

## Über den Ursprung der Calostylidae ZITTEL 1879 (Anthozoa Rugosa, Ordoviz-Silur)

Von DIETER WEYER, Berlin

## 1. Einleitung

Die in morphologischer Hinsicht recht eigenartige, vom höchsten Mittelordoviz bis zum Lochkovian existierende Korallen-Gattung *Calostylis* LINDSTRÖM 1868 wird heute wohl ausnahmslos den Rugosa zugeordnet, steht aber innerhalb dieser Ordnung scheinbar völlig isoliert da und ist so verständlicherweise von F. PRANTL (1957) zusammen mit dem eng verwandten Genus *Helminthidium* LINDSTRÖM 1882 in einer eigenen Subordo *Calostylina* abgetrennt worden. Kurz zuvor hatten auch H. C. WANG (1950) und D. HILL (1956) die Unsicherheit der systematischen Position angedeutet und die *Calostylidae* ZITTEL 1879 nur als Rugosa incertae sedis beziehungsweise nur im Anhang an die Strep-telasmatina aufgeführt. Über verwandtschaftliche Beziehungen und Abstammung dieser merkwürdigen Rugosa-Gruppe hat sich beinahe niemand näher geäußert, nicht einmal S. SMITH (1930, a), dem wir die gründlichsten morphologischen und taxonomischen Studien an *Calostylidae* verdanken.

Der einzige vorliegende Versuch, *Calostylis* LINDSTRÖM 1868 (nebst *Helminthidium* LINDSTRÖM 1882 und *Palaeareaea* LINDSTRÖM 1882) direkt von den „Strep-telasmatinae“ über die oberordovizischen Gattungen *Grewingkia* DYBOWSKI 1873 und *Cyatholasma* IVANOVSKY 1961 abzuleiten (A. B. IVANOVSKY 1961, 1965), beruht auf einer ungenügenden Kenntnis des Skelettbauplans beider Formkreise. Die Annahme derartiger phylogenetischer Beziehungen wird durch die ausführlichen morphologischen Untersuchungen von B. NEUMAN (1969) an *Grewingkia*, durch die Entdeckung der ältesten *Calostylidae* im hohen Mittelordoviz (B.-Y. LIN 1965) und durch die hier dargestellten, weit eher als Vorfahren der *Calostylidae* in Betracht kommenden *Lambelasmatinae* nov. fam. aus dem oberen Mittelordoviz widerlegt.

Die noch immer bestehenden Unsicherheiten über die systematische Stellung und den Ursprung von *Calostylis* erklären auch, weshalb bis in die jüngste Zeit hinein hin und wieder Beziehungen zu anderen Tiergruppen außerhalb der Rugosa erwogen worden sind. Der alte Streit (M. NEUMAYR 1889, a; G. LINDSTRÖM 1889) war, ob *Calostylis* nach F. ROEMER (1883) eine Rugose Koralle sei oder aber mit G. LINDSTRÖM (1868, 1870) und H. A. NICHOLSON & R. ETHERIDGE (1878) den *Scleractinia* (Gruppe der

„Perforata“) und dort den sonst erst in der Oberkreide einsetzenden *Eupsammidae* EDWARDS & HAIME 1848 (= *Dendrophylliidae* GRAY 1847) zugeordnet werden müsse. Dieses vieldiskutierte Problem gilt allerdings längst als entschieden, seit F. FRECH (1890) und S. SMITH (1930, a) auf die aus der pinnaten Wandstreifung ablesbare tetracoralloide Insertionsweise der Septen hingewiesen haben.<sup>1</sup> Die meisten älteren Urteile über die Zugehörigkeit von *Calostylis* zu den Rugosa trugen natürlich nur den Charakter von Glaubensbekenntnissen, denen eine auf morphologischen Kriterien beruhende strenge Beweisführung fehlte. M. NEUMAYR selbst (1889, b) hat dies freimütig bekannt und seine Auffassung daher auch nur als These hingestellt, die er jedoch allein für wahrscheinlich halte.

Die Theorie einer Abstammung der Rugosa von kambrischen Archaeocyatha, die von einigen wenigen Autoren für möglich gehalten (T. Y. MA 1933; V. M. REIMAN in D. L. KALJO & V. M. REIMAN 1958) oder sogar vorbehaltlos vertreten wurde (N. N. YAKOVLEV 1954), stützt sich vor allem auf *Calostylis* als vermutete Übergangsform. Eine gewisse „Ähnlichkeit“ zwischen *Calostylis* und dem Archaeocyathiden-Genus *Metaldetes* TAYLOR 1910 war aber schon für T. G. TAYLOR (1910) kein ausreichender Grund, die *Archaeocyatha* enger an die *Coelenterata* als an die Porifera anzuschließen. V. J. OKULITCH & M. W. DE LAUBENFELS (1953) lehnten entschieden jegliche Beziehungen zwischen *Archaeocyatha* und *Coelenterata* ab.

Auf ähnlich oberflächlichen Vergleichen beruht offenbar auch die nicht näher begründete Annahme von A. B. IVANOVSKY (1970), daß die mit *Calostylis* durch Übergangsformen verbundene Gattung *Helminthidium* weit eher zu den *Stromatoporoidea* zu

<sup>1</sup> Im Zusammenhang mit der These einer polyphyletischen Entstehung der *Scleractinia* aus verschiedenen Rugosa-Gruppen hat unlängst E. V. KRASNOV (1970, S. 35) eine „Ordnung *Fungiida*“ (Trias-rezent) mit *Calostylis* in Verbindung bringen wollen, ohne jedoch die Morphologie im Detail zu diskutieren, die zeitliche Lücke (Devon-Perm) zu beachten und die grundlegenden Unterschiede in der Ontogenese des Septalapparats zu erwähnen. Der Hinweis, daß die ältesten „*Fungiida*“ ausgerechnet in „Nordeuropa“ gefunden wurden, wo angeblich auch das Verbreitungszentrum der silurischen Gattung *Calostylis* lag, dürfte wohl doch kein Argument sein, das die postulierte phylogenetische Verwandtschaft untermauern könnte.

versetzen und dort mit *Amphipora* SCHULTZ 1883 zu vergleichen sei.

Derartige sicherlich von den meisten Autoren als abwegig angesehene Theorien sind aber nur dann endgültig ad acta zu legen, wenn die *Calostylidae* zwanglos durch noch zu entdeckende Übergangsformen an andere typische Rugosa angeschlossen werden können. Solche morphologisch vermittelnde und zweifellos als Vorfahren von *Calostylis* in Betracht kommende Korallen wurden bei Studien an Rugosa aus erraticum baltoskandinavischem *Macrourus*-Kalk (oberes Mittelordoviz) aufgefunden und sollen hier als neue Familie *Lambelasmataidae* beschrieben werden. Dieser Formenkreis war im übrigen bisher auch gar nicht gänzlich unbekannt. Bei einzelnen, bereits seit längerem aufgestellten Arten reichen lediglich die veröffentlichten Beschreibungen und Abbildungen nicht aus, um den tatsächlichen Bauplan der Korallen in allen notwendigen, nur mit Hilfe von zahlreichen Serienschliffen zu ermittelnden Einzelheiten zu erkennen. Im Falle der ebenfalls hierher gehörenden Gattung *Coelostylis* LINDSTRÖM 1868 führte die sorgfältige Revision durch B. NEUMAN (1967) nur auf Grund einer anderen Interpretation von Skelettmorphologie und Systematik der ältesten Rugosa nicht zur Darlegung der zu *Calostylis* bestehenden Beziehungen.

## 2. Morphologie von *Calostylis* LINDSTRÖM 1868

Voraussetzung für alle Diskussionen um die Vorfahren von *Calostylis* ist die genaue Kenntnis des Skelettbauplans der Gattung. Die ausführlichen Darstellungen von G. LINDSTRÖM (1868, 1870 – speziell seine Kelchansicht), A. F. FOERSTE (1917) und S. SMITH (1930, a) sowie zum Vergleich untersuchte Polypare von *Calostylis concavotabulata* MA 1933 (s. Taf. I und II am Ende dieses Beitrages, S. 58) aus dem tieferen Silur der Insel Gotland führen zu der folgenden, leicht veränderten Definition:

Solitäre oder seltener kleine fasciculate Kolonien bildende Rugosa mit evertetem Kelch (demzufolge mit Perisarc = edge-zone), mit niedriger spongioser (synapticularer) Columella, mit Synapticulotheca und extern mit unvollständig entwickelter Epitheca, deren gelegentlich ausgebildete pinnat angeordnete Längsrippen den Septen entsprechen (Costae); Septen radial angeordnet, relativ deutlich individualisiert, trabekulär (Trabekeln fächerförmig gestellt), überall stark porös, mit axialen und lateralen Synapticulae; Kleinsepten meist deutlich contratingent; einfache Tabulae zentral flach, leicht aufgewölbt oder schwach konkav, peripher markant aufgewölbt und annähernd das Profil des Septenoberrands nachzeichnend, hier mitunter dissepimentartig in Tabellae aufgelöst.

Die Zugehörigkeit von *Calostylis* zu den Rugosa läßt sich nur durch eine Untersuchung des Insertionsmodus der Septen beweisen, des einzigen Merkmals, in dem sich diese Ordnung grundsätzlich und unüberbrückbar von den *Scleractinia* unterscheidet. Auf Grund der charakteristischen tetracoralloid pinnaten externen Epithecallängstreifung haben F. FRECH (1890) und vor allem S. SMITH (1930, a) sich bereits klar für die Rugosa-Natur von *Calostylis* ausgesprochen. Ein bisher wenig beachtetes weiteres Kriterium zur Auffindung der allein existierenden vier Septeninsertionsstellen an den zwei Seitensepten und am Hauptseptum ist der meist übersehene typisch contratingente Habitus der Kleinsepten, den wohl nur A. F. FOERSTE (1917) andeutungsweise beobachtete, aber nicht korrekt interpretierte. Vorzüglich läßt sich dieser Bauplan am unversehrten Kelch ablesen (G. LINDSTRÖM 1868, Taf. 6, Fig. 1).

Mit Hilfe dieses Merkmals kann die Lage des Haupt- und des Gegenseptums ermittelt werden, wie es bei anderen Rugosa (*Cyathaxoniidae*, *Laccophyllidae*, *Hapsiphyllum* etc.) üblich ist. So befindet sich bei *Calostylis roemeri* SMITH 1930 (S. SMITH 1930, a, Taf. 10, Fig. 5) das Gegenseptum in „N 22° E“ und das Hauptseptum in „S 22° W“. Bei einem Querschliff von *Calostylis huadanensis* LIN 1965 (B.-Y. LIN 1965, Taf. 3, Fig. 4a, oben) liegt die Hauptseptum-Gegenseptum-Ebene genau in „N-S“-Richtung. Überraschenderweise tritt auch ein weiteres Charakteristikum der meisten Rugosa mit contratingenten Kleinsepten auf – die zwei dem Gegenseptum benachbarten Kleinsepten sind etwas länger als alle übrigen Kleinsepten. Daß diese Methode, den Septalapparat zu orientieren, bei vielen Querschliffen nicht ohne weiteres zum Erfolg führt, ist auf den porösen Habitus und die Synapticulae der Septen zurückzuführen, die den Baustil von Großseptum mit anlehnendem contratingentem Kleinseptum stellenweise undeutlich werden lassen. Für einen solchen Fall (F. FRECH 1890, Abb. S. 45) kann aber immerhin ausgesagt werden, daß die von F. FRECH angenommene Orientierung nicht korrekt ist und daß das Hauptseptum nicht oben, sondern irgendwo rechts liegt.

An einer Querschliffserie von *Calostylis concavotabulata* MA 1933 (Taf. I, Fig. 1–6; Taf. II, Fig. 1–3, s. S. 58 am Schluß dieses Beitrages) wurden die Protoparen nach der genannten Methode festgestellt. Besonders deutlich kommt der Bauplan mit contratingenten Kleinsepten, darunter zwei etwas längeren Kleinsepten am Gegenseptum, im Schliff von Taf. I, Fig. 1 (= Taf. II, Fig. 2) zum Ausdruck. Gleichzeitig zeigt sich bei diesen exakt zueinander orientierten sieben Serienschliffen, daß beim Hauptseptum und bei den zwei Seitensepten neue Metasepten angelegt werden. In beiden Gegenquadranten von Taf. I, Fig. 1, befindet sich zwischen den zwei letzten Metasepten ein winziges, noch auf den Bereich der Synapticulotheca beschränktes und gerade erst angelegtes Klein-

septum, das nach der für die Rugosa typischen und nur bei L. FAUROT (1909) und A. J. WRIGHT (1969) korrekt dargestellten Insertionsweise eingeschaltet wurde. Allein dieses Entwicklungsstadium ermöglichte es, für die gesamte Schliffserie die Seitensepten zu ermitteln. Die Septenformeln<sup>2</sup> lauten:

Taf. II, Fig. 1	Taf. I, Fig. 1	Taf. I, Fig. 2–6
$\frac{5}{6} \frac{4}{6} ; n = 27$	$\frac{6}{6} \frac{5}{6} ; n = 29$	$\frac{6}{7} \frac{5}{7} ; n = 31$
$\frac{6}{6} \frac{6}{6} ; N = 46$	$\frac{6}{6} \frac{6}{6} ; N = 52$	$\frac{7}{7} \frac{7}{7} ; N = 54$

Die typisch evertete Kelchform von *Calostylis* ist zwar nicht wörtlich genannt, aber indirekt beschrieben (epithekfreier oberer Kelchrand) und oft abgebildet worden. Sie setzt das Vorhandensein eines Perisarc (edge-Zone) voraus und bedingt eine fächerförmige Anordnung der Trabekeln. Ein solcher Kelch tritt, wie sich erst in den letzten zwei Jahrzehnten herausgestellt hat, bei ungemein zahlreichen Rugosen Korallen der verschiedensten nicht miteinander verwandten Gruppen vom Mittelordoviz bis zum Perm auf und sollte besser nicht mehr als typisch hexacoralloid bezeichnet werden (A. v. SCHOUPE & P. STACUL 1966, S. 30: cyclocoralloider Typus mit senkrechter Anbauichtung). Das Perisarc ist auch für die häufig vorkommenden örtlichen, weit nach dem unteren Polyparende unregelmäßig hinabreichenden Epithekauswüchse verantwortlich.

Eine nach Art vieler Montlivaltiidae mitunter nur sporadisch entwickelte Epithek ist bei Rugosen Korallen meines Wissens bisher nur einmal bekanntgegeben worden (M. RÓZKOWSKA 1969: *Kozlowskinia phyllis* RÓZKOWSKA 1969). Ein noch unbeschriebenes eng verwandtes neues Genus aus dem unteren Famenne des Thüringischen Schiefergebirges zeigt die gleiche Erscheinung. Diese zwei Formenkreise sind anscheinend auch die einzigen Rugosa mit echten Costae, wie sie gleichfalls bei *Calostylis* getroffen werden (G. LINDSTRÖM 1889; S. SMITH 1930, a, Taf. 10, Fig. 1).

Ein weiteres noch kaum berücksichtigtes Merkmal von *Calostylis* ist die eigenartige Gestalt der Tabulae, die in der peripheren Zone asymmetrisch aufgewölbt sind. Der Verlauf des Tabula-Profils entspricht dabei relativ genau der Form des Septenoberrands. Solche Zusammenhänge kennt man schon länger von den *Disphyllidae* und *Phillipsastraecidae*, bei denen Septenrand und Dissepimentarium-Profil gleichartig gestaltet sind (diese Verhältnisse treffen für alle mit Dissepimenten ausgestatteten Rugosa zu). Da Tabulae und Dissepimente bekanntlich nicht scharf von-

einander zu trennen und mitunter ineinander übergehende basale Bildungen sind, ist es im Falle von *Calostylis* meines Erachtens beinahe belanglos, ob man den peripheren Bodenabschnitt als Tabula oder Dissepiment anspricht. Sofern ein einheitlicher Boden vorliegt wie bei *Calostylis concavotabulata* MA 1933 (Taf. II, Fig. 4; F. FRECH 1890, Abb. S. 44; T. Y. MA 1933, S. 181, Abb. 5), dürfte allerdings kaum jemand an Dissepimente denken. Im Basalapparat von *Calostylis cribraria* LINDSTRÖM 1868 treten jedoch nach einem von S. SMITH (1930, a, Taf. 10, Fig. 24) abgebildeten Längsschliff peripher zahlreiche Tabellae auf, die üblicherweise durchaus als Dissepimente zu deuten wären. Bei Formen des gleichen Baustils, den *Kielcephyllidae*, hat M. RÓZKOWSKA (1969) stets von Dissepimenten gesprochen. Für den ebenfalls zu den *Kielcephyllidae* gehörenden, von M. RÓZKOWSKA (1969, S. 93, Abb. 32 D) irrtümlich zu *Gorizdronia* gestellten Holotypus von *Gorizdronia longiseptata* RÓZKOWSKA 1969 gab die Autorin nur Tabulae an, obwohl kein Unterschied zu den Dissepimenten von *Kielcephyllum* und *Kozlowskinia* besteht. Das gleiche Problem der Unmöglichkeit einer scharfen gegenseitigen Abgrenzung von Tabulae und Dissepimenten existiert übrigens auch bei vielen *Scleractinia*, wo deshalb häufig nur von Dissepimenten (J. W. WELLS 1956, S. F. 344: tabular and vesicular dissepiments) oder nur von Endotheca die Rede ist.

Daß die aufgewölbten peripheren Tabulae-Abschnitte von *Calostylis* nicht kontinuierlich bis an den Außenrand hin ansteigen, wie man das aus der Beschreibung von S. SMITH (1930, a, S. 268) entnehmen könnte, sondern unmittelbar am Rand wieder abtauchen, geht aus dem Längsschliff von Taf. II, Fig. 4 (linke Seite) hervor und ist auch aus zwei Schliffen von S. SMITH (1930, a, Taf. 10, Fig. 24; Taf. 11, Fig. 6) ersichtlich. V. A. SYTOVA (in V. A. SYTOVA & L. M. ULITINA 1966, S. 244, Taf. 48, Fig. 1b) hat dieses Verhalten der Tabulae gleichfalls ausdrücklich erwähnt. Da der periphere, außerhalb der Divergenzachse der Trabekeln gelegene Abschnitt der Septen bei manchen *Calostylis*-Arten wegen einer stark asymmetrischen Wölbung des Septenoberrands nur sehr schmal ausfällt, nimmt die entsprechende Partie der randlich gleichsinnig abfallenden Tabulae ebenfalls nur einen schmalen Raum ein und ist daher manchmal nicht mehr erhalten (F. FRECH 1890, Abb. S. 44; B.-Y. LIN 1965, Taf. 3, Fig. 2b).

Eine mögliche und hier vorgeschlagene Lösung wäre, stets dann von Dissepimenten zu reden, wenn ein klares Abhängigkeitsverhältnis von peripherem Dissepimentarium-Profil beziehungsweise „Tabula“-Profil und Septenoberrand besteht. Der Terminus Tabulae verbliebe dann nur bei solchen basalen Bildungen, deren Wölbung nicht mit dem Verlauf der Septenoberränder konform geht. Im Sinne dieser Definition hat *Calostylis* Dissepimente. Eine bisher zu

<sup>2</sup> Sämtliche Septenformeln dieser Arbeit sind in der Darstellungsweise von O. H. SCHINDEWOLF (1942) angegeben. Das Hauptseptum ist nach oben orientiert. Das letzte Septum jedes Quadranten wird als Großseptum gezählt, auch wenn es morphologisch wie ein Kleinseptum aussieht.

n = Zahl der Großsepten, N = Zahl aller Septen

dieser Gattung gestellte Art, *Calostylis romeri* SMITH 1930, besitzt jedoch nach S. SMITH (1930, a, Taf. 10, Fig. 23) nur Tabulae, die auch peripher abtauchen und dort also nicht in ihrem Verlauf an die everten Septenberränder gekoppelt sind. Für diese Form wird daher unten eine eigene Gattung *Stanleysmithia* eingerichtet. *Calostylis* und *Stanleysmithia* verhalten sich zueinander wie *Kozlowskia phyllis* RÖZKOWSKA 1969 und ein oben bereits erwähntes, noch unbeschriebenes neues Genus aus gleichaltrigen Famenne-Schichten des Thüringischen Schiefergebirges, das einfache peripher abfallende Tabulae nach Art von „*Syringazon*“ besitzt.

Synapticulae und eine Synapticulotheca sollen nach landläufiger Meinung bei Rugosen Korallen überhaupt nicht auftreten (R. C. MOORE, D. HILL & J. W. WELLS 1956; A. v. SCHOUPPE & P. STACUL 1966), lassen sich aber an *Calostylis* in recht typischer Ausbildung wahrnehmen. Zwischen den Septen befinden sich einfache gerade, im Querschnitt rundliche Verbindungsstege und — ebenso zahlreich — unregelmäßige, nicht stabförmige Traversen. Der Habitus und die vertikale Unbeständigkeit dieser Skelettbildungen, die mit den Synapticulae der *Scleractinia* identisch sind, gehen aus den Quer- und Längsschliffen von Taf. I u. II hervor. Eine Konzentration solcher Synapticulae kennzeichnet die periphere Zone (speziell den Scheitelbereich der everten Septen) und ist in Analogie zu den Verhältnissen bei *Scleractinia* (beispielsweise *Balanophyllia* WOOD 1844) als Synapticulotheca aufzufassen. Es handelt sich hier um eine typische innere Wandbildung (Theca im Sinne von H. M. EDWARDS & J. HAIME 1848), die mit der Parathea mancher *Scleractinia* (*Trachyphyllia* EDWARDS & HAIME 1848) oder mit der Zone von Hufeisen-Dissepimenten einiger Rugosa (*Phacellophyllum* GÜRICH 1909) verglichen werden kann.

Im axialen Bereich läßt sich kein scharfer Trennstrich zwischen den Septen und der spongiösen Columella ziehen, die septalen Ursprungs ist und aus synapticulären axialen Septalfortsätzen besteht. Eine derartige Axialstruktur wird bei *Scleractinia* gewöhnlich als „parietale Columella“ bezeichnet.

Die Synapticulae von *Calostylis* haben schon G. LINDSTRÖM (1870) und M. NEUMAYR (1889) als solche angesprochen, während F. ROEMER (1883) und S. SMITH (1930, a) sie nur indirekt beschrieben. F. FRECH (1890) sprach dagegen vom Fehlen jeglicher Synapticulae und wollte lediglich ein unregelmäßiges, durch laterales Aneinanderlegen hervorgerufenes Verschmelzen der Septen anerkennen. Sein eigener Querschliff demonstriert allerdings mit großer Deutlichkeit, daß an den Verwachungsstellen zwischen zwei Septen nicht nur ein einfaches Berühren stattfand, sondern besondere laterale Septenvorsprünge gewachsen sind.

