

Combophyllidae (Anthozoa, Rugosa) im Mitteldevon des Thüringer Schiefergebirges¹

Von DIETER WEYER, Berlin

1. Einleitung

Discoide Rugosa, die konventionell (sensu HILL 1956) den Familien Hadrophyllidae NICHOLSON, 1889, und Palaeocyclusidae DYBOWSKI, 1873, zugeordnet werden, zählen meist zu den ausgesprochenen Raritäten in Korallen-Faunen des Silur, Devon und Karbon, obwohl an einigen wenigen Fundorten der Welt bestimmte Arten dieses Formenkreises massenhaft vorkommen. Dementsprechend sind zwar unsere Kenntnisse zur Morphologie einzelner Genera, etwa *Palaeocyclus* EDWARDS & HAIME, 1849, *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1868, oder *Gymnophyllum* HOWELL, 1945, ausreichend und mitunter sogar hervorragend, über die gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen fast aller discoiden Rugosa-Gattungen und über deren phylogenetische Ableitung von anderen Familien wissen wir dagegen kaum etwas, so daß auch eine fundierte systematische Gruppierung zwangsläufig noch aussteht.

Besonderes Interesse verdienen die „Hadrophyllidae“ außerdem aus zoologischer Sicht, weil unter ihnen die bis vor kurzem einzigen Rugosa existieren, deren Skelett beinahe oder tatsächlich vollständig vom Weichkörper umhüllt war. Inzwischen wurde mit *Kozłowskaia phyllis* RÓŻKOWSKA, 1969, eine weitere, im System an anderer Stelle stehende Rugose Koralle bekanntgegeben, die sich durch den Besitz von Eutheca und Costae auszeichnet. Ein solcher Bauplan läßt sich als phylogenetisches Endstadium mehrerer Entwicklungsreihen interpretieren und muß nicht unbedingt nur einmal entstanden sein, wie es die derzeit übliche Systematik durch die Vereinigung aller betreffenden discoiden Genera in einer einzigen Familie zum Ausdruck bringt.

Den Ausgangspunkt eigener Studien an der merkwürdigen Formengruppe bildeten fünf *Combophyllum*-artige Rugosa-Fragmente aus dem basalen Eifium des Thüringischen Schiefergebirges, die Dr. K. ZAGORA, Grimmen, übergab und die jetzt in der Paläontologischen Abteilung des Naturkundemuseums der Humboldt-Universität zu Berlin (PM Berlin) hinterlegt sind. Aus den Sammlungen dieser Institution machte mir Dr. H. JAEGER eine Kollektion

von *Hadrophyllum orbigny* EDWARDS & HAIME, 1850, zugänglich. Vergleichsstücke von *Gymnophyllum wardi* HOWELL, 1945, und *Baryphyllum verneuilianum* EDWARDS & HAIME, 1850, stellte Dr. W. J. SANDO, Washington, leihweise aus dem U. S. National Museum (Department of Paleontology) zur Verfügung. Einige weitere abgebildete Korallen stammen aus den Sammlungen des Zentralen Geologischen Instituts zu Berlin (ZGI Berlin). Allen genannten Herren danke ich herzlich für ihre freundliche Hilfe.

2. Thüringische Funde

Das vorliegende Material von fünf *Combophyllum*-artigen, zwei verschiedenen Arten angehörenden Rugosa wurde von Dr. K. ZAGORA 1960 in den „RICHTERSchen Konglomeraten“ („Konglomerate der Nereiten-Schichten“, VOLK 1961) gesammelt. Die Fundschicht liegt im etwa 15 m mächtigen Abschnitt B der thüringischen Tentaculiten-Schiefer (ZAGORA 1962) und gehört zur Zone der *Nowakia cancellata* (RH. RICHTER 1854) an der Basis des Eifium (ZAGORA 1964). Der Fundort befindet sich an der Gemeindegrenze bei Creunitz am Weg nach Spechtsbrunn (Meßtischblatt Gräfenthal). Das dortige Profil der Tentaculiten-Schiefer ist von ZAGORA (1962, S. 363, Taf. 1) näher dargestellt worden. In seiner Spezialaufnahme sind vier fossilreiche Konglomeratlinsen angegeben, von denen die – vom Liegenden aus gezählt – dritte die hier behandelten Korallen-Reste geliefert hat. Die „RICHTERSchen Konglomerate“ enthalten bekanntlich eine vorwiegend rheinische Fauna und sind unvermittelt in pelagische Tiefwassersedimente der Nereiten-Ichnofazies eingelagert. Sie können sich daher zusammen mit ihrem Fossilinhalt nur auf sekundärer Lagerstätte befinden. Die Datierung der „RICHTERSchen Konglomerate“ beziehungsweise der Zone der *Nowakia cancellata* (RH. RICHTER, 1854) als basales Eifium entspricht der bisher weitestgehend üblichen Parallelisierung von böhmisch-hercynischer zu rheinischer Unterdevon-Mitteldevon-Chronologie. Neuerdings geäußerte Zweifel (ALBERTI 1972; CARLS, GANDL, GROOS-UFFENORDE, JAHNKE & WALLISER

¹ Mitteilung aus dem Zentralen Geologischen Institut, Berlin.

1972) an der Gleichsetzung von *Gyroceratites gracilis*-Grenze (= *Nowakia cancellata*-Grenze = Zlichov/Daleje-Schiefer-Grenze) und rheinischer Heisdorf-Lauch-Grenze (= deutsche Emsium-Eifilium-Grenze) dürften sich wahrscheinlich in Zukunft durchsetzen, so daß dann die *Nowakia cancellata*-Fauna in das Oberemium zu versetzen wäre, während das Zlichovium nicht als Oberemium, sondern als höheres Unteremium angesprochen werden müßte. Im Sinne einer solchen Korrelation sind die thüringischen *Combophyllidae*-Funde in das Unterdevon (Oberemium) zu stellen.

VOLK (1961, S. 208) nannte „*Combophyllum (Microcyclus) eifeliensis* KAYSER“ aus den „RICHTERschen Konglomeraten“ des thüringischen Schiefergebirges. Die Bestimmung stammt ausdrücklich von WEISSERMEL, ist aber in dessen Arbeit über derartige Korallen-Faunen (1941) nicht enthalten. Eine Deutung dieser Literaturangabe erscheint ohne Kenntnis des nicht zugänglichen Belegstücks unmöglich. Die gewählte generische Bezeichnung und sein früheres Urteil (1939, S. 357) zeigen, daß WEISSERMEL offenbar keine klaren Vorstellungen über den Unterschied zwischen *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, und *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1868, besaß. Vermutlich lag VOLK bereits eine der zwei hier mitgeteilten Formen vor. Daß es sich um einen echten *Microcyclus* oder gar um *Microcyclus eifeliensis* KAYSER 1872 = *Microcyclus clypeatus* (GOLDFUSS 1826) (teste BIRENHEIDE 1971) handelte, dürfte außerordentlich unwahrscheinlich sein.

Auch mit allen anderen Korallen-Bestimmungen, die WEISSERMEL (1941, in VOLK 1961) für Formen aus den „RICHTERschen Konglomeraten“ gab, läßt sich so gut wie nichts anfangen. Teilweise wird das natürlich durch den unzureichenden Erhaltungszustand bewirkt, da sämtliche Rugosa und Tabulata lediglich als Steinkerne oder Abdrücke überliefert sind. Manche der bei VOLK (1961) genannten Korallen – beispielsweise *Petraia (Paterophyllum) sp., Syringaxon (Alleynia) zimmermanni* WEISSERMEL, 1941 – stammen offensichtlich nicht aus den „RICHTERschen Konglomeraten“, sondern aus dem eigentlichen Tentaculiten-Schiefer (zumeist Abschnitt C sensu ZAGORA 1962 = Zone der *Nowakia richteri* BOUČEK & PRANTL, 1959). *Heliolites praeporosus* KETTNEROVÁ, 1933, wurde nur im Tentaculiten-Kalk des Pragiens gefunden.

Genus *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850

* 1850 *Combophyllum* [nov. gen.] – EDWARDS & HAIME, S. LXVII.

1851 *Combophyllum* – EDWARDS & HAIME, S. 167, 359.

1937 *Combophyllum* – BASSLER, S. 196.

1949 *Combophyllum* – STUMM, S. 5.

1952 *Combophyllum* [sic] – LE MAÎTRE, S. 44 (pars)

1955 *Combophyllum* – JEFFORDS, S. 10, 15.

1956 *Combophyllum* – HILL, S. F. 262.

Typus-Art: *Combophyllum osismorum* EDWARDS & HAIME, 1850 (ursprüngliche Bestimmung).

Diagnose: Solitäre discoide, vollständig vom Perisarc umgebene Rugosa mit Eutheca und mit total everten Septen, mit echten Costae, ohne Epitheca und ohne Archaeotheca. Septenmikrostruktur trabekulär. Trabekeln in Septa und Costae fächerförmig angeordnet (Septen- und Costae-Ränder kräftig spinös). Septen- und Costae-Flanken zum Teil mit dornigen, die Trabekelfächer nachzeichnenden Carinae, die rhpidacanthinen Septen ähneln. Septen und Costae vorwiegend radial angeordnet, nur an den vier Insertionsstellen pinnat gestellt. Großsepten nicht bis in das Polyparzentrum reichend, innen frei endend, axial eine weiträumige Tabula freilassend. Hauptseptum in einer echten Fossula gelegen, markant verkürzt. Kleinsepten frei, nicht contratingent, kurz und nur am Kelchrand aktiv; zwei Kleinsepten zu beiden Seiten des Gegenseptums nicht länger als die übrigen Kleinsepten. Tabularium einfach, ohne Innenwand, kontinuierlich abgeschieden, ohne subtabulare Skelettlamina.

Weitere Arten: *Combophyllum leonense* EDWARDS & HAIME, 1851, *Combophyllum marianum* HAIME, 1855, *Combophyllum lamellosum* LE MAÎTRE, 1952, *Combophyllum eifeliense* LE MAÎTRE, 1952, ?*Combophyllum germanicum* FRECH, 1888. FRECHs (1888) Abbildungen und Beschreibung von *Combophyllum germanicum* reichen nicht aus, um die generische Stellung der Art sicher zu beurteilen; eine Zuordnung zu *Parmassessor* LUDWIG, 1869, wäre auch noch möglich. Die Autorschaft von *Combophyllum leonense* wird EDWARDS & HAIME (1851) zugeschrieben, da HAIME (in DE VERNEUIL 1850, S. 161) den Art-Namen *Discophyllum leonense* n. s. lediglich in einer Faunenliste ohne irgendeine beigefügte Diagnose, Beschreibung oder Abbildung veröffentlichte. Die in der Literatur verfügbaren Darstellungen aller anderen *Combophyllum*-Arten (einschließlich der Typus-Art) geben über manche wichtige Details des Skelettbauplans keine Auskunft, so daß eine umfassende Revision notwendig ist.

Vorkommen: Oberemium und Unteremium von Algerien; Unterdevon (zum Teil sicher Emsium) von Spanien; Unterdevon (oder wahrscheinlicher Eifilium teste LE MAÎTRE 1952) von Westfrankreich; Unteremium (*Nowakia cancellata*-Zone) im thüringischen Schiefergebirge; möglicherweise im Oberemium des Rheinischen Schiefergebirges.

Auszuschließende Arten: *Combophyllum obtusum* SANDBERGER, 1889, *Combophyllum multiradiatum* MEEK, 1867, *Combophyllum brancai*

FRECH, 1911, *Combophyllum (Microcyclus?) asteriscus* WEISSERMEL, 1939, *Combophyllum granulosum* LE MAÎTRE, 1952.

Combophyllum granulosum wird unten zum Genus *Parmassessor* LUDWIG, 1869, versetzt. *Combophyllum obtusum* aus dem Unteremium (Hunsrück-Schiefer) von Caub im Rheinischen Schiefergebirge ist meines Erachtens gar keine discoide Rugose Koralle, sondern eine total flachgedrückte normal-konische Form, die in dieser Erhaltung absolut unbestimmbar bleiben muß. *Combophyllum multiradiatum* wurde von BASSLER (1937) mit Vorbehalt zum Genus *Microcyclus* verwiesen. Mir erscheint eine Deutung des stark abgeriebenen Holotypus ohne Neuuntersuchung und ohne ergänzendes topotypisches Material nicht möglich. *Combophyllum asteriscus* ist so mangelhaft beschrieben, daß Aussagen über die systematische Stellung des Kelchabdrucks besser unterbleiben; unter anderem ist unbekannt, ob eine trabekuläre Septenmikrostruktur und eine basale Epitheca existieren oder nicht. *Combophyllum brancai* aus dem Eifilium von China und Vietnam läßt sich nach der ungenügenden Originaldarstellung nicht interpretieren, besitzt aber nach den Revisionen von YIN (1938) und FONTAINE (1961) eine basale Epitheca und ist von diesen Autoren zu *Hadrophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, verwiesen worden, wo die Art allerdings auch nur provisorisch aufgenommen werden kann.

Bemerkungen: Die Formulierung der obigen Diagnose geht von der Vorstellung aus, daß ein discoides Polypar als normale konische Koralle mit einem Öffnungswinkel von 180° zu werten ist. Allein diese Betrachtungsweise, die konsequent von BIRENHEIDE (1971) angewendet wurde, erlaubt einen korrekten Vergleich zwischen den Wachstumsverhältnissen und den korrelierbaren Merkmalen der verschiedenen Polyparformen. Dabei wird auch verständlich, daß Querschliffe von kegelförmigen und discoiden Rugosa einander nicht entsprechen könnten – in ähnlicher Weise lassen sich ja bei bestimmten Fragestellungen Querschliffe gerade und cornut wachsender kegelförmiger Korallen auch nicht direkt aufeinander beziehen. Das verkürzte Hauptseptum einer trochoiden Koralle erscheint so in der gleichen Aufsicht bei discoider Polyparform nicht verkürzt, sondern nur niedriger; analog ist die Berührungsnähe zwischen einem Großseptum und dem zugehörigen contratingenten Kleinseptum in discoiden Korallen nicht mehr vertikal, sondern horizontal orientiert. Diesen wichtigen Einfluß der Polyparform (speziell der Kelchform) auf die Interpretation des Skelettbauplans und seiner Ontogenese hat übrigens schon VOINOVSKY-KRIEGER (1930, S. 326 ff.) in einer leider viel zu wenig beachteten Arbeit betont. Die Existenz einer Eutheca läßt sich aus Mangel an geeignetem schleifbaren Material nicht direkt im

Dünnschliffbild durch die Präsenz eines dunklen Medianstreifs nachweisen, geht aber aus der Skelettmorphologie, vor allem aus der Anwesenheit echter Costae (Taf. II, Fig. 3²) zwangsläufig hervor. Zum Vergleich ist der genau entsprechende Bauplan einer beinahe zylindrischen Rugosen Koralle in Kelchansicht und im Querschliffbild unmittelbar am Kelchoberrand abgebildet (Taf. II, Fig. 5–6; evertte Septen nebst Costae und echte Eutheca im Sinne von HELDER, ORTMANN und KOCH).

Zusätzliche isolierte Epithecalbildungen, wie sie von zwei anderen mit einer Eutheca ausgestatteten Rugosa bekannt sind (*Kozlouskinia phyllis* RÓZKOWSKA, 1969; *Gymnophyllum wardi* HOWELL, 1945, teste SUTHERLAND & HAUGH 1969; Abb. 6), konnten bisher bei *Combophyllum* nicht beobachtet werden. Die zyklisch „inseriert“ anmutenden Kleinsepten von *Combophyllum* sind natürlich ähnlich wie bei *Palaeocyclus porpita* (LINNAEUS, 1767) oder *Microcyclus clypeatus* (GOLDFUSS, 1826) in Wahrheit ganz typisch serial in retro-alternierender Weise angelegt, was für alle Rugosa zutrifft.

Beziehungen: Gegenwärtig sind nur drei weitere discoide Rugosa-Genera bekannt, die wie *Combophyllum* echte Costae, eine Eutheca und ein fast vollständiges Perisarc (edge-zone) besitzen. Von der noch ungenügend untersuchten Gattung *Aspasmophyllum* ROEMER, 1880, aus dem Mitteldevon der Eifel ist dabei abzusehen; ihre einzige Art *Aspasmophyllum crinophilum* ROEMER, 1880, lebte im Unterschied zu *Combophyllum* nicht frei, sondern angeheftet.

Das Genus *Gymnophyllum* HOWELL, 1945, wird durch eine vorwiegend lamelläre, nur vereinzelt trabekuläre und dann monacanthie, nicht aber multitrabekulär-rhpidacanthie Septenmikrostruktur, durch contratingente Kleinsepten sowie durch ein nicht verkürztes Hauptseptum gekennzeichnet und ist so von *Combophyllum* eindeutig verschieden. Sehr markant sind auch die Unterschiede zu *Baryphyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, das eine lamelläre Septenmikrostruktur und eine *Pterophyllum*-artige Anordnung der Protosepten bei langem Hauptseptum und verkürztem, nur im oberen Kelch aktiven Gegenseptum zeigt. Außerordentlich ähnlich erscheint dagegen *Parmassessor* LUDWIG, 1869, von dem sich *Combophyllum* allein durch das Fehlen einer echten Innenwand abtrennen läßt. Die Beziehungen beider Genera werden unten ausführlicher diskutiert.

Combophyllum sp. aff. *leonense* EDWARDS & HAIME, 1851

Taf. II, Fig. 1–4

aff. 1850 *Discophyllum leonense* n. s. [nomen nudum] – HAIME, in DE VERNEUIL, S. 161.

2 Tafeln sind jeweils am Ende der einzelnen Beiträge eingeordnet.

- aff. * 1851 *Combophyllum leonense* – EDWARDS & HAIME, S. 359, Taf. 6, Fig. 6 a.
 aff. ? 1882 *Combophyllum leonense* Edw. H. – BARROIS, S. 196.
 aff. 1937 *Microcyclus leonensis* (Verneuil und Haime) – BASSLER, S. 195, Taf. 31, Fig. 18 (Copie EDWARDS & HAIME 1851).
 aff. 1952 *Combophyllum* [sic] *leonense* DE VERNEUIL et HAIME – LE MAITRE, S. 47, Taf. 1, Fig. 63–64, Taf. 2, Fig. 9.

Material: 2 fragmentarisch erhaltene Polypare (Fundort Creuniz, Fundschicht „RICHTERSche Konglomerate“ der Tentaculiten-Schiefer, Coll. K. ZAGORA, 1960).

1. Polypar Nr. K.74.1. (PM Berlin), ursprünglich Abdruck der Distalseite mit peripheren Resten des Abdrucks der Proximalseite; nach Präparation nur noch als Kunstharzabguß vorliegend, von dem das Gestein des Abdrucks mit Flußsäure entfernt wurde (Taf. II, Fig. 1–3).

2. Polypar Nr. K.74.2. (PM Berlin), unvollständiger Abdruck der Distalseite (Taf. II, Fig. 4).

Bemerkungen: Die trabekuläre Mikrostruktur ist vorzüglich an den spinösen Septensternen abzulesen (Taf. II, Fig. 1, 3). Im Unterschied zum Bau des begleitenden *Parmasessor* cf. *ovatus* LUDWIG, 1869, sind die distalen Septenränder nicht breit verrundet, sondern beinahe zugeschärft und stellenweise multitrabekulär rhipidacanth striuert. Die Septenflanken tragen fächerförmig angeordnete, oft ganz leicht spinöse Trabekulae-Leisten. Der Scheitel der everten Großsepten liegt nicht genau in der Mitte der Septenlänge, sondern ist deutlich zur Peripherie hin verschoben. Die Kleinsepten erreichen maximal die halbe Höhe und fast drei Viertel der Länge der Großsepten. Die Costae der Proximalseite und die Eutheca konnten an einer Stelle direkt beobachtet werden (Taf. II, Fig. 2 rechts und Fig. 3). Das Fehlen einer Innenwand ist aus den Abdrücken der Distalseite (Taf. II, Fig. 2, 4) sofort ersichtlich, wo die peripheren Interseptalräume fließend ohne Absatz in das zentrale Tabula-Feld übergehen. Das vollständigere Exemplar von Taf. II, Fig. 1, an dem das Hauptseptum und die Fossula leider nicht erhalten sind, zeigt bei einem Durchmesser von 14 mm und bei einer Höhe von 3 mm ungefähr folgende Septenformel:

$$\frac{5}{4} \quad n = \text{ca. } 24$$

$$\frac{7}{4} 5? \quad N = \text{ca. } 40$$

Beziehungen: Die zwei vorliegenden thüringischen Stücke gehören vermutlich einer neuen Art an, die sich allerdings mit einem so geringen und außerdem ungünstig erhaltenen Material nicht ausreichend definieren läßt, so daß eine Darstellung in offener Nomenklatur vorzuziehen ist. Von den bereits bekanntgegebenen Arten der Gattung steht *Combophyllum leonense* aus dem spanischen Unterdevon

offensichtlich am nächsten. Diese Form besitzt nach Beschreibung und Abbildungen von LE MAITRE (1952) insgesamt etwas mehr Septen und anscheinend kürzere Kleinsepten. Ob die Trabekelstruktur und der Charakter der lateralen Septalgranulae übereinstimmen, wäre nur bei einem unmittelbaren Vergleich der Polypare zu ermitteln. Die Bedeutung der vielleicht bloß geringfügigen Unterschiede könnte prinzipiell allein an Hand einer noch nirgends zugänglichen größeren Population eingeschätzt werden. Es mag sich durchaus um Art-Kriterien handeln, doch ist andererseits die bei *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1868, und *Gymnophyllum* HOWELL, 1945, vielfach beobachtete große intraspezifische Variationsbreite der Skelettmorphologie zu berücksichtigen.

Combophyllum marianum HAIME, 1855, *Combophyllum lamellosum* LE MAITRE, 1952, und *Combophyllum eifeliense* LE MAITRE, 1952, sind durch ihre kürzeren Großsepten und das bedeutend größere septenfreie zentrale Tabula-Feld klar verschieden. *Combophyllum* ? *germanicum* FRECH, 1888, hat wesentlich dünnere Septen und daher relativ breitere Interseptalräume. *Combophyllum osismorum* EDWARDS & HAIME, 1850, läßt sich praktisch nicht vergleichen, weil alle bisher gefundenen Polypare nur kleinwüchsig sind (Durchmesser bis zu 7 bis 8 mm). Nach der emendierten Darstellung von LE MAITRE (1952) treten merklich dünnere distale Septenränder auf. Die etwas größere relative Polyparhöhe dürfte kaum als wichtiges Art-Merkmal gelten – nach Erfahrungen an großen Populationen von *Kionotrochus* (*Cylindrophylia*) YABE & EGUCHI, 1937, aus dem norddeutschen und mediterranen Miozän ist mit einer beträchtlichen intraspezifischen Variabilität in dieser Eigenschaft zu rechnen.

Genus *Parmasessor* LUDWIG, 1869

* 1869 *Parmasessor* [nov. gen.] – LUDWIG, S. 131 (pars).

1952 *Combophyllum* [sic] – LE MAITRE, S. 44 (pars).

1970 *Parmasessor* – FLÜGEL, S. 199.

Typus-Art: *Parmasessor ovatus* LUDWIG, 1869 (nachträgliche Bestimmung durch FLÜGEL 1970, S. 199).

Diagnose: Solitäre discoide Rugosa mit Eutheca, everten Septen und echten Costae, ohne Archaeotheca und ohne Epitheca, mit trabekulärer Septenmikrostruktur, mit echter Cardinalfossula und verkürztem Hauptseptum, mit freien und nur am Kelchrand aktiven Kleinsepten – fast völlig identisch mit *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, und von dieser Gattung nur verschieden im Auftreten einer echten Innenwand nach Art von *Endothecium* KOKER, 1924.

Weitere Art: *Combophyllum granulosum* LE MAITRE, 1952.

Vorkommen: Untereifium von Algerien; Eifium des Rheinischen Schiefergebirges; Unter-eifium (*Nowakia cancellata*-Zone) des Thüringischen Schiefergebirges.

An zwei der drei zur Zeit bekannten *Parmasessor*-Fundorten tritt *Combophyllum* begleitend auf. Das hier behandelte thüringische Material beider Genera stammt aus einer einzigen geringmächtigen Fundschicht. Ähnlich ist *Parmasessor granulosus* in Algerien mit *Combophyllum lamellosum* und *Combophyllum eifeliense* (sowie mit anderen discoiden Rugosa-*Microcyclus*-Arten) vergesellschaftet (LE MAITRE 1952).

Auszuschließende Art: *Parmasessor* *geinitzi* LUDWIG, 1869, aus dem Mitteldevon von Charlestown (Indiana, USA) hat eine Archaeotheca und ist nach den Darstellungen von BASSLER (1937, S. 197, Taf. 31, Fig. 25–30) und STEWART (1938, S. 17, Taf. 1, Fig. 1–3) sowie nach der von STUMM (1964) gegebenen Übersicht über die Korallen-Faunen der „Falls of the Ohio“ ganz eindeutig mit *Hadrophyllum orbigny* EDWARDS & HAIME, 1850, identisch.

Bemerkungen: LUDWIGS Genus ist seit seiner Aufstellung völlig vergessen und auch in keinem Handbuch oder Katalog (beispielsweise LANG, SMITH & THOMAS 1940, BASSLER 1950, HILL 1956) je noch einmal erwähnt worden mit Ausnahme eines einzigen Zitats bei FLÜGEL (1970). Das dürfte von der allgemeinen Mißachtung herrühren, mit der LUDWIGS Korallen-Arbeiten abgetan wurden und die schließlich auf Antrag von SCRUTTON (1969) dazu führte, daß die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur durch Opinion 946 (1971) die Arbeit von LUDWIG (1865–1866) auf den offiziellen Index verworfener und ungültiger zoologischer Schriften gesetzt hat.

Eine solche pauschale Abwertung verdient das Werk von LUDWIG (1865–1866) allerdings nicht – meines Erachtens ist es hinsichtlich der Art-Darstellung für seine Zeit, in der Dünnschliffe noch nirgends benutzt wurden, ausgezeichnet und geradezu vorbildlich gewesen. Daß LUDWIGS Art-Namen von so wenigen späteren Autoren verwendet wurden, liegt zum Teil auch an der Herkunft der beschriebenen Korallen-Faunen, von denen etwa ein Drittel von Fundorten stammt, deren Rugosa und Tabulata seither nie wieder bearbeitet wurden und jetzt fast alle als neue Arten erneut darzustellen sind. Während die Unterdrückung aller von LUDWIG (1865–1866) geschaffenen Taxa der Gattungs- und Familien-Gruppe voll berechtigt ist, erscheint das gleiche Vorgehen gegenüber den Taxa der Art-Gruppe als krasses Fehlurteil, vor allem dann, wenn berücksichtigt wird, daß manche gegenwärtigen, nomenklatorisch leider gül-

tigen Art-Darstellungen qualitativ das Niveau von LUDWIG auch nicht annähernd erreichen.

SCRUTTONS (1969) Einschätzung, die zur Entscheidung der ICZN (Opinion 946) führte, ist sehr subjektiv gefärbt und nicht immer sachlich, etwa bei der zur negativen Charakterisierung dienenden Bemerkung, daß LUDWIGS Abbildungen vielfach mit künstlichen Septenformeln versehen seien. Einen solchen Vorwurf kann man auch gegen alle heute angewandten Septenformeln vorbringen, die keineswegs unbedingt korrekt sein müssen, sondern durchaus auf falschen morphogenetischen Grundkonzeptionen basieren können, wie aus den von WRIGHT (1969) und BIRENHEIDE (1965, 1969, 1971) geäußerten, von mir in mancher Hinsicht geteilten prinzipiellen Zweifeln hervorgeht.

Das Genus *Parmasessor* ist auf jeden Fall ein verfügbares Taxon, da die beiden anderen Korallen-Arbeiten von LUDWIG (1832, 1869) weiterhin gültig bleiben. Beschreibung und Abbildungen der Typus-Art sind außerordentlich brauchbar, sobald man sich einmal in derartiges Steinkernmaterial eingesehen hat. *Combophyllum granulosum* LE MAITRE, 1952, ist mit *Parmasessor ovatus* congenerisch. LE MAITRE (1952, S. 48) hob schon hervor, daß ihre neue Art von allen anderen *Combophyllum*-Formen in der Art des Auftretens der Kleinsepten auf der „Basalplatte“ verschieden sei. Ihre Abbildungen zeigen die in der Aufsicht als scharfkantiger interseptaler Absatz erscheinende Innenwand vorzüglich.

Beziehungen: *Parmasessor* kann nur mit *Combophyllum* verglichen werden und ist vor zunächst auch für ein Synonym dieser Gattung gehalten worden. In der Tat besteht lediglich ein einziger Unterschied in dem hier als echte Innenwand bezeich-

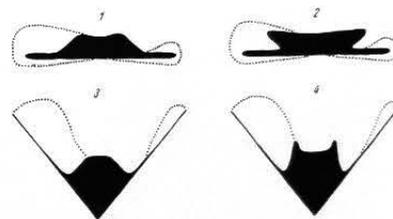


Bild 1. Vergleich der Längsschnitte (Schemata) von *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, und *Parmasessor* LUDWIG, 1869

1 und 2 – Längsschnitte von *Combophyllum* (1) und *Parmasessor* (2); Skelett in interseptaler Schnittlage schwarz; Septenrand bei septaler Schnittlage punktiert (links Großseptum, rechts Kleinseptum)

3 und 4 – theoretische Vorfahren mit konischem Polypar (ohne Penisarc und daher ohne Costae und Eutheca, mit Archaeotheca und everten Septen) von *Combophyllum* (3 – mit einfach aufgewölbten Tabulae) und von *Parmasessor* (4 – mit Aulos-artiger Innenwand)

neten Skelettmerkmal, das nach morphogenetischen Überlegungen über seine Herkunft mindestens als Genus-Kriterium zu werten ist. Die verschiedenen Baupläne sind in Bild 1 schematisch dargestellt an Hand interseptaler Schnitte durch die discoiden Polypare. Bei *Combophyllum* fällt die zentrale septenfreie Tabula-Region allmählich schräg nach außen zur Eutheca hin ab. Im Längsschnitt von *Parmasesor* verläuft die mediane Tabula zunächst beinahe horizontal und biegt dann nach unten schräg gegen das Polyparzentrum zurück, um sich schließlich mit der Eutheca zu verbinden.

Die Bedeutung dieses Unterschieds wird offensichtlich, wenn man sich die Vorfahren der discoiden Korallen als konische Polypare vorstellt. *Parmasesor* stammt dann von einer Form ab, die eine Aulos-artige, im Querschliff zweiseitig ausgeschiedene erscheinende Innenwand mit dunklem Medianstreif be-

sitzt. Diese Innenwand wird nur an der Fossula am Hauptseptum unterbrochen. Den Ahnen von *Combophyllum* könnten dagegen einfache, zentral aufgewölbte Tabulae ohne Innenwand- oder Aulos-Bildungen zugeschrieben werden (Bild 1), sofern das Genus nicht als *Parmasesor*-Deszendenz betrachtet wird, bei dem die Innenwand völlig reduziert ist. Über die Bezeichnungweise derartiger Innenwandstrukturen besteht in der Literatur keine Einigkeit (SCHOUPE & STACUL 1966, S. 75, Tab. 4). Morphogenetisch identisch sind die echte Innenwand sensu SCHINDEWOLF (1942, Beispiel *Endothecium decipiens* KOKER, 1924) oder die Endeutheca von FLÜGEL & FREE (1962, S. 228, Abb. 3, theoretisches Schema). Weitere gleichartige Fälle sind bei KULLMANN abgebildet (1965, Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 4, „*Syringaxon*“ aff. *smithi* PRANTL, 1938, *Neaxon regularis* KULLMANN, 1965). Mitunter ist auch der

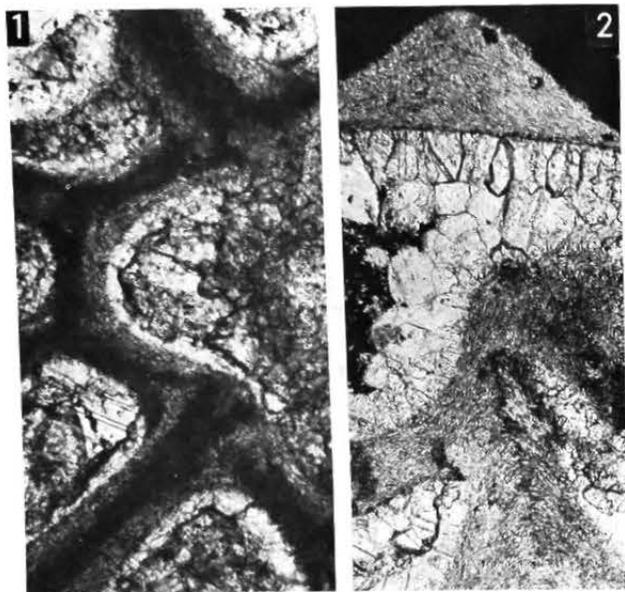


Bild 2. Innenwandstruktur von nov. gen. nov. sp. aff. *Kozlowskinia phyllis* RÓZKOWSKA, 1969

Unterfamenne (*Cheiloceras*-Stufe); Plattenbruch am Süden des Bohlens bei Saalfeld, Thüringen; Coll. W. REUTER 1953–1965 (ZGI Berlin)

1 – Ausschnitt aus einem subtabularen Querschliff – Axialenden der Großsepten, Aulos mit dunklem Medianstreif (Endeutheca-Struktur); Vergr. 100fach (Nr. X4536)

2 – Ausschnitt aus einem interseptalen Längsschliff mit subtabularen (farbloser sparitischen Calcit) und supratubularen Skelettlumina (schwarzer Tondetritus) – zweiseitig ausgeschiedene Innenwand des vertikal leicht diskontinuierlichen Aulos von basaler Herkunft; im Querschliffbild dieser Endeutheca-Struktur muß zwangsläufig ein dunkler Medianstreif vorliegen; Vergr. 100fach (Nr. X4537)

Terminus Phyllothea gebraucht werden, um solchen einen Aulos zu kennzeichnen, der aus ungebogenen und dann „selbständig gewordenen“ axialen Septenden gebildet sein soll. Wesentlich erscheint der von verschiedener Seite öfters gebrachte Hinweis, daß Phyllothea und Stereotheca (sensu GRABAU 1922) nicht scharf voneinander zu trennen sind und an einem Polypar ineinander übergehen und daß die Innenwandbildungen der Rugosa oft sowohl septalen als auch basalen (tabularen) Ursprungs seien. Die typisch basale Innenwand von *Parmasesor*, in der Anteile septaler Herkunft nicht auftreten, entspricht dem Aulos von nov. gen. nov. sp. aff. *Kozlowskinia phyllis* RÓZKOWSKA, 1969 (Bild 2).

Parmasesor cf. *ovatus* LUDWIG, 1869

Taf. I, Fig. 1–5; Bild 3

cf. * 1869 *Parmasesor ovatus* Ludwig [nov. sp.] – LUDWIG, S. 131, Taf. 29, Fig. 1–10.

Material: 3 fragmentarisch erhaltene Polypare (Fundort Creunitz, Fundschicht „RICHTERSche Konglomerate“ der Tentaculiten-Schiefer, Coll. K. ZAGORA 1960).

1. Polypar Nr. K. 75.1. (PM Berlin), ursprünglich Abdruck der Distalseite mit peripheren Resten des Ab-

drucks der Proximalseite; nach Präparation nur noch als Kunstharzabguß vorliegend, von dem das Gestein des Abdrucks mit Flußsäure entfernt wurde (Taf. I, Fig. 1–5).

2. Polypar Nr. K. 75.2. (PM Berlin), unvollständiger Abdruck der Distalseite (Bild 3).

3. Polypar Nr. K. 75.3. (PM Berlin), unvollständiger Abdruck der Distalseite.

Bemerkungen: Die monacantho Mikrostruktur wird durch den spinösen Charakter der distalen Septensternen angezeigt. Die einzelnen Septaldornen wirken wie feine Leisten, die den breit gerundeten Septenrändern aufsitzen, an den Septenflanken noch etwa ein Drittel der Septenhöhe hinabreichen und dann allmählich ausklingen (Reduktion durch lamellare stereoplasmatische Septenverdickung). Das Hauptseptum ist sehr niedrig und liegt in einer Fossula, an der die Innenwand fehlt. Die Kleinsepten erreichen knapp die Hälfte der Länge und Höhe der Großsepten; sie sind merklich kürzer als bei dem begleitenden *Combophyllum* sp. aff. *leonense* EDWARDS & HAIME, 1851. Costae und Eutheca werden in Taf. I, Fig. 3–4, gut sichtbar. In der Aufsicht verläuft der Rand der Innenwand zwischen zwei Großsepten immer kräftig konkav zur Peripherie hin



Bild 3. *Parmasesor* cf. *ovatus* LUDWIG, 1869

Untereifium, „RICHTERSche Konglomerat“ der Tentaculiten-Schiefer (Abschnitt B = *Nouakia cancellata*-Zone); Gemeindeguppe bei Creunitz; Coll. K. ZAGORA 1960 (Nr. K. 75.2., PM Berlin)

1 – Abdruck der Polyparoberseite, Vergr. 6fach; 2 – schräger Blick auf den Abdruck der Innenwand, Vergr. 6fach

und springt in der Mitte des Interseptalraums gegen das Polyparzentrum zurück (Taf. I, Fig. 1, „Nordosten“ und „Südwesten“, Fig. 5). Am Abdruck (Bild 3) hinterläßt die Innenwand einen charakteristischen, nach außen vorspringenden Absatz zwischen dem zentralen und dem randlichen Abschnitt eines Interseptalraums, dessen Basis einer Tabula-Oberfläche entspricht. Bei einem Durchmesser von ca. 14 mm und einer Höhe von ca. 2,5 mm besitzt das Polypar von Taf. I, Fig. 1, etwa folgenden Septenplan:

$$\begin{array}{l} 6 \ 6 \quad n = \text{ca. } 27 \\ 4 \ 5 \ ? \quad N = \text{ca. } 46 \end{array}$$

Beziehungen: Die thüringischen Exemplare stimmen vorzüglich mit *Parmasessor ovatus* überein und sind wahrscheinlich artlich identisch. In den Größenverhältnissen und allgemeinen Proportionen (Septenlänge, Septendicke, Bau der Innenwand), in der Gliederung des Septalapparats und in der bezeichnenden monacanthen Mikrostruktur mit breit verrundeten distalen Septenrändern bestehen keine Unterschiede. Abweichend ausgebildet sind anscheinend nur die schmalere Fossula und die leicht aufgewölbte zentrale septenfreie Tabula-Region der rheinischen Stücke. Dem zuletzt genannten Merkmal dürfte angesichts einer entsprechenden und sehr beachtlichen innerartlichen Variabilität bei *Gymnophyllum wardi* HOWELL, 1945, keinerlei systematische Bedeutung zukommen. Ob die anders gestaltete Fossula den hier gewählten bedingten Anschluß mittels „cf.“ rechtfertigt und einer vorbehaltlosen Zuordnung zu *Parmasessor ovatus* wirklich widerspricht, läßt sich gegenwärtig noch nicht beurteilen, zumal LUDWIGs Originale verschollen sind und für einen unmittelbaren Vergleich auch keine topotypischen Stücke zur Verfügung stehen.

Das Material von LUDWIG stammt aus dem „Lennschiefer“ (Mittelevon) von Wiesenbach (Meßtischblatt Laasphe) im rechtsrheinischen Schiefergebirge. Die Fundschicht hat LIEBRECHT (1913) zu seinen „Ilse-Schiefern“ gerechnet. REICH (1934) betrachtet sie als Äquivalent der Wissenbacher Schiefer (Eifilium).

Parmasessor granulatus (LE MAÎTRE, 1952) ist in mehreren Eigenschaften markant verschieden (Großsepten bedeutend kürzer, mit dünneren distalen Rändern; relativ breitere Interseptalräume und größeres zentrales septenfreies Tabula-Feld; Innenwandteile zwischen zwei Großsepten breiter und näher an der Peripherie liegend).

3. Zur Systematik einiger „Hadrophyllidae“

Die vom Silur bis zum Karbon verbreiteten eigenartigen *Palaeocyclus*-ähnlichen und überwiegend discoiden *Rugosa*-Genera sind nach dem Vorbild von

DYBOWSKI (1873) zunächst in einer Familie *Palaeocyclusidae* DYBOWSKI, 1873, vereint worden (BASSLER 1937, JEFFORDS 1955). Später haben STUMM (1949) und vor allem HILL (1956) fast alle devonischen und sämtliche karbonischen Gattungen dieses Formenkreises von den *Palaeocyclusidae* abgetrennt und in einer eigenen Familie *Hadrophyllidae* NICHOLSON, 1889, zusammengefaßt. Als wesentliches Unterscheidungsmerkmal, das schon NICHOLSON (1889) klar formulierte, galt dabei die Septenmikrostruktur (acanthine Septen der *Palaeocyclusidae* nach HILL 1936).

Die *Palaeocyclusidae* DYBOWSKI, 1873 (Synonyma *Acanthocyclusidae* HILL, 1936, *Rhabdocyclusidae* HILL, 1940, *Primitophyllidae* IVANOVSKY, 1965)³ umfassen die Genera *Primitophyllum* KALJO, 1956, *Sinkiangolasma* YÜ, 1960, *Palaeocyclus* EDWARDS & HAIME, 1849, *Rhabdocyclus* LANG & SMITH, 1939, und *Bojocyclus* PRANTL, 1939, aus dem Zeitraum Caradoc-Eifilium und bilden nach jetziger Kenntnis anscheinend eine weitgehend natürliche Gruppierung phylogenetisch direkt miteinander verwandter Taxa. Von dieser primitivsten *Rugosa*-Familie, die am Anfang der Geschichte der Cystiphyllina steht, lassen sich offenbar iterativ polyphyletisch die Tryplasmataidae ETHERIDGE, 1907, ableiten. Wohl bestehen noch einige Unsicherheiten hinsichtlich der nicht ausreichend bekannten Baupläne von *Primitophyllum* und *Sinkiangolasma*, doch existieren momentan keine größeren systematischen Probleme auf Gattungs- und Familien-Ebene.

Anders ist die Situation bei den *Hadrophyllidae*, denen gewöhnlich die Genera *Hadrophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, *Baryphyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1868, *Dipterophyllum* ROEMER, 1883, *Xenocyathellus* BASSLER, 1937, *Gymnophyllum* HOWELL, 1945, und *Cumminsia* MOORE & JEFFORDS, 1945, zugerechnet werden. Hier vermerkten BASSLER (1937, S. 189), LECOMPTE (1952, S. 484), JEFFORDS (1955, S. 3) und SUTHERLAND & HAUGH (1969, S. 28), daß die Familie in dieser Fassung vermutlich nur homöomorphe Gattungen von ganz unterschiedlicher phylogenetischer Herkunft enthalte.

Eine solche Deutung wird durch mehrere morphologische Kriterien gestützt, die normalerweise zur Definition von *Rugosa*-Familien dienen, bei den *Hadrophyllidae* jedoch keine derartige Berücksichtigung fanden. Solche Merkmalskomplexe, die in ihrer un-

³ Der Familien-Begriff *Porpittidae* MOORE & JEFFORDS, 1945 fällt nicht in die Synonymie der *Palaeocyclusidae*, weil *Porpites* SCHLOTHEIM, 1820, nicht, wie meist angenommen, ein älteres Synonym von *Palaeocyclus* EDWARDS & HAIME, 1849, ist, sondern nach der ersten gültigen Wahl einer Typus-Art (*Porpites globulatus* SCHLOTHEIM, 1820, aus dem Maastricht von Aachen – WELLS 1936) zu den Scleractinia versetzt werden muß.

terschiedlichen Kombination öfters jede unmittelbare genetische Verwandtschaft sofort ausschließen, sind vor allem die Septenmikrostruktur (trabekular oder lamellär), die Kelchform (trichterförmig oder evert), die Anordnung der Kleinsepten (frei radial oder contratrigent) und die Ausbildung der Wand (Archaetheca oder Eutheca mit Costae). Hinzu kommt das verschiedene stratigraphische Auftreten der einzelnen Baupläne, die in einer konsequent phylogenetischen Systematik selbstverständlich auf mehrere Familien zu verteilen sind. Ein erster Schritt zur Auflösung der heterogenen „*Hadrophyllidae*“ erfolgte vor kurzem mit der Versetzung von *Baryphyllum* und einiger sogenannter „*Hadrophyllum*“-Arten zu den *Pterophyllidae* KOKER, 1924, im Rahmen einer eigenen unterkarbonischen Unterfamilie *Baryphyllinae* (WEYER 1973). Für mehrere andere „*Hadrophyllidae*“-Genera soll im folgenden eine neue taxonomische Interpretation gegeben werden (Tabelle 1).

Unter den oben aufgezählten sieben „*Hadrophyllidae*“-Genera, die nach Ausschluß von *Baryphyllum* noch verbleiben, nimmt zunächst *Combophyllum* (zusammen mit der völlig in Vergessenheit geratenen Gattung *Parmasessor* LUDWIG, 1869) eine Sonderstellung ein auf Grund der kräftig spinösen Ränder von Septen und Costae. Ein derartiger grob trabekulärer Bauplan kommt bei den übrigen Genera nicht vor. SUTHERLAND & HAUGH (1969, S. 28) hielten die Septenmikrostruktur aller *Hadrophyllidae* zwar noch für unbekannt, doch haben inzwischen PLUSQUELLEC (1971) und vor allem BIRENHEIDE (1971) für *Microcyclus* nach Schliffuntersuchungen vermerkt, daß der Feinbau der Septen „fibrös“ oder „fibrilamellär“ (= lamellär sensu SCHINDEWOLF 1942) sei und daß keine Trabekeln auftreten.

Das kann ohne weiteres auch für fast alle anderen „*Hadrophyllidae*“ (*Hadrophyllum*, *Cumminsia*, *Xenocyathellus*, ? *Dipterophyllum*) postuliert werden. Zur Ermittlung der Septenmikrostruktur sind keineswegs unbedingt Dünnschliffbeobachtungen notwendig. Statt dessen genügen Oberflächenbilder unbeschädigter Septenränder vollaus, wenn berücksichtigt wird, daß alle Septenmikrostrukturen nur sekundäre und abgeleitete Eigenschaften darstellen, die auf das primäre Merkmal der Oberflächenmorphologie an den Wachstumszonen der Septenränder zurückzuführen sind. Vielfach ist diese Methode zur Feststellung des Septenfeinbaus überhaupt vorzuziehen, da Dünnschliffe aus subtabularen Polyparbereichen oft lateral lamellär verdickte Septen und außerdem häufig Umkristallisationen zeigen, die den ursprünglichen Bauplan verschleiern. Im Unterschied zu den markant dornigen Septenrändern von *Combophyllum* und *Parmasessor* besitzen alle sonstigen „*Hadrophyllidae*“ ganzrandige, non-dentate Septenränder und demzufolge zwangsläufig eine lamelläre Septenmikrostruktur. Dieser Charakter des Septal-

baus spricht nach den üblichen Maßstäben, die aus vielen Erfahrungen an *Rugosa* abgeleitet wurden, für eine Loslösung von *Combophyllum* und *Parmasessor* aus dem Verband der „*Hadrophyllidae*“ und für die Errichtung einer eigenen Familie zur Aufnahme dieser beiden Gattungen, wobei weitere abweichende morphologische Kriterien hinzukommen (Tabelle 1).

In ganz anderer Hinsicht fällt *Gymnophyllum* völlig aus dem Rahmen der „*Hadrophyllidae*“ wegen seines anomalen Septalapparats mit einigen gespaltenen Septen (Hauptseptum, Gegenseptum, zwei Kleinsepten beiderseits vom Gegenseptum). Ein solcher Baustil ist sonst nur von den Sutherlandiniinae und Diatocholasmatinae innerhalb der Cyathaxoniidae bekannt (SUTHERLAND 1965, WEYER 1972). Da auch die streng contratrigente Ausbildung der Kleinsepten übereinstimmt, kann *Gymnophyllum* zu den Cyathaxoniidae versetzt werden und wäre dort einer eigenen Unterfamilie zuzuordnen. Wichtig erscheint in diesem Zusammenhang, daß die feintrabekuläre Septenmikrostruktur der älteren Cyathaxoniidae (etwa *Petraia* MÜNSTER, 1839) mitunter als Relikt erhalten blieb und noch nicht gänzlich einer phylogenetisch apomorphen lamellären Mikrostruktur gewichen ist, wie sie *Gymnophyllum* in der Regel kennzeichnet. SUTHERLAND & HAUGH (1969, S. 34, Taf. 3, Fig. 15) haben über Individuen von *Gymnophyllum wardi* HOWELL, 1945, mit leicht knotigen Septenrändern berichtet.

Cumminsia ist eine weitere Gattung, die sich von den restlichen „*Hadrophyllidae*“ recht deutlich entfernt. Ihre wesentlichen Kennzeichen sind die zaphrentoid angeordneten Großsepten und die scheinbar „zyklisch inserierten“, nur am Kelchrand aktiven kurzen Kleinsepten. Von normalen karbonischen Hapsiphyllidae (sensu HILL 1956) wie beispielsweise *Zaphrentites* HUDSON, 1941, unterscheidet sich *Cumminsia* eigentlich nur in der Polypargestalt und besonders in der kräftig everteten Kelchform, die aber bekanntlich in der Stammesgeschichte mehrerer solitärer *Rugosa*-Gruppen im Zeitraum Mittelordoviz-Mittelperm immer wieder einmal erworben wurde. Das Genus soll daher im Rahmen einer selbständigen Unterfamilie an die Hapsiphyllidae angeschlossen werden. Von den noch verbleibenden Gattungen der aufzulösenden „*Hadrophyllidae*“ sind *Microcyclus* und *Hadrophyllum* durch ihre contratrigenten Kleinsepten und *Xenocyathellus* durch seinen gar nicht everteten Kelch klar verschieden.

Hadrophyllum und *Microcyclus* werden in erster Linie durch relativ lange contratrigente Kleinsepten charakterisiert. Wie bei vielen solchen *Rugosa* haben sich dabei die zwei Kleinsepten zu beiden Seiten des Gegenseptums durch größere Länge noch besonders ab. Ein derartiger Kleinseptenbauplan tritt bei fast allen anderen konventionell als *Hadrophyllidae* klassifizierten Genera nicht auf – lediglich *Gymnophyl-*

Tabelle 1. Morphologie und revidierte Systematik der „Hadrophyllidae“

	Septemtmikrostruktur trabekulär	Septemtmikrostruktur lamellar	Kelch evert	Archaeotheca	Eutheca und Costae	Kleinsepten contratrigent	Hauptseptum verkürzt	weitere Merkmale	stratigraphische Verbreitung
Combophyllidae nov. fam.	×	×	×	×	×	—	×	ohne Innenwand mit Innenwand	Unter-, Mitteldevon
<i>Combophyllum</i> EDWARDS & HAIME, 1850	×	×	×	×	×	—	×		
<i>Parmasessor</i> LUDWIG, 1869	×	×	×	×	×	—	×		
Baryphyllinae Weyer, 1973	×	×	×	×	×	—	×	Septenanordnung pterophyllid (Gegenseptum verkürzt)	Unterkarbon
<i>Baryphyllum</i> EDWARDS & HAIME, 1850	×	×	×	×	×	—	×		
<i>Pterophyllum</i> KOKER, 1974	×	×	×	×	×	—	×		
Cumminsiinae nov. subfam. (Hapsiphyllidae GRABAU, 1928)	×	×	×	×	×	—	×	Septenanordnung zaphrentoid	Karbon
<i>Cumminsiia</i> MOORE & JEFFORDS, 1945	×	×	×	×	×	—	×		
Gymnophyllum HOWELL, 1945	×	×	×	×	×	—	×	H + G + 2 g gespalten	Oberkarbon
Gymnophyllinae nov. subfam. (Cyanaxoniidae E. & H., 1850)	—	—	?	×	×	—	×	Polypar turbinat	Mitteldevon
<i>Gymnophyllum</i> EDWARDS & HAIME, 1850	—	—	?	×	×	—	×	Polypar discoid	Mitteldevon
<i>Microcyclus</i> NEER & WORTHEN, 1868	—	—	×	×	×	—	×		
Hadrophyllidae NICHOLSON, 1889	—	—	×	×	×	—	×		
<i>Hadrophyllum</i> EDWARDS & HAIME, 1850	—	—	×	×	×	—	×		
<i>Microcyclus</i> NEER & WORTHEN, 1868	—	—	×	×	×	—	×		
Familiae inc. sed.	—	—	?	×	×	—	×		
<i>Xenocyathellus</i> BASSLER, 1937	—	—	?	×	×	—	×		Mitteldevon
<i>Dipterophyllum</i> ROEMER, 1853	—	—	—	—	—	—	—		Unterkarbon

lum gleicht darin *Hadrophyllum* und *Microcyclus*, ist aber in sonstigen Eigenschaften (Eutheca, Costae, einige gespaltene Septen) überhaupt nicht ähnlich. Beide Gattungen sind die einzigen, die nach Ausschluß aller übrigen Formenkreise nun noch in der Familie Hadrophyllidae (sensu stricto) verbleiben können. Die stratigraphische Verbreitung (Mitteldevon) und das bei Rugosa stets als apomorph zu wertende Merkmal contratrigenter Kleinsepten⁴ sprechen gegen irgendwelche phylogenetische Beziehungen zu den jüngeren karbonischen, aber morphologisch primitiveren ehemaligen „Hadrophyllidae“-Genera mit allein am Kelchrand aktiven und radial ausgerichteten Kleinsepten. Andererseits müssen *Hadrophyllum* und *Microcyclus* auch wegen ihrer lamellären Septenmikrostruktur für das Mitteldevon, wo trabekulärer Septenfeinbau fast überall dominiert, als ausgesprochen progressive Entwicklungslinie gelten. Zwischen dem mitteldevonischen *Microcyclus* und dem oberkarbonischen *Gymnophyllum* kann trotz der beiden Genera gemeinsamen contratrigenten Kleinsepten keine Verwandtschaft bestehen, weil die jüngere Gattung noch ein langes Hauptseptum besitzt (plesiomorpher Zustand), während bei der älteren Formengruppe schon längst ein verkürztes Hauptseptum (apomorphe Ausbildungsweise) angelegt war. Die systematische Stellung der monotypischen Gattungen *Xenocyathellus* und *Dipterophyllum* erscheint völlig ungeklärt. *Xenocyathellus thedfordensis* (STEWART, 1936) aus dem Mitteldevon von Ontario besitzt im Unterschied zu den übrigen „Hadrophyllidae“ gar keinen everten, sondern einen trichterförmigen Kelch, in dem die Septenränder vom Kelchrand aus kräftig gegen das Polyparzentrum hinabtauchen. In diesem Merkmal könnte höchstens noch *Hadrophyllum* vermitteln, dessen Kelchform zumindest manchmal nicht evert ist, wobei die distalen Septenränder aber ähnlich wie bei *Stewartophyllum* BUSCH, 1941, fast horizontal verlaufen. Von *Dipterophyllum glans* (WHITE, 1862) aus dem Burlington Limestone (Obertournai?) von Missouri und Iowa sind nur schlecht erhaltene Polypare mit stets

⁴ Aus diesem Grunde dürften die karbonischen Hapsiphyllidae GRABAU, 1928, (sensu HILL 1956) künftig aufzuliedern sein. Sie umfassen zur Zeit noch konservative Baupläne mit nur im distalen Kelchbereich aktiven Kleinsepten und progressive Formenkreise mit schon in früher Jugend contratrigenten Kleinsepten. Zu den letzteren gehören *Hapsiphyllum* SIMPSON, 1900, und eine ganze Reihe ähnlicher, bisher noch kaum beschriebener Unterkarbon-Arten wie etwa „*Stereolasma*“ variabile VOINOVSKY-KRIEGER, 1934, die bereits im Tournai weit verbreitet sind. In der Artgruppe des *Amplexizaphrentis ennskillei* (EDWARDS & HAIME, 1851) ist dieser Trend zur Entstehung contratrigenter Kleinsepten gerade erst angedeutet (zwei Kleinsepten neben dem Gegenseptum in späten ontogenetischen Stadien etwas verlängert und meist mit dem Gegenseptum verbunden).

abgerolltem und abgewittertem Kelch bekannt, so daß Aussagen über den Habitus der Septenränder und die Kelchform vorläufig besser zu unterbleiben haben, zumal bisher auch noch keinerlei Schliffuntersuchungen vorliegen. Nach den in der Literatur veröffentlichten Abbildungen muß nicht unbedingt schon primär ein evertter Kelch vorhanden gewesen sein. Die Anordnung der Großsepten gleicht derjenigen von *Cumminsia*. Der Bau der Kleinsepten weicht möglicherweise aber ab (zwei betont lange Kleinsepten neben dem Gegenseptum, BASSLER 1937, Taf. 32, Fig. 4). Beide Genera, *Xenocyathellus* und *Dipterophyllum*, werden erst nach einer morphologischen Neubearbeitung ihrer Typus-Arten zu beurteilen und in das System einzuordnen sein. Das gilt auch für *Aspasmophyllum* ROEMER, 1880, aus dem Mitteldevon der Eifel, eine Gattung mit Eutheca und Costae, die von ihrem Autor noch mit *Hadrophyllum* verglichen worden ist und erst später von STUMM (1949) und HILL (1956) als Vertreter der Mycophyllidae gedeutet wurde.

Familia Combophyllidae nov. fam.

Typus-Genus: *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850.

Diagnose: Solitäre discoide Rugosa mit everttem Kelch und vollständig vom Weichkörper umhüllten Skelett, mit Eutheca (ohne Epitheca und Archaeotheca), mit grob trabekulären Septen und Costae und mit echter Cardinalfossula. Septalapparat normal pterocoralloid, mit radial ausgerichteten Großsepten und mit kurzen freistehenden, nicht contratrigenten und lediglich am Kelchrand aktiven Kleinsepten; Hauptseptum verkürzt.

Weiteres Genus: *Parmasessor* LUDWIG, 1869.

Verbreitung: Höheres Unterdevon und Eifium — Mittel- und Westeuropa, Nordafrika.

Beziehungen: Die wesentlichen morphologischen Unterschiede zu den bisher als „Hadrophyllidae“ bezeichneten Rugosa wurden bereits genannt und sind auch aus der tabellarischen Zusammenstellung ersichtlich. Ihre Wertung als Kriterien für Taxa vom Rang der Familien-Gruppe beruht auf phylogenetischen Überlegungen. Die eigenartige Mischung von plesiomorphen Merkmalen (trabekuläre Septenmikrostruktur, Kleinseptenhäbitus) mit apomorphen Eigenschaften (Eutheca, vollständiges Perisarc) widerlegt jede Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen der Combophyllidae zu den etwa gleichaltrigen Hadrophyllidae („Epitheca“ = Archaeotheca — lamelläre Septenmikrostruktur, contratrigente Kleinsepten) oder zu den karbonischen Unterfamilien.

Discoide Palaeocyclusidae (Genus *Palaeocyclus* EDWARDS & HAIME, 1849) stimmen in der Septen-

mikrostruktur weitgehend überein, haben aber noch keine Eutheca nebst Costae, sondern eine mit konzentrischen Anwachsstreifen versehene „Epitheca“ (Archaeotheca). Im Gegensatz zu den Baryphyllinae, wo die gleiche Merkmalsvielfalt nur zur Definition von Genera brauchbar erscheint (WEYER 1973), läßt sich hier eine systematische Vereinigung in einer einzigen Familie nicht vertreten. Zunächst ist *Palaeocyclus* stratigraphisch auf das Llandovery und auf das tiefe Wenlock beschränkt, während die Combophyllidae nach jetzigem Wissen offenbar erst im Unterdevon (Emsium?) entstanden. Zwischen beiden Gruppen klafft eine beträchtliche Lücke im Hauptteil des Wenlock und im gesamten Ludlow und Postludlow (Pridolian). Phylogenetisch fügt sich *Palaeocyclus* ausgezeichnet in die Entwicklungsreihe der Palaeocyclusidae und Tryplasmataidae ein (HILL 1936). Schließlich kommen als Vorfahren von *Parmasessor* nur Rugosa mit einer Innenwand (Aulos) in Betracht, die wiederum Ahnen mit im Polyparzentrum verbundenen Großsepten voraussetzen – ein solcher Bauplan tritt bei Palaeocyclusidae und Tryplasmataidae niemals auf. *Combophyllum* selbst dürfte auf Grund seiner sonst völlig identischen Polypareigenschaften mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit aus *Parmasessor* durch Verlust der Innenwand hervorgegangen sein.

Bemerkungen: Die zwei Gattungen *Combophyllum* und *Parmasessor* wurden bereits oben bei der Darstellung der thüringischen Funde charakterisiert. Als Voraussetzung für eine korrekte morphologische Korrelation bei Vergleichen mit normalen Rugosa sind discoide Korallen dabei als konische Polypare mit einem Öffnungswinkel von 180° interpretiert. Für das gegenseitige Verhältnis der beiden zur Zeit bekannten Combophyllidae-Genera lassen sich beim gegenwärtigen Kenntnisstand theoretisch noch zwei konträre Deutungen geben. Eine mögliche Auffassung wäre, *Combophyllum* und *Parmasessor* als überhaupt nicht miteinander verwandte Formkreise anzusehen, die künftig sogar verschiedenen Familien zugeordnet werden müßten, sobald einmal entsprechende konkrete Hinweise für eine ganz unterschiedliche phylogenetische Ableitung vorliegen sollten.

Mindestens ebenso wahrscheinlich ist aber auch die These, daß *Combophyllum* ein amplexoides Genus sei, das aus *Parmasessor* durch Reduktion der Innenwand entstand. Ähnliche Verhältnisse sind ja beispielsweise von devonischen „Amplexocariniidae“ (sensu ROZKOWSKA 1969) bekannt, die lediglich auf frühesten ontogenetischen Stadien noch einen Aulos besitzen und nur dadurch ihre stammesgeschichtlichen Beziehungen zu „Laccophyllidae“-artigen Formen wie *Neaxon* KULLMANN, 1965, zu erkennen geben. Da das Wirken des Amplexus-Trends unter Rugosa ungemein verbreitet ist und da der sonstige Skelettbauplan der zwei Gattungen in allen Einzel-

heiten fast genau übereinstimmt, dürfte *Combophyllum* wohl tatsächlich von *Parmasessor* abstammen. Beweisen ließe sich diese Ansicht letzten Endes natürlich allein durch die Entdeckung von Übergangsformen, deren adult *Combophyllum*-artiger Basalapparat in der Jugend noch Relikte einer bei Vorfahren ausgeprägten Innenwand zeigt, was an der Anwachsstreifung im interseptalen medianen Längsschnitt oder an individuenreichen, alle Größenstadien einer Art umfassenden Populationen ablesbar wäre (Bild 4). Mit solchen Funden ist allerdings bei der allgemeinen Seltenheit von *Combophyllum* kaum zu rechnen, zumal bisher in der für Dünnschliffuntersuchungen erforderlichen kalkigen Erhaltung nur wenige Exemplare vorliegen.

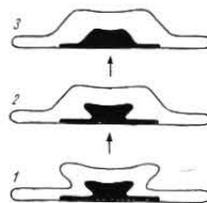


Bild 4. Reduktion der Innenwand in der angenommenen phylogenetischen Reihe *Parmasessor*–*Combophyllum* (Schemata)

1 – *Parmasessor*; 2 – theoretische Übergangsform mit juvenile noch ausgebildeter Innenwand; 3 – *Combophyllum* (Darstellung in Form idealer interseptaler Längsschnitte)

Als Vorfahren von *Parmasessor* und damit der Combophyllidae kommen derzeit noch unbekannte Rugosa in Betracht, die *Neaxon* KULLMANN, 1965, und zwei eng verwandten neuen Genera⁵ nahe stehen. In dieser Gattungsgruppe, die momentan noch am besten als Metriophyllidae HILL, 1939, zu klassifizieren ist, sind alle morphologischen Voraussetzungen für einen entsprechenden stammesgeschichtlichen Entwicklungsablauf gegeben (Aulos, trabekuläre Septenmikrostruktur, nur am Kelchrand aktive Kleinsepten, zwei Kleinsepten am Gegenseptum nicht verlängert zur Triade). Eine direkte Zwischenform mit bereits turbinat-discoider Polyparform und evertem Kelch, jedoch mit noch nicht reduzierter Archaeotheca müßte allerdings erst entdeckt werden.

⁵ Es handelt sich um Formen aus dem basalen Eifilium des Thüringischen Schiefergebirges (*Amplexus pulcher* LUDWIG, 1865 = *Syringaxon zimmermanni* WEIS-SERMEL, 1941) und aus dem Oberem Emsium Westmarkos, die sich von *Neaxon* nur geringfügig unterscheiden, aber einzelne erste Trends zeigen (Verkürzung des Hauptseptums, Entstehung einer Fossula, Vorstufe eines evertem Kelchs), deren Summe auch für die Entwicklung in Richtung auf *Parmasessor* wirksam war. Eine Beschreibung der neuen Taxa ist zum Druck eingereicht.

Familia Hapsiphyllidae GRÄBAU, 1928 (sensu HILL 1956)

Subfamilia Cumminsinae nov. subfam.

Typus-Genus: *Cumminsia* MOORE & JEFFORDS, 1945.

Diagnose: Hapsiphyllidae mit evertem Kelch.

Verbreitung: Unterkarbon (Obertournai) bis Oberkarbon (Westfal) von Nordamerika.

Beziehungen: In der Kelchansicht sind die Metasepten konvex gegen das Hauptseptum gebogen wie bei *Zaphrentites delanoui* (EDWARDS & HAIME, 1851), wo CARRUTHERS (1908) dieses Merkmal im Unterschied zur konkaven Biegung bei *Fasciculophyllum omaliusi* (EDWARDS & HAIME, 1851) betonte. Die allgemein zaphrentoide Anordnung der Septen (cumminsioid septal pattern bei JEFFORDS 1955) und der Habitus der Kleinsepten sprechen für eine Herkunft von normalen Hapsiphyllidae, wobei sich speziell *Zaphrentites* HUDSON, 1941, und vielleicht auch noch *Amplexizaphrentis* VAUGHAN, 1906 (Synonym *Enniskillenia* KABAKOVITICH, 1962) als Vorfahren von *Cumminsia* anbieten. Irgendein anderer auf Hapsiphyllidae zurückzuführender karbonischer Formenkreis mit evertem Septen ist bisher nicht sicher nachgewiesen.

Genus *Cumminsia* MOORE & JEFFORDS, 1945

Typus-Art: *Hadrophyllum apatum* CUMMINS, 1891 (Smithwick Shale des Lower Pennsylvanian von Texas = unteres Westfal).

Weitere Arten: *Hadrophyllum romingeri* BASSLER, 1937 (New Providence Shale von Kentucky = Obertournai); ?? *Hadrophyllum delicatum* BASSLER, 1937 (St. Louis Limestone von Kentucky = höheres Visé); ?? *Hadrophyllum nauvoense* BASSLER, 1937 (Keokuk von Illinois = tiefes Visé); ?? *Cumminsia* ? species A, JEFFORDS 1955 (Caballero formation des Kinderhook von New Mexico = höheres Tournai).

Bemerkungen: Bei turbinat-patellater, anscheinend nie richtig discoider Polyparform hat *Cumminsia* eine typische Archaeotheca mit konzentrischer Anwachsstreifung. Die zaphrentoide-pinnat gestellten Großsepten ragen beträchtlich über den Kelchrand hinaus. Ihr evertem Baustil bedingt eine fächerförmige Anordnung der Aragonitfasern des Skeletts. Das Gegenseptum besitzt normale Länge oder ist mitunter etwas länger als die übrigen Großsepten, was auch bei Hapsiphyllinae vorkommt („Genus“ *Neozaphrentis* GROVE, 1935). Das verkürzte (erniedrigte) Hauptseptum liegt in einer kräftigen echten Fossula. Relativ winzige Kleinsepten sind nur am Kelchrand aktiv (MOORE & JEFFORDS 1945, Taf. 14, Fig. 22–23) und stehen dort radial und frei; tiefer im Kelch werden sie reduziert und verschwin-

den in der sekundär verdickten Wand. Die Septenmikrostruktur ist nach Aussage der glatten Septenränder lamellar. Trabekeln können wegen des Fehlens von distalen Septaldornen nicht auftreten.

Ein Syntypus von *Cumminsia romingeri* (BASSLER, 1937) zeigt neben dem Gegenseptum ein verlängertes, aber noch nicht contratingentes Kleinseptum (BASSLER 1937, Taf. 32, Fig. 17). Die gleiche Tendenz kommt bei einigen unterkarbonischen Hapsiphyllinae-Arten vor, etwa bei *Amplexizaphrentis exiguus* (MILLER, 1891) (EASTON 1944, Taf. 10, Fig. 1). Merkwürdigerweise trifft man diesen progressiven Trend bei der wesentlich jüngeren *Cumminsia aplate* (CUMMINS, 1891) nicht mehr an.

Neben der Typus-Art ist nur *Hadrophyllum romingeri* BASSLER, 1937, als eindeutiger Vertreter von *Cumminsia* anzusehen. Die Art wurde bereits von MOORE & JEFFORDS (1945) zu ihrer neuen Gattung verwiesen. JEFFORDS (1955, S. 8, 11) deutete an, daß *Hadrophyllum delicatum* BASSLER, 1937, und *Hadrophyllum nauvoense* BASSLER, 1937, in der Septenanordnung *Cumminsia* ähneln und provisorisch zu diesem Genus gestellt werden könnten. Eine solche Interpretation erscheint möglich, wäre aber erst noch durch eine Revision der nicht besonders gut erhaltenen Holotypen jener Arten zu untermauern. Die zwei mitteldevonischen Formen *Hadrophyllum pauciradiatum* EDWARDS & HAIME, 1851, und *Hadrophyllum bifidum* BASSLER, 1937, die JEFFORDS (1955, S. 11) gleichfalls versuchsweise an *Cumminsia* anschließen wollte, unterscheiden sich deutlich durch ihre contratingentes Kleinsepten und werden von mir für typische Vertreter von *Hadrophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, gehalten, dessen Kelchform offenbar nicht evert ist. Ob es sich bei einem von TERMIER & TERMIER (1950, S. 88, Taf. 40, Fig. 21) als *Hadrophyllum* cf. *apatum* angesprochenen Fund aus dem Untervisé von Marokko tatsächlich um *Cumminsia* handelt, läßt sich nicht beurteilen.

Familia Cyathaxoniidae EDWARDS & HAIME, 1850

Subfamilia Gymnophyllinae nov. subfam.

Typus-Genus: *Gymnophyllum* HOWELL, 1945.

Diagnose: Discoide Cyathaxoniidae mit evertem Kelch, Costae, Eutheca und isolierten Epithcalringen, ohne Archaeotheca, und mit einigen gespaltenen Septen (Hauptseptum, Gegenseptum, zwei Kleinsepten neben dem Gegenseptum).

Verbreitung: Oberkarbon (Westfal) von Nordamerika (Oklahoma).

Beziehungen: *Gymnophyllum* läßt sich von der nach jetziger Kenntnis bis zum Unterfamenne verbreiteten Subfamilie Sutherlandiniinae WEYER, 1972, ableiten, in der die gleichen merkwürdigen Septenspaltungen sowie auch schon in früher Jugend contratingente Kleinsepten auftreten. Die radikale

morphologische Veränderung, die die Aufstellung einer eigenen Unterfamilie rechtfertigt, beruht letzten Endes allein auf der Umgestaltung des üblichen Trichterkelchs zu einem everten Kelch bei gleichzeitiger Entstehung einer Eutheca und verbunden mit dem Verlust der Archæotheca. Bindeglieder aus dem Zeitraum Oberfamenne-Namur fehlen noch, doch ist hier zu bedenken, daß der eigenartige Septalapparat dieser Rugosa-Gruppe bis vor kurzem überhaupt gänzlich unbekannt war und erst von SUTHERLAND (1963) näher dargestellt wurde. Inzwischen hat sich die Zahl der Sutherlandiniinae-Arten schon beachtlich erhöht – zu den von mir (WEYER, 1972) aufgezählten Formen kommen noch zwei neue, demnächst bekanntzugebende silurische Arten und ein von GORJANOV (1968, Taf. 1, Fig. 2) als *Syringaxon siluriensis* (M'COY, 1850) beschriebenes unterdevonisches Exemplar hinzu.

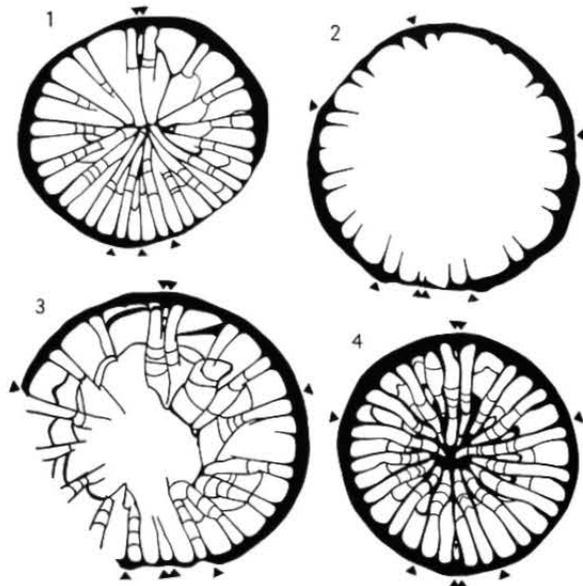


Bild 5. Gespaltene Septen von *Petraia centralis* RÓZKOWSKA, 1969

Unterfamenne (obere *Cheiloceras*-Stufe); Steinbruch Kadzielnia in Kielce, Heiligkreuzgebirge; Coll. M. RÓZKOWSKA (Paläozoologisches Institut der Polnischen Akademie der Wissenschaften zu Poznań)

- 1 – subtabularer Querschnitt mit allein gespaltene Hauptseptum, Vergr. 10fach (Nr. 3/1229, Schurf II, Schicht K)
- 2 – Querschnitt des oberen Kelchs (gespaltene Gegenseptum leicht verkürzt), Vergr. 12fach (Nr. 3/1185, Schurf II, Schicht K)
- 3 – subtabularer Querschnitt eines Polypars mit breviseptoidem (gerontischem ?) Altersstadium, Hauptseptum und Gegenseptum kräftig gespalten, Vergr. 10fach (Nr. 3/1387, Schurf II, Schicht L)
- 4 – subtabularer Querschnitt mit gespaltene Haupt- und Gegenseptum, Vergr. 10fach (Nr. 3/1200, Schurf II, Schicht K)

Bemerkungen: Von der Septenspaltung sind wie bei den meisten Sutherlandiniinae das Hauptseptum, das Gegenseptum und die zwei Kleinesepten neben dem Gegenseptum betroffen. Dieser Baustil wurde zuletzt an *Pederelasma furcoseptatum* (FLÜGEL & FREE, 1962) aus dem Eiflium festgestellt, während *Petraia* RÓZKOWSKA, 1969, aus dem Unterfamenne stets nur ein gespaltene Haupt- und Gegenseptum besitzt (Bild 5). Die zwei Kleinesepten neben dem Gegenseptum dieser oberdevonischen Gattung bleiben immer (selbst in gerontischen Stadien) einfach. Für *Gymnophyllum* ist charakteristisch, daß die Septenspaltung schon auf sehr frühen ontogenetischen Stadien eintritt ab etwa 3 mm Polypardurchmesser (SUTHERLAND & HAUGH 1969, Taf. 3, Fig. 12).

Als notwendiges Erbe der Cyathaxoniidae-Vorfahren hat *Gymnophyllum* selbstverständlich auch das bi-

forme Tabularium übernommen. Das homologe Äquivalent echter Tabulae ist hier der kontinuierlich abgedeckte basale Stereoplasma, das die Interseptalräume ausfüllt und den 8. septentrischen zentralen Polyparraum bildet. Dieser Basalapparat besitzt in Position I und II einen ganz unterschiedlichen Bau, wobei beide Bereiche ähnlich wie bei *Sutherlandinia arbuticulis* (SUTHERLAND, 1965) nicht mehr miteinander in Verbindung stehen. Ein Interseptalraum von Position I ist nur geringfügig eingetieft und tritt in der normalen Kelchaufsicht höchstens als winzige Kerbe an der Peripherie der sternförmig vorspringenden contratingenten Septenpaare in Erscheinung. Entsprechend ungleichwertig sind auch die Interseptalräume der Polyparunterseite, wo den breiten und tiefen Furchen von Position II schmale und flache Rinnen in Position I gegenüberstehen (Bild 6). Eutheca und Costae der Polyparunterseite liegen gewöhnlich frei sichtbar und waren ursprünglich vollständig vom Weichkörper umgeben. Hauptsächlich bei größeren Exemplaren treten isolierte dünne Epithcalringe auf, die manchmal sogar nur zwischen zwei Septenpaaren ausgebildet sind, öfters jedoch auch einen nahezu geschlossenen konzentrischen Ring formen (Bild 6). In solchen Fällen bedeckte das Perisarc nur noch den peripheren Teil der Polyparbasis.

deren zentrale Bereiche direkt dem Meeresbodensediment auflagen.

Genus *Gymnophyllum* HOWELL, 1945

Typus-Art: *Gymnophyllum wardi* HOWELL, 1945 (Wewoka formation des Middle Pennsylvanian von Oklahoma = oberes Westfal).

Bemerkungen: Die genetische Deutung des Septalapparats, die SUTHERLAND & HAUGH (1969, S. 35, Abb. 8) vornahmen, wird hinsichtlich der Identifizierung von Kleinesepten, Septen „dritter Ordnung“ und Position I und II im Prinzip für korrekt gehalten. Ihre Auffassung über das primäre Auftreten contratingenter Kleinesepten setzt aber auch zwei solche Kleinesepten am Gegenseptum voraus. Die zwei Septenpaare neben dem Gegenseptum müssen als lange, Großsepten imitierende und gespaltene Kleinesepten interpretiert werden (Bild 7), wie sie beispielsweise für *Boolelasma parvum* (KULLMANN, 1965) (WEYER, 1972, S. 454, Abb. 13) und andere Sutherlandiniinae (Bild 8) charakteristisch sind. Zwischen ihnen und dem Gegenseptum liegen adult Septen „dritter Ordnung“, die sonst nur überall in Position II beobachtet wurden. Daß die Interseptalräume von Position I bei Rugosa mit contratingenten Kleinesepten



Bild 6. *Gymnophyllum wardi* HOWELL, 1945

Wewoka formation des Desmoinesian (Pennsylvanian); Carpenter's Point am SW-Ende des Okmulgee-Sees, Oklahoma; Coll. U. S. National Museum Washington

- 1 – Polyparunterseite mit isolierten Epithcalringen in den breiten Interseptalräumen von Position II, Vergr. 5fach (Nr. USNM 164507)
- 2 – Polyparunterseite mit Costae, mit biform differenzierten Interseptalräumen von Position I und II und mit unvollständigen Epithcalringen; sechs Protosepten markiert; Vergr. 5fach (Nr. USNM 164504)

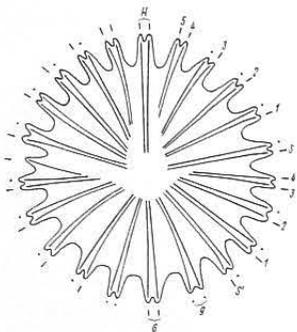


Bild 7. Septalapparat von *Gymnophyllum* HOWELL, 1945 (Schema)

Großsepten durch Striche, Kleinsepten durch Punkte markiert; Septen „dritter Ordnung“ mancher Altersstadien nicht berücksichtigt; H = Hauptseptum, S = Seitenseptum, S' = Gegenseitenseptum, G = Gegenseptum, g = zum Gegenseptum gehörendes Kleinseptum

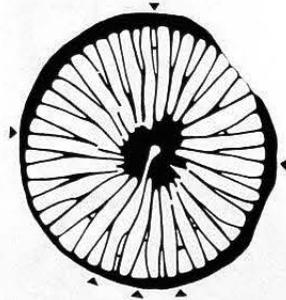


Bild 8. Gespaltenen Septen von *Sutherlandinia* nov. sp.

Unteremsium, höherer Tentaculiten-Kalk, Quingenberg bei Zeulenroda, Ostthüringisches Schiefergebirge; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 44, PM Berlin)
Querschliff der Kelchbasis, mit contratingenten Kleinsepten, Triade am Gegenseptum und biforstem Tabularium; Hauptseptum, Gegenseptum und zwei Kleinsepten beiderseits vom Gegenseptum kräftig gespalten; Vergr. 64fach

ten in der Triade am Gegenseptum morphologisch weitgehend den übrigen Interseptalräumen von Position II gleichen, ist schon länger bekannt und läßt sich an Arten mit kräftig biforstem Tabularium besonders gut feststellen. SUTHERLAND & HAUGH (1969) hielten die zwei gespaltenen Kleinsepten beiderseits vom Gegenseptum für zwei Großsepten mit

je einem contratingenten Kleinseptum. Ein derartiger Bauplan mit nur am Gegenseptum freien, lediglich am Kelchrand aktiven und kurzen Kleinsepten bei sonst schon juvenil contratingenten übrigen Kleinsepten ist jedoch von *Rugosa* gänzlich unbekannt.

Bei der Interpretation der Schlifffserien, die SUTHERLAND & HAUGH (1969, Abb. 9–11, Taf. 4) publizierten, bleibt zu beachten, daß solche discoiden Formen nicht nur von unten nach oben, sondern sogar hauptsächlich vom Zentrum zur Peripherie hin wuchsen. „Querschliffe“ discoider Polypare hat BIRENHEIDE (1971, S. 505) völlig zu Recht mit der in einer Ebene ausgebreiteten Kegeloberfläche eines konischen Polypars verglichen. Für bestimmte Fragestellungen liefern Querschliffserien von Korallen mit unterschiedlicher, discoider und turbinater oder gerader und cornuter Polyparform keine direkt vergleichbaren morphologischen Daten, weil Schliffebene und Wachstumsvektoren dabei zueinander nicht immer in demselben Verhältnis stehen.

Das gilt übrigens in ganz besonderem Maße für Korallen mit vollständig vom Perisarc umgebenem, Costae tragendem Skelett, zu denen *Gymnophyllum wardi* ja auch gehört. An adulten Exemplaren eines solchen morphologischen Typs findet man die ältesten Bereiche eines Septums nicht an der Oberfläche der Costae, sondern im Inneren des Skeletts. Einige Scleractinia der Familie Turbinolidae EDWARDS & HAIME, 1848 (*Turbinolia* LAMARCK, 1816, *Sphenotrochus* EDWARDS & HAIME, 1848, *Platyrochus* EDWARDS & HAIME, 1848 etc.) verdeutlichen dies am besten. Querschliffserien der genannten Gattungen sind nicht einfach als Reihen aufeinander folgender ontogenetischer Wachstumsstadien aufzufassen, weil die ersten postlarvalen Skelettbildungen später beträchtlich über der adulten Polyparbasis liegen. Das Skelettwachstum erfolgte von der jugendlichen Polypar Spitze aus nicht nur in distaler (oraler) und lateraler, sondern auch in proximaler Richtung nach unten. Daher ist ein Sandkorn, an das sich die Larve von *Platyrochus stokesi* (LEA, 1833) aus dem Mitteleozän Alabamas oder von *Sphenotrochus intermedius* (MÜNSTER in GOLDFUSS, 1829) aus dem westdeutschen Oberoligozän anheftet, im freilebenden Altersstadium äußerlich nicht mehr zu sehen und vollständig von nachträglich abgeschiedenen Skelettportionen der Costae umhüllt. Speziell bei *Platyrochus*-Arten werden die Oberflächenbereiche der Costae am proximalen Polyparende nicht frühontogenetisch, sondern spätontogenetisch gebildet. Die Nichtbeachtung dieser Wachstumsverhältnisse, auf die schon VAUGHAN (1900) aufmerksam machte, muß selbstverständlich zu falschen Vorstellungen über die Ontogenese führen, wie sie etwa SCHINDEWOLF (1942, S. 281–282, Abb. 140–141) für *Turbinolia sulcata* LAMARCK, 1816, aus dem Mitteleozän des Pariser Beckens mitgeteilt hat.

IVANOVSKY (1968) hat *Gymnophyllum wardi* aus dem höheren Westfal (Moscovian) von Baskchirien gemeldet. Dieser Fund besitzt jedoch eine Archaeoethea und demzufolge kein das Polypar umhüllendes Perisarc (edge-zone). Da auch das Gegenseptum mit seinen zwei contratingenten Kleinsepten so wie beim Genus *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1868, gestaltet ist, handelt es sich auf keinen Fall um einen Vertreter von *Gymnophyllum*.

Familia Hadrophyllidae NICHOLSON, 1889

Typus-Genus: *Hadrophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850.

Weiteres Genus: *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1868.

Verbreitung: Mitteldevon – Nordamerika, Europa, Nordafrika, Südostasien, Australien.

Genus *Hadrophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850

Typus-Art: *Hadrophyllum orbigny* EDWARDS & HAIME, 1850 (Speeds Limestone der Sellersburg Group von Indiana = Mitteldevon).

Bemerkungen: Die Polyparform der Typus-Art wird gewöhnlich als discoid knopf- oder kissenförmig angegeben und abgebildet (Bild 9/3). Es gibt allerdings einige wenige Exemplare, deren Proximalseite nicht verrundet und abgeflacht, sondern kräftig kegelförmig gestaltet ist (EDWARDS & HAIME 1851, Taf. 6, Fig. 4; BASSLER 1937, Taf. 31, Fig. 29; das hier in Bild 9/1 wiedergegebene Polypar). Diese seltenen Funde tragen mitunter noch Reste einer konzentrisch gestreiften Archaeoethea und belegen, daß die „normale“ discoider Ausbildungsweise nur einen sekundär durch Abrollung und grobe Verkieselung entstandenen Erhaltungszustand darstellt. Das gilt natürlich auch für den Kelch, dessen ursprüngliche Gestalt noch niemals beobachtet werden konnte. Eine zum Vergleich eingesehene Kollektion von *Hadrophyllum pauciradiatum* EDWARDS & HAIME, 1851, aus dem Mitteldevon der Eifel enthält mehrere stärker abgeriebene Exemplare, deren Distalseite beinahe die Form des Kelchs von *Hadrophyllum orbigny* angenommen hat. Beide Arten dürften daher primär ungefähr die gleiche Polyparform besessen haben.

Die distalen Septenränder von *Hadrophyllum pauciradiatum* sind, wie gut erhaltene Stücke zeigen, überhaupt nicht evert, sondern verlaufen ähnlich wie bei *Stewartophyllum* BUSCH, 1941, fast horizontal und fallen nur ganz geringfügig zum Polyparzentrum hin ab. Ob das auch für *Hadrophyllum orbigny* zutrifft, bleibt unklar; die nordamerikanische Art könnte eventuell auch einen leicht everten Kelch nach Art von *Aemuliophyllum* OLIVER, 1958, besitzen. Die Septenmikrostruktur ist nach den offenbar stets non-

spinösen Septenstirnen von *Hadrophyllum pauciradiatum* lamellar. Das deutlich verkürzte und erniedrigte Hauptseptum liegt in einer markanten echten Fossula. Die Kleinsepten von *Hadrophyllum* sind typisch contratingent, wobei die zwei Kleinsepten am Gegenseptum sich durch besondere Länge auszeichnen (Bild 9/2–4). In der üblichen korrodierten Erhaltungswiese von *Hadrophyllum orbigny* fällt dieser Bauplan allerdings nicht sofort besonders auf, so daß JEFFORDS (1955) ihn bei seinem „hadrophyllid septal pattern“ übersehen hat. Im rechten Hauptquadranten von Bild 9/3c ist die contratingente Ausbildung der Kleinsepten gut am Seitenseptum und an den zwei ersten Metaseten erkennbar. Bei einiger Übung kann man sie dann unter entsprechender Beleuchtung und notfalls in der Seitenansicht auch an nahezu allen Polyparen von *Hadrophyllum orbigny* wahrnehmen.

Genus *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1868

Typus-Art: *Microcyclus discus* MEEK & WORTHEN, 1868 (St. Laurent Limestone von Illinois = Mitteldevon).

Bemerkungen: Das Genus *Microcyclus*, über das wir durch die jüngsten Studien von FRAUNFELTER & ENGSTROM (1970), PLUSQUELLEC (1971) und BIRENHEIDE (1971) ausgezeichnet unterrichtet sind, dürfte direkt von *Hadrophyllum* abstammen und unterscheidet sich von dieser Gattung offenbar nur durch die discoider Polyparform und den everten Kelch, während in allen anderen Merkmalen bereits vollständige Übereinstimmung herrscht. Die Polyparbasis wird von einer Archaeoethea gebildet, die typische Septalfurchen tragen kann. Die Polypar Spitze liegt bei *Microcyclus discus* MEEK & WORTHEN, 1868 (nach den Abbildungen von PLUSQUELLEC 1971) und bei *Microcyclus clypeatus* (GOLDFUSS, 1826) (nach eigenen Beobachtungen) nicht genau in der Mitte der Unterseite, sondern leicht exzentrisch in Richtung auf das Gegenseptum verschoben – dieser übrigens auch bei *Palaeocyclus porpita* (LINNAEUS, 1767) vorhandene Bauplan entspricht einer cornuten *Rugosa* Koralle mit genau an der konvexen Polyparseite gelegenen Hauptseptum. Einige bisher an *Microcyclus* angeschlossene mitteldevonische Arten wie *Microcyclus crenulatus* STAUFFER, 1952, *Microcyclus roberti* LE MAITRE, 1952, und *Microcyclus spinulosus* LE MAITRE, 1952, haben nach Aussage ihrer leicht dornig-crenulierten Septenränder anscheinend eine trabekuläre Septenmikrostruktur und sind demnach von typischen *Microcyclus*-Vertretern mit lamellärer Septenmikrostruktur generisch abzutrennen. Vor der Errichtung einer sicherlich erforderlichen neuen Gattung sollten die betreffenden Formen jedoch erst einmal ausführlich morphologisch revidiert werden. Die systematische Stellung von *Microcyclus blairi* MILLER, 1891,

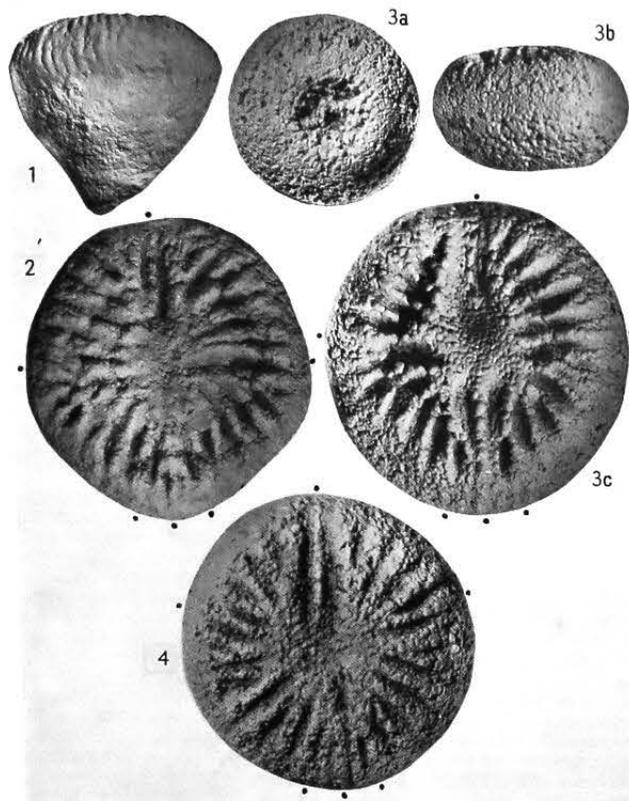


Bild 9. Polyparform von *Hadrophyllum orbigny* EDWARDS & HAIME, 1850

Speeds Limestone (Sellersburg Group, Mitteldevon); Charlestown (Bild 9.1) und Madison (Bild 9.2–4), Indiana; Coll. PM Berlin

- 1 — Seitenansicht eines konischen Polypars mit erhaltener Archaeotheca, Vergr. 3,5fach (Nr. K. 76.)
- 2 — Kelchansicht eines Polypars mit besonders deutlichen contratingentem Kleinsepten, Vergr. 4,5fach (Nr. K. 77.3.)
- 3 — Basis-, Seiten- und Kelchansicht eines Polypars in üblicher Erhaltungsweise (pseudodiscoid, abgerollt und grob verkieselt), mit markanter Cardinalfossula, Vergr. 3,5fach (a, b) und 5,5fach (c) (Nr. K. 77.1.)
- 4 — Kelchansicht eines Polypars mit an der Kelchbasis relativ langem Hauptseptum, Vergr. 5,5fach (Nr. K. 77.2.)

aus dem höheren Tournai von Missouri und New Mexico ist gleichfalls unsicher. Schon die Tatsache, daß es sich um die einzige unterkarbonische Art der Gattung handelt, stimmt nachdenklich. Da die Kleinsepten nach den Abbildungen von BOWSER (1961) nicht contratingent sind, könnte eher *Cumminsia* vorliegen.

4. Die Termini Epitheca und Archaeotheca (Rugosa, Scleractinia)

Der morphologische Terminus Epitheca ist bei den Beschreibungen der oben revidierten „Hadrophyllidae“ mitunter noch in traditioneller Weise für zwei morphogenetisch grundverschiedene Skelettelemente

verwendet worden. Einmal handelt es sich um präbis synseptale Wandbildungen wie bei *Microcyclus* MEEK & WORTHEN, 1865, und *Pataeoicyclus* EDWARDS & HAIME, 1849, oder bei allen Rugosa mit non-evertem Kelch. Zum anderen wurden unter diesem Begriff auch die postseptal entstandenen Wandstrukturen verstanden, die bei *Gymnophyllum* HOWELL, 1945, zusätzlich zur dort dominierenden Eutheca auftreten. In der Literatur sind beide Wandtypen nahezu immer als Epitheca bezeichnet worden — lediglich ALLOITEAU (1952) hat versucht, hier Klarheit zu schaffen durch Einführung eines neuen Terminus Archaeotheca, der sich leider kaum durchgesetzt hat. Später unterschieden offenbar nur noch SCHOUPPE & STACUL (1966, S. 70, 77) zwischen den zwei Entstehungsweisen der Epitheca und nannten sie basale Epitheca und palliale Epitheca. Den Begriff Epitheca führten EDWARDS & HAIME 1848 für bestimmte Wandbildungen von Korallen ein und erwähnten als Beispiele drei Scleractinia-Genera. Diese Formen haben aber, wie wir heute wissen, teils die eine, teils die andere der oben genannten und morphogenetisch verschiedenen Wandstrukturen, so daß eine radikale Neudefinition des morphologischen Begriffsinventars erforderlich wird. Ohne Anwendung eines Typus-Verfahrens wie in der Systematik dürfte dabei auf die Dauer keine Stabilität zu erzielen sein. In diesem Sinne wird in Anlehnung an ALLOITEAU (1952) folgende emendierte Terminologie vorgeschlagen:

Terminus Epitheca

Autor: EDWARDS & HAIME (1848, S. 46)

Vom Autor zitierte Beispiele: *Montlivaltia* LAMOUROUX, 1821, *Balanophyllia* WOOD, 1844, *Flabellum* LESSON, 1831 (sämtlich Ordo Scleractinia).

Typisches Scleractinia-Beispiel:

Hiermit Genus *Montlivaltia* LAMOUROUX, 1821, beziehungsweise dessen Typus-Art *Montlivaltia caryophyllata* LAMOUROUX, 1821 (Dogger [Bathonian] der Normandie, Nordfrankreich).

Typisches Rugosa-Beispiel:

Hiermit Genus *Calostylis* LINDSTRÖM, 1868, beziehungsweise dessen Typus-Art *Calostylis cribraria* LINDSTRÖM, 1868 (tieferes Silur [oberstes Llandovery bis basales Wenlock] der Insel Gotland).

Terminus Archaeotheca

Autor: ALLOITEAU (1952, S. 591, 644)

Vom Autor zitierte Beispiele: „Die meisten solitären paläozoischen Rugosa“ sowie einige Scleractinia (*Stylophyllidae* VOLZ, 1896, *Procycolitidae* VAUGHAN & WELLS, 1943, *Amphistraeidae* OGLVIE, 1896, gewisse *Turbinoliidae* EDWARDS & HAIME, 1848 sensu auct., *Thecocyathidae* VAUGHAN & WELLS, 1943 pars).

Typisches Scleractinia-Beispiel:

Hier nicht gewählt, weil relativ wenig Detailstudien zur Verfügung stehen; in Betracht kämen unter anderem *Arosimilia* EDWARDS & HAIME, 1848, oder *Thecocyathus mactra* (GOLDFUSS, 1826).

Typisches Rugosa-Beispiel:

Hiermit Genus *Cyathaxonia* MICHELIN, 1847, beziehungsweise dessen Typus-Art *Cyathaxonia cornu* MICHELIN, 1847 (Unterkarbon [Obertournai] von Belgien).

Rugose Korallen besitzen fast immer eine Archaeotheca. Nur bei wenigen Formenkreisen mit evertem Kelch kommt eine Epitheca vor: *Calostylis* LINDSTRÖM, 1868, und *Helminthidium* LINDSTRÖM, 1882 (*Calostylidae* ZITTEL, 1879), *Kozlouskia phyllis* RÓZKOWSKA, 1969 (*Kielcephyllidae* RÓZKOWSKA, 1969), *Gymnophyllum wardi* HOWELL, 1945 (*Cyathaxonidae* EDWARDS & HAIME, 1850). Grenzfälle, wo beide Wandtypen scheinbar ineinander übergehen und jedenfalls nur schwer auseinander zu halten sind, existieren unter den devonischen *Philipsastraecidae* ROEMER, 1883, bei *Thamnophyllum* PENECKE, 1894 (nebst *Phacellophyllum* GÜRICH, 1909) und verwandten Formen. SCHOUPPE & STACUL (1966, S. 81) haben die bestehende Problematik diskutiert.

Pterorrhiza EHRENBERG, 1834, wird noch eindeutig durch eine Archaeotheca gekennzeichnet, die mitunter auch die typischen, intern den Septen entsprechenden Septalfurchen trägt (PICKETT 1967, Taf. 5, Fig. 18 a). Ähnlich sind einige *Phacellophyllum*-Arten gebaut, etwa *Phacellophyllum soshkinae* (RÓZKOWSKA, 1953) (RÓZKOWSKA 1953, S. 17, Abb. 6). Mindestens eine Art dieser Gattung hat aber bereits eine echte Epitheca in Form von manchmal isolierten Ringen (SOSHKINA 1951, Taf. 13, Fig. 5–6: *Thamnophyllum virgatum*). An günstig erhaltenem Material (freigewitterte Kelche) müßte hier künftig geprüft werden, ob diese Formen nicht besser generisch zu trennen sind. Der Unterschied liegt im Verlauf des distalen Septenrands, der bei der mit einer Archaeotheca ausgestatteten Gruppe vom Gipfel des Trabekelfächers zwar nach außen abfällt, aber vor Erreichen der Wand auf eine gewisse Strecke noch einmal annähernd horizontal verläuft (PICKETT 1967, S. 13, Abb. 3 c). Für den anderen, nur noch eine Eutheca tragenden Formenkreis ist charakteristisch, daß der Septenrand vom im Bereich der Hufeisenblasenzone befindlichen Scheitel aus kontinuierlich nach außen abfällt und dabei keine besondere Richtungsänderung mehr erfährt. Die Reihe der horseshoe-Dissepimente entspricht übrigens der Paratheca der Scleractinia und ist eine der Eutheca von Rugosa und Scleractinia absolut homologe Skelettbildung. Über das Vorkommen einer Archaeotheca unter Scleractinia äußerte sich ALLOITEAU (1952, 1957). In dieser Anthozoa-Ordnung hat sich der primitive

Wandtyp bis heute bei den Flabellidae BOURNE, 1905, erhalten (CHEVALIER 1961, S. 378). Die übliche taxonomische Einordnung der Familie in die Subordo Caryophyllina muß aus phylogenetischen Gründen eventuell aufgegeben werden, obwohl sie vielleicht vom Gesichtspunkt der momentan bekannten stratigraphischen Verbreitung (höchste Unterkreide – rezent) plausibel erscheint. VAUGHAN & WELLS (1943, S. 98) und WELLS (1956, S. F 368) deuteten die Flabellidae als neotenische Gruppe, die vermutlich aus normalen Caryophyllina durch eine nicht weiter verfolgte Entwicklung der edge-zone (Perisarc) hervorgegangen sei. Die ältesten und primitivsten Caryophyllina (*Thecoyathus* EDWARDS & HAIME, 1848, aus dem höheren Lias) sind aber mit ihren everten Septen morphologisch schon höher entwickelt als der größte Teil der Flabellidae, wo über den Kelchrand hinausragende Septen nur relativ selten auftreten wie etwa bei dem rezenten *Monomyces affinis* (DUNCAN, 1873) (DUNCAN 1873, Taf. 47, Fig. 17–19). Alle sonstigen an Rugosa und Scleractinia gewonnenen Erfahrungen sprechen dafür, daß Formenkreise mit einer Archaeotheca immer am Anfang von Entwicklungsreihen stehen und den Ausgangspunkt für stets als apomorph zu wertende euthecate Gruppen bilden. Für einen umgekehrten Ablauf der Stammesgeschichte gibt es bisher keinerlei Anzeichen. Möglich wäre natürlich, daß die Flabellidae zeitlich weiter zurückverfolgt werden können bis in den Jura und dort im Lias den *Thecoyathidae* VAUGHAN & WELLS, 1943, etwas nahe stehen. Die tatsächliche Verbreitung einer Archaeotheca bei Scleractinia läßt sich gegenwärtig noch nicht klar überblicken, weil manche Formen nicht ausreichend morphologisch untersucht sind. Beispielsweise existiert unter den von VOLZ (1896) zu *Thecosmilia* EDWARDS & HAIME, 1848, gestellten Funden aus dem Ladin von St. Cassian auch eine Art mit einer Archaeotheca und mit externen Septalfurchen nach Art der Rugosa.

5. Zusammenfassung

Die Genera *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, und *Parmassessor* LUDWIG, 1869, und die polyphyletische Familie Hadrophyllidae NICHOLSON, 1889, werden revidiert. Neue Taxa sind: Combophyllidae (Devon), Cumminsiinae (Karbon), Gymnophyllinae (Oberkarbon). Im basalen Eifilium des Westthüringischen Schiefergebirges kommen *Combophyllum* sp. aff. *leonense* EDWARDS & HAIME, 1851, und *Parmassessor* cf. *ovatus* LUDWIG, 1869, vor. Die für Rugosa und Scleractinia verwendeten morphologischen Termini Epitheca und Archaeotheca werden durch typische Beispiele definiert. Auf die Existenz einer echten Eutheca bei einigen Rugosa ist hingewiesen.

Summary

Morphology and systematics of the genera *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, and *Parmassessor* LUDWIG, 1869, and of the polyphyletic family Hadrophyllidae NICHOLSON, 1889, are revised. Combophyllidae (Devonian), Cumminsiinae (Carboniferous), and Gymnophyllinae (Upper Carboniferous) are new family rank taxa. *Combophyllum* sp. aff. *leonense* EDWARDS & HAIME, 1851, and *Parmassessor* cf. *ovatus* LUDWIG, 1869, have been determined from basal Eifilian beds in the Western Thuringian Mountains. A redefinition based on typical examples is given for the Rugosan and Scleractinian morphological terms epitheca and archaeotheca. The presence of true eutheca and epitheca is recorded from some few Rugose corals. The typical wall structure of nearly all solitary Rugosa is an archaeotheca.

Резюме

Роды *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850, *Parmassessor* LUDWIG, 1869 и полифилетическое семейство Hadrophyllidae NICHOLSON, 1889 подвергаются ревизии. Новыми таксонами являются: Combophyllidae (девон), Cumminsiinae (карбон), Gymnophyllinae (верхний карбон). В низах эйфельского яруса западной части Тюрингических сланцевых гор встречаются *Combophyllum* sp. aff. *leonense* EDWARDS & HAIME, 1851 и *Parmassessor* cf. *ovatus* LUDWIG, 1869. Обычно применяемые при описании Rugosa и Scleractinia морфологические термины эпитека и археоотека четко определяются конкретными примерами. Указывается на наличие настоящей еутеки у некоторых представителей ругозных кораллов.

Literatur

- ALBERTI, G.: Bemerkungen zur Morphologie des Proximal-Teiles der Gehäuse einiger Taxa von *Nowakia* (Dacryocanarida) aus dem Unter- und Mitteldevon. — Senckenbergiana Lethaea, 53, 1–2, 95–101, 1 Taf., Frankfurt (Main) 1972.
- ALLOITEAU, J.: Madréporaires post-paléozoïques. — In: J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, I, 539–684, 130 Abb., 10 Taf., Paris (Masson) 1952.
- ALLOITEAU, J.: Contribution à la Systématique des Madréporaires fossiles. — Centre Nat. Rech. Sci., 462 S., 286 Abb., 5 Tab., 6 Textttaf., 20 Taf., Paris 1957.
- BARROIS, C.: Recherches sur les Terrains anciens des Asturies et de la Galice. — Mém. Soc. Géol. Nord, 2, 1, 630 S., 20 Taf., Lille 1882.
- BASSLER, R. S.: The Paleozoic Rugose Coral Family Paleocyclusidae. — J. Paleont., 11, 189–201, Taf. 30–32, Menasha (Wisc.) 1937.
- BASSLER, R. S.: Faunal lists and descriptions of Paleozoic Corals. — Mem. Geol. Soc. America, 44, 294 S., 20 Taf., New York 1950.
- BIRENHEIDE, R.: Haben die rugosen Korallen Mesenterien gehabt? — Senckenbergiana Lethaea, 46, 1, 27–34, 5 Abb., Frankfurt (Main) 1965.

- BIRENHEIDE, R.: Der Holotypus von *Latusastrea valvata* (Scleractinia, Oberer Jura). — Senckenbergiana Lethaea, 50, 1, 57–66, 10 Abb., Frankfurt (Main) 1969.
- BIRENHEIDE, R.: Untersuchungen an *Microcyclus clypeatus* (GOLDFUSS) (Rugosa: Mitteldevon). — Senckenbergiana Lethaea, 52, 5–6, 501–527, 18 Abb., 4 Taf., Frankfurt (Main) 1971.
- CARLS, P., J. GANDL, H. GROSS-UFFENORDE, H. JAHNKE & O. H. WALLISER: Neue Daten zur Grenze Unter- Mittel-Devon. — Neuvsl. Stratigr., 2, 3, 115–147, 7 Abb., 2 Tab., Leiden 1972.
- CARRUTHERS, R. G.: A Revision of some Carboniferous corals. — Geol. Mag., 5, 5, 20–31, 63–74, 158–171, 6 Abb., Taf. 4–6, London 1908.
- CHEVALIER, J.-P.: Recherches sur les Madréporaires et les formations récifales miocènes de la Méditerranée occidentale. — Mém. Soc. Géol. France, n. s., 40, no. 93, 562 S., 203 Abb., 26 Taf., 31 Tab., Paris 1961.
- DUNCAN, P. M.: A description of the Madreporaria dredged up during the expedition of H. M. S. „Porcupine“ in 1869 and 1870. Part 1. — Trans Zool. Soc. London, 8, 303–344, Taf. 39–49, London 1873.
- DYBOWSKI, W.: Monographie der Zoantharia sclerodermata rugosa aus der Silurformation Estlands, Nord-Livlands und der Insel Gotland. — Archiv Naturkunde Liv-, Eht- u. Kurlands, ser. 1, 5, 257 bis 532, 5 Taf., Dorpat 1873–1874.
- EASTON, W. H.: Corals from the Chouteau and related formations of the Mississippi Valley region. — Rep. Invest. State Geol. Surv. Illinois, 97, 1–93, 1 Abb., 17 Taf., Urbana (Ill.) 1944.
- EDWARDS, H. M., & J. HAIME: Recherches sur les Polypiers. 1. Observations sur la structure et le développement des polypiers en général. — Ann. Sci. natur., sér. 3, Zool., 9, 37–89, Taf. 4–6, Paris 1848.
- EDWARDS, H. M., & J. HAIME: A Monograph of the British Fossil Corals. — Palaeontograph. Soc., LXXXV + 322 S., 72 Taf., London 1850–1854.
- EDWARDS, H. M., & J. HAIME: Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques, précédée d'un tableau général de la classification des polypiers. — Archiv Mus. hist. nat. Paris, 5, 502 S., 20 Taf., Paris 1851.
- FLÜGEL, H. W.: Bibliographie der paläozoischen Anthozoa (Rugosa, Heterocoralia, Tabulata, Heliolitida, Trachypsammia). I. Bibliographie. II. Index. — Österr. Ak. Wiss., 262 + 323 S., Wien 1970.
- FLÜGEL, H. W., & B. FREE: Laccophyllidae (Rugosa) aus dem Greifensteiner Kalk (Eifilium) von Wiede bei Greifenstein. — Palaeontographica, A, 119, 222 bis 247, 12 Abb., Taf. 41, Stuttgart 1962.
- FONTAINE, H.: Les Madréporaires paléozoïques du Viet-Nam, du Laos et du Cambodge. — Archiv. géol. Viet-Nam, Serv. Géol., 5, 276 S., 10 Abb., 35 Taf., Saigon 1961.
- FRAUNFELTER, G. H., & J. C. ENGSTROM: Development of the Rugose Coral *Microcyclus discus* Meek and Worthen from the Devonian of Illinois and Missouri. — J. Paleont., 44, 6, 1085–1091, 6 Abb., Taf. 150, Tulsa (Okl.) 1970.
- FRECH, F.: Geologie der Umgegend von Haiger bei Dillenburg (Nassau). — Abh. geol. Spezialkarte Preuss. Thür. Staaten, 8, 3, 223–258, 3 Taf., Berlin 1888.
- GORJANOV, V. B.: Devonische Laccophyllidae (Tetracoralia) des südlichen Tienshan. — Eshegodn. vses. paleont. ob., 18, 90–103, 3 Abb., 1 Taf., Moskau 1968 (russ.).
- GRABAU, A. W.: Palaeozoic Corals of China. I. Tetracoralata 1. — Palaeont. Sinica, B, 2, 1, 76 S., 74 Abb., 1 Taf., Peking 1922.
- HAIME, J.: Polypiers. — In: E. DE VERNEUIL, Note sur les Fossiles dévoniens du district de Sabero (Léon). — Bull. Soc. Géol. France, 2, 7, 155–186, Taf. 3–4, Paris 1850.
- HAIME, J.: Polypiers. — In: E. DE VERNEUIL & J. BARRANDE, Description des fossiles trouvés dans les terrains silurien et dévion d'Almaden, d'une partie de la Sierra Morena et des montagnes de Tolède. — Bull. Soc. Géol. France, 2, 12, 964–1025, Taf. 23–29, Paris 1855.
- HILL, D.: The British Silurian Rugose Corals with Acanthine Septa. — Phil. Trans. R. Soc. London, B, 226, 189–217, 35 Abb., Taf. 29–30, London 1936.
- HILL, D.: Rugosa, Heterocoralia. — In: R. C. MOORE (edit.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F. Coelenterata, F 233–327, Abb. 165–221. Univ. Kansas Press, Lawrence (Kansas) 1956.
- ICZN (International Commission of Zoological Nomenclature), Opinion 946. — Bull. Zool. Nomenclature, 27, 5–6, 226, London 1971.
- IVANOVSKY, A. B.: The first discovery of *Gymnophyllum* (Rugosa) in the USSR. — Dokl. Ak. Nauk. SSSR, 179, 5, 1216–1217, 1 Abb., Moskau 1968 (russ.).
- JEFFORDS, R. M.: Septal arrangement and ontogeny in some Porpittid Corals. — Univ. Kansas Paleont. Contrib., Coelenterata, 2, 1–16, Abb. 1–4, Taf. 1–3, Topeka (Kans.) 1955.
- KULLMANN, J.: Rugose Korallen der Cephalopodenfazies und ihre Verbreitung im Devon des südöstlichen Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). — Abh. Ak. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturw. Kl., 1965, 2, 136 S., 21 Abb., 7 Taf., Wiesbaden 1965.
- LANG, W. D., S. SMITH & H. D. THOMAS: Index of Palaeozoic Coral Genera. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), VII + 231 S., London 1940.
- LECOMPTÉ, M.: Madréporaires paléozoïques. — In: J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, I, 419–538, 154 + 57 Abb., Paris (Masson) 1952.
- LEMAITRE, D.: La faune du Devonien inférieur et moyen de la Saoura et des abords de l'Erg el Djemel (Sud-Oranais). — Mat. Carte Géol. Algérie, 1, Paléont., 12, 171 S., 7 Abb., 22 Taf., Lille 1952.
- LIEBRECHT, F.: Beiträge zur Geologie und Paläontologie des Gebietes um den Dreierhörnstein am Zusammenstoß von Wittgenstein, Siegerland und Nassau. — Jb. kgl. preuß. geol. Landesanstalt, 32, 1, 412–484, Taf. 14–15, Berlin 1913.
- LUDWIG, R.: Zur Palaeontologie des Urais. Actinozoen und Bryozoen aus dem Carbon-Kalkstein im Gouvernement Perm. — Palaeontographica, 10, 3–4, 179 bis 226, Taf. 20–37, Cassel 1862.
- LUDWIG, R.: Corallen aus paläolithischen Formationen. — Palaeontographica, 14, 133–244, Taf. 31–72, Cassel 1865–1866.
- LUDWIG, R.: Korallenstöcke aus palaeolithischen Formationen. — Palaeontographica, 17, 129–135, Taf. 29–30, Cassel 1869.
- MOORE, R. C., & R. M. JEFFORDS: Description of Lower Pennsylvanian Corals from Texas and adjacent States. — Univ. Texas Publ., 4401, 77–208, 214 Abb., Taf. 14, Austin (Tex.) 1945.
- NICHOLSON, H. A.: Invertebrata. — In: H. A. NICHOLSON & R. LYDEKKEK: A manual of Palaeontology for the use of students. — 3. ed., XVIII + 885 S., 812 Abb., Edinburgh u. London (W. Blackwood & Sons) 1889.

- PICKETT, J.: Untersuchungen zur Familie Phillipsastreae. — Senckenbergiana Lethaea, 48, 1, 1–89, 19 Abb., 7 Taf., 1 Tab., Frankfurt (Main) 1967.
- PLUSQUELLEC, Y.: Révision du genre *Microcyclus* MEEK et WORTHEN 1868 (Tétracoralliaires). — Ann. Soc. Géol. Nord, 91, 2, 129–139, 9 Abb., Taf. 6–7, Lille 1971.
- REICH, H.: Erläuterungen zur Geologischen Karte von Preußen und benachbarten deutschen Ländern. Lieferung 272. Blatt Laasphe. — Preuß. Geol. Landesanst., 42 S., Berlin 1934.
- ROEMER, F.: Eine neue devonische Korallen-Gattung aus der Eifel. — Jahresber. Schles. Ges. Vaterl. Naturk., 57, 184, Breslau 1880.
- RÓZKOWSKA, M.: Pachyphyllinae et Phillipsastraea du Frasnien de Pologne. — Palaeontologia Polonica, 5, 89 S., 41 Abb., 8 Taf., Warschau 1953.
- RÓZKOWSKA, M.: Famennian Tetracoralloid and Heterocoralloid fauna from the Holy Cross Mountains (Poland). — Acta Palaeont. Polonica, 14, 1, 187 S., 72 Abb., 8 Taf., 2 Tab., Warschau 1969.
- SANDBERGER, F.: Über die Entwicklung der unteren Abtheilung des devonischen Systems in Nassau, verglichen mit jener in anderen Ländern nebst einem paläontologischen Anhang. — Jb. Nassau. Ver. Naturkd., 42, 1–107, Taf. 1–5, 1 Tab., Wiesbaden 1889.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Zur Kenntnis der Polycelien und Pterophyllen. Eine Studie über den Bau der „Tetrakorallen“ und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. — Abh. Reichsanst. Bodenforschung, N. F., 204, 324 S., 155 Abb., 36 Taf., Berlin 1942.
- SCHOUPPE, A. v., & P. STACUL: Morphogenese und Bau des Skeletts der Pterocoralia. — Palaeontographica, Suppl., 11, 186 S., 132 Abb., 6 Taf., 8 Tab., Stuttgart 1966.
- SCRUTTON, C. T.: The case for the suppression of R. Ludwig's „Corallen aus paläolithischen Formationen“ (Palaeontographica, 14, 133–244, 1865 bis 1866) for the purposes of Zoological nomenclature. Z. N. (S.) 495. — Bull. Zool. Nomenclature, 25, 4–5, 156–161, London 1969.
- SOSHKINA, E. D.: Oberdevonische Rugose Korallen, ihre Systematik und Entwicklung. — Trudy Paleont. Inst. Ak. Nauk SSSR, 34, 122 S., 42 Abb., 24 Taf., Moskau–Leningrad 1951 (russ.).
- STAUFFER, C. R.: The Coral *Microcyclus* and some of its Devonian Species. — Bull. Geol. Surv. Canada, 24, 34 S., 8 Taf., Ottawa 1952.
- STEWART, G. A.: Middle Devonian Corals of Ohio. — Spec. Pap. Geol. Soc. America, 8, 120 S., 2 Abb., 20 Taf., New York 1938.
- STUMM, E. C.: Revision of the families and genera of the Devonian Tetracorals. — Mem. Geol. Soc. America, 40, VIII + 93 S., 25 Taf., New York 1949.
- STUMM, E. C.: Silurian and Devonian Corals of the Falls of Ohio. — Mem. Geol. Soc. America, 93, IX + 184 S., 2 Abb., 80 Taf., 1 Tab., New York 1964.
- SUTHERLAND, P. K.: Rugose Corals of the Henryhouse Formation (Silurian) in Oklahoma. — Bull. Oklahoma Geol. Surv., 109, 92 S., 26 Abb., 34 Taf., Norman (Okla.) 1965.
- SUTHERLAND, P. K., & B. N. HAUGH: The Discoid Rugose Coral *Gymnophyllum*: Growth Form and Morphology. — In: K. S. W. CAMPBELL (ed.), Stratigraphy and Palaeontology. Essays in Honour of Dorothy Hill. — Austral. Nat. Univ. Press, 27–42, Abb. 6–11, Taf. 3–4, Canberra 1969.
- TERMIER, G., & H. TERMIER: Paléontologie Marocaine. II. Invertébrés de l'ère primaire. 1. Foraminifères, spongiaires et coelentérés. — Notes Mém. Serv. Géol. Divis. Mines Géol. Protect. Rép. Franç. Maroc, 73, 220 S., 51 Taf., Paris 1950.
- VAUGHAN, T. W.: The Eocene and Lower Cretaceous Coral Faunas of the United States with descriptions of a few doubtful Cretaceous species. — Monogr. U. S. Geol. Surv., 39, 263 S., 24 Taf., Washington 1900.
- VAUGHAN, T. W., & J. W. WELLS: Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia. — Spec. Pap. Geol. Soc. America, 44, XV + 363 S., 39 Abb., 51 Taf., 3 Tab., New York 1934.
- VOINOVSKY-KRIEGER, K. G.: Zur Kenntnis des inneren Baues der Korallen Rugosa (Eine Kritik der Theorie der Septalkelge). — Bull. Ac. Sci. URSS, sér. 7, cl. sci. phys.-math., 1930, 4, 311–330, 10 Abb., 1 Taf., Leningrad 1930.
- VOLK, M.: Eine stark erweiterte Faunenliste der „Konglomerate“ der Neireitensichten des thüringischen Devons. — Geol. Blätter Nordost-Bayern, 11, 204–211, 1 Abb., Erlangen 1961.
- VOLZ, W.: Die Korallen der Schichten von St. Cassian in Südtirol. — Palaeontographica, 43, 1–124, 49 Abb., Taf. 1–11, Stuttgart 1896.
- WEISSERMEL, W.: Die Korallen des thüringischen Devons. 1. Korallen aus Oberdevon im westlichen Schiefergebirge Thüringens. — Jb. Preuß. Geol. Landesanstalt, 1938, 59, 353–369, 1 Abb., Taf. 14, Berlin 1939.
- 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.: The nomenclature and type species of some genera of recent and fossil corals. — Amer. J. Sci., 231, 97–134, New Haven (Conn.) 1936.
- WELLS, J. W.: Scleractinia. — In: R. C. MOORE (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata, F 328–444, Abb. 222–339, Univ. Kansas Press, Lawrence (Kans.) 1956.
- WEYER, D.: Rugosa (Anthozoa) mit bififormem Tabularium. — Jb. Geol., 4, 439–463, 15 Abb., 2 Tab., Berlin 1972.
- WEYER, D.: Einige Rugose Korallen aus der Erbslochgrauwacke (Unterdevon) des Unterharzes. — Z. geol. Wiss., Themenheft, 1, S. 45–65, 7 Abb., 2 Taf., Berlin 1973.
- WRIGHT, A. J.: Notes on Tetracoral morphology. — J. Paleont., 43, 5, 1232–1236, 2 Abb., Tulsa (Okla.) 1969.
- YIN, T. H.: Devonian Fauna of the Pochiao Shale of Eastern Yunnan. — Bull. Geol. Soc. China, 18, 33 bis 66, 2 Abb., 5 Taf. Peking 1938.
- ZAGORA, K.: Zur Gliederung des Mitteldevons an der SE-Flanke des Schwarzburger Sattels (Thüringisches Schiefergebirge). — Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Universität, math.-naturw. Reihe, 11, 3, 359–365, 1 Abb., 2 Taf., 1 Tab., Jena 1962.
- ZAGORA, K.: Tentaculiten aus dem thüringischen Devon. — Geologie, 13, 10, 1235–1273, 9 Taf., 2 Tab., Berlin 1964.

Nachtrag

Während der Drucklegung des im März 1973 abgeschlossenen Manuskripts erschien im Juli 1973 eine Neubeschreibung des Genus *Combophyllum* von PLUSQUELLEC & SEMENOFF-TIAN-CHANSKY. In dieser ausgezeichneten Studie ist eine reiche Kollektion gut erhaltener Syntypen und Topotypen der Typus-Art untersucht. Die morphologischen Ergeb-

nisse entsprechen völlig den unabhängig erzielten eigenen Resultaten und sind vielfach detaillierter, da die intraspezifische Variabilität und die Mikrostruktur des Skeletts an kalkig überlieferter Material ermittelt sind, das die Anfertigung von Dünnschliffen erlaubte. Abweichungen ergeben sich lediglich in der Interpretation und Nomenklatur, so daß einige Ergänzungen notwendig werden, die auch eine weitere Arbeit von PLUSQUELLEC (1973) berücksichtigen.

1. Die Typus-Art *Combophyllum osismorum* besitzt eine Innenwand („plate-forme calcinale surplombante“). Das war weder aus der Originalbeschreibung von EDWARDS & HAIME (1851) noch aus der Darstellung bei LE MAÎTRE (1952) zu entnehmen. Als *Combophyllum* müssen demnach jetzt die Formen bezeichnet werden, die oben *Parmasessor* genannt sind. Das Genus *Parmasessor* LUDWIG, 1869, wird zum subjektiven jüngeren Synonym von *Combophyllum* EDWARDS & HAIME, 1850. Für die andere, oben *Combophyllum* genannte Art-Gruppe der Combophyllidae ist ein neuer Gattungsbegriff erforderlich.

Ludwigacia nov. gen.

Derivatio nominis: Nach RUDOLPH LUDWIG (1812–1880), dessen leider mißachtete Arbeiten über paläozoische Korallen sorgfältige und gründliche morphologische Beobachtungen bei den Beschreibungen und Illustrationen der Arten enthalten.

Typus-Art: *Combophyllum ibericum* PLUSQUELLEC, 1973.

Diagnose: Kurzfassung — Combophyllidae ohne Innenwand. Ausführliche Fassung — es gilt genau wörtlich die oben (S. 8) für „*Combophyllum*“ gegebene Diagnose.

Weitere Arten: *Combophyllum marianum* HAIME, 1855, *Combophyllum lamellosum* LE MAÎTRE, 1952, *Combophyllum eifelense* LE MAÎTRE, 1952, *Ludwigacia* nov. sp. (= „*Combophyllum cf. leonense*“ bei PLUSQUELLEC 1973, non *Combophyllum leonense* EDWARDS & HAIME, 1851).

Vorkommen: Oberemium/Untereifium von Spanien und Algerien, Untereifium von Thüringen.

Bemerkungen: Sinngemäß kann die gesamte obige Darstellung der Gattung *Combophyllum* für *Ludwigacia* übernommen werden. Die Namensänderung ist rein nomenklatorisch. Aus *Ludwigacia* auszuschließen sind natürlich *Combophyllum osismorum* und wahrscheinlich auch *Combophyllum germanicum* FRECH, 1888, das von MAURER (1889, S. 162)

recht plausibel als Synonym von *Parmasessor ovatus*, LUDWIG, 1869 (= *Combophyllum ovatum*) interpretiert wurde. *Combophyllum leonense* EDWARDS & HAIME, 1851, ist ebenfalls kein Vertreter von *Ludwigacia*, sondern ein echtes *Combophyllum*, da die vorzüglichen Neuaufbildungen von Holotypus und Paratypus bei PLUSQUELLEC (1973, Taf. 11, Fig. 3, 5) erstmals sehr klar die Präsenz einer Innenwand demonstrieren. Die Gattung *Combophyllum* (Synonym: *Parmasessor*) umfaßt demnach zur Zeit vier Arten (*C. osismorum*, *C. leonense*, *C. ovatum*, *C. granulatum*).

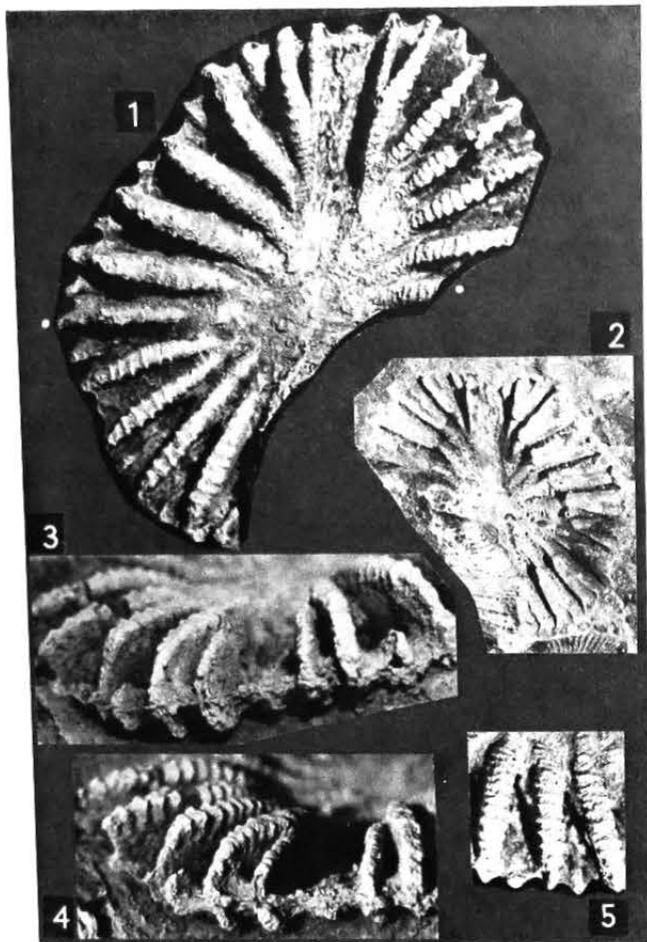
2. PLUSQUELLEC & SEMENOFF-TIAN-CHANSKY (1973, S. 442) werteten das Auftreten oder Fehlen einer Innenwand nur als Art-Kriterium und deuteten (S. 430, Abb. 14A–B) die überstehende Kelchplattform als mögliches Äquivalent einer septalen Columella. Hier wird weiterhin für eine Interpretation als Innenwand (Abb. 1) plädiert und die generische Selbständigkeit beider Formenkreise (*Ludwigacia*, *Combophyllum*) vertreten. Alle oben gegebenen Aussagen über die Systematik der „Hadrophyllidae“ und über die neu vorgeschlagenen Taxa der Familien-Gruppe bleiben von der nomenklatorischen Änderung (*Combophyllum* tritt an die Stelle von *Parmasessor*, *Ludwigacia* nov. gen. ersetzt *Combophyllum* im oben gebrauchten Sinne) völlig unberührt.

3. Die thüringischen Combophyllidae-Funde sind jetzt als *Ludwigacia* nov. sp. ind. und als *Combophyllum cf. ovatum* (LUDWIG, 1869) zu bezeichnen. Die *Ludwigacia*-Exemplare unterscheiden sich markant von den gegenwärtig bekannten Arten (*L. iberica*, *L. mariana*, *L. lamellosa*, *L. eifelensis*) durch ihre bedeutend längeren Großsepten und gehören einer neuen Art an, mit der das bei PLUSQUELLEC (1973, S. 51, Taf. 11, Fig. 2) als „*Combophyllum cf. leonense*“ beschriebene Polytyp aus dem Grenzbereich Oberemium/Untereifium Spaniens fast völlig übereinstimmt.

MAURER, F.: Palaeontologische Studien im Gebiet des rheinischen Devon. 7. Mitteilungen über Synonymen aus der Fauna des rechtsrheinischen Unterdevon. — N. Jb. Min. Geol. Paläont., 1889, 2, 149–172, Taf. 3, Stuttgart 1889.

PLUSQUELLEC, Y.: Paléontologie. — In P. MARIN & Y. PLUSQUELLEC: Sur des *Combophyllum* (Tetracoralliaires) du Dévonien de Montalbán (Province de Teruel, Espagne). — Annal. Soc. Geol. Nord, 93, 1, 39–54, 12 Abb., Taf. 10–12, Lille 1973.

PLUSQUELLEC, Y., & P. SEMENOFF-TIAN-CHANSKY: Revision de *Combophyllum osismorum* M. E. et H., 1850 (Tetracoralliaires dévoniens). — Bull. Mus. Hist. Natur., ser. 3, no. 100, sci. terre, 20, 411–462, 25 Abb., 7 Taf., Paris 1973.



Tafel I

Parmessor cf. oratus LUDWIG, 1969

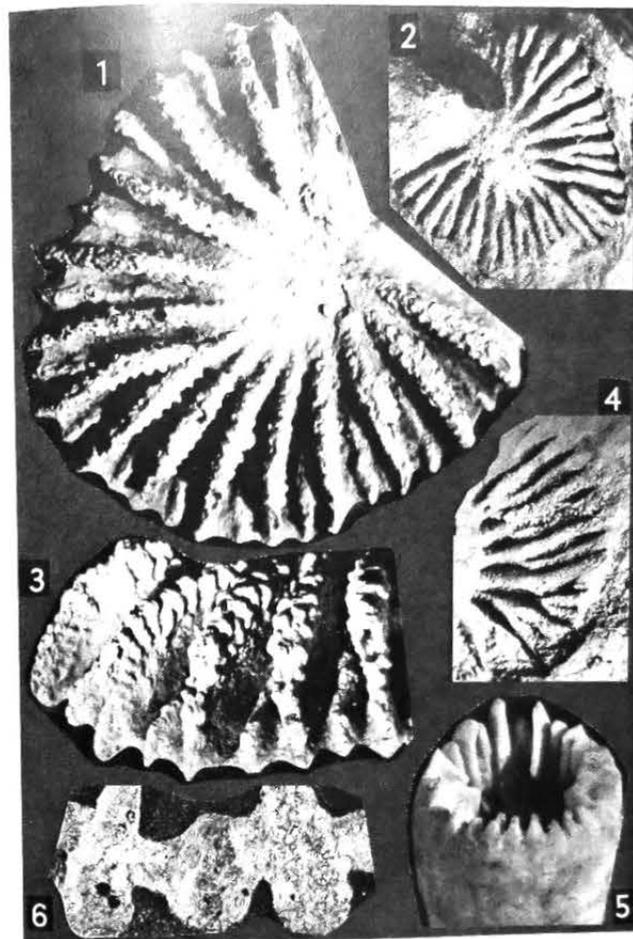
Untereifilium, „RICHTERsches Konglomerat“ der Tentaculiten-Schiefer (Abschnitt B = *Noxakia cancellata*-Zone); Gemeindeguppe bei Creunitz; Coll. K. ZAGORA 1960 (Nr. K.75.1., PM Berlin)

Fig. 1. Polyparoberseite (Kunstharzabguß): Hauptseptum nach oben orientiert, zwei Seitensepten markiert; Vergr. 7fach

Fig. 2. Abdruck der Polyparoberseite vor der Präparation; Vergr. 4fach

Fig. 3, 4. Seitenansichten des Kunstharzabgusses mit erniedrigtem Hauptseptum, Eutheca, Costae und Trabekelskulptur an Strrn und Flanken der Septen; Vergr. 9,5fach

Fig. 5. Absatz der Innenwand zwischen drei Großsepten; Vergr. 7fach



Tafel II

Combophyllum sp. aff. leonense EDWARDS & HAIME, 1831

Untereifilium, „RICHTERsches Konglomerat“ der Tentaculiten-Schiefer (Abschnitt B = *Noxakia cancellata*-Zone); Gemeindeguppe bei Creunitz; Coll. K. ZAGORA 1960 (PM Berlin)

Fig. 1–3. Polypar Nr. K.74.1.; Fig. 1. Polyparoberseite (Kunstharzabguß), Hauptseptum nach oben orientiert; Vergr. 7fach

Fig. 2. Abdruck der Polyparoberseite vor der Präparation; Vergr. 4fach

Fig. 3. Seitenansicht des Kunstharzabgusses mit Eutheca, Costae und trabekularen Septen; Vergr. 10fach

Fig. 4. Polypar Nr. K.74.2.; Abdruck eines Fragments der Distalseite (Bereich Seitenseptum); Vergr. 6fach

Fig. 5. Kelch mit everteten Septen, Costae und Eutheca (Flußsaure-Präparat); Vergr. 10fach

Fig. 6. Ausschnitt aus einem Querschliff am Kelchoberrand mit Septen, Costae, Eutheca; Vergr. 10fach; (Coll. W. REUTER 1953–1963; Nr. X 4538)

Fig. 6. Ausschnitt aus einem Querschliff am Kelchoberrand mit Septen, Costae, Eutheca; Vergr. 10fach; (Coll. K. BARTZSCH 1953–1960, Nr. X 4539)