Göschitz unweit Zeulenroda, Thüringisches Schiefergebirge (Nr. K. 51., Paläont. Abt., Museum für Naturkunde der Humboldt-Univ. zu Berlin); Vergr. 12× (a) und 7× (b—c); Interseptalräume von a subtabular, von b und c supratabular



TAFEL II

Bild 1. Übergang von serialer zu „zyklischer“ Kleinsepten-Insertion (scheinbar verzögert serielle Einschaltung der Kleinsepten) — *Sychnoelasma* nov. sp. aff. *konincki* (EDWARDS & HAIME, 1851); Obertournai oder Unteres Unterwisé; ehemaliger Steinbruch von Quenon bei Saint-Aubin-d'Aubigne (Ille-et-Vilaine, Bretagne) (Nr. X 4164, Zentr. Geol. Inst. Berlin); Vergr. 20× (a–c) und 9× (d)

Bild 2. Übergang von serialer zu „zyklischer“ Kleinsepten-Insertion („zyklische“ Einschaltung der Kleinsepten mit Ausnahme der schon früh angelegten zwei Kleinsepten am Gegenseptum) — *Salceclasma delepini* (VAUGHAN, 1915); Oberes Mitteltonnai (Calcaire de Landelies, Tn 2b); Aufschluß an der Samme-Begradigung NNE Feluy (a) und Steinbruch NNE Mévergnies (b–c), Mulde von Namur (Belgien); Querschliffe verschiedener Entwicklungsstadien von drei Individuen (Nr. 526, 523 und 527 der Coll. COXILL, Geol. Inst. Univ. Louvain) — a) Schliff in der unteren (subtabularen) Polyparhälfte, Vergr. 20×; b) Schliff im unteren Kelchbereich, Vergr. 9×; c) Schliff nahe am Kelchoberrand, Vergr. 5×