Synapticulae und Synapticulotheca in der bei *Calostylis* und den *Calostylidae* zu beobachtenden Ausbil-

dung kommen nach jetziger Kenntnis bei keiner anderen Rugosen Koralle vor. Es gibt jedoch zahlreiche, keineswegs sämtlich miteinander verwandte Rugosa mit axialen synapticulären Septenfortsätzen (axially lobed septa der „Streptelasmataidae“), die mehrere Septen im Polyparzentrum vorübergehend lose verbinden, ohne daß dabei immer eine sich über den Kelchgrund erhebende Axialstruktur entwickelt sein muß. Am charakteristischsten treten solche Axialsynapticulae bei *Enterolasma* SIMPSON 1900 und *Ditoecholasma* SIMPSON 1900 in Erscheinung. Etwas weniger deutlich ist der gleiche Bauplan bei *Rhegma-phyllum* WEDEKIND 1927 (Synonym *Tungussophyllum* IVANOVSKY 1959), *Dalmanophyllum* LANG & SMITH 1939 und ähnlichen Formen.

Mit Hilfe von Serienschliffen juveniler Polyparabschnitte durchgeführte „ontogenetische“ Untersuchungen stehen für *Calostylis* noch aus. Einige Querschliffe jugendlicher Stadien, die O. H. SCHINDEWOLF vor mehr als 30 Jahren von den mir zur Verfügung stehenden vier Exemplaren von *Calostylis concavotabulata* MA 1933 anfertigte, zeigen mit Ausnahme der Septenanzahl keine Unterschiede gegenüber Schliffbildern der adulten Kelchbasis. Meist lassen sich solche Schnitte früher Polyparstadien schwer deuten, weil sekundäre Überwucherungen eingetreten sind. Eigene Bemühungen zur Anfertigung entsprechender Präparate wurden nicht unternommen, da nennenswerte Ergebnisse kaum zu erwarten sind. Die tetracoralloide Einschaltungsweise der Septen ist ja bereits aus Schliffen adulter Polyparbereiche erkannt worden und muß dann auch von der Polyparspitze an nach dem bekannten Schema stattgefunden haben.

### 3. Systematik der Calostylidae ZITTEL 1979

Die Gliederung der Familie, deren Autorschaft bisher irrtümlich F. ROEMER (1883) zugeschrieben wurde, ist im Sinne der hier vertretenen morphologischen Interpretation und im Zusammenhang mit der Aufstellung einer vierten Gattung der *Calostylidae* knapp zu skizzieren. Dabei erweist es sich als notwendig, mehrere von einigen Autoren für *Calostylidae* gehaltene Genera aus der Familie auszuschließen, die sogar eine Tabulata-Gattung aufnehmen mußte. Da außer vier Gotländer Exemplaren von *Calostylis concavotabulata* MA 1933, einem Geschiefelfund von *Calostylis cribraria* LINDSTRÖM 1868 und zwei Topotypen von *Calostylis aberrans* SMITH 1930 kein eigenes Material vorlag, kann die Übersicht nur nach kritischen Literaturstudien erfolgen.

Familia *Calostylidae* ZITTEL 1979

D i a g n o s e : *Calostylaceae* mit evertem Kelch, mit Synapticulae und mit Synapticulotheca

Zugewiesene Genera: *Calostylis* LINDSTRÖM 1868 (Synonym *Hemiphyllum* TOMES 1887), *Stanleysmithia* nov. gen., *Palaearaea* LINDSTRÖM 1882, *Helminthidium* LINDSTRÖM 1882

Verbreitung : Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc) bis Lochkovian; Europa, Asien, Nordamerika

Bemerkungen : Die obige Diagnose differenziert lediglich die *Calostylidae* gegen die unten dargestellten Lambelasmataidae. Beide Familien werden hier als später noch zu charakterisierende Überfamilie der Streptelasmatina betrachtet. *Stanleysmithia* ist unter den vier zugeordneten Genera zweifellos der morphologisch primitivste Vertreter der Familie, bei dem noch keine Dissepimente auftreten. Die zur Zeit nur aus dem Llandovery bekannte Gattung muß daher schon eher existiert haben. Aus ihr hat sich vermutlich im oberen Mittelordoviz *Calostylis* durch die Aufwölbung der peripheren Tabulae (Erwerb von Dissepimenten) entwickelt. Ein bei der überwiegend solitären Gattung *Calostylis* schon angedeuteter Trend zur Bildung kleiner phaceloider Kolonien führte im Llandovery zu den kolonialen astraeoiden Genus *Palaearaea*. *Helminthidium* hat S. SMITH (1930, a) recht plausibel über vermittelnde Formen von *Calostylis* ableiten können.

Sieben andere, nachstehend kurz besprochene Gattungen sind von verschiedenen Autoren an die *Calostylidae* angeschlossen worden, haben aber mit dieser Familie nicht das Geringste zu tun:

#### 1. *Nipponophyllum* SUGIYAMA 1940

E. D. SOSHKINA & N. V. KABAKOVITCH (1962) führten diese aus dem japanischen Wenlock beschriebene Gattung ebenso wie T. SUGIYAMA (1940) als Vertreter der *Calostylidae* auf. Eine solche Deutung ist nicht gerechtfertigt, weil es sich um einen Formkreis mit ganz andersartigem Bauplan handelt (Septen total spinös, ohne Synapticulae und ohne Synapticulotheca; Kelch nicht evert; keine Axialstruktur). Mit D. HILL (1956) kann *Nipponophyllum* nur bei den vom Mittelordoviz bis zum Eifilium verbreiteten *Cystiphyllina* eingereiht werden.

#### 2. *Mazaphyllum* CROOK 1955

A. B. IVANOVSKY (1965) nahm an, daß *Mazaphyllum* aus dem australischen Silur von *Palaearaea* nur durch seine „blasigen Böden“ verschieden und daher mit Vorbehalt als Synonym dieser Gattung aufzufassen sei. Aus K. A. W. CROOKs (1955) klarer Darstellung geht jedoch eindeutig hervor, daß *Mazaphyllum* kaum ein einziges Merkmal mit *Palaearaea* gemein hat (Septen nicht porös, sondern total spinös, aus niemals miteinander verwachsenen und in radialen Reihen angeordneten Dornen bestehend, ohne Synapticulae und ohne Synapticulotheca; Kelch nicht evert, ohne Axialstruktur). Die Morphologie bestätigt vielmehr die von K. A. W. CROOK vorgenommene Zuordnung zu den *Cystiphyllina*.

#### 3. *Grewingia* DYBOWSKI 1873

Nach A. B. IVANOVSKY (1965) soll das oberordovizische Genus *Grewingia* (jüngeres Synonym: *Kneirophyllum* WEDEKIND 1927) die Abspaltung der *Calostylidae* von den *Streptelasmataidae* einleiten. Diese Auffassung wird mit dem Auftreten von schwach perforierten inneren Septenenden begründet. Im Laufe der weiteren Entwicklung habe dann die Porosität auf immer mehr periphere Bereiche der Septen übergriffen. Solche „Poren“ hatte offenbar auch N. N. YAKOVLEV (1954) an *Grewingia* gesehen und sie als Kronzeuge für eine Abstammung der Rugosa von den *Archaeocyatha* bemerkt. Interessanterweise hält V. A. SYTOVA (1964) die Existenz von Septalporen bei nicht zu den *Calostylidae* gehörenden Rugosa zwar für möglich, aber noch nicht für bewiesen.

Tatsächlich besitzt *Grewingia* keine porösen Septen. Die Erscheinung, daß die Axialenden der Großsepten in Querschliffen nicht immer mit der Axialstruktur verbunden sind, hängt keineswegs mit Septalporen zusammen, sondern ist anders zu erklären. Eine Deutung — ihr liegen eigene Beobachtungen an *Grewingia anhelion* DYBOWSKI 1873 zugrunde — beruht auf der Existenz von axialen Septalloben, die bekanntlich schon lange den *Streptelasmataidae* zugeschrieben werden, zu denen man *Grewingia* bisher immer gestellt hat. Bei solchen Axialsynapticulae handelt es sich nicht um ein beginnendes Poröswerden der Septen, sondern um spezielle Auswüchse am spinösen Septeninnenrand, die eine lockere Verbindung zur Columella bewirken.

Sporadische Unterbrechungen von Septenenden und Axialstruktur in *Grewingia*-Querschliffen hängen aber zu einem großen Teil auch mit bestimmten Beziehungen zwischen Septenwachstum und Ausscheidung des Basalapparats zusammen, wie sie analog bei der Bildung amplexoider Septen auftreten. Auf das von vielen karbonischen Formen her wohl bekannte Phänomen hat beispielsweise J. PICKETT (1967, a, S. 11, Abb. 2) erst kürzlich hingewiesen. B. NEUMANs (1969) Studien an verschiedenen *Grewingia*-Arten läßt sich entnehmen, daß dieser Baustil häufig anzutreffen ist. Mit dem Fehlen von echten Septalporen entfällt aber jegliche Beziehung zwischen *Grewingia* und den *Calostylidae*, deren sonstige diagnostisch wichtigen Eigenschaften (everteter Kelch, Synapticulae, Synapticulotheca) bei *Grewingia* auch nicht ausgebildet sind.

#### 4. *Cyatholasma* IVANOVSKY 1961

Als weitere direkte Übergangsform zwischen den *Streptelasmataidae* und den *Calostylidae* ist das aus dem Oberordoviz des Salairs stammende Genus *Cyatholasma* von A. B. IVANOVSKY (1961, 1965) angesehen worden. Auch bei dieser Gattung sollten ähnlich wie bei *Grewingia* nur die axialen Partien der Septen kräftig perforat sein. Die einzige bekannte

*Cyatholasma*-Art ist nun leider so ungenügend dargestellt, daß aus den verfügbaren Beschreibungen und Abbildungen kein klares Bild über die Skelettmorphologie zu gewinnen ist. So kommt es auch, daß H. FLÜGEL (in H. FLÜGEL & H. SALEH 1970) das Genus für ein mögliches Synonym von *Schlotheimophyllum* SMITH 1945 ansehen konnte; dabei wurde allerdings übersehen, daß bei *Cyatholasma perforata* IVANOVSKY 1961 ein biformes Tabularium, kein everter Kelch und eine markante, sich an den Wandbereich anschließende Zone mit dünnen und freien Groß- und Kleinsepten und wohlausgebildeten breiten Interseptalräumen vorliegen.

Poröse innere Septenbereiche sind aus den schon oben bei *Grewingkia* angeführten Gründen auf jeden Fall nicht ausgebildet. A. B. IVANOVSKY (1970) zog *Cyatholasma* übrigens als Synonym von *Grewingkia* selbst wieder ein, obwohl auch für diese Deutung ein Beweis noch aussteht. Ein Paratypus der Typus-Art (A. B. IVANOVSKY 1961, Taf. 15, Fig. 2) und die nach A. B. IVANOVSKY (1965) angeblich mit ihr identische Art *Brachyelasma altaica* TCHEREPNINA 1960 haben offenbar gar keine Axialstruktur und lediglich Septen mit spinösem Innenrand. Am Holotypus von *Cyatholasma perforata* (A. B. IVANOVSKY 1961, Taf. 15, Fig. 1) scheint eine *Grewingkia*-artige spongiöse Columella vorzuliegen, deren unregelmäßige, oft unterbrochene Verbindungen mit den axialen Septenenden wie bei *Grewingkia* Septalporen vortäuschen. Von typischen *Grewingkia*-Arten – etwa *Grewingkia buceros* (EICHWALD 1855) – unterscheidet sich *Cyatholasma* im Habitus der Kleinsepten, die durch das biforme Tabularium beinahe contratingent erscheinen, so daß ich beide Formenkreise doch nicht ohne weiteres generisch vereinigen möchte. So bestehen zwar durchaus noch Unsicherheiten bei der Beurteilung der systematischen Stellung und Verwandtschaft von *Cyatholasma*, doch scheiden irgendwelche Beziehungen zu den *Calostylidae* eindeutig aus, da deren wesentlichstes Merkmal, die Porosität des gesamten Septalapparats, auch nicht andeutungsweise erkennbar ist. Der Fall *Cyatholasma* mag aber als ein typisches Beispiel für weitreichende phylogenetische Theorien gelten, die auf völlig unzureichenden morphologischen Untersuchungen basieren.

#### 5. *Yohophyllum* LIN 1965

Die eigenartige Gattung aus dem hohen Mittelordovic Chinas soll nach B.-Y. LIN (1965) *Calostylis* außerordentlich nahe stehen. Als wesentliches Kennzeichen, das für die Zuordnung zu den *Calostylidae* maßgeblich war, werden nur peripher poröse, sekundär durch Stereoplasma verdickte Septen genannt. Das Genus läßt sich gegenwärtig kaum näher beurteilen, weil mehrere wichtige Merkmale nicht dargestellt wurden (Epithek, Kelchform, Trabekelanordnung der Septen, Mikrostruktur von Wand und Septen, Habitus

der Kleinsepten). Die in der breiten Wandzone sichtbaren „Poren“ sind einfach als septal gedeutet, ohne daß dafür ein Beweis vorläge. Was die Ursachen dieser Erscheinung sind, bleibt letzten Endes bis zur Neuuntersuchung der Originalschiffe unklar, doch dürfte es sich weit eher um ein den Interseptalräumen angehörendes Merkmal handeln. Die schematischen Textabbildungen und die nur in schlechter Druckqualität vorliegenden Dünnschlifffotos von B.-Y. LIN (1965) reichen aber für einen sicheren und für jeden Einzelfall zutreffenden Entscheid nicht aus. Eine große „Wandpore“ bei B.-Y. LIN (1965, Abb. 2 b, links Mitte) enthält nach Taf. 1, Fig. 1 c, des Autors ganz offensichtlich einen Tabula-Schnitt und erweist sich so als interseptale Region. Aus einem tangentialen Längsschliff (Taf. 1, Fig. 1 b, links Mitte) und aus einem schief angeschnittenen Querschliff (Taf. 1, Fig. 3 a, rechts oben) von B.-Y. LIN (1965) gewinnt man den Eindruck, als läge eine normale septale „Stereozone“ vor, wie sie beispielsweise für viele *Streptelasmatidae* typisch ist. Vermutlich muß übrigens auch *Calostylis crassisepta* LIN 1965 zu *Yohophyllum* gestellt werden und wäre dann als Hinweis zu werten, daß die Gattung keinen everten, sondern einen trichterförmigen Kelch besitzt. Es ist so völlig unwahrscheinlich, daß *Yohophyllum* echte Septalporen besitzt und demzufolge zu den *Calostylidae* gehört.

#### 6. *Ningnanophyllum* LIN 1965

Alle bereits bei *Yohophyllum* angeführten Argumente und Bedenken gegen die vom Autor der Gattung vertretene Zugehörigkeit zu den *Calostylidae* lassen sich im gleichen Maße auch für *Ningnanophyllum* aus dem hohen Mittelordovic Chinas vorbringen. Das Genus soll sich von der für nächstverwandt gehaltenen Gattung *Yohophyllum* durch die Ausbildung eines Aulos und das Fehlen einer Axialstruktur, durch die Kolonieform (klein gegenüber groß fasciculat) und durch das behauptete Fehlen von Kleinsepten unterscheiden. Auch hier kann ich innerhalb der Wand keine echten Septalporen wahrnehmen, obwohl zweifellos eine erneute sorgfältige Überprüfung des Originalmaterials wünschenswert wäre. Nach Taf. 2, Fig. 4 c (links), bei B.-Y. LIN (1965) ist eine ganz gewöhnliche Stereozone ausgebildet, in der die Kleinsepten sekundär verborgen liegen. Zwei Fotos von B.-Y. LIN (1965, Taf. 2, Fig. 5, 6) lassen außerdem vermuten, daß postmortale Zerstörungen der äußersten Skelettzone irrtümlich als Poren gedeutet worden sind. Als Vertreter der *Calostylidae* vermag ich *Ningnanophyllum* daher nicht zu deuten. Im Sinne der hier für wahrscheinlich gehaltenen Beziehungen zwischen *Lambelasmataidae* und *Calostylidae* ist auch eine *Calostylidae*-Gattung ohne Columella nicht denkbar.

#### 7. *Araiostroton* GUO 1965

S.-Z. GUO (1965) hielt *Araiostroton* aus vermutlichem oberen Silur der Inneren Mongolei für einen

cerioiden Vertreter der *Calostylidae*, der sich hauptsächlich durch die Kolonieform von der solitären Gattung *Calostylis* und von der astraeoiden Gattung *Palaearaea* unterscheiden sollte. Morphogenetisch kann ein derartiger cerioider Bauplan unter den *Calostylidae* gar nicht existiert haben, weil die Merkmalskombination völlig everter Kelch – Synapticulatheca – sporadisch entwickelte Epithek beim Übergang von solitärer oder fasciculater zu massiv-kolonialer Wuchsform keine trennende Epithek zu bilden vermag. Rugosa mit einem everten Kelch haben nur dann eine cerioide Kolonieform, wenn der Septenoberrand von seinem Gipfel im Bereich der Trabekeldivergenzachse nicht ständig zur Peripherie hin abfällt, sondern kurz vor Erreichen der Epithek noch einmal auf einer mitunter nur winzigen Strecke leicht oder deutlich ansteigt (*Cyathophyllum* [Peripaedium] planum LUDWIG 1866) – R. BIRNENHEIDE 1963, Taf. 47, Fig. 8; *Phillipsastrea cincta* SMITH 1945 – S. SMITH 1945, Taf. 23, Fig. 8).

Im Gegensatz zu allen anderen, stets mit einem Basalapparat ausgestatteten Rugosa von ähnlicher Kolonieform fehlen bei *Araiostroton* jegliche Tabulae. Eine solche massiv-koloniale Rugose Koralle ist bisher völlig unbekannt. Die Gattung kann daher meines Erachtens überhaupt nicht zu den Rugosa gehören, sondern ist zu den Tabulata zu versetzen, wo ähnliche Wandstrukturen bei den *Palaecidae* POČTA 1902 auftreten. *Araiostroton* läßt sich beispielsweise vorzüglich mit *Smythina* WEYER 1970 vergleichen, hat aber eine Holotheca und darf so nicht an die durch den Besitz eines Periacris charakterisierten *Palaecinae* angeschlossen werden. *Araiostroton* wird von mir für einen typischen Vertreter der *Cleistoporinae* EASTON 1944 gehalten.

#### Genus *Calostylis* LINDSTRÖM 1868

Typus-Art: *Calostylis cribraria* LINDSTRÖM 1868

Synonym: *Hemiphyllum* TOMES 1887

Diagnose: Solitäre und fasciculate *Calostylidae* mit Dissepimenten und mit wohl individualisierten Septen

Weitere Arten: *Clisiophyllum denticulatum* KJERULF 1865  
*Calostylis lindstroemi* NICHOLSON & ETHERIDGE 1878  
*Calostylis spongiosa* FOERSTE 1906  
*Calostylis dravidiana* REED 1912  
*Calostylis parvula* FOERSTE 1917  
*Calostylis aberrans* SMITH 1930

*Calostylis togata* SMITH 1930  
*Calostylis toment* SMITH 1930  
*Calostylis concavotabulata* MA 1933  
*Calostylis lubai* KALJO in KALJO & REIMAN 1958  
*Calostylis concavifandatus* REIMAN in KALJO & REIMAN 1958  
*Calostylis sichuanensis* LIN 1965  
*Calostylis huaiionensis* LIN 1965  
*Calostylis loai* LIN 1965  
*Calostylis ningnanensis* LIN 1965  
*Calostylis tcheterikovae* SYTOVA in SYTOVA & ULITINA 1966  
*Calostylis medinense* NIKO-LAEVA nom. nud. (SYTOVA & ULITINA 1966)

Verbreitung: Oberes Mittelordovic (mittleres Caradoc) bis Lochkovian – Schweden (Gotland), Norwegen (Oslo-Gebiet), Großbritannien (Wales, Schottland), UdSSR (Estnische SSR, Ural, Sibirische Plattform, Kasachstan), Himalaya, VR China (Kweichow, Szechuan), USA (Kentucky, Ohio)

Bemerkungen: Die Typus-Art *Calostylis cribraria* LINDSTRÖM 1868 wird seit G. LINDSTRÖM (1870) immer als Synonym von *Clisiophyllum denticulatum* KJERULF 1865 geführt. Beide Formen sind meiner Meinung nach jedoch nicht miteinander identisch und müssen als selbständige Arten angesehen werden. Ein von G. LINDSTRÖM (1868, Taf. 6, Fig. 1) abgebildetes Exemplar, das hiermit zum Lectotypus von *Calostylis cribraria* bestimmt wird, unterscheidet sich von den bei T. KJERULF (1865, Abb. 32 a–b) abgebildeten ein oder zwei Polyparen durch die niedrig, aber breit everten Septenoberränder, die bei *Calostylis denticulata* viel schmäler und steiler aufgewölbt sind. G. LINDSTRÖM hat unter den Gotländer *Calostylis*-Formen überhaupt nur eine Art erkennen wollen und *Calostylis concavotabulata* MA 1933 auch als *Calostylis denticulata* (KJERULF 1865) bestimmt, wie aus einem von ihm an F. FRECH verschenkten Polypar hervorgeht (F. FRECH 1890, Abb. S. 44). Die Artabgrenzung innerhalb von *Calostylis* bereitet allerdings erhebliche Schwierigkeiten. Wahrscheinlich ist, ähnlich wie bei den *Phillipsastreaeidae* oder *Caryophyllidae* besonderes Gewicht auf die Kelchgestalt und den Verlauf der Septenoberränder zu legen. Nur anhand eines Querschliffes aufgestellte Arten wie zum Beispiel *Calostylis loai* sind natürlich genau wie bei allen anderen Rugosa wertlos und in anderen Gebieten nicht wiederzuerkennen.

Einige zu *Calostylis* gestellte Arten müssen aus dieser Gattung ausgeschlossen werden. Daß *Calostylis andersoni* NICHOLSON 1889 ein Synonym von *Helminthidium mirum* LINDSTRÖM 1882 ist, hat schon G. LINDSTRÖM (1896) festgestellt. *Calostylis roemeri* SMITH 1930 wird hier zur Typus-Art einer neuen Gattung *Stanleysmithia* gewählt. Bei *Calostylis crassisepta* LIN 1965 handelt es sich wahrscheinlich um ein Koralliten-Fragment von *Yohophyllum* LIN 1965 mit interseptalen, nicht septalen „Wandporen“. Vermutlich gilt das auch für *Calostylis hui-dungensis* LIN 1965. Die mitteldevonische Art *Zaphrentis trigemma* DAVIS 1887, die E. C. STUMM (1964) mit Vorbehalt zu *Calostylis* verwies, hat keine porösen, sondern langspinöse Septen. Die generische Zuordnung von *Calostylis profundum* IVANOVSKY 1963 aus dem Llandovery der Sibirischen Plattform beruht auf einer krassen Fehlinterpretation typischer multitrabekulärer Septen, die unverständlicherweise für stark perforiert gehalten wurden. Die Art gehört vermutlich in die Nähe von *Schlotheimophyllum* SMITH 1945, das die gleiche Septenmikrostruktur aufweist (W. D. LANG 1926) und bei dem auch Arten wie etwa *Schlotheimophyllum versiforme* (HALL 1882) bekannt sind, die noch im Alter einen nicht oder kaum everten Trichter kelch besitzen. Ohne Kenntnis der von A. B. IVANOVSKY nicht dargestellten Kelchbasis verbietet sich jedoch eine definitive generische Bestimmung, da unter anderem auch *Mucophyllum* ETHERIDGE 1894 eine ähnliche Septenstruktur hat.

Genus *Stanleysmithia* nov. gen.

Typus-Art: *Calostylis roemeri* SMITH 1930

Diagnose: Solitäre *Calostylidae* mit vollständiger Epitheca, ohne Dissepimente und mit im Bereich der Synapticulotheca randlich abtauchenden Tabulae

Verbreitung: Llandovery von Großbritannien (Wales)

Bemerkungen: *Calostylis* und *Palaeareaea*, die beiden anderen *Calostylidae*-Genera, bei denen die relativ langen Septen regelmäßig radial angeordnet sind, unterscheiden sich von *Stanleysmithia* durch ihre peripher etwa parallel zum Septenoberrand aufgewölbten „Tabulae“ (= Dissepimente). *Helminthidium* entfernt sich noch stärker von der neuen Gattung durch seinen degenerierten Septalapparat. Vermutlich existieren unter den oben aufgezählten *Calostylis*-Arten, deren Basalapparat oft nicht genau bekannt ist, noch einige weitere Vertreter von *Stanleysmithia*. Stratigraphisch wird man diese Gattung bis in das hohe Mittelordoviz zurückverfolgen müssen. Daß ein Längsschliff von *Stanleysmithia roemeri* bei S. SMITH (1930, b, S. 295, Abb. 1, unten) verkehrt orientiert wiedergegeben ist, geht aus der Beschreibung im Text hervor, wo von „distally arched tabulae“ gesprochen wird. Die Bedeutung von „distal“

läßt sich aus S. SMITHs Darstellung (1930, b, S. 307, Taf. 26, Fig. 28) von *Petrozium dewari* SMITH 1930 entnehmen.

Genus *Palaeareaea* LINDSTRÖM 1882

Typus-Art: *Palaeareaea lopatini* LINDSTRÖM 1882

Diagnose: *Astraeoide Calostylidae* mit Dissepimenten

Verbreitung: Llandovery der Sibirischen Plattform

Bemerkungen: Aus den von A. B. IVANOVSKY (1963, 1965) veröffentlichten ersten Schlibbfildern der Gattung ist ersichtlich, daß allein in der Koloniform Unterschiede zu *Calostylis* bestehen. Vorzüglich stimmt der Bau des Basalapparats (Tabulae und Dissepimente) überein.

Genus *Helminthidium* LINDSTRÖM 1882

Typus-Art: *Helminthidium mirum* LINDSTRÖM 1882

Diagnose: Solitäre scolecoide *Calostylidae* mit vollständiger Epitheca, mit Dissepimenten, mit einheitlich konvexer Kelchoberfläche ohne selbständige Axialstruktur und mit einem aus einem wirren Trabekelgeflecht bestehenden Septalapparat, in dem eine radiale Anordnung und eine lineare Erstreckung der Septen nur noch vereinzelt erkennbar ist

Arten: *Helminthidium mirum bohemicum* PRANTL 1957 gilt als Subspecies, *Calostylis andersoni* NICHOLSON 1889 als Synonym der Typus-Art.

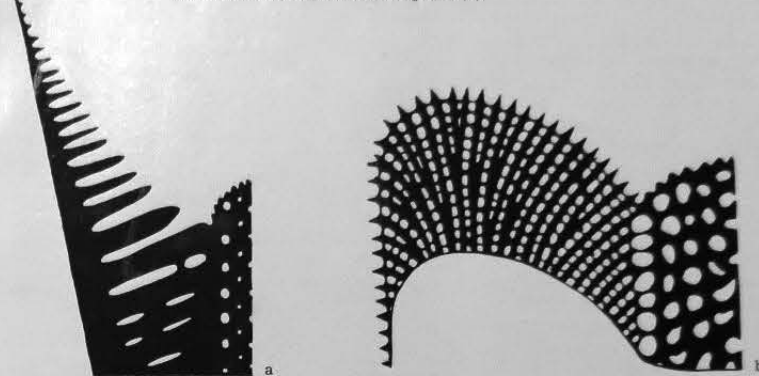
Verbreitung: Wenlock bis Unterludlow – Schweden (Gotland), Großbritannien (Wales), CSSR (Barrandium) und Japan

Bemerkungen: Der Bau des Basalapparats kann aus zwei Längsschliffen von F. PRANTL (1957, Taf. 2, Fig. 2–3) abgelesen werden. Dort zeigt die Grenzlinie zwischen einer subtabularen, mit klarem Calcit ausgefüllten Region und einem mit detritischem Material ausgefüllten Kelchabschnitt, daß zentral leicht konkave Böden und peripher steil aufgewölbte „Tabulae“ existieren, die gemäß einer oben vorgeschlagenen Definition bereits als Dissepimente zu bezeichnen sind.

#### 4. Mittelordovizische *Calostylidae*-Vorfahren

Vier aus dem baltoskandinavischen *Macrourus*-Kalk (mittleres Caradoc) stammende, wahrscheinlich aber regional und stratigraphisch etwas weiter verbreitete Rugosa-Genera mit einem recht tiefen Trichter kelch – *Lambelasma* nov. gen., *Dybowskinia* nov. gen., *Coelolasma* nov. gen., *Coelostylis* LINDSTRÖM

Bild 1. Bauplan-Schema (medianer Längsschnitt) eines Septums der *Lambelasmataidae* (a) und der *Calostylidae* (b)



1880 – zeichnen sich durch einen eigentümlichen, als porös anzusprechenden und bis jetzt im wesentlichen unbekanntem Bau des Septalapparats aus, der auch bei *Estonielasma* nov. gen. aus dem estnischen Oberordoviz vorkommt. Ein Septum (Bild 1) wird wie üblich am Kelchoberrand angelegt und wächst, sobald es anschließend passiv kontinuierlich in immer tiefere Kelchregionen gelangt, allmählich schräg nach innen oben in Form einzelner grober Dornen ähnlich wie bei den *Tryplasmataidae*. Der acanthine Charakter ist sehr ausgeprägt, da das fortschreitende Verschmelzen der einzelnen Dornen an ihrer Basis nur sehr langsam erfolgt und weit hinter dem besonders in mittleren Kelchbereichen verstärkten Längswachstum der Septalspinäe zurückbleibt. Hauptsächlich in der unteren Kelchhälfte setzt dann ein Trend zur Bildung eines laminares Septums ein – die einzelnen Dornen verlieren ihren anfangs noch runden und später kurzelliptischen Querschnitt und werden durch bevorzugt oben und unten, nicht aber lateral erfolgende Skelettablagerung ausgesprochen langelliptisch (Taf. XI, Fig. 8) und verwachsen schließlich miteinander, so daß ein Blattseptum entsteht.

Bei diesem Verschmelzungsprozeß der Septalspinäe bleiben mitten im Septum einzelne Poren zurück (Taf. XI, Fig. 6–8; zahlreiche Querschliffe von Taf. III–XV), die erst nachträglich unmittelbar am Kelchgrund sekundär geschlossen werden und daher in den vom Polypen nicht mehr bewohnten Polyparabschnitten nicht erhalten sind. Nur vereinzelt gelangen solche Septalporen auch einmal in subtabulare Regionen (Beobachtungen an zwei nicht abgebildeten Polyparen von *Coelolasma neumani* nov. sp.). Die hier vorgelegten Schliffserien zeigen eine erhebliche Variabilität im Charakter der Septen an, die im mittleren Drittel des Kelches bereits typisch laminar sein

können und nur wenig Poren enthalten (*Lambelasma lambei*, *Dybowskinia dybowskii*) oder noch stark spinös erscheinen (*Coelolasma neumani*, *Coelostylis toernquisti*). Der Innenrand der Septen bleibt in jedem Falle kräftig spinös.

Septalporen wie die der fünf genannten, in einer Familie *Lambelasmataidae* zu vereinenden Genera sind von anderen Rugosa – die *Calostylidae* ausgenommen – gänzlich unbekannt. Bei normalen trabekulären und dabei laminares bis acanthinen Septen verwachsen die einzelnen Septalspinäe stets durch eine in der Septenebene stattfindende nachträgliche Skelettabsonderung, die in der Mulde zwischen zwei Dornen beginnt und insgesamt parallel zum Wachstum der Dornen selbst nach innen oben fortschreitet, so daß keine Poren entstehen können.

J. PICKETT (1967, b, S. 5, Abb. 1 c) und C. T. SCRUTTON (1967, S. 271) nahmen an, daß auch die Septen der *Phillipsastraeidae*-Gattung *Haplothechia* FRECH 1885 im äußeren Dissepimentarium perforat seien. A. E. H. PEDDER (1966, S. 183, Abb. 1–2) hat aber bereits gezeigt, daß zwischen den isoliert erscheinenden Trabekeln noch „strukturlose“ septale Skelettsubstanz existiert. Dieser Bau, der an eigenem Material von *Haplothechia filata* (v. SCHLOTHEIM 1820) und *Haplothechia schlotheimi* PICKETT 1967 beobachtet wurde, weist auf ein laminares Septum ohne Poren hin.

Die Mikrostruktur der einzelnen groben Septaldornen der *Lambelasmataidae* ist hauptsächlich monacanth, weil es sich in der Regel – kurz unterhalb des Kelchrands sogar immer – nur um einfache, allseitig glatte Dornen mit gleichfalls reliefloser Spitze handelt. Dieser Charakter der Septenmikrostruktur (Taf. XI, Fig. 5) ist bereits von B. NEUMAN (1967) an *Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873) beschrieben worden und tritt auch bei „*Lambeophyl-*

*lum profundum* (HALL 1847)“ sensu STUMM auf (E. C. STUMM 1963, Taf. 1, Fig. 24–26). Direkt am Kelchoberrand ist meistens eine bisher übersehene Zone ausgebildet, in der die noch winzigen, kaum in das Polyparrinnere vorragenden, aber mit breiter Basis ansetzenden Septen nicht einreihig spinös nach Art Rugoser Korallen mit monacanthen oder holacanthen Septen sind, sondern eine unregelmäßig fein multispinöse Stirn haben (Taf. III, Fig. 3–5; Taf. XI, Fig. 3–4, 9; Taf. XIV, Fig. 1). Eine solche Morphologie des Septenrandes ist die Ursache der hier vorliegenden rhabdacanthen Mikrostruktur.

Rugose Korallen mit einer an einem Polypar ähnlich wechselnden Mikrostruktur der Septen sind übrigens gar nicht so selten und lediglich wegen der bei morphologischen Untersuchungen bisher fast immer zu konstatierenden Vernachlässigung des Kelchrandes noch kaum bekannt. Auf den dimorphacanthinen Bau einiger primitiver Cystiphyllina hat D. HILL (1936) hingewiesen. J. S. JELL (1969) erwähnte das gemeinsame Vorkommen von monacanthen und rhipidacanthen Trabekeln an *Disphyllum cf. curtum* HILL 1954. Eigene Beobachtungen an *Enterolasma* SIMPSON 1900 und *Bodophyllum* NEUMAN 1969 ergaben, daß auch dort unmittelbar am Kelchrand eine multitrabekuläre (rhabdacanthe) und im übrigen Kelch eine einfache trabekuläre Mikrostruktur vorliegt. Bei *Gymnophyllum wardi* HOWELL 1945 treten nach P. K. SUTHERLAND & B. N. HAUGH (1969, Taf. 3, Fig. 6, 14, 15, 22, 24) an den völlig glattrandigen Septen, die demzufolge eine lamelläre Mikrostruktur besitzen, mitunter einige wenige kleine verrundete Dornen auf, so daß die Septen an solchen Stellen monacanth struiert sein müssen.

B. NEUMAN (1967) und B. D. WEBBY (1971) hielten die ihnen bekannten Rugosa mit dem skizzierten Bau des Septalapparats – *Coelostylis* und „*Lambeophyllum*“ – wegen der acanthinen und monacanthen Septen nicht mehr für Streptelasmatinae (Subordo Streptelasmatina, sondern für Tryplasmatinae (Subordo Cystiphyllina). Acanthine Septen sollten jedoch nicht als derart besonderes Merkmal gewertet werden, da sie durch alle Übergänge mit laminaeren, nur am Stirnrand spinösen Septen verbunden und von solchen Septen daher nur graduell, nicht aber grundsätzlich verschieden sind. Die Septen einiger von niemandem irgendwie mit den Cystiphyllina in Verbindung gebrachten Rugosa sind in der oberen Kelchhälfte im Grunde genommen auch acanthin – *Zaphrentis phrygia* (RAFINESQUE & CLIFFORD) 1820 (G. A. STEWART 1938, Taf. 1, Fig. 5), *Helioophyllum latericrescens* HALL 1882 (E. C. STUMM 1964, Taf. 30, Fig. 1), *Neaxon regulus* (RH. RICHTER 1848) (D. WEYER 1971, Taf. 6, Fig. 1). Andererseits besitzen einige typische Cystiphyllina (*Palaeocyclus* EDWARDS & HAIME 1849, *Rhabdocyclus* LANG & SMITH 1939) bekanntlich nur am Innenrand spinöse, sonst aber laminaere Septen. Gerade an einer Art die-

ses Baustils – *Palaeocyclus porpita* (LINNAEUS 1767) – ist übrigens der Terminus „monacanthines Septum“ definiert worden.

D. HILL (1936, S. 192) verstand unter „acanthinen“ Septen ausdrücklich auch solche Septen, die hauptsächlich laminar und nur unmittelbar am distalen Rand spinös gestaltet sind. Eine später vorgenommene Unterscheidung von monacanthin, rhabdacanthin und holacanthin einerseits und monoplatt, rhabdoplast und holoplast andererseits (M. KATO 1963, S. 593, 603; A. B. IVANOVSKY 1967, a, S. 139 bis 140) ist nicht gleichbedeutend mit einer Abtrennung der Cystiphyllina von den übrigen Rugosa. Ein Septum mit trabekulärer Mikrostruktur kann in einem mehr oder weniger ausgedehnten Bereich am Kelchrand noch typisch acanthin (nach Art der Tryplasmatinae) sein und erst in tieferen Kelchregionen laminar („platt“) werden.

Acanthine und laminaere Septen stehen sich ebenso wenig konträr gegenüber wie trabekuläre und lamelläre Septenmikrostrukturen, die fließend ineinander übergehen und deren „Abgrenzung“ sich je nach dem gewählten Auflösungsmaßstab (Auge, Lupe, Lichtmikroskop, Elektronenmikroskop) verschiebt. Bereits T. W. VAUGHAN (1900, S. 44) hat vermerkt, daß ganzrandige Septenstirnen einiger Scleractinia sich bei starker Vergrößerung doch noch als dentat erweisen. Inzwischen hat sich auch herausgestellt, daß Skelettbildungen wie Tabulae und Dissepimente, denen allgemein eine lamelläre Mikrostruktur zugesprochen wird, bei entsprechend starker Vergrößerung doch keine dann vorauszusetzenden glatten Oberflächen zeigen, sondern ein kräftiges Relief besitzen können und daher im Grunde genommen doch „trabekulär“ struiert sind (J. E. SORAU 1970, Taf. 2, Fig. 1–2).

Die Lambelasmatinae lassen sich nach zwei für wesentlich gehaltenen Merkmalen von den Cystiphyllina unterscheiden. Alle Gattungen der Lambelasmatinae haben – ebenso wie die Streptelasmatinae und die Cyathaxoniidae des Ordoviz – im unteren Kelchbereich axial fest miteinander verbundene Septen, die entweder direkt (*Lambelasma*, *Coelolasma*) oder sekundär über eine Columella (*Dybowskiina*, *Coelostylis*) miteinander verwachsen. Diese zentrale Septenverbindung besitzt eine beträchtliche vertikale Ausdehnung und befindet sich mit ihrem Gipfel weit über der eigentlichen Kelchbasis. Die ordovizischen Cystiphyllina (*Palaeocyclus*, *Tryplasmatinae*) werden dagegen durch Septen charakterisiert, die sich zentral nie – auch nicht in frühester Jugend an der äußersten Polyparspitze – miteinander verbinden. Das zweite trennende Merkmal wird in der porösen Septenstruktur gesehen, die B. NEUMAN (1967) an *Coelostylis* nicht erkannt hat. In erster Linie dieses Kriterium soll zur Charakterisierung einer hier anerkannten Suprafamilie Calostylaceae dienen.

Mit ihren Septalporen bieten die Lambelasmatinae die wichtigste Voraussetzung, um als Ahnen der Calostylidae diskutiert zu werden. Beide Familien sind eigentlich nur in zwei Merkmalen verschieden, die ohne weiteres überbrückbar erscheinen. Die Umbildung von einem Trichterkelch (Lambelasmatinae) zu einem everten Kelch (Calostylidae) wäre ein Entwicklungsschritt, der bei zahlreichen anderen Rugosa-Gruppen auch bekannt ist und mitunter sogar innerhalb einer einzigen Gattung angenommen wird (*Cyathophyllum* GOLDFUSS 1826 sensu R. BIRENHEIDE 1963). Ein stark poröses Septum von *Coelostylis* läßt sich ohne weiteres aus einem *Coelostylis*-Septum ableiten (Bild 1). Die Septalspinae (*Coelostylis*) entsprechen den fächerförmig angeordneten Trabekeln (*Calostylis*). Die sekundären Verwachsungsstellen sind den in der Septalebene liegenden Traversen zwischen den einzelnen divergierenden Trabekeln gleichzusetzen; diese Traversen werden auch bei *Calostylis* später gebildet als die am Septenoberrand spinös vorragenden Trabekeln.

Während relativ dicke Septen und grobe Trabekeln für die meisten Lambelasmatinae typisch sind, zeichnen sich fast alle Calostylidae durch dünnere Septen aus, die von Trabekeln geringerer Größe gebildet werden. Dieselbe Merkmalsänderung tritt innerhalb der Lambelasmatinae bei der Entstehung von *Estoniolasma* aus *Coelolasma* auf. Eine solche morphologische Wandlung entspricht einem bekannten Trend, der an den verschiedensten Rugosa zu beobachten ist – im Laufe der Phylogenese nimmt die stereoplasmatische Verdickung der Septen ab, wobei oft parallel dazu flachere Kelche und häufigere Tabulae erworben werden. Als Beispiele seien nur die Entwicklungsreihen *Protozaphrentis* YÜ 1957 – *Petraia* MÜNSTER 1839 (Cyathaxoniidae) und *Holophragma* LINDSTRÖM 1896 – *Phaulactis* RYDER 1926 (Lykophyllidae) angeführt. Ausgesprochen dünne Septen charakterisieren übrigens auch fast alle aleximorphen Genera, die als Endglieder vieler phylogenetischer Reihen während der gesamten Geschichte der Rugosa ständig wiederkehren.

Grundlegend neu ist dagegen bei den Calostylidae der Erwerb von Synapticulae (und einer Synapticulotheca). Die Entstehung dieser Skelettelemente könnte damit erklärt werden, daß am Septenoberrand an einem Septaldorn Skelettanlagerungen nicht nur in radialer Richtung (zur Verbindung der einzelnen Trabekeln), sondern auch in tangentialer Richtung entstanden und zunächst lateralen Septalgranulae (Vepreculae) glichen, bis eine Überbrückung des gesamten Interseptalraums gelang. Trotzdem muß das Erscheinen von Synapticulae als radikale Neuerung gewertet werden, da die auch den Rugosa sicherlich eigenen Mesenterien nun plötzlich häufig von Skeletttraversen durchbohrt sind. Theoretisch denkbare, zwischen den Lambelasmatinae und den Calostylidae vermittelnde Formen mit bereits evert-

tem Kelch, aber noch ohne Synapticulae dürften vielleicht sogar existiert haben.

Erwähnenswert ist außerdem noch, daß eine alle Calostylidae kennzeichnende spongiöse Columella auch schon bei einigen Lambelasmatinae angelegt wurde, so daß meiner Meinung nach gerade eine Gattung wie *Coelostylis* den Vorfahren der Calostylidae am nächsten kommt. Vergleicht man unter diesem Aspekt Querschliffe von *Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873) (Taf. 12, Fig. 4–5) mit einem Querschnitt von *Stanleysmithia roemeri* (SMITH 1930) (S. SMITH 1930, a, Taf. 10, Fig. 5), so ist die Ähnlichkeit mit diesem meines Erachtens primitivsten Vertreter der Calostylidae frappierend.

Suprafamilie Calostylaceae ZITTEL 1879

Diagnose: Streptelasmatina mit porösen Septen

Zugewiesene Familien: Lambelasmatinae nov. fam., Calostylidae ZITTEL 1879.

Verbreitung: Höheres Mittelordoviz bis Unterdevon (Gedinne)

Bemerkungen: Gegen die zwei anderen Überfamilien der Streptelasmatina, die *Streptelasmataceae* und die *Cyathaxoniaceae* (sensu D. HILL 1956), unterscheidet die charakteristische poröse Struktur der Septen. Von den Cystiphyllina (sensu stricto – ohne devonische „Cystimorpha“) sind die Calostylaceae außerdem noch im Bau der Kelchbasis verschieden. Bei den Palaeocyclus, Tryplasmatinae und Cystiphyllidae verwachsen die Großsepten nie im Polyparzentrum und heben so auch nicht die zentrale Kelchbasis weit über die periphere Kelchbasis hinaus. Die Unterseite des ursprünglichen Streptelasmatina-Polypen besitzt zentral eine bedeutende Aufwölbung, während peripher die alle Interseptalräume ausfüllenden Partien des Weichkörpers lamellenartig herabhängen. Vor allem die zaphrentoidid wirkenden Querschliffbilder von *Lambelasma* (Taf. IV) waren Anlaß, auf den genannten Unterschied im Bau der Axialzone besonderes Gewicht zu legen und die Calostylaceae den Streptelasmatina direkt zuzuordnen. Natürlich läßt sich auch eine Auffassung als eigene Subordo *Calostylina* PRANTL 1957 vertreten, da die Ausbildung von Septalporen nach jetzigem Wissen bei keiner anderen Gruppe der Ordo Rugosa wiederkehrt.

Familie Lambelasmatinae nov. fam.

Diagnose: Calostylaceae mit nicht-evertem Kelch und ohne Synapticulae

Zugewiesene Unterfamilien: Lambelasmatinae nov. subfam., Coelostylinae nov. subfam.

Verbreitung: Höheres Mittelordoviz (unteres bis mittleres Caradoc) und unteres Oberordoviz (oberes Caradoc)

**Bemerkungen:** Außer den zugewiesenen fünf Genera haben mit ziemlicher Sicherheit weitere Vertreter der Lambelasmataidae existiert. Die Problematik um *Lambeophyllum* OKULITCH 1938, das eventuell sogar mit *Lambelasma* identisch ist, wird unten dargestellt. Darüber hinaus dürften *Streptelasma curvatum* HILL 1953 und das meines Erachtens zur gleichen Art gehörende *Streptelasma* sp., HILL 1953 aus den Cyclocrinus-Schichten des mittleren Caradoc im Oslo-Distrikt (Norwegen) hier einzureihen sein, weil offenbar derselbe Septenaufbau vorliegt. Eine gegenwärtig unmögliche sichere Entscheidung über die Familien- und Gattungszugehörigkeit erfordert ausreichende Serienschliffe von neu aufzusammelndem topotypischen Material, an denen der Aufbau des Kelchs vom Oberrand bis zur Basis geklärt werden kann.

Subfamilia *Lambelasmatinae* nov. subfam.

**Diagnose:** Lambelasmataidae mit zaphrentoidid pinnater Septenanordnung und mit vorwiegend an der konkaven Polyparseite gelegenen Hauptseptum

Zugewiesene Genera: *Lambelasma* nov. gen., *Dybowskinia* nov. gen.

**Verbreitung:** Höheres Mittelordoviz (unteres bis mittleres Caradoc)

**Bemerkungen:** Eine Untergliederung der Lambelasmataidae in Unterfamilien kann nach verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen. Hier wird in der Ausrichtung der Septen — pinnat bei *Lambelasma* und *Dybowskinia*, radial bei *Coelolasma*, *Estonielasma* und *Coelostylis* — das wesentlichere und primäre Merkmal gesehen. Eine Trennung von Formen ohne Columella (*Lambelasma*, *Coelolasma*, *Estonielasma*) und solchen mit Columella (*Dybowskinia*, *Coelostylis*) erscheint zwar auch möglich, wäre aber meiner Meinung nach als „horizontale“, nicht phylogenetische Systematik anzusehen. Der Trend zur Ausbildung einer über den axialen Kelchgrund hinausragenden Axialstruktur tritt bei den unterschiedlichsten Rugosen Korallen immer wieder auf. In Fällen wie den hier oder bei *Streptelasma* HALL 1847 — *Grewingkia* DYBOWSKI 1873 vorliegenden, wo die abgeleitete columellate Gattung nicht zur Entstehung weiter differenzierter zusätzlicher Genera führte, sollte das Auftreten einer Columella nicht als Kennzeichen eines Taxons vom Rang der Familien-Gruppe gewertet werden. Ganz ähnlich ist ja das sonst so maßgebliche Auftreten oder Fehlen von Dissepimenten bei einigen Formenkreisen relativ bedeutungslos (seltene Arten von *Caninia* MICHELIN in GERVAIS 1840 und *Rylstonia* HUDSON & PLATT 1927 ohne Dissepimente; in der Ausbildung des Dissepimentariums völlig variable Übergangsformen zwischen *Cravenia* HUDSON 1928 und *Autoctisia* LEWIS 1927). Vermutlich handelt es sich auch bei den karbonischen

axophylliden Familien in ihrer jetzigen Fassung um ausgesprochen paraphyletische Gruppierungen. Die gewählte Unterteilung der Lambelasmataidae läßt sich mit den Verhältnissen bei den karbonischen Hapsiphyllidae GRABAU 1928 vergleichen, wo eine ähnliche Differenzierung zu verzeichnen ist und wo die Merkmale Septenstellung — Hauptsepten-Lage in gleicher Weise gekoppelt sind. Einer Gruppe von Gattungen mit pinnater Septenstellung und mit meist an der konkaven Polyparseite gelegenen Hauptseptum (*Zaphrentes* HUDSON 1941, *Amplexizaphrentis* VAUGHAN 1906, *Barytichisma* MOORE & JEFFORDS 1945 etc.) steht dort eine andere Gruppe von Genera mit betont radialer Septenanordnung und mit überwiegend an der konvexen Polyparseite gelegenen Hauptseptum gegenüber (*Fasciculophyllum* THOMSON 1883, *Antiphyllum* SCHINDEWOLF 1952, *Saleelasma* WEYER 1970, *Bradyphyllum* GRABAU 1928 etc.). Einige Autoren haben diese zwei Formenkreise bereits verschiedenen Familien oder Unterfamilien zugeordnet (O. H. SCHINDEWOLF 1952, D. HILL 1956, N. V. KABAKOVITCH in E. D. SOSHKINA & N. V. KABAKOVITCH 1962), die nach dem jetzigen Kenntnisstand als Hapsiphyllinae GRABAU 1928 und Antiphyllinae ILJINA 1970 zu bezeichnen wären.

Genus *Lambelasma* nov. gen.

Typus-Art: *Lambelasma lambei* nov. sp.

**Diagnose:** *Lambelasmatinae* ohne Columella

Weitere Arten: ? *Lambeophyllum dybowski* KALJO 1956, ? „*Lambeophyllum profundum* (CONRAD 1843)“ auct.

**Verbreitung:** Oberes Mittelordoviz — erratischer baltoskandinavischer *Macrourus*-Kalk (mittleres Caradoc) sowie möglicherweise im Jöhvi-Horizont (D<sub>1</sub>), höhere Bereiche des unteren Caradoc der Estnischen SSR (UdSSR) und vielleicht auch im Blackriverian (unteres Caradoc) der USA und Kanadas.

**Beziehungen:** *Dybowskinia* nov. gen. dürfte sich direkt aus *Lambelasma* entwickelt haben und unterscheidet sich nur durch die Herausbildung einer echten Axialstruktur.

**Bemerkungen:** Das mittelordovizische Genus *Lambeophyllum* OKULITCH 1938 steht *Lambelasma* vermutlich recht nahe und könnte sich eines Tages eventuell sogar als älteres Synonym der hier vorgeschlagenen Gattung erweisen. Trotzdem wird es vorgezogen, lieber einen vielleicht künftig wieder einzuziehenden neuen Gattungsbegriff zu schaffen als weiterhin mit einem nicht klar definierten Taxon zu arbeiten. Die Typus-Art von *Lambeophyllum*, *Cyathophyllum profundum* CONRAD 1843, ist zunächst erst einmal ein Homonym von *Cyathophyllum profundum* GEINITZ 1842 (= *Calophyllum*) aus dem deutschen Oberperm (Zechstein). Das ohne Bezugnahme auf T. A. CONRAD (1843) als neue Art auf-

gestellte *Streptelasma profundum* HALL 1847 könnte dieselbe Art sein, was aber bisher nicht durch eine Revision der Originalmaterialien bewiesen wurde. Als Ersatzname kommt dieser Art-Begriff jedoch nicht in Betracht, da er ein sekundäres Homonym des primären Homonyms *Cyathophyllum profundum* CONRAD 1843 darstellt. Die erforderliche Neubenennung muß amerikanischen Kollegen zusammen mit der Klärung der Typus-Frage überlassen werden. Eine schon erfolgte Neotypus-Festlegung durch E. C. STUMM (1963) widerspricht den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur (IRZN, Artikel 75), denen eine Angabe wie „the original syntypes are apparently lost“ nicht genügt.

Die morphologische Kenntnis der Typus-Art von *Lambeophyllum* und damit der Gattung selbst ist recht mangelhaft und dazu noch widersprüchlich. Eine meistens verwendete Interpretation von L. M. LAMBE (1901) zeigt ein *Lambelasma* durchaus etwas ähnelndes Polypar mit sehr tiefem Kelch, dessen Septen vielleicht, aber keineswegs unbedingt in ihrer Struktur dem generellen Bauplan der Lambelasmataidae entsprechen. Septalporen hat man bisher jedenfalls nicht beobachtet und erwähnt, *Lambeophyllum* (sensu L. M. LAMBE 1901, Taf. 6, Fig. 5a) könnte auch ein primitiver Vertreter der Streptelasmataidae sein, dessen Septen monacanth, laminar und non-perforat gebaut sind und bei dem die Nähte zwischen den einzelnen monacanth, vollständig miteinander verschmolzenen Septalspinäe ähnlich wie bei *Neaxon regulus* (RH. RICHTER 1848) (D. WEYER 1971, Taf. 6, Fig. 2–3) beinahe bis zur Epitheke scharf und deutlich sichtbar bleiben. E. C. STUMMS zumindest artlich nicht identisches Material von „*Lambeophyllum profundum*“ (1963, Taf. 1, Fig. 24–26) besitzt einen viel flacheren Kelch, hat aber nach den beiden abgebildeten Längsschliffen ganz offensichtlich die typische Septenstruktur der Lambelasmataidae, so daß ich diese Stücke ohne Vorbehalt zu *Lambelasma* stellen möchte. Daß die Mikrostruktur der Septen monacanth ist, was nach B. D. WEBBY (1971) erst noch zu beweisen sei, kann ohne weiteres aus den dornigen Septenrändern abgelesen werden, deren Konfiguration ja überhaupt die Ursache aller Mikrostrukturen ist. Ob auch E. C. STUMMS „Neotypus“ (1963, Taf. 1, Fig. 17–18) den gleichen Skelettaufbau aufweist, kann nicht beurteilt werden.

Die Darstellung jugendlicher Stadien von „*Lambeophyllum profundum*“ bei T. C. BROWN (1909, S. 55, Abb. 1–5) steht nicht im Widerspruch zur relativ kompakten Ausbildung der Polyparbasis von *Lambelasma* (Taf. III, Fig. 6–8), weil T. C. BROWN — was generell übersehen wird — keine Querschliffe durch die Polyparspitze adulter Exemplare, sondern Kelchansichten unterschiedlich jugendlicher Exemplare gezeichnet hat. Seine Methode, die uns den tatsächlichen Ablauf der ontogenetischen Entwicklung durch

einen Vergleich von Kelchen aller Altersstadien vor Augen führt, ist übrigens der beste Beweis, daß die üblichen „ontogenetischen Untersuchungen“ mit Hilfe von Serienschliffen kein echtes Bild der Ontogenese vermitteln. Schemata wie das von B. NEUMAN (1967, S. 455, Abb. 1) haben überhaupt nichts mit Ontogenie zu tun, sondern sind morphologische Schnitte verschiedener Teile eines adulten Individuums. Juvenile Exemplare haben bei lediglich geringerer Septenanzahl meistens genau so wie die adulten Polypare ausgesehen, jedenfalls bei dem hier interessierenden Formenkreis der Lambelasmataidae. Serienschliffe vom Kelchrand bis zur Kelchbasis würden bei juvenilen und adulten Exemplaren einer Art die gleichen Bilder ergeben und sich, auf die gleiche Größe gebracht, im wesentlichen nur in der Anzahl der Septen unterscheiden. Immer wieder zu findende Beschreibungen, daß frühe Jugendstadien vieler Rugosa durch völlig fehlende oder nur winzige Interseptalräume und durch eine übermäßige stereoplasmatische Verdickung aller Skelettelemente charakterisiert seien, vergleichen absolut nicht korrelierbare Skelettbereiche miteinander und sind von der Methode her völlig verfehlt. Eine häufig gebrauchte, beispielsweise bei der Beschreibung von *Rhabdocyclus ? aequispinatus* REIMAN 1958 verwendete Formulierung, daß der „Gebraüerung“ im Laufe des ontogenetischen Wachstums dünner werde, kehrt die tatsächlichen Wachstumsverhältnisse sogar um.

*Lambeophyllum dybowski* KALJO 1956 zeichnet sich offensichtlich durch poröse Septen aus und könnte nach einem Quer- und Längsschliff (D. L. KALJO 1956, b, Taf. 1, Fig. 3–4) bedenkenlos zu *Lambelasma* verwiesen werden. Eigenartig sind aber die riesigen Alarforessulae eines Jugendstadiums (D. L. KALJO 1956, b, Taf. 1, Fig. 1), die auch bei „*Streptelasma profundum* HALL 1847“ (J. HALL 1847, Taf. 12, Fig. 4a) auftreten und die hinsichtlich ihrer systematischen Bedeutung erst noch näher untersucht werden müssen.

*Lambelasma lambei* nov. sp., Taf. III–V

**Derivatio nominis:** Nach LAWRENCE MORRIS LAMBE (1863–1919)

**Holotypus:** Polypar Nr. K. 61. (Coll. D. WEYER 1968, Paläontologische Abteilung des Naturkundemuseums der HUMBOLDT-Universität, Berlin), bestehend aus 16 Querschliffen (14 Triafol-Peels, 2 Dünnschliffe), 1 Längsschliff (Triafol-Peel) und 6 Reststücken

**Locus typicus:** Entfällt, da es sich um einen erratischen Fund handelt (Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde)

**Stratum typicum:** Erratischer *Macrourus*-Kalk (mittleres Caradoc, Äquivalent des estnischen Keila- und Vasalemma-Horizonts)

**Material:** Lediglich der Holotypus

Diagnose: Erst formulierbar nach Entdeckung weiterer Arten der Gattung

Beschreibung: Polypar (Taf. III, Fig. 1) breit kegelförmig, im wesentlichen gerade, nur an der Spitze leicht gekrümmt (Hauptseptum genau an der konkaven Polyparseite gelegen). Kelch vollständig erhalten (oberer Durchmesser 19 bis 20 mm), Polyparspitze geringfügig abgebrochen (Durchmesser ca. 2 mm), Polyparlänge ursprünglich ca. 26 mm. Am Proximalende war ein kleiner Talon ausgebildet (Taf. III, Fig. 6). Wand mit zarter, nur gelegentlich etwas wulstiger Anwachsstreifung und mit kräftiger pinnat angeordneter Längsstreifung (Septalfurchen schmal und tief, Interseptalrippen breit gerundet). Position der 16 angefertigten Querschliffe aus Taf. III, Fig. 2, ersichtlich. Tangentialer Längsschliff von Taf. III, Fig. 3, zwischen Kelchrand und oberstem Querschliff von Taf. III, Fig. 2, gelegen.

Kelch sehr tief, trichterförmig, am axialen Kelchgrund (kompakte Verbindung der Großsepten im Polyparzentrum – Taf. IV, Fig. 4–6) reichlich die Hälfte, an den tiefsten Stellen (Taf. III, Fig. 7) etwas mehr als zwei Drittel der Polyparlänge einnehmend. Wand mit allmählichem und im Verhältnis zur Septendicke beträchtlichem Dickenwachstum vom Kelchrand bis etwa zur Kelchmitte, danach bis zur Kelchbasis proportional annähernd gleichstark bleibend. Großsepten vom Kelchrand bis zum axialen Kelchgrund zunächst langsam (Taf. V, Fig. 4–6) und dann schneller (Taf. V, Fig. 1–3) länger werdend, zentral schließlich mit den Axialenden verwachsend bei typisch zaphrentoider (pinnater) Anordnung. Gegenseptum und Seitensepten gegenüber den anderen Großsepten nicht differenziert. Hauptseptum im höheren Kelch (Taf. IV, Fig. 3–6; Taf. V, Fig. 1–4) leicht verkürzt, in einer geschlossenen großen Fossula liegend, im tiefsten Kelchteil lang und axial mit den übrigen Großsepten verbunden. Alarfossulae deutlich ausgebildet. Kleinsepten nur in der oberen Kelchhälfte vorhanden, im Niveau des axialen Kelchgrundes durch kontinuierliche laterale stereoplasmathe Wandverdickung sekundär reduziert und in die Wand incorporiert. Kleinseptenreduktion biform, in Position I (sensu P. K. SUTHERLAND 1965) voraus-eilend. Scheinbare Unregelmäßigkeiten bei der Kleinseptenreduktion werden durch die kräftig spinösen Septeninnenränder verursacht – beispielsweise ist im Querschliff von Taf. IV, Fig. 4, das zum rechten Gegenseitenseptum gehörende Kleinseptum bereits verschwunden, in den zwei tiefer liegenden Querschliffen von Taf. IV, Fig. 2–3, aber noch einmal sichtbar. Der am Kelchrand aus 64 Septen bestehende Septalapparat zeigt folgende Entwicklung und Anordnung:

$\frac{3}{5}$   $\frac{4}{5}$   $n = 21$  Taf. III, Fig. 6  
Durchmesser 3,7 mm

$\frac{5}{5}$   $n = 27$  Taf. III, Fig. 7  
Durchmesser 7,3 mm  
 $\frac{6}{5}$   $n = 28$  Taf. III, Fig. 8  
Durchmesser 8,4 mm  
 $\frac{5}{6}$   $n = 30$  Taf. III, Fig. 9; Taf. IV, Fig. 1–5  
Durchmesser 9,2 bis 11,0 mm  
 $\frac{7}{6}$   $n = 32$  Taf. IV, Fig. 6; Taf. V, Fig. 1–2  
Durchmesser 11,0 bis 11,5 mm  
 $\frac{6}{7}$   $n = 34$  Taf. V, Fig. 3–4  
Durchmesser 12,5 bis 13,0 mm  
 $\frac{8}{7}$   $n = 35$  Taf. V, Fig. 5  
Durchmesser 16,3 mm  
 $\frac{7}{8}$   $n = 36$  Taf. V, Fig. 6  
Durchmesser 19,0 mm

Alle Septenränder sind kräftig spinös (Taf. III, Fig. 3). Indirekt ist dieser Bau auch aus Querschliffen (Taf. V, Fig. 4–5) zu entnehmen, in denen einmal einzelne Septen unterbrochen sind und zum anderen eine beträchtliche Variabilität in der Länge von Groß- und Kleinsepten vorkommt, die durch die jeweilige Schnittlage bedingt wird (Septum lang – Schliff verläuft durch die Spitze eines Septaldorns; Septum kurz – Schliff liegt im Niveau zwischen zwei Septaldornen). Septenmikrostruktur auf Grund der Gestalt der Septenränder (einfache Dornen) monacanth, nur unmittelbar am Kelchrand (Taf. III, Fig. 3–5; Taf. V, Fig. 6) multitrabekulär rhabdacanth, weil hier unregelmäßig mehrreihig dornige Septenränder auftreten. Die Zusammensetzung der im Prinzip laminaren Septen aus verschmolzenen großen monacanth Septalspinae wurde nicht direkt im Längsschliff beobachtet, ist jedoch aus den grobspinösen Septenrändern und aus den zahlreichen Septalporen zu folgern, die einen Vergleich mit den Verhältnissen bei *Coelostylis* nahelegen. Ein Längsschliff von *Lambelasma lambei* muß wie die bei D. L. KALJO (1956, b, Taf. 1, Fig. 4) und E. C. STUMM (1963, Taf. 1, Fig. 24, 26) abgebildeten Längsschliffe von *Lambeophyllum ? dybowskii* KALJO 1956 und „*Lambeophyllum profundum*“ aussehen. Auch die Kleinsepten bestehen nicht nur aus Dornenreihen, sondern sind in ihrem peripheren Abschnitt laminar gestaltet.

Porosität der Großsepten ersichtlich aus den zahlreichen Unterbrechungen der Septen in den Querschliffen von Taf. IV, Fig. 1–6. An diesen Poren, die auch nahe der Wand auftreten, standen die Weichkörperpartien benachbarter Interseptenräume miteinander in Verbindung. In der basalen Kelchregion (Taf. III, Fig. 7–9) fehlen Septalporen, die hier nachträglich durch „Stereoplasma“ geschlossen worden sind; daher läßt sich der poröse Habitus des Septalapparats grundsätzlich nicht aus Schliffen subtabularer Polyparbereiche ermitteln. Auf Septalporen zurückzufüh-

ren ist auch, daß das Hauptseptum in Taf. III, Fig. 8 bis 9, axial frei endet, obwohl es in etwas höheren Schliffen (Taf. IV, Fig. 1–2) schon fest mit den übrigen Großsepten verschmolzen war.

Eine echte Cardinalfossula wird durch die weit nach proximal reichenden und dabei auch relativ groß bleibenden Interseptalräume am Hauptseptum angezeigt (Taf. III, Fig. 7–9). Ähnlich ist der Bauplan am Gegenseptum und an den zwei Seitensepten, so daß von echten Alarfossulae und von einer echten Fossula am Gegenseptum gesprochen werden kann. Der Basalapparat besteht nur selten aus Tabulae (Taf. III, Fig. 6, 9; Taf. IV, Fig. 2), die einige wenige subtabulare Skelettlumina nach oben begrenzen. Meist wird die basale Kelchregion vom Wohnraum des Polypen durch starke stereoplasmathe Verdickung der Septen abgegliedert, wobei die Interseptalräume allmählich immer kleiner werden und zuletzt noch als winzige Lumina im peripheren Bereich ihrer ursprünglichen Position erhalten sind (bei einigen anderen Rugosa, beispielsweise *Holophragma* LINDSTRÖM 1896 mit Synonym *Pycnactis* RYDER 1926, sind es die axialen Partien der Interseptalräume, die an der Kelchbasis noch offen blieben). Dort erfolgt die kontinuierliche basale Stereoplasma-Absonderung dann schließlich auch nicht mehr vorwiegend lateral, sondern wie bei den Tabulae von unten nach oben.

Bemerkungen: Gegen *Lambeophyllum dybowskii* KALJO 1956, das vermutlich zu *Lambelasma* gehört, kann *Lambelasma lambei* nicht exakt abgegrenzt werden, weil mittlere und obere Kelchregionen der estnischen Art nicht dargestellt wurden, so daß wesentliche Art-Merkmale unbekannt sind. Der einzige zur Zeit ersichtliche Unterschied ist die Existenz großer Alarfossulae an der Polyparspitze von *Lambeophyllum dybowskii*. Ein Vergleich mit „*Lambeophyllum profundum*“ sensu E. C. STUMM (1963, Taf. 1, Fig. 24–26) ist ebenfalls nur unzureichend möglich, weil von dieser zweifellos zu *Lambelasma* zu stellenden nordamerikanischen Art noch keine Querschliffserie präpariert wurde. Nach der Kelchansicht weicht die Form der Septenränder ab, die vom Kelchrand zunächst steil abfallen und dann kurz vor dem axialen Kelchgrund relativ plötzlich beinahe horizontal verlaufen – bei *Lambelasma lambei* tritt hier eine allmähliche Richtungsänderung der Septenränder und ein allmähliches Längerwerden der Septen ein. In E. C. STUMMs Abbildung (1963, Taf. 1, Fig. 25) ist am Kelchoberrand auch keine Zone mit rhabdacanth Septaldornen zu erkennen, doch muß hier der Kelch nicht unbedingt vollständig erhalten sein.

Genus *Dybowskinia* nov. gen.

Typus-Art: *Dybowskinia dybowskii* nov. sp.

Diagnose: Lambelasma-Gruppe mit Axialstruktur (spongiose Columella)

Verbreitung: Erratischer baltoskandinavischer *Macrourus*-Kalk (oberes Mittelordoviz, mittleres Caradoc)

Beziehungen: Bei *Lambelasma* nov. gen., von dem *Dybowskinia* abstammt, fehlt ein über den axialen Kelchgrund herausragendes Säulchen: *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880 kann leicht mit *Dybowskinia* verwechselt werden, wenn nur Querschliffe des oberen Kelchs oder nur Längsschliffe vorliegen. Bei vollständiger Kenntnis des Kelchaufbaus unterscheidet jedoch sofort die im unteren Kelch deutliche radiale Anordnung der Septen (Taf. XII, Fig. 1–2; Taf. XIV, Fig. 4–7) mit relativ langen letzten Metasepten der einzelnen Quadranten. Die für *Dybowskinia* und die *Lambelasma*-Gruppe charakteristische pinnate Septenstellung (Taf. XIII, Fig. 8; Taf. IX, Fig. 1–3) tritt bei *Coelostylis* nicht auf.

*Dybowskinia dybowskii* nov. sp., Taf. VIII–X

Derivatio nominis: Nach WLADYSLAW DYBOWSKI (1838–1910)

Holotypus: Polypar Nr. X 4115 (Coll. BEHM ca. 1880, Zentrales Geologisches Institut, Berlin) bestehend aus 16 Querschliffen (14 Triafol-Peels, 2 Dünnschliffe), 3 Längsschliffen (Dünnschliffe) und 6 Reststücken.

Locus typicus: Entfällt, da es sich um einen erratischen Fund handelt (Pleistozän-Geschiebe von Szczecin).

Stratum typicum: Erratischer *Macrourus*-Kalk (mittleres Caradoc, Äquivalent des estnischen Keila- und Vasalemma-Horizonts).

Material: Lediglich der Holotypus

Diagnose: Erst formulierbar nach Entdeckung weiterer Arten der Gattung

Beschreibung: Polypar (Taf. VIII, Fig. 1) gedrungen breit kegelförmig, im wesentlichen gerade, nur an der Spitze ganz schwach gekrümmt (Hauptseptum genau an der konkaven Polyparseite gelegen). Kelch vollständig erhalten, an einer Seite geringfügig abgebrochen, von ca. 14 mm Durchmesser am Oberrand, Polyparspitze kaum beschädigt (Durchmesser ca. 0,5 mm), ohne Talon. Polyparlänge 15 bis 16 mm. Wand etwas abgerieben, mit noch schwach erkennbarer Längsstreifung. Position der 16 angefertigten Querschliffe aus Taf. VIII, Fig. 2, ersichtlich. Der tangentiale Längsschliff von Taf. X, Fig. 6, liegt zwischen den zwei obersten Querschliffen (Taf. X, Fig. 4–5). Kelch sehr tief, trichterförmig, am axialen Kelchgrund (Taf. IX, Fig. 5–6) reichlich die Hälfte, an den tiefsten Stellen (Taf. VIII, Fig. 7) etwa zwei Drittel der Polyparlänge einnehmend. Wand vom Kelchrand bis in das Niveau des axialen Kelchgrundes kontinuierlich und im Verhältnis zur Dicke der Septen beträchtlich verdickt, danach bis zur Kelchbasis nur



noch geringfügig an Stärke zunehmend. Großsepten vom Kelchrand bis zum axialen Kelchgrund zunächst langsam (Taf. X, Fig. 4–5) und dann schneller (Taf. X, Fig. 1–3) an Länge zunehmend, im unteren Kelchbereich zentral pinnat untereinander und mit der Columella verwachsen (Taf. VIII, Fig. 8; Taf. IX, Fig. 1–2). Axialstruktur niedrig, spongios (synapticular), septalen Ursprungs (aus annähernd vertikalen und schräg nach innen oben gerichteten verdickten axialen Septalloben gebildet), nicht immer scharf von den Septen abgegrenzt, im unteren Kelch (Taf. VIII, Fig. 8; Taf. IX, Fig. 1–2) überhaupt nicht mehr von den axial verschmolzenen Septen zu trennen. Hauptseptum im mittleren Kelch verkürzt, in einer geschlossenen Fossula liegend (Taf. IX, Fig. 6; Taf. X, Fig. 1). Kleinsepten auf den oberen Kelch beschränkt, sehr kurz, im unteren Kelch sekundär in die Wand einbezogen (Reduktion meist biform, zuerst in Position I erfolgend). Gliederung und Entwicklung des Septalapparats nach folgenden Formeln:

$\frac{3}{3}$	$n = 18$	Taf. VIII, Fig. 4
$\frac{3}{3}$		Durchmesser 2,0 mm
$\frac{4}{3}$	$n = 21$	Taf. VIII, Fig. 5
$\frac{4}{4}$		Durchmesser 3,7 mm
$\frac{5}{5}$	$n = 27$	Taf. VIII, Fig. 7
$\frac{6}{6}$		Durchmesser 6,5 mm
$\frac{6}{6}$	$n = 31$	Taf. VIII, Fig. 8; Taf. IX, Fig. 1–3
$\frac{7}{7}$		Durchmesser 7,8 bis 9,0 mm
$\frac{7}{7}$	$n = 34$	Taf. IX, Fig. 4
$\frac{7}{7}$		Durchmesser 9,6 mm
$\frac{7}{7}$	$n = 35$	Taf. IX, Fig. 5
$\frac{7}{8}$		Durchmesser 10,0 mm
$\frac{8}{8}$	$n = 38$	Taf. IX, Fig. 6
$\frac{8}{8}$		Durchmesser 10,4 mm
$\frac{8}{8}$	$n = 40$	Taf. X, Fig. 1–4
$\frac{9}{9}$		Durchmesser 10,6 bis 10,8 mm

Sämtliche Septenränder sind kräftig einreihig einfach spinös (Taf. X, Fig. 1–3, 6) und haben demzufolge eine monacanth Mikrostruktur (Taf. X, Fig. 5–6). Auch unmittelbar am Kelchoberrand ist keine Zone mit rhabdacanthem Bau der Septenränder ausgebildet. Alle Großsepten sind überwiegend laminar, da die strukturell zugrunde liegenden monacanth Trabekeln meist vollständig miteinander verwachsen, so daß für die Septalporen insgesamt wenig Fläche verbleibt. Auch bei den Kleinsepten tritt in unmittelbarer Wandnähe ein laminarer Bereich auf (Taf. X, Fig. 6), der aber wegen der Kürze der Kleinsepten nur klein bleibt und nicht die bei *Lambelasma lambei* nov. sp. beobachteten Ausmaße erreicht. Im mittleren und tiefen Kelch (Taf. VIII, Fig. 8; Taf. IX, Fig. 1–6) kommen überall recht häufig Septalporen

vor, die sich etwas in den axialen Septenabschnitten und an der Grenze zur Columella konzentrieren, aber auch in Wandnähe noch öfters vorhanden sind. Direkt an der Kelchbasis (Taf. VIII, Fig. 6–7) fehlen dann jegliche Septalporen. Die unregelmäßigen Verwachsungen von inneren Septenrändern und Columella erinnern an die axialen Septalloben vieler „Streptelasmataidae“ (beispielsweise *Grewingkia* DY. BOWSKI 1873).

Am Hauptseptum reichen die Interseptalräume am weitesten nach proximal und belegen so die Existenz einer echten Cardinalfossula (Taf. VIII, Fig. 7). Alar-fossulae sind gleichfalls deutlich angelegt (Taf. VIII, Fig. 8). Subtabulare Skelettlamina und damit echte Tabulae kommen nur selten vor (Taf. VIII, Fig. 4–5). Überwiegend besteht der Basalapparat aus kontinuierlich abgeschobenem, keine Lücken hinterlassendem „Stereoplasma“, das zunächst die Septen im tiefsten Kelch ungleichmäßig verdickt und schließlich die nur noch winzigen Interseptalräume gänzlich ausfüllt (dieses „Stereoplasma“ und Tabulae sind bekanntlich homologe Bildungen).

#### Subfamilia *Coelostyliinae* nov. subfam.

**Diagnose:** Lambelasmataidae mit radialer Septenanordnung und mit vorwiegend an der konvexen Polyparseite gelegenen Hauptseptum

**Zugewiesene Genera:** *Coelolasma* nov. gen., *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880, *Estonielasma* nov. gen.

**Verbreitung:** Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc) und unteres Oberordoviz (oberes Caradoc)

**Beziehungen:** Die Unterschiede zu den Lambelasmatainae sind bereits oben diskutiert. Die *Coelostyliinae*, speziell die mit einer Columella ausgestattete *Coelostylis*, sind die Rugosa-Gruppe, aus der sich die *Calostyliidae* entwickelt haben müssen. Das morphologisch primitivste *Calostyliidae*-Genus, *Stanleysmithia* nov. gen., hat ein an der konvexen Polyparseite liegendes Hauptseptum und radial, nicht pinnat gestellte Großsepten (S. SMITH 1930, a, Taf. 10, Fig. 1, 5) und damit Eigenschaften, die gegen eine Herkunft von den Lambelasmatainae sprechen.

#### Genus *Coelolasma* nov. gen.

**Typus-Art:** *Coelolasma neumani* nov. sp.

**Diagnose:** *Coelostyliinae* mit tiefem Kelch, mit nahe der Kelchbasis stereoplasmatisch stark verdickten und axial verbundenen Großsepten, fast ohne Tabulae und ohne Columella

**Verbreitung:** Erratischer baltoskandinavischer *Macrourus*-Kalk (oberes Mittelordoviz, mittleres Caradoc)

**Beziehungen:** *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880 unterscheidet sich durch seine wohl entwickelte

Axialstruktur (calicular boss). Eine Abgrenzung gegen *Estonielasma* nov. gen. erfolgt bei der Darstellung dieser Gattung.

#### *Coelolasma neumani* nov. sp., Taf. VI–VII

**Derivatio nominis:** Nach Dr. BJÖRN NEUMAN, Bergen

**Holotypus:** Polypar Nr. K. 64. (Coll. D. WEYER 1968, Paläontologische Abteilung des Naturkundemuseums der HUMBOLDT-Universität, Berlin), bestehend aus 24 Querschliffen (23 Triafol-Peels, 1 Dünnschliff)

**Locus typicus:** Entfällt, da es sich um einen erratischen Fund handelt (Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde).

**Stratum typicum:** Erratischer *Macrourus*-Kalk (mittleres Caradoc; Äquivalent des estnischen Keila- und Vasalemma-Horizonts)

**Material:** Neben dem Holotypus noch drei weitere, hier nicht näher dargestellte Polypare aus zwei anderen *Macrourus*-Kalk-Geschieben

**Diagnose:** Erst formulierbar nach Entdeckung weiterer Arten der Gattung

**Beschreibung:** Polypar lang kegelförmig, fast gerade, nur in der unteren Hälfte kaum merklich gekrümmt (Hauptseptum ungefähr lateral gelegen und dabei der am linken Seitenseptum befindlichen konvexen Polyparseite noch genähert). Kelch vollständig erhalten (Durchmesser 15 mm), Polyparspitze abgebrochen (Durchmesser 3 mm), erhaltene Polyparlänge 19 mm (ursprünglich mit Spitze ca. 23 mm). Wand mit zarter Anwachsstreifung und mit deutlicher pinnater Längsstreifung. Die Abstände der einzelnen Querschliffe von Taf. VI–VII sind aus den Tafelerläuterungen zu entnehmen; der oberste Querschliff (Taf. VII, Fig. 12) liegt 1,3 mm unter dem Kelchrand.

Kelch sehr tief, etwa zwei Drittel der Polyparlänge einnehmend; axiale Kelchbasis (Taf. VII, Fig. 1–2) ungefähr bei halber Polyparhöhe befindlich. Wand in der oberen Kelchhälfte allmählich und im Vergleich zur Septenstärke beträchtlich verdickt. Großsepten in Kelchrandnähe winzig, nach proximal nur langsam an Länge zunehmend und am axialen Kelchgrund im Polyparzentrum lose miteinander verbunden. Hauptseptum gegenüber den übrigen Großsepten nie verkürzt. Septen stets radial angeordnet; nur die letzten ein bis zwei Metasepten der Quadranten kurz und nicht bis in das Polyparzentrum reichend. Septen mit zahlreichen Poren, die sowohl peripher (Taf. VI, Fig. 4, 5, 9, 11) als auch axial auftreten; lediglich am Hauptseptum konnten im gesamten Kelch keine Poren nachgewiesen werden (an einem Paratypus wurden sie dort aber auch beobachtet). Axiale Verbindung der Großsepten durch Septalporen und axiale

Septalloben unregelmäßig, innerhalb des Kelchs stets wechselnd (Taf. VI, Fig. 2–11). Einzelne Großsepten vorübergehend lateral verwachsen (zweites und drittes Metaseptum im linken Gegenquadranten – Taf. VI, Fig. 2, bis Taf. VII, Fig. 8; Seitenseptum und erstes Metaseptum des rechten Hauptquadranten – Taf. VI, Fig. 2, bis Taf. VII, Fig. 1). Gliederung und Entwicklung des Septalapparats nach folgenden Formeln:

$\frac{2}{4}$	$n = 23$	Taf. VI, Fig. 2–5
$\frac{5}{6}$		Durchmesser 5,1 bis 5,4 mm
$\frac{3}{4}$	$n = 25$	Taf. VI, Fig. 6–9
$\frac{6}{6}$		Durchmesser 5,5 bis 5,9 mm
$\frac{3}{5}$	$n = 26$	Taf. VI, Fig. 10; Taf. VII, Fig. 1–2
$\frac{6}{6}$		Durchmesser 6,0 bis 6,5 mm
$\frac{3}{5}$	$n = 27$	Taf. VII, Fig. 3–8
$\frac{7}{6}$		Durchmesser 6,7 bis 8,0 mm
$\frac{4}{5}$	$n = 28$	Taf. VII, Fig. 9
$\frac{7}{6}$		Durchmesser 8,3 mm
$\frac{4}{5}$	$n = 30$	Taf. VII, Fig. 10–11
$\frac{8}{7}$		Durchmesser 8,8 bis 10,2 mm

Kleinsepten nur im oberen Kelch aktiv, kurz über dem axialen Kelchgrund reduziert, stets winzig und kaum laminar, sondern im wesentlichen nur aus Dornenreihen bestehend. Die Einbeziehung der Kleinsepten in die Wand erfolgt oft biform zuerst in Position I (Gegenseptum in Taf. VII, Fig. 3–9). An einem Paratypus sind einige wenige Kleinsepten stellenweise an ihrem Axialende vorübergehend mit dem jeweils zugehörigen Großseptum verbunden, enden weiter nach proximal aber wieder frei. Einzelne Großsepten können im tieferen Kelch ebenfalls auf eine kurze vertikale Strecke als in das Polyparlumen hineinragende Vorsprünge verschwinden, sind innerhalb der Wand aber natürlich noch sichtbar und „erscheinen“ in tieferen Querschliffen wieder (linker Hauptquadrant – Taf. VI, Fig. 6–7, sowie Taf. VII, Fig. 2–3; rechter Hauptquadrant – Taf. VII, Fig. 4).

Distale Septenränder nach den öfter auftretenden Septenunterbrechungen in einzelnen Querschliffen (Taf. VII, Fig. 8–10) kräftig spinös. Septaldornen einreihig einfach (Mikrostruktur demzufolge monacanth), lediglich unmittelbar am Kelchrand (Taf. VII, Fig. 12) in einer schmalen Zone rhabdacanth. Axialende des rechten Seitenseptums einmal (Taf. VI, Fig. 11) scheinbar „gespalten“; die gleiche Erscheinung wurde an einem Metaseptum eines Paratypus beobachtet. Wahrscheinlich handelt es sich um seltene lokale, vertikal nicht beständige Skelettwüchse, deren Entstehung sich ungefähr mit der von D. HILL & A. J. BUTLER (1936, S. 523, Abb. 5, 11 bis 13) dargestellten Bildungsweise von Septalcarinae vergleichen läßt.

Auftreten einer echten Fossula fraglich, da die unmittelbare Kelchbasis nicht erhalten ist. Ein Paratypus besitzt am peripheren Kelchgrund noch relativ große Interseptalräume am Hauptseptum, die möglicherweise — aber nicht erwiesenermaßen — etwas tiefer nach proximal hinabreichen als die übrigen noch offenen Skelettlamina. Basalapparat nur vereinzelt von wenigen dicken, zentral schwach aufgewölbten Tabulae gebildet (zwei Paratypen), meist aus kontinuierlich abgediehltem Stereoplasma bestehend, das die Septen lateral allmählich so stark verdickt, daß an der Kelchbasis schließlich nur noch winzige Interseptalräume offen sind, die zuletzt durch vertikal abgesonderten Aragonit geschlossen werden.

**Bemerkungen:** Die obige Beschreibung beruht im wesentlichen auf dem Holotypus. Die drei weiteren vorliegenden Exemplare stimmen mit ihm überein, obwohl es bei diesen Rugosa mit derart unregelmäßig gestalteten Septen außerordentlich schwierig wird, Arten zu unterscheiden. Die Septenformeln von zwei Paratypen lauten für den höheren Kelch:

$$\begin{array}{l} 4 \ 5 \text{ Durchmesser } 11,6 \text{ mm} \\ 5 \ 6 \ n = 26 \\ 5 \ 4 \text{ Durchmesser } 9,2 \text{ mm} \\ 5 \ 6 \ n = 26 \end{array}$$

Diese Verhältnisse lassen vermuten, daß die geringe Metasepten-Anzahl im linken Hauptquadranten des Holotypus als Anomalie oder als extreme Variante aufzufassen ist. An zwei Paratypen sind auch echte Tabulae ausgebildet bei Polypardurchmessern von etwa 5 bis 7 mm. Bemerkenswert ist dabei, daß in einem Falle hier mehrere Septalporen in subtabulare Regionen abgegliedert worden sind und vorher nicht sekundär durch „Stereoplasma“ verschlossen wurden. Ein Paratypus weicht vom Holotypus geringfügig in der größeren Länge der Kleinsepten und in der geringeren Wanddicke ab.

Der Baustil von *Coelolasma neumani* — mit normal gestaltetem Septalapparat im oberen Kelch und mit manchmal reduzierten Großsepten in unteren Kelchregionen — legt die Vermutung nahe, daß auch bei *Primitophyllum* KALJO 1956 gar kein so regelloses rudimentärer Bauplan der Septen vorliegt, wie immer angenommen wurde. Wahrscheinlich trifft man in der bisher noch nicht untersuchten oberen Kelchhälfte dieser ältesten Palaeocyclus-Gattung regelmäßig alternierende Groß- und Kleinsepten an. Nach eigenen Beobachtungen an Material aus dem Eifium (Tentaculiten-Schiefer) des Thüringischen Schiefergebirges kommen bei dem jüngsten Vertreter der Palaeocyclus — *Bojocyclus bohemicus* PRANTL 1939 — an der Kelchbasis ähnliche Septenreduktionen vor, die prinzipiell der im tiefen Kelch stattfindenden Rückbildung der Kleinsepten von Ru-

gosa mit sogenannter „zyklischer“ Kleinsepten-Insertion entsprechen.

Hinzuweisen ist noch auf die eigentümliche Art, in der die Großsepten im Polyparzentrum oder beim vierten und fünften Metaseptum des rechten Gegenquadranten auch in mehr peripher gelegenen Bereichen des Polyparlumens untereinander an ihren Axialenden verbunden sind (Taf. VI, Fig. 3–12). Zwei Septen verwachsen hier nicht auf der gesamten Länge ihrer Berührungslinie, sondern immer nur in bestimmten Abständen durch meist horizontal verlaufende axiale Septalloben (Axialsynapticulae), zwischen denen größere Poren offenbleiben. Solche bei Rugosa nur recht selten vorkommende Verhältnisse sind bei vielen Scleractinia anzutreffen und wurden beispielsweise an Vergleichsmaterial von *Flabellum* LESSON 1831, *Balanophyllia* WOOD 1844, *Deltocyathus* EDWARDS & HAIME 1848 und *Kionotrochus* (*Cylindrophylia*) YABE & EGUCHI 1937 beobachtet. Bei den drei zuletzt genannten Gattungen ist eine derartige Verbindung für alle Septen charakteristisch, die in einer nach dem POURTALES-Plan angeordneten Septengruppe vereint sind. Dieser Bauplan wurde von G. v. KOCH (1896, Taf. 1, Fig. 8, links oben) an *Dendrophylia ramea* (LINNAEUS 1758) ausgezeichnet abgebildet.

Genus *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880

Typus-Art: *Cyathazonia ? toernquisti* LINDSTRÖM 1873

Diagnose: Coelostyliinae mit spongioser (synapticulärer) Columella

Zugewiesene Arten: *Coelostylis* umfaßt neben der Typus Art noch *Coelostylis duncaniae* nov. sp. Verbreitung: *Macrourus*-Kalk (mittleres Caradoc) in Schweden und — als Pleistozän-Geschiebe — in der norddeutsch-polnischen Senke

Beziehungen: *Coelostylis* läßt sich vielleicht nicht immer eindeutig von *Coelolasma* unterscheiden, wenn die spongiöse Columella niedrig bleibt und auf Grund ihres septalen Ursprungs nicht deutlich von den axialen Septalloben individualisiert erscheint. Solchen Übergangsformen kommen beispielsweise die zwei Polypare von Taf. XI–XIII und von Taf. XV nahe, während das dritte vorliegende Exemplar (Taf. XIV) einen prominenten „calicular boss“ besitzt. An Hand einer Serie von dicht aufeinander folgenden Querschiffen im Bereich des axialen Kelchgrunds kann jedoch immer ermittelt werden, ob bereits eine für die Zuordnung zu *Coelostylis* maßgebliche geringfügige Aufwölbung der zentralen Zone des Kelchbodens vorliegt. Im medianen Längsschliff ist diese Unterscheidung nicht stets ohne weiteres zu treffen, weil dort der Verlauf der Septenstirnränder und deren Beziehung zur „Axialstruktur“ nur selten einmal direkt zu beobachten ist.

Innerhalb der recht breiten Axialstruktur von *Coelostylis* sind die einzelnen Septalloben nicht mehr in jedem Falle bestimmten Septen zuzuordnen und teilweise fast vertikal gewachsen. Bei *Coelolasma* tritt dagegen kein so regelloses Geflecht von Axialsynapticulae auf — hier lassen sich die in Querschiffen abgeschnürt erscheinenden Septalloben der relativ schmalen zentralen Zone immer auf ein zugehöriges Septum beziehen.

Die dritte Gattung der Coelostyliinae, *Estonielasma* nov. gen., hat keine Columella und zeichnet sich außerdem durch ein *Amplexus*-artiges Altersstadium mit Brevissepten und dünnen Tabulae aus.

**Bemerkungen:** B. NEUMAN (1967) hat bei seiner Revision der Gattung eine zweite Art, *Streptelasma compactum* HILL 1953, zu *Coelostylis* verwiesen. Die systematische Stellung dieser nur unzureichend beschriebenen Form läßt sich jedoch meines Erachtens an Hand der verfügbaren Abbildungen (D. HILL 1953, Taf. 1, Fig. 4–5) nicht beurteilen, weil der gesamte Kelch nicht in Querschiffen untersucht wurde. Nach einem Vergleich mit den hier neu aufgestellten Genera könnte es sich auch um einen Vertreter von *Dybowskiina* handeln. In Nordamerika war *Coelostylis* bisher nicht nachzuweisen. *Petraia selecta* BILLINGS 1865 aus dem Oberordoviz von Kanada zeigt nach der Darstellung von L. M. LAMBE (1901, Taf. 6, Fig. 8) wohl eine gewisse Ähnlichkeit, kann aber auch einen ganz anderen Bauplan besitzen und muß erst revidiert werden.

*Leolasma* KALJO 1956 ist von A. B. IVANOVSKY (1970) als jüngeres Synonym von *Coelostylis* aufgefaßt worden. Die aus dem hohen Mittelordoviz (estnischer Vasalemma-Horizont) stammende Typus-Art der Gattung, *Leolasma reimani* KALJO 1956, hat nach D. L. KALJO (1956, a, Taf. 9, Fig. 3–5) und A. B. IVANOVSKY (1965, Taf. 2, Fig. 1) viel dünnere und ganz offensichtlich laminare, nicht poröse Septen sowie höchstwahrscheinlich keine Columella und dürfte weit eher zu den *Streptelasmataidae* gehören, obwohl die tatsächliche Morphologie des Kelchs erst noch mit Hilfe von Querschiffserien aufzuklären ist. Mir vorliegende, vermutlich congenerische und annähernd gleichaltrige Rugosa aus *Macrourus*-Kalk-Geschieben zeigen jedenfalls Septen, die nicht wie bei den *Lambelasmataidae* aus verschmolzenen kräftigen monacanthen Trabekeln von großer Länge gebildet werden. Zwei weitere Arten, *Leolasma sociale* KALJO 1956 und *Leolasma abnormalis* YÜ 1960, wurden so mangelhaft beschrieben, daß es unmöglich ist, diese Formen auch nur näherungsweise wiederzuerkennen.

*Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873), Taf. XI, XII, XIII, XV

\* 1873 *Cyathazonia ? toernquisti* n. sp. — G. LINDSTRÖM, S. 25.

1880 *Coelostylis Törnquisti* Lindstr. — G. LINDSTRÖM, S. 34, Taf. 1, Fig. 11.

1956 *Coelostylis toernquisti* (LIND) — D. HILL, S. F 268, Abb. 182.8 (Copie nach G. LINDSTRÖM 1880)

1965 *Coelostylis ? toernquisti* Lind. — A. B. IVANOVSKY, S. 59, Abb. 14 (Copie nach G. LINDSTRÖM 1880).

1967 *Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873) — B. NEUMAN, S. 456, Abb. 2–4.

Material: 1. Polypar Nr. K. 62. (Coll. D. WEYER 1968, Paläontologische Abteilung des Naturkundemuseums der HUMBOLDT-Universität, Berlin), bestehend aus 7 Querschiffen (6 Triafol-Peels, 1 Dünnschliff), 3 Längschiffen (Triafol-Peels) und 4 Reststücken; erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde

2. Polypar Nr. K. 63. (Coll. D. WEYER 1968, Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin), bestehend aus 21 Querschiffen (17 Triafol-Peels, 4 Dünnschliffe), 7 Längschiffen (4 Triafol-Peels, 3 Dünnschliffe) und 4 Reststücken; erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde

Diagnose: Eine *Coelostylis*-Art mit relativ tiefem Kelch und mit schmaler und niedriger Columella

Bemerkungen: Eine Beschreibung der zwei vorliegenden Polypare erübrigt sich nach B. NEUMANs (1967) ausführlicher, nur in einigen wenigen Punkten zu ergänzender Darstellung der Art. Im übrigen sprechen die hier abgebildeten Schifferien für sich. An ihnen wurde folgende Gliederung und Entwicklung des Septalapparats beobachtet:

Polypar	$\frac{6 \ 5}{5 \ 6} n = 29$	Taf. XV, Fig. 7–8
Nr. K. 62.	$\frac{6 \ 6}{5 \ 6} N = 50$	Durchmesser 7,5 bis 8,5 mm
	$\frac{6 \ 6}{7 \ 7} n = 32$	Taf. XV, Fig. 9–10
	$\frac{7 \ 7}{7 \ 7} N = 56$	Durchmesser 10,4 bis 10,6 mm
	$\frac{7 \ 6}{7 \ 7} n = 33$	Taf. XV, Fig. 11–13
	$\frac{7 \ 7}{7 \ 7} N = 58–59$	Durchmesser 10,7 bis 12,5 mm
Polypar	$\frac{4 \ 3}{3 \ 4} n = 20$	Taf. XI, Fig. 11
Nr. K. 63.	$\frac{3 \ 4}{3 \ 4} N = 32$	Durchmesser 3,6 mm
	$\frac{5 \ 5}{4 \ 5} n = 25$	Taf. XI, Fig. 12
	$\frac{4 \ 5}{4 \ 5} N = 43$	Durchmesser 7,1 mm
	$\frac{6 \ 6}{5 \ 6} n = 29$	Taf. XII, Fig. 1–6;
	$\frac{5 \ 6}{5 \ 6} N = 52$	Taf. XIII, Fig. 1–2
		Durchmesser 9,7 bis 12,1 mm
	$\frac{6 \ 6}{6 \ 6} n = 30$	Taf. XIII, Fig. 3–6
	$\frac{6 \ 6}{6 \ 6} N = 52$	Durchmesser 12,5 bis 15,0 mm

Das Hauptseptum liegt bei dem einen untersuchten Polypar von deutlich cornuter Gestalt genau an der konvexen Polyparseite; das zweite Stück zeigt keine Polyparkrümmung. Die Kelche erstrecken sich axial auf ein Drittel und peripher auf zwei Drittel der Polyparlänge. Kleinsepten sind nur in den oberen zwei Dritteln des Kelchs aktiv und werden in tieferen Bereichen biform reduziert. Am Kelchrand tritt an beiden verfügbaren Exemplaren eine Zone mit rhabd-acanther Mikrostruktur auf (Taf. XI, Fig. 3, 4, 9). Die charakteristischen Septalporen der *Lambelasmatinae* wurden an dieser Art detailliert in subtil orientierten Längsschliffen untersucht (Taf. XI, Fig. 6–8; Taf. XV, Fig. 3–5), aus denen auch der vorwiegend laminare Habitus der Septen ersichtlich ist. An einigen Septen sind die monacanthen Trabekeln offensichtlich vollständig ohne Zurücklassung von Poren verwachsen (Gegenseptum und rechtes Seitenseptum – Taf. XII, Fig. 2, bis Taf. XIII, Fig. 4).

Als anomale Erscheinung ist im linken Seitenseptum von Taf. XII, Fig. 2–4, eine laterale Umkleidung des auf einem früheren Wachstumsstadium stehengebliebenen Seitenseptum eingetreten, wobei Skelettlamina aus dem vom Polypen bewohnten Raum abgegliedert wurden. Eine solche Skelettbildung ist radial und dabei annähernd vertikal orientierten, von S. SMITH (1945, Taf. 7, Fig. 5, 7) ausgezeichnet abgebildeten basalen Skelettelementen homolog, die zahlreiche Rugosa mit pseudonotischen Septen kennzeichnen (beispielsweise *Ptychophyllum*? *kindlei* SMITH 1945 oder *Cyathoclisia tabernaculum* DINGWALL 1926). Bei dem hier vorliegenden *Coelostylis*-Exemplar dürfte es sich aber um ein krankhaftes Phänomen handeln, das vielleicht mit dem Eindringen und dem anschließend nach proximal erfolgenden Abstoßen eines Fremdkörpers zusammenhängt.

*Coelostylis duncaniae* nov. sp., Taf. XIV

Derivatio nominis: Nach Dr. HELEN DUNCAN, Washington †

Holotypus: Polypar Nr. X 4116 (Coll. A. RE-MELE 1874, Zentrales Geologisches Institut, Berlin), bestehend aus 12 Querschliffen (10 Triafol-Peels, 2 Dünnschliffe)

Locus typicus: Entfällt, da es sich um einen erratischen Fund handelt (Pleistozän-Geschiebe von Brahlitz nördlich Bad Freienwalde)

Stratum typicum: Erratischer *Macrourus*-Kalk (mittleres Caradoc, Äquivalent des estnischen Keila- und Vasalemma-Horizonts)

Material: Lediglich der Holotypus

Diagnose: Eine *Coelostylis*-Art mit relativ flachem Kelch und mit breiter und hoher Columella

Beschreibung: Polypar lang kegelförmig, gerade, 21 mm lang bei 16 mm Durchmesser am voll-

ständig erhaltenen Kelchoberrand und 5 mm Durchmesser an der abgebrochenen Polyparspitze. Rekonstruierte Polyparlänge ca. 29 bis 30 mm. Wand etwas abgerieben, mit stellenweise noch erkennbarer schwacher Längsstreifung und ursprünglich sicher auch mit zarter Anwachsstreifung. Die Abstände der einzelnen angefertigten Querschliffe sind aus den Tafelerläuterungen zu entnehmen; der oberste Querschliff (Taf. XIV, Fig. 12) liegt 4 mm unter dem Kelchoberrand.

Kelch maximal bis zur Hälfte der Polyparlänge hinreichend, am axialen Grund ein Viertel der Polyparlänge einnehmend. Großsepten nach dem normalen Baustil der Gattung angelegt, betont radial gestellt, lateral öfters mit kleinen unregelmäßigen Verdickungen und Auswüchsen. Kleinsepten relativ lang und deutlich laminar, erst im unteren Kelchviertel in biformer Weise reduziert. Columella am zentralen Kelchgrund hoch aufragend bis in ein Niveau, wo die Großsepten noch sehr kurz sind (Taf. XIV, Fig. 11). Hauptseptum im mittleren Kelch offenbar ganz geringfügig verkürzt (Taf. XIV, Fig. 8–11), im oberen Kelch anomal „gespalten“ (Taf. XIV, Fig. 10–12). Pseudofossulae nicht hervortretend; eine echte Fossula geringen Ausmaßes möglicherweise vorhanden, aber nicht nachgewiesen. Septalporen häufig, in den Querschliffen in allen Bereichen von der Wand bis zum axialen Septenende auftretend; Septen dabei im wesentlichen laminar. Septenränder grob spinös, hauptsächlich mit monacanthen Mikrostruktur, nur direkt am Kelchrand (Taf. XIV, Fig. 1, 12) rhabd-acanth. Die beobachteten Septenformeln lauten:

$\frac{5}{5} \frac{6}{6} \frac{n}{n} = 28$  Taf. XIV, Fig. 2

$\frac{6}{6} \frac{6}{6} \frac{N}{N} = 49$  Durchmesser 7,8 mm

$\frac{6}{6} \frac{6}{6} \frac{n}{n} = 30$  Taf. XIV, Fig. 3–4

$\frac{6}{6} \frac{6}{6} \frac{N}{N} = 54$  Durchmesser 10,3 mm

$\frac{6}{6} \frac{6}{6} \frac{n}{n} = 31$  Taf. XIV, Fig. 5–7

$\frac{6}{6} \frac{7}{7} \frac{n}{n}$  Durchmesser 10,6 bis 11,0 mm

$\frac{7}{7} \frac{6}{6} \frac{n}{n} = 33$  Taf. XIV, Fig. 8–12

$\frac{7}{7} \frac{7}{7} \frac{n}{n}$  Durchmesser 11,8 bis 13,6 mm

Der Basalapparat besteht vorwiegend aus kontinuierlich lateral und zuletzt vertikal abgeschiedenen Stereoplasma, das die Septen allmählich immer mehr verdickt und an der Kelchbasis nur noch winzige Skelettlamina hinterläßt. Hin und wieder treten auch diskontinuierlich abgesonderte Tabulae auf, die nie dünn bleiben, sondern nachträglich stereoplasmatisch stark verdickt sind und durch die immer nur sehr kleine offene Interseptalräume in subtabulare Regionen abgegliedert werden.

Beziehungen: *Coelostylis duncaniae* läßt sich von *Coelostylis toernquisti* gut durch den weniger tiefen Kelch unterscheiden, in dem die breitere und höhere Columella eine geringere Länge der Großsep-

ten bedingt. Für das eventuell zu *Coelostylis* gehörende *Streptelasma compactum* HILL 1953 aus dem hohen Mittelordoviz Norwegens gibt es keine Vergleichsmöglichkeiten, da die zur Art-Charakterisierung dienenden Skelettmerkmale des Kelchs an dieser schon generisch nicht sicher bestimmbar und morphologisch kaum bekannten Form erst noch untersucht werden müssen.

Bemerkungen: In der oberen Kelchhälfte kommen Verjüngungserscheinungen vor (Taf. XIV, Fig. 7–12, Bereich des Gegenseptums). Die unregelmäßige Gestaltung einiger Septenstirnen hängt nicht mit einer Septen-, Spaltung zusammen, wie sie bei den *Sutherlandiniinae* und bei den *Ditoecholasmatinae* anzutreffen ist. Im Falle des Hauptseptums (Taf. XIV, Fig. 10–12) handelt es sich mit großer Sicherheit um eine Anomalie, die vielleicht auf den rhabd-acanthen, mehrreihig dornigen Bau der Septenstirnen in Kelchrandnähe zurückzuführen ist. Bei einigen anderen Septen (erstes Metaseptum im linken Hauptquadranten – Taf. XIV, Fig. 7; sechstes Metaseptum im linken Gegenquadranten – Taf. XIV, Fig. 8) kann der im Querschliff bifid erscheinende axiale Septenrand mit den dort ansetzenden Axialsynaptoculae in Verbindung gebracht werden.

Genus *Estonielasma* nov. gen.

Typus-Art: *Tryplasma hemicymatelasma* REIMAN in KALJO 1957

Diagnose: Coelostylinae mit relativ flachem Kelch, mit zahlreichen dünnen Tabulae und mit im Alter verkürzten Septen (Brevisseptae), ohne Axialstruktur

Zugewiesene Arten: Außer der Typus-Art eventuell noch *Tryplasma praecox* KALJO 1957

Verbreitung: Unteres Oberordoviz (oberes Caradoc – Vormsi-Horizont) und eventuell auch oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc – Vasalemma-Horizont) der westlichen UdSSR (Estnische SSR)

Beziehungen: Gegen *Coelolasma* unterscheiden der flache Kelch, die wohl entwickelten dünnen Tabulae, die im Alter relativ kurzen und sich im Polyparzentrum auch an der Kelchbasis nicht mehr verbindenden Großsepten sowie die im gesamten erwachsenen Kelch geringe stereoplasmatische Verdickung aller Skelettelemente. *Estonielasma* hat sich höchstwahrscheinlich aus *Coelolasma* entwickelt und verhält sich zu dieser Gattung wie *Brachyelasma* LANG, SMITH & THOMAS 1940 zu „*Streptelasma* HALL 1847“, *Bradyphyllum* GRABAU 1928 zu *Fasciculophyllum* THOMSON 1883 oder *Barytichisma* MOORE & JEFFORDS 1945 zu *Amplexizaphrentis* VAUGHAN 1906. *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880 ist von der neuen Gattung im Fehlen von Brevisseptae und im Auftreten einer Columella verschieden.

Bemerkungen: Wahrscheinlich waren die bei vielen anderen Rugosa-Gruppen verbreiteten Trends zur Verflachung des Kelchs (durch Absonderung zahlreicher Tabulae) und zur Bildung von amplexoiden oder Brevisseptae nicht nur bei den *Coelostylinae*, sondern auch innerhalb der *Lambelasmatinae* wirksam. Ein entsprechender Formenkreis wäre noch zu entdecken. Bei den zwei gegenwärtig bekannten, in ihrer Morphologie aber noch nicht ausreichend untersuchten *Estonielasma*-Arten ist die Anordnung der Septen in Querschliffen juveniler Polyparstadien nach D. L. KALJO (1957, Taf. 16, Fig. 2, 7) anscheinend mehr radial, so daß nur eine Zuordnung zu den *Coelostylinae* in Betracht kam.

Immerhin könnte aber bei *Estonielasma*? *praecox* (KALJO 1957) auch an eine pinnate Septenanstellung gedacht werden. Falls sich ein solcher Bauplan an Hand neuer Querschliffserien bestätigen sollte, müßte die Art einer neuen Gattung der *Lambelasmatinae* zugeordnet werden. Da sich die Lage der Protosepten an den zwei einzigen veröffentlichten Querschliffen nicht mit Sicherheit ermitteln läßt, ist vorerst ein bedingter Anschluß der Art an *Estonielasma* vorzuziehen.

*Estonielasma hemicymatelasma* (REIMAN in KALJO 1957)

\* 1957 *Tryplasma hemicymatelasma* Reiman, in litt. – D. L. KALJO, S. 156, Taf. 16, Fig. 5–8.

1958 *Tryplasma hemicymatelasma* sp. nov. – V. M. REIMAN, S. 39, Taf. 2, Fig. 4–6.

1969 „*Tryplasma hemicymatelasma*“ – A. B. IVANOVSKY, S. 24.

Bemerkungen: Die Art kann nicht zu *Tryplasma* LONSDALE 1845 oder überhaupt zu den *Cystiphyllina* gehören, weil ihre Großsepten in jugendlichen Stadien bis in das Polyparzentrum reichen und dort axial miteinander verschmolzen sind. Zwei Querschliffe (D. L. KALJO 1957, Taf. 16, Fig. 5, 7) zeigen mehrere diskontinuierlich angeschnittene Septen, deren auch in Wandnähe befindliche Unterbrechungen nicht mit einem rein spinösen Habitus des Septalapparats, sondern mit echten, hier als Charakteristikum der *Calostylaceae* angesehenen Septalporen in überwiegend laminaren Septen zusammenhängen. Auch in dem bereits brevisseptoiden Altersstadium des Holotypus sind einzelne Septen an ihren Axialenden miteinander verbunden, was bei den *Tryplasmatinae* nie vorkommt. Viele morphologische Einzelheiten wie etwa die Lage der Protosepten, die ontogenetische Entwicklung des Septalapparats und die Septenmikrostruktur am Kelchrand und in tieferen Kelchbereichen müssen erst noch bei einer dringend erforderlichen Revision der Art mit Hilfe von zahlreichen Serienschliffen festgestellt werden.

Verbreitung: Unteres Oberordoviz (oberes Caradoc – Vormsi-Horizont); Estnische SSR

*Estonielasma* ? *praecox* (KALJO 1957)

\* 1957 *Tryplasma praecox* sp. nov. — D. L. KALJO, S. 155, Taf. 16, Fig. 2-4.

**Bemerkungen:** Trotz eines *Tryplasma*-ähnlichen Altersstadiums handelt es sich nicht um einen Vertreter der *Cystiphyllina*, da in der Jugend stärker stereoplasmatisch verdickte Septen ausgebildet sind, die sich im Polyparzentrum miteinander verbinden. In dem entsprechenden Querschliff (D. L. KALJO 1957, Taf. 16, Fig. 2, obere Hälfte) sind in drei der sonst laminar wirkenden Septen Poren angetroffen worden, die sich lediglich mit ähnlichen Erscheinungen in Schliffbildern der *Lambelasmataceae* vergleichen lassen. Die Gattungszuordnung erfolgt nur deshalb mit Vorbehalt, weil die Septenanordnung nicht wie bei der Typus-Art radial, sondern eventuell auch pinnat sein könnte.

**Verbreitung:** Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc — Vasalemma-Horizont); Estnische SSR

## 5. Bemerkungen über die Phylogenie der ältesten Rugosa

Die ersten eindeutigen Rugosen Korallen treten im höheren Mittelordoviz (unteres und mittleres Caradoc) auf und sind hier bereits von Anfang an in die üblicherweise ausgehaltenen drei Unterordnungen *Cystiphyllina*, *Streptelasmatina* und *Columnariina* differenziert (D. HILL 1951, B. S. SOKOLOV 1955, D. L. KALJO 1960, A. B. IVANOVSKY 1965). Ob einige schon früher existierende Tabulata-Gruppen (*Auloporidae*, *Lichenariidae*) als Vorfahren anzusehen sind, erscheint sehr fragwürdig. Die bisherigen Diskussionen um eine solche Abstammung, die vor

allem von B. S. SOKOLOV (1955) und R. H. FLOWER (1961) vertreten wurde, basieren zwar auf einem Vergleich der allgemeinen Skelettmorphologie und auf der chronologischen Abfolge, berücksichtigen aber das einzig entscheidende Merkmal, die Septeninsertion, überhaupt nicht. Solange wir über die Art und Weise, wie Septen bei den Tabulata inseriert werden, noch gar nichts wissen, ist jede Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen zu den Rugosa wenig sinnvoll.

Allerdings muß auch beachtet werden, daß die Einschaltung der Septen nach dem KUNTHschen Gesetz erst bei wenigen mittelordovizischen Rugosa belegt ist, die lediglich den *Streptelasmatina* (*Streptelasmataceae*, *Calostylaceae*, *Cyathaxoniacae*) und den *Cystiphyllina* angehören. Für einen mittelordovizischen Vertreter der *Columnariina* steht ein entsprechender Beweis noch aus, doch kann hier die nach dem Schema von *Cyathaxonia* MICHELIN 1847 erfolgende Septeninsertion indirekt aus dem biformen Tabularium der oberordovizischen Gattung *Crenulites* FLOWER 1961 gefolgt werden (D. WEYER 1972).

Innerhalb der rezenten Anthozoa stehen den zwei skeletttragenden Ordnungen *Scleractinia* und *Octocorallia* (pars) sechs skelettlose, paläontologisch nicht überlieferbare Ordnungen gegenüber (*Ceriantharia*, *Antipatharia*, *Zoanthinaria*, *Corallimorpharia*, *Phylodactylaria*, *Actiniaria*), die sich voneinander hauptsächlich in der Anordnung und Einschaltung von Mesenterien und Tentakeln unterscheiden. In Analogie zu diesen Verhältnissen muß damit gerechnet werden, daß im Paläozoikum auch mehrere, wahrscheinlich sogar zusätzliche und uns jedoch für immer unbekannt bleibende Anthozoa-Ordnungen existiert haben, unter denen sich die Ahnen der Rugosa ebenso gut verbergen könnten.

In Bild 2 wird ein Versuch unternommen, die zur Zeit bekannten Rugosa des Mittelordoviz in ihren mutmaßlichen phylogenetischen Zusammenhängen darzustellen. Dieses Schema muß aus zwei Gründen recht unvollständig sein. Einmal ist mit der Entdeckung weiterer Genera zu rechnen, die vielleicht ähnliche Überraschungen wie die von B.-Y. LIN (1965) beschriebenen Faunen aus dem hohen Mittelordoviz der chinesischen Provinzen Szechuan und Kweichow bieten werden. Zum anderen konnten einige bereits publizierte Formen nicht berücksichtigt werden, weil ihre Morphologie nur ungenügend untersucht ist. Es handelt sich dabei um die Genera *Yohophyllum* LIN 1965 und *Ningnanophyllum* LIN 1965 sowie um solche Arten wie *Lindstroemia whiteavesi* FOERSTE 1906, *Amplexoides ? rariseptatus* LIN 1965 oder *Streptelasma parasiticum* ULRICH in WINCHELL & SCHUCHERT 1895.

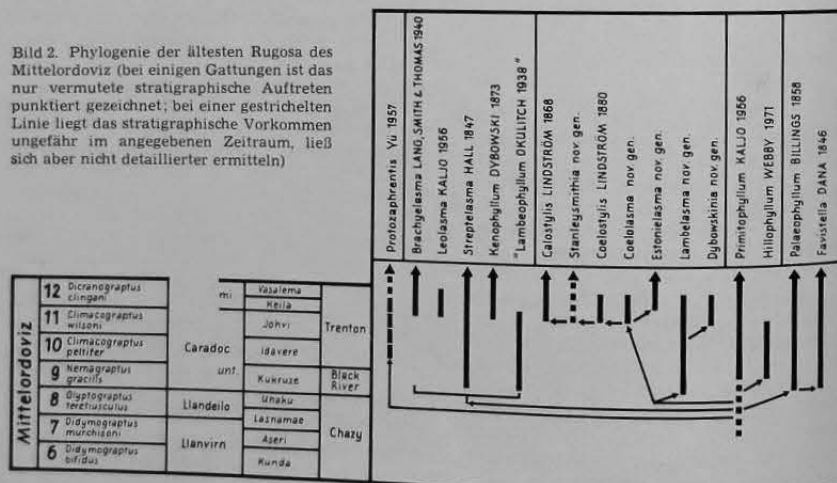
Mit A. B. IVANOVSKY (1965, 1967, 1969) wird *Primitophyllum* KALJO 1956 für die morphologisch primitivste Rugose Koralle gehalten, von der aber bedauerlicherweise noch wesentliche Merkmale unbekannt blieben. Oben ist bei der Beschreibung von *Coelolasma neumani* nov. sp. bereits darauf hingewiesen worden, daß am Kelchoberrand mit ziemlicher Sicherheit regelmäßig angeordnete Groß- und Kleinsepten ausgebildet sein müssen, die vielleicht nicht unbedingt in der Länge, aber hinsichtlich ihrer Genese differenziert sind. Nach D. L. KALJO (1956, a) besitzen die Polypare von *Primitophyllum primum* KALJO 1956 eine extern längsgestreifte Wand mit Septalfurchen und Interseptalrippen. Ein solcher Bauplan setzt zwangsläufig voraus, daß im Polyparinneren zumindest am noch nicht untersuchten Kelchoberrand ein völlig normaler Septalapparat vorliegt, von dem einzelne oder fast alle Septen dann im Laufe des Wachstums sekundär in die Wand einbezogen worden sind, wie es beispielsweise bei allen Rugosa mit sogenannter „zyklischer“ Kleinsepteninsertion üblich ist. Aus einem *Primitophyllum*-Querschliff aus dem Oberordoviz von Kasachstan (A. B. IVANOVSKY 1967, a, Taf. 26, Fig. 1) läßt sich dieser von den Bearbeitern der Gattung nicht erkannte Bauplan sehr deutlich ablesen — in der intern praktisch keine Septalvorsprünge mehr tragenden Wand befinden sich im peripheren Drittel ehemalige kurze Septen, die ursprünglich am Kelchrand angelegt und dann durch nachträgliche stereoplasmatische Wandverdickung reduziert wurden, als das Querschliff-Niveau mit fortschreitendem Höhenwachstum des Polypars passiv in immer tiefere Kelchregionen umgewandelt wurde. Leider fehlt eine detaillierte Beschreibung der äußeren Längsstreifung der Wand, an der am einfachsten zu erkennen wäre, ob die für alle Rugosa typische pinnate Anordnung mit vier Septeninsertionsstellen vorkommt und ob Kleinsepten in der von L. FAUROT (1909) und A. J. WRIGHT (1969) beschriebenen Weise eingeschaltet werden.

*Primitophyllum* soll trotz seiner spinösen und dabei wohl rein acanthinen und kaum laminaren Septen eine lamelläre Septenmikrostruktur und keine Trabekeln besitzen (A. B. IVANOVSKY 1967, a). Dabei wurde übersehen, daß ein einzelner Septalord von *Primitophyllum* genau dem Skelettelement entspricht, das bei anderen Rugosa als eine Trabekel bezeichnet wird. Die Septenmikrostruktur ist meines Erachtens typisch monacanth. A. B. IVANOVSKY (1967, a) hat bei seinem Urteil den von O. H. SCHINDEWOLF (1942) geprägten Terminus „lamelläre Septenmikrostruktur“ irrtümlich für die Anwachslamellen des Skeletts in Anspruch genommen. Daß beide Dinge nichts miteinander zu tun haben, wurde beispielsweise von A. v. SCHOUBE & P. STACUL (1966, S. 22) dargelegt. Anwachslamellen sind nicht nur an Septen mit lamellärer Mikrostruktur (*Polycoelia* — O. H. SCHINDEWOLF 1942, Taf. 4, Fig. 1 c), sondern auch an Septen mit trabekulärer Mikrostruktur zu beobachten (*Phillipsastrea* — J. E. SORAUFG 1967, S. 12, Abb. 1 e; *Rhizophyllum* — J. S. JELL & D. HILL 1969, Taf. 5, Fig. 12 f—g).

Übrigens nahm A. B. IVANOVSKY (1967, a) — und nach ihm auch T. G. ILJINA (1971) — an, daß das Rugosa-Skelett nicht nur aus senkrecht zur absondernden Weichkörperoberfläche orientierten Aragonit-Fasern (Kristallen) besteht, sondern auch aus dünnen, parallel zur Skelettoberfläche angeordneten Aragonit-Plättchen gebildet werden könne. Alle eingehenderen Strukturuntersuchungen, über die A. v. SCHOUBE & P. STACUL (1966) zusammenfassend berichteten, haben jedoch immer nur einen fibrösen Skelettfestbau mit senkrecht zur Oberfläche orientierten Kristallen nachgewiesen, der kristallographisch allein denkbar ist.

Ob an einem beliebigen Skelettelement von Korallen die fibröse Struktur der senkrecht zur Oberfläche ausgerichteten Aragonit-Kristalle oder die Anwachslamellierung stärker oder sogar allein hervortritt, ist ein sekundäres Phänomen, über dessen Ursachen erst wenig bekannt wurde. Teilweise ist es sicher eine Frage des optischen oder elektronischen Auflösungsvermögens. Eine bedeutende Rolle dürfte auch die Wachstumsgeschwindigkeit und die damit verbundene Einlagerung organischer Substanz in das Skelett spielen. Bei einigen Formen mit sehr tiefem Kelch, in dem die Wand ihre endgültige Stärke nur allmählich bei gleichzeitigem beträchtlichen Höhenwachstum erlangt, kommt so eine lamelläre Wandstruktur vor (*Striatopora tschichatschewi* PEETZ 1901 — I. I. TCHUDINOVA 1959, Taf. 8, Fig. 3 a—c). Für manche anderen Korallen mit flachem Kelch, in dem die Wand bei nur geringfügigem Höhenwachstum sehr schnell verdickt wird, ist eine fibröse (radialfasrige) Wandstruktur kennzeichnend (*Thamnopora proba* DUBATOLOV 1952 — I. I. TCHUDINOVA 1959, Taf. 22, Fig. 1, 5 a—b). Eine solche unterschiedliche Ausbildung der Aragonitfasern ist auch von

Bild 2. Phylogenie der ältesten Rugosa des Mittelordoviz (bei einigen Gattungen ist das nur vermutete stratigraphische Auftreten punktiert gezeichnet; bei einer gestrichelten Linie liegt das stratigraphische Vorkommen ungefähr im angegebenen Zeitraum, ließ sich aber nicht detaillierter ermitteln)



J. E. SORAU (1970, Taf. 5, Fig. 1–2) mit der Wachstumsgeschwindigkeit des Skeletts in Verbindung gebracht worden. Es gibt jedoch genügend Einzelbeispiele, die sich nicht auf diese Art und Weise erklären lassen, so daß wahrscheinlich nicht nur die reine Wachstumsgeschwindigkeit, sondern auch die Dauer der dabei auftretenden periodischen Stillstandszeiten des Wachstums maßgebend sind.

*Primitophyllum* leitet die Entfaltung der Cystiphyllina ein und wird dort mit den Genera *Sinkiangolasma* YÜ 1960 (Oberordoviz), *Palaeocyclus* EDWARDS & HAIME 1849 (Llandovery–Wenlock), *Rhabdocyclus* LANG & SMITH 1939 (Llandovery–Gedinne) und *Bojocyclus* PRANTL 1939 (Eifilium) in einer Familie *Palaeocyclusidae* DYBOWSKI 1873 vereint (Synonyma: *Acanthocyclusidae* HILL 1936, *Rhabdocyclusidae* HILL 1940, *Primitophyllidae* IVANOVSKY 1965). Die wesentlichen Merkmale, die gegen alle anderen Cystiphyllina unterscheiden, sind der bis zur Polyparspitze reichende Kelch und das damit zusammenhängende Fehlen von Tabulae. Diese Eigenschaften werden deshalb taxonomisch so hoch bewertet, weil eine kontinuierliche phylogenetische Reihe vorliegt, die den relativ einfachen Bauplan merkwürdigerweise konservativ vom Mittelordoviz bis zum Eifilium beibehält und nur ganz geringfügig die Septenstruktur abwandelt. Die bisher immer mit den *Palaeocyclusidae* in einer Familie vereinten *Tryplasmatae* ETHERIDGE 1907 (Synonyma: *Pholidophyllidae* WEDEKIND 1927, *Holacantiidae* SYTOVA in SYTOVA & ULITINA 1966) erwarben Tabulae und haben sich vermutlich polyphyletisch zu verschiedenen Zeiten aus mehreren Genera der *Palaeocyclusidae* entwickelt.

Die Auffassung A. B. IVANOVSKYs (1965, 1967 a), daß *Primitophyllum* zu den Streptelasmatina gehöre, beruhte auf unzutreffenden Vorstellungen über die Septenmikrostruktur und läßt sich nicht länger vertreten. D. L. KALJO (1956 a, 1965) hatte die Gattung übrigens immer zu den *Tryplasmatae* (sensu lato, incl. *Palaeocyclusidae*) gerechnet. Als wesentliches Kriterium der Cystiphyllina wird hier das Fehlen jeglicher axialer Verbindung der Septen angesehen, die auch an der äußersten Polyparspitze nie im Polyparzentrum miteinander verwachsen. Von *Bojocyclus bohemicus* PRANTL 1939 liegt mir ein Querschliff von nur 0,5 mm Durchmesser vor, in dem die Wand nur winzige Septenvorsprünge trägt.

*Sinkiangolasma* YÜ 1960 aus dem chinesischen Oberordoviz steht *Primitophyllum* offenbar außerordentlich nahe, läßt sich bei gleichfalls monacanthen Septenmikrostruktur kaum unterscheiden und könnte sich eines Tages vielleicht als jüngeres Synonym erweisen. Da am bisher untersuchten Material stets die Polyparspitzen fehlen und die Kelchbasis daher unbekannt blieb, erscheint es aber nicht ausgeschlossen, daß doch noch einige wenige Tabulae vorkommen und daß das Genus dann als Vertreter der *Tryplas-*

*matidae* zu führen ist. Auch eine axiale Septenverbindung am Kelchgrund mag rein theoretisch in Betracht kommen – in diesem Falle wäre *Sinkiangolasma* aus den Cystiphyllina auszuschießen und zu den Streptelasmatina zu verweisen.

Von *Primitophyllum* sind *Rhabdocyclus* LANG & SMITH 1939 und *Bojocyclus* PRANTL 1939 in der rhabdacanthen Septenmikrostruktur und *Palaeocyclus* EDWARDS & HAIME 1849 in der discoiden Polyparform verschieden. *Rhabdocyclus*, dessen jüngste bekannte Art *Rhabdocyclus latus* (WEISSERMEL 1943) aus dem Gedinne des Rheinischen Schiefergebirges ist, setzt scheinbar erst im Silur ein, da zwei zu der Gattung gestellte Formen aus dem estnischen Oberordoviz eine klar abweichende Morphologie haben. *Rhabdocyclus aequispinatus* REIMAN in KALJO 1957 besitzt nach V. M. REIMANs Längsschliff (1958, Taf. 2, Fig. 13) entgegen der Originaldiagnose des Autors eindeutig einige Tabulae, erinnert dadurch an die von D. HILL (1936, S. 204) als „*Acanthocyclus* aff. *transiens*“ beschriebenen Formen und wäre in *Tryplasma* LONSDALE 1845 einzureihen, wenn tatsächlich rhabdacanthen Trabekeln vorliegen sollten. Bei *Rhabdocyclus atavus* KALJO 1958 sind Großsepten im Polyparzentrum nahe der Kelchbasis miteinander verbunden, so daß es sich um eine Streptelasmatina-Art handeln muß.

Von der zweiten, schon im Ordoviz erscheinenden Cystiphyllina-Familie, den *Tryplasmatae*, kennen wir dort nur fünf bis sechs Arten. *Hilophyllum* WEBBY 1971 mit monacanthen Septenmikrostruktur schließt sich unmittelbar an *Primitophyllum* an. Im Oberordoviz kommen *Tryplasma* ? *aequispinatum* (REIMAN in KALJO 1957) mit möglicherweise rhabdacanthen, dimorphacanthen oder holacanthen Septenmikrostruktur sowie *Holacantia* ? *tubulus* (DYBOWSKI 1873) und *Holacantia* ? *spinulata* (NEUMAN 1968) mit holacanthen Septenmikrostruktur vor. Die Entstehung holacanthen Trabekeln ist ungeklärt, vollzieht sich aber entgegen A. B. IVANOVSKY (1967 a) und T. G. ILJINA (1971) nicht innerhalb eines lamellären Skeletts, da die Trabekeln als isolierte Septalspinae zuerst da sind und nur nachträglich in lamellär struiertes „*Stereoplasma*“ eingebettet werden. Im Kelch von *Tryplasmatae* mit holacanthen Septenmikrostruktur fällt allerdings auf, daß ein einzelner Septaldorn (= eine holacanthen Trabekel) schon direkt am unmittelbaren Kelchoberrand seine endgültige Länge und Dicke erreicht hat und daher außerordentlich schnell gewachsen sein muß, so daß deshalb vielleicht keine inneren Strukturen der Faseranordnung erkennbar werden.

Drei schon im Mittelordoviz gleich zu Beginn des uns bekannten Abschnitts der Rugosa-Geschichte scharf voneinander getrennte Überfamilien unterscheiden sich von ihrem Vorfahren *Primitophyllum* durch an der Kelchbasis bis in das Polyparzentrum gewachsene und dort verschmolzene Großsepten. Wegen die-

ses gemeinsamen Merkmals werden die *Streptelasmataceae* und *Cyathaxoniaceae* (beide sensu D. HILL 1956) sowie die *Calostylaceae* (in dem hier interpretierten Sinne) provisorisch noch in einer einzigen Unterordnung Streptelasmatina belassen, obwohl auch eine rangmäßige Bewertung als drei separate Unterordnungen durchaus gerechtfertigt wäre. Die außerordentlich frühe Differenzierung der Streptelasmatina in drei völlig selbständige Stammreihen war bisher nicht bekannt, da alle ordovizischen Vertreter der Unterordnung als Streptelasmatinae geführt worden sind. Eine Revision des mittelordovizischen Genus *Protozaphrentis* YÜ 1957 hatte schon ergeben, daß hier ein typischer Vertreter der *Cyathaxoniaceae* vorliegt (D. WEYER 1973). Die Existenz einer dritten Überfamilie geht aus den obigen Ausführungen über die *Calostylaceae* hervor.

Das Hauptkennzeichen der *Calostylaceae* ist die poröse Struktur ihrer Septen, die sich aus einem *Primitophyllum*-Septum durch Verlängerung und unvollkommenes Verwachsen der einzelnen Septalspinae ableiten lassen. Diese Wandlung von einem acanthinen zu einem vorwiegend lamellaren Septum ist grundverschieden von der Art und Weise, wie derselbe Verschmelzungsvorgang von Trabekeln bei den zwei anderen Überfamilien *Streptelasmataceae* und *Cyathaxoniaceae* ohne Zurücklassung von Poren vollzogen wurde. Da der eigenartige Formenkreis mit zu den ältesten Rugosa gehört und außerdem als einzige Überfamilie offenbar schon im oberen Mittelordoviz das Maximum seiner Entfaltung erreichte, wird die bisherige Auffassung hinfällig, daß perforate Septen einen sekundären, degenerierten Bauplan verkörpern (W. WEISSERMEL 1927, S. 4; A. B. IVANOVSKY 1967 a, S. 124).

Der rekonstruierte Stammbaum der einzelnen Calostylaceae-Gattungen erscheint morphologisch ausgezeichnet fundiert und bietet keine Probleme. Unklar ist vielleicht nur, ob die *Lambelasmatinae* oder die *Coelostylinae* eine ursprünglichere Entwicklungsstufe repräsentieren. Mehrere von den übrigen Streptelasmatina wohlbekannte Trends lassen sich auch hier feststellen (Tendenzen zur Bildung einer echten Axialstruktur, zur Entstehung von Amplexus-artigen Nebenformen und zur Entwicklung eines everten Kelchs). Die ersten columellaten, die ersten pleonophoren und die ersten „hexacoralloiden“ Rugosa mit evertem Kelch sind innerhalb der *Calostylaceae* im Mittelordoviz entstanden.

Die gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der gleichfalls von *Primitophyllum* abzuleitenden ältesten *Streptelasmataceae* des Mittel- und Oberordoviz ließen sich bisher nicht aufklären. Es ist sogar unbekannt, ob wirklich alle üblicherweise zu den *Streptelasmatinae* gestellten Gattungen tatsächlich die als Charakteristikum der Familie geltenden Axialsynapticulae besitzen, die bei den *Cyathaxoniaceae* nach jetzigem Wissen lediglich einmal im höhe-

ren Silur bei den *Ditoecholasmatinae* auftauchen. Eine bessere Kenntnis der Gruppe kann nur nach intensiven morphologischen Untersuchungen und Revisionen der meisten Genera erzielt werden. Der erste umfassende Beitrag in dieser Richtung, die Monographie der skandinavischen Oberordoviz-Streptelasmatinae (B. NEUMAN 1969), hat gezeigt, daß die Formenmannigfaltigkeit wesentlich größer ist, als vorher angenommen wurde. Eine einzige kleine phylogenetische Reihe im Oberordoviz (*Helicelasma* NEUMAN 1969, *Bodophyllum* NEUMAN 1969) dürfte kaum anzuzweifeln sein; weitere Zusammenhänge vermag ich jedoch noch nicht mit Gewißheit zu erkennen.

Die *Cyathaxoniaceae* sind im Mittelordoviz durch eine einzige Gattung, *Protozaphrentis* YÜ 1957, vertreten, die mit ihren ungewöhnlich langen und contractingten Kleinsepten als Stammform der später gewaltig aufblühenden und bis in das Perm existierenden Familie *Cyathaxoniidae* EDWARDS & HAIME 1850 (Subfamilie *Petrinae* DE KONINCK 1872) gelten kann (D. WEYER 1973). Aus *Protozaphrentis* hat sich *Petraia* MÜNSTER 1839 entwickelt, deren älteste Funde erst aus dem Unterludlow Oberfrankens und Oklahomas und aus Oberenlock Unterludlow der Insel Gotland bekannt wurden. Trotz der relativ großen zeitlichen Lücke, die aber bei derartigen kleinvüchsigen Formen der *Cyathaxonia*-Fazies nicht weiter verwundert, bestehen an der direkten Verwandtschaft keine Zweifel, da sich *Petraia* von *Protozaphrentis* nur durch die viel dünneren Septen und durch das Auftreten von biforamen Tabulae in Position I unterscheidet, beides Merkmale, die nach allen an anderen Rugosa gewonnenen Erfahrungen als apomorph zu werten sind.

Über den Ursprung der *Columnariina* läßt sich beim gegenwärtigen Kenntnisstand kein richtiges Urteil gewinnen. Immer noch problematischer ist vor allem die oft schwierige Abgrenzung gegen einige Tabulata (Genus *Foerstephyllum* BASSLER 1941 sensu auct.), wobei wir über das ausschlaggebende Kriterium der Septeninsertion nichts Konkretes wissen. Für die im Mittelordoviz einsetzenden Genera *Favistina* FLOWER 1961 und *Palaeophyllum* BILLINGS 1858 mit wohl differenzierten Groß- und Kleinsepten bestehen keine Zweifel, da der alle Rugosa charakterisierende alternierende Septeneinschaltungsmodus an vier Insertionsstellen aus dem Tabularium der Gattung *Crenulites* FLOWER 1961 abgelesen werden kann, die sich im Oberordoviz direkt aus *Favistina* entwickelt hat.

Der Basalapparat von *Crenulites* ist typisch biform (D. WEYER 1972) und setzt die Existenz zweier verschiedener Serien von Interseptalräumen (Position I und II sensu P. K. SUTHERLAND 1965) voraus, die wiederum unmittelbar an die Gliederung des Rugosa-Septalapparats in Groß- und Kleinsepten und an deren ontogenetische Insertionsweise geknüpft sind. An

allen veröffentlichten Abbildungen von *Crenulites*-Arten (R. H. FLOWER 1961, A. B. IVANOVSKY 1959) können allerdings nur die zwei Insertionsstellen am Hauptseptum gelegentlich erkannt werden, während für die Präsenz von Seitensepten mit zwei weiteren Insertionsstellen noch kein Beweis erbracht ist. Solange sorgfältige, mit Hilfe von Serienschliffen angestellte Untersuchungen geeigneter, mir nicht zugänglicher *Crenulites*-Kolonien nicht das Gegenteil ergeben, besteht jedoch kein Grund zur Annahme, daß Alarsepten fehlen und daß demgemäß gar keine Rugosa vorliegen.

*Proterophyllum* SOKOLOV in IVANOVSKY 1969 soll die primitivste Columnariina-Gattung sein, bei deren Typus-Art (*Favistella simplex* SOKOLOV 1955) noch keine zwei Septen-„Ordnungen“ auftreten. Der Fall von *Hillophyllum priscum* WEBBY 1971 – mit Septen einer Größenordnung und trotzdem mit tetracoralloid angelegtem Septalapparat – stimmt jedoch nachdenklich und verschiebt das Schwergewicht der Betrachtungsweise von der Längenabstufung der Septen auf deren Einschaltungsweise. In diesem Sinne könnten *Proterophyllum* und einige *Foerstephyllum*-Arten vielleicht tatsächlich zu den Rugosa gehören, wären aber auch noch ohne weiteres anders (als Tabulata) zu deuten.

Von echten Tabulata ist die Art der Septeninsertion gänzlich unbekannt. Lediglich O. H. SCHINDEWOLF (1959, S. 310, Abb. 9–10) hat auf eigenartige, noch nicht deutbare Unterschiede in der Anlage von Septen bei *Pleurodictyum* GOLDFUSS 1829 und *Petricdictum* SCHINDEWOLF 1959 aufmerksam gemacht. Wieviel Insertionsstellen in welcher Anordnung am Kelchrand der Tabulata vorhanden waren, kann nicht gesagt werden.

Wegen der spezifischen tetracoralloiden Septeneinschaltung erscheint eine Herkunft der Rugosa aus einer einzigen Wurzel plausibel, während eine polyphyletische Entstehung für unwahrscheinlich gehalten werden darf. A. B. IVANOVSKYs (1969) Versuch, die *Columnariina* auch auf *Primitophyllum* zurückzuführen, ist daher recht einleuchtend.

Die von B. D. WEBBY (1971, S. 165, Abb. 9) geäußerten Vorstellungen über Entwicklungstendenzen und phylogenetische Beziehungen mittelordovizischer Rugosa-Genera mit „acanthinen Septen“ stehen im Widerspruch zu dem hier vertretenen stammesgeschichtlichen Bild der ältesten Rugosa. Von vier Trends, die B. D. WEBBY zu erkennen glaubte, ist lediglich einer – die Bildung einer Axialstruktur – korrekt und in der Geschichte der Rugosa immer wieder anzutreffen. Das „Erscheinen des Hauptseptums“ ist gleichbedeutend mit der Entstehung der tetracoralloiden Septeninsertion und markiert die Geburtsstunde der uns überlieferten skeletttragenden Rugosa, über deren Beziehungen zu den Tabulata nach den obigen Ausführungen keine Aussagen möglich sind.

Die Ableitung einer Gattung ohne Tabulae von einem Formenkreis mit Tabulae läßt sich nicht mit dem sonst bei Rugosa zu beobachtenden entgegengesetzten Trend vereinbaren. Gruppen ohne Tabulae (und mit tiefem Kelch) stehen immer am Anfang von Entwicklungsreihen und werden in der Regel von Formen mit Tabulae abgelöst, deren Zahl dann noch zunimmt bei gleichzeitig immer flacher werdendem Kelch. In diesem Sinne unterscheiden sich beispielsweise unterdevonische (*Pentaphyllum* [Oligophyllum] POCTA 1902) und karbonische Tachylasmatinae (*Pentaphyllum* [Pentaphyllum] DE KONINCK 1872). Auch bei den *Cyathaxoniidae* kommen zuerst im Ordoviz und Silur nur Genera mit wenigen oder gar keinen Tabulae und mit außerordentlich tiefem Kelch vor (*Protozaphrentis* YÜ 1957, *Petraia* MÜNSTER 1839, *Sutherlandina* WEYER 1972), während Gattungen mit relativ flachem Kelch und mit reichlichen Böden viel später entstehen (*Petraia* RÖZKOWSKA 1969 im Famenne, *Epiphanophyllum* ILJINA 1970 im Unterperm). *Amplexus*-artige Formen und Rugosa mit evertem Kelch, die bekanntlich zu den Endgliedern phylogenetischer Reihen gehören, zeichnen sich immer durch ungewöhnlich zahlreiche Tabulae aus (*Gorizdronia* RÖZKOWSKA 1969, *Kielcephyllum* RÖZKOWSKA 1969). Derselbe Trend zur Verflachung des Kelchs durch Entstehung und Vermehrung basaler Bildungen führt ja auch von diaphragmatophoren zu pleonophoren Rugosa, die stets als abgeleitete und nie als ursprüngliche Formenkreise angesehen worden sind.

*Primitophyllum* hielt B. D. WEBBY für eine degenerierte Gattung mit rudimentären Septen. Oben ist jedoch ausführlich diskutiert worden, daß dieses Genus einen völlig normalen Septalapparat haben muß und daß der erst in tieferen Kelchbereichen eingetretene Verlust von Septen der üblichen Reduktion entspricht, die bei den sekundär in die Wand incorporierten Kleinssepten zahlreicher Rugosa erfolgt ist. *Primitophyllum* kann danach nicht als degenerierte, sondern muß als ausgesprochen primitive Rugose Koralle gelten, die in nahezu idealer Weise alle morphologischen Voraussetzungen in sich vereint, um als Ausgangsform der *Cystiphyllina*, der *Streptelasmatina* und wahrscheinlich auch der *Columnariina* in Betracht zu kommen.

## 6. Zum Skelettwachstum der Tabulata, Rugosa und Scleractinia

Beim Höhenwachstum kalkiger Korallenskelette soll sich der Weichkörper nach allgemein anerkannter Meinung immer wieder von seiner Skelettunterlage lösen, sich nach distal hochziehen und den dabei freier werdenden proximalen Hohlraum durch basale Bildungen (Tabulae, Dissepimente) gegen den bewohnenden Polyparschnitt abgrenzen. Solche Vorstellungen

werden – zumindest in der paläontologischen Korallen-Literatur – fast immer als selbstverständlich vorausgesetzt und so oft langem nicht mehr angezweifelt, sondern höchstens im Hinblick auf Details des Mechanismus diskutiert (A. v. SCHOUPE & P. STACUL 1966, J. W. WELLS 1969, J. E. SORAUF 1970). Daß hier trotzdem ein merkwürdiger Trugschluß vorliegt, geht aus der Morphologie der oben beschriebenen *Calostylaceae* sowie aus bestimmten Skeletteigentümlichkeiten anderer Korallen hervor und soll im folgenden näher erörtert werden.

Synapticulae, Septalporen, Axialsynapticulae, eine Synapticulotheca und eine spongiöse (synapticuläre) Columella sind Skelettelemente, die das bei diaphragmatophoren und pleonophoren Korallen bisher postulierte Anheben des Polypen absolut unmöglich machen, da der Weichkörper in seinem Skelett fest und unlösbar verankert ist. Im Falle einer Synapticula werden die aus Ectoderm, Mesogloea und Endoderm bestehenden zwei lateralen Weichteilpartien einer Septentasche und ein von der Mundscheibe herabhängendes Mesenterium in einem Interseptalraum von einer stabförmigen Skeletttraverse durchbohrt (J. E. DUERDEN 1904, Taf. 6, Fig. 33, Taf. 7, Fig. 38, Taf. 9, Fig. 54–60). Der Weichkörper ist hier wie mit einem Nagel an das Skelett geheftet und könnte lediglich bei Zerstörung der proximalen Abschnitte entfernt werden. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Septalporen oder bei den Wandporen der Tabulata, die ein Höherhalten des Polypen nur durch Zerreißen der benachbarten Skelettlumina verbindenden Gewebsteile ermöglichen würden. In einer Synapticulotheca und in einer spongiösen Columella wie bei *Calostylis* LINDSTRÖM 1868 oder an den Axialsynapticulae von *Enterolasma* SIMPSON 1900 und *Ditoecholasma* SIMPSON 1900 verzahnen sich Weichkörper und Skelett wie Kettenglieder miteinander und sind nicht einfach durch Zugkräfte voneinander zu lösen. Ein ständig mit solchen rapturartigen Vorgängen erfolgendes Höhenwachstum der Korallen ist biologisch nicht denkbar.

Diese Überlegungen sind an sich nicht neu und wurden schon einmal von G. MATTHAI (1914, S. 9–10) recht eindeutig ausgesprochen. Nach seiner von mir geteilten Auffassung vollzieht sich das vertikale Wachstum bei Dissepimentbildung durch Abschnürung und anschließende Nekrose (Atrophie) eines basalen Polyparteils, wobei der gesamte Weichkörper in situ verbleibt. Früher hatte sich bereits G. v. KOCH (1896, S. 261) gegen die auch zu seiner Zeit ohne Beweis für selbstverständlich gehaltene periodische Lösung und Anheben des Polypen gewandt. Von einer Atrophie der untersten Weichteile sprachen übrigens schon W. DYBOWSKI (1873, S. 306) und bedingt selbst H. M. EDWARDS (1857, S. 67).

Als wesentlichen Hinweis für die Unmöglichkeit einer ständigen diskontinuierlichen Hebung des Weichkörpers sah G. MATTHAI (1914) den Verankerungs-

effekt der Synapticulae an. J. W. WELLS (1969, S. 19) versuchte dieses an sich als stichhaltig anerkannte Argument mit der Feststellung zu entkräften, daß mit Synapticulae ausgestattete oder hochporöse Scleractinia-Skelette „gewöhnlich“ keine Dissepimente besitzen und daß ihr Polyp demzufolge durch einfachen Zuwachs und durch Dehnung wachse. Das ist natürlich an sich korrekt, kann aber trotzdem G. MATTHAIs Konzeption selbst dann nicht widerlegen, wenn nur eine einzige Scleractinia-Art existierte, die eine Endotheca und Synapticulae gebildet hat und deren Wachstum sich dann eben nicht mit der von J. W. WELLS allein als gültig angesehenen Theorie der Anhebung des Polypen erklären läßt. Korallen mit einem Basalapparat (Endotheca = Tabulae und Dissepimente) und mit synapticulären Skelettbildungen (Synapticulae, Synapticulotheca, Axialsynapticulae, synapticuläre Columella) sowie mit Septalporen gibt es jedoch in großer Menge. Als Beispiele unter den Scleractinia seien hier die folgenden Genera erwähnt, die lediglich eine kleine Auswahl darstellen:

*Diploastrea* MATTHAI 1914 (Tabulae, Synapticulotheca, spongiöse Columella, axiale Septalporen – T. W. VAUGHAN & J. W. WELLS 1943, Taf. 12, Fig. 3a–b)

*Alveopora* DE BLAINVILLE 1830 (Tabulae, Synapticulotheca, total spinöse, horizontal angeordnete, sich axial beinahe berührende Septen – J. W. WELLS 1954, Taf. 164, Fig. 6–7)

*Heliastrea* EDWARDS 1857 (Tabulae, spongiöse Columella, Septalporen – J. ALLOITEAU 1952, S. 619, Abb. 66)

*Siderastrea* DE BLAINVILLE 1830 (Endotheca, Synapticulae, Synapticulotheca – J. E. DUERDEN 1904)

*Favia* OKEN 1815 (Endotheca, spongiöse Columella)

*Ebrayia* DE FERRY 1870 (Tabulae, Synapticulotheca, Synapticulae, Septalporen – E. RONIEWICZ 1970, S. 525, Abb. 2A–B)

*Paleoaströides* CHEVALIER 1961 (Tabulae, Septalporen, spongiöse Columella, synapticuläres Coenenchym) – J.-P. CHEVALIER 1961, Abb. 189)

Entsprechende Fälle von Gattungen, deren Skelettbau ein Anheben des Weichkörpers verhindert, lassen sich auch bei Rugosen Korallen anführen. In erster Linie sind hier die *Calostylaceae* mit ihren Septalporen zu nennen. Mehrere Genera dieser Überfamilie erwarben zusätzlich noch eine spongiöse Columella und mitunter (*Calostylidae*) auch eine Synapticulotheca und Synapticulae. Eine zweite Gruppe von nicht immer direkt verwandten Gattungen wird durch Axialsynapticulae gekennzeichnet: *Enterolasma* SIMPSON 1900, *Ditoecholasma* SIMPSON

1900, *Rhegmaphyllum* WEDEKIND 1927, *Helicelasma* NEUMAN 1969, *Bodophyllum* NEUMAN 1969, *Dalmanophyllum* LANG & SMITH 1939. Das Erscheinungsbild dieses speziell bei *Enterolasma* besonders charakteristischen Bauplans gleicht dem Typ der axialen Septenverbindung, den H. M. EDWARDS (1857, Taf. D 1, Fig. 6) von dem rezenten *Flabellum pavoninum* LESSON 1831 abgebildet hat.

Ein ganz anderes Phänomen belegt gleichfalls die Atrophie basaler Weichkörperteile beim Höhenwachstum. An einem Exemplar des unterkarbonischen *Fasciculophyllum omatiusi* (EDWARDS & HAIME 1851) wurde beobachtet, daß die unverdaulichen Reste eines in die Leibeshöhle geratenen Fremdkörpers (Ostracode) nicht wieder durch die Mundöffnung ausgestoßen, sondern nach proximal in subtabulare Bereiche abgekapselt worden sind. Hier handelt es sich natürlich um eine Störung des normalen Lebensprozesses und folglich um eine etwas anormale Tabula-Bildung, die aber prinzipiell die Fähigkeit des Polypen zur Abstoßung von Weichkörperteilen widerspiegelt.

Weitere Strukturen, die den Weichkörper im Skelett wie in einer Falle festhalten, liegen noch bei einigen anderen Rugosa vor. Im Kelch einer aus dem höchsten Oberdevon stammenden unbeschriebenen Art des Genus *Neaxon* KULLMAN 1965 war eines der Großsepten, die normalerweise im unteren Kelchdrittel fest mit der Wand des Aulos verbunden sind, vorübergehend auf eine kurze vertikale Strecke axial frei, so daß an dieser Stelle zwei Interseptalräume über eine axiale Septalporo untereinander in Verbindung standen. An dem gleichen Exemplar verschmolz auch eines der sonst frei endenden Kleinsepten im tieferen Kelch zeitweilig in contratingenter Weise mit dem zugehörigen Großseptum, löste sich nach proximal aber wieder. Der so entstandene Verbindungssteg zwischen den beiden Septen kann mit Synapticulae verglichen werden.

Ähnliche Beobachtungen sind an der axialen Großseptenverbindung unterdevonischer Vertreter von *Pentaphyllum* DE KONINCK 1872 angestellt worden (eigenes Material aus der Erbsloch-Grauwacke des Rheinischen Schiefergebirges; rechtes Gegenseptum in J. KULLMANNs (1965, S. 134, Abb. 18 a–b) Zeichnungen von *Pentaphyllum* (*Pentelasma*) *rarisepatum* (KULLMANN 1965)). Hier spielen diese Verhältnisse allerdings für das Höhenwachstum kaum eine Rolle, da es sich um Formenkreise mit auch im Alter noch direkt oder fast bis zur Polyparspitze reichendem Kelch handelt.

Für manche Rugosa mit ungewöhnlich dicht und kräftig carinierten Septen, wie etwa *Spongophylloides cookei* SUTHERLAND 1965 (P. K. SUTHERLAND 1965, Taf. 4, Fig. 1f–j), wäre ein Höhenwachstum mit dabei auftretender ständiger Anhebung des Weichkörpers ebenfalls nicht gut vorstellbar. Der Polyp kann bei solchen Formen die basalen Partien

der Interseptalräume schon wegen der Enge der zwischen den Carinae verbleibenden Skelettlumina kaum verlassen. Außerdem bietet hier das mit dieser Hebungstheorie untrennbar verbundene, bisher aber eigenartigerweise noch nie diskutierte Problem der nach der Hebung notwendigen erneuten Platznahme des Weichkörpers die größten Schwierigkeiten, die bei einer in situ durch Atrophie erfolgenden Abgliederung basaler Polypenteile entfallen.

Fast alle Argumente gegen die üblicherweise angenommene Anhebung des Weichkörpers bei Scleractinia und Rugosa sind auch für die Tabulata gültig und betreffen dort zunächst alle mit Wandporen versehenen Formen, die den bei weitem größten Teil der Ordnung repräsentieren. Die cribriforme Wand von Gattungen, wie *Yavorskia* FOMICHEV 1931 und *Donetzites* DAMPEL 1940 oder die spongiöse Skelettfüllung der Kelche von *Cleistopora* NICHOLSON 1888, verankern Weichkörper und Skelett in der gleichen Weise, wie es durch eine Synapticulotheca und durch eine spongiöse Columella geschieht. Extrem große Squamulae bei *Squameofavosites* TCHERNYCHEV 1941 oder die dicht gestellten langen Septaldornen von *Lessnikovaea* SOKOLOV 1951 verhindern wohl auch ein Loslösen des Weichkörpers von seiner Skelettunterlage, speziell in Anbetracht der oft sehr großen Tabulae-Abstände der zuletzt genannten Gattung. Zumindest läßt sich die nach der postulierten Vertikalverschiebung des Polypen erforderliche neue Placierung des Weichkörpers am dem Skelett nicht vorstellen.

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

denen Weichkörperfalte noch kurzfristig normal ernährt wird und daher skelettbildend in Erscheinung tritt.

Das innerhalb der Interseptalräume zentripetal erfolgende Wachstum von Dissepimenten und Tabulae der Scleractinia ist zuletzt von J. W. WELLS (1969) und J. E. SORAU (1970) geschildert worden, war aber schon G. v. KOCH (1896, S. 261, Abb. 11) bekannt. Bei den Tabulata liegt ein entsprechender Nachweis glücklicherweise auch vor („Pseudopercula“ = Tabulae von Favositiden – C. O. DUNBAR 1927). Diesbezügliche detaillierte Studien Rugoser Korallen stehen noch aus, doch könnte eine merkwürdige, bisher übersehene Erscheinung an Tabulae die ersten Anhaltspunkte liefern. In einem Längsschliff von *Siphonophyllia spumosa* (GORSKY 1932) (A. B. IVANOVSKY 1967 b, Taf. 17, Fig. 2 b) endet eine Bodenhälfte etwa in der Mitte des Tabulariums frei, während sich die zugehörige, von der anderen Seite gewachsene Bodenhälfte distal auflegt. Das gleiche Bild konnte an einer neuen caninioiden Form aus dem Oberfamenne Nordfrankreichs beobachtet werden.

Von zwei alternativen Schemata, mit denen J. E. SORAU (1970, S. 6, Abb. 4 b–c) die Dissepimentbildung erklären wollte, wird keines zutreffen, weil mit einem Aufwärtsrücken des Polypen gerechnet wurde. Den tatsächlichen Verhältnissen dürfte eher ein Bild entsprechen, daß J. E. SORAU's erster Annahme (1970, Abb. 4 b) zwar ähnelt, in dem aber nicht nur die Mucopolysaccharid-Schicht, sondern das gesamte Gewebe (Ectoderm, Mesogloea, Endoderm) in situ verblieben ist. Wie sich die Atrophie der abgestoßenen Weichkörperpartien im einzelnen vollzieht, kann nur von zoologischer Seite geklärt werden. Vermutlich sind Absorptionsvorgänge größeren Ausmaßes beteiligt. Aus allen oben angeführten Gründen wird gefolgert, daß der Polyp beim Höhenwachstum der Tabulata, Rugosa und Scleractinia in situ verbleibt, hauptsächlich nur am Kelchrand einen Zuwachs erfährt und an der Basis zurückgebildet wird. Mit dieser Feststellung soll nicht unbedingt behauptet werden, daß die bisher als allein gültig erachtete These einer ständigen diskontinuierlichen Aufwärtsbewegung des Weichkörpers völlig unrichtig ist. Wachstumsvorgänge solcher Art dürften jedoch, wenn überhaupt, so nur eine sehr geringe Rolle spielen und werden als außerordentlich unwahrscheinlich angesehen.

## 7. Zusammenfassung

Die vom Mittelordoviz bis zum Obersilur verbreiteten, morphologisch eigenartigen Rugosen Korallen der Familie *Calostylidae* ZITTEL 1879 mit den Synapticulae und eine Synapticulotheca besitzenden Genera *Calostylis* LINDSTRÖM 1868, *Stanleysmithia* nov. gen., *Palaearaea* LINDSTRÖM 1882 und *Helminthidium* LINDSTRÖM 1882 stammen von der

neuen Familie *Lambelasmataidae* (oberes Mittelordoviz – unteres Oberordoviz) ab, denen die *Lambelasmatainae* nov. subfam. (*Lambelasma* nov. gen., *Dybowskiina* nov. gen.) und die *Coelostylinae* nov. subfam. (*Coelolasma* nov. gen., *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880, *Estonielasma* nov. gen.) zugeordnet werden. Für beide in einer Suprafamilia *Calostylaceae* zusammengefaßten Formenkreise sind poröse Septen charakteristisch, die bei keiner anderen Rugosa-Gruppe vorkommen.

Gleich zu Beginn ihrer Geschichte sind die Rugosa bereits im Mittelordoviz in fünf selbständige Überfamilien differenziert, die drei Unterordnungen angehören (*Cystiphyllina*, *Columarina*; *Calostylaceae*, *Streptelasmataceae* und *Cyathaxoniaceae* innerhalb der *Streptelasmatina*). Die *Calostylaceae* erreichten schon im Mittelordoviz ihre Hauptentfaltung und brachten die ersten Rugosa mit Axialstruktur, mit Dissepimenten und mit evertem Kelch hervor. Ihre poröse Septenstruktur ist nicht als degeneriertes, sondern als ursprüngliches Merkmal zu werten. Verschiedene Theorien, die *Calostylis* als Bindeglied zwischen *Archaeocyatha* und Rugosa oder zwischen Rugosa und Scleractinia ansahen, ist durch die phylogenetische Ableitung der *Calostylidae* von völlig normalen Rugosa (primitive *Cystiphyllina*) über die *Lambelasmataidae* nun auch jede morphologische Grundlage genommen, nachdem schon immer Diskrepanzen im zeitlichen Auftreten der einzelnen Taxa bestanden.

Einige allgemeine Probleme der Rugosa-Morphologie werden diskutiert. Lamelläre und trabekuläre Septenmikrostrukturen gehen fließend ineinander über und lassen sich nicht scharf voneinander trennen. Für den Terminus Dissepimente wird eine neue Definition vorgeschlagen, die eine eindeutige Abgrenzung gegen Tabulae erlaubt. Beim Höhenwachstum der Rugosa (und auch der Scleractinia und Tabulata) löst sich der Weichkörper nicht ständig von seiner Skelettunterlage und wandert aufwärts, sondern verbleibt in situ, erfährt distal einen Zuwachs und wird proximal atrophiert.

## Summary

Synapticulae and a synapticulotheca are the main characters of the curious Middle Ordovician to Upper Silurian Rugose coral family *Calostylidae* ZITTEL 1879, including the genera *Calostylis* LINDSTRÖM 1868, *Stanleysmithia* nov. gen., *Palaearaea* LINDSTRÖM 1882, and *Helminthidium* LINDSTRÖM 1882. Their ancestors are the upper Middle Ordovician to lower Upper Ordovician *Lambelasmataidae* nov. fam., which are subdivided into *Lambelasmatinae* nov. subfam. (*Lambelasma* nov. gen., *Dybowskiina* nov. gen.) and *Coelostylinae* nov. subfam. (*Coelolasma* nov. gen., *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880, *Estonielasma* nov. gen.). Both families have porous septa,

completely unknown from other Rugose corals, and are classified as a superfamily *Calostylaceae*.

Already in Middle Ordovician times, just at the beginning of their history, Rugose corals had been differentiated into five separate superfamilies of three suborders (*Cystiphyllina*, *Columnariina*; *Calostylaceae*, *Streptelasmataceae*, and *Cyathaxoniceae* within *Streptelasmatina*). The main radiation phase of *Calostylaceae* took place in the Middle Ordovician, when this group developed for the first time corals with axial structures, with dissepiments, or with everted calices. *Calostylacean* perforate septa are a primitive feature and not an apomorphic symptom of degeneration. Tracing the descent of *Calostylidae* back to typical Rugose corals through *Lambelasmataceae*, it is no longer possible to regard *Calostylis* as a connecting link between *Archaeocyatha* and *Rugosa* or between *Rugosa* and *Scleractinia*.

Some general problems of Rugose coral morphology are discussed. There exists no sharp limit between lamellar and trabecular septal microstructures, which are connected by continuous transitions. A redefinition of the term dissepiments allows to separate strictly these skeletal parts from tabulae. During vertical growth of Rugose, Scleractinia, and Tabulate corals, polyps do not detach from their skeletal base and do not shift upward. On the contrary, soft parts remain in situ, increase distally and become atrophied proximally.

## Резюме

Ругозы семейства *Calostylidae* ZITTEL 1879 имеют распространение от среднего ордовика до верхнего силура включительно. К нему относятся роды *Calostylis* LINDSTRÖM 1868, *Stanleysmithia* nov. gen., *Palaearaea* LINDSTRÖM 1882 и *Helminthidium* LINDSTRÖM 1882, которые характеризуются синаптикалидами и синаптикалотекой. Они происходят от нового семейства *Lambelasmataceae* (верхняя часть среднего ордовика и нижняя часть верхнего ордовика), к которому относятся подсемейства *Lambelasmatinae* nov. subfam. (*Lambelasma* nov. gen., *Dybowskiina* nov. gen.) и *Coelostylinae* nov. subfam. (*Coelolasma* nov. gen., *Coelostylis* LINDSTRÖM 1880, *Estonielasma* nov. gen.). Оба семейства образуют одно надсемейство *Calostylaceae*. От остальных групп ругоз они отличаются наличием пористых септ.

Уже на начальной стадии их развития в среднем ордовике ругозы делятся на 5 самостоятельных надсемейств, которые относятся к трем подотрядам (*Cystiphyllina*, *Columnariina*, *Calostylaceae*, *Streptelasmataceae* и *Cyathaxoniceae* внутри *Streptelasmatina*). Нанбольшая дифференциация представителей надсемейства *Calostylaceae* отмечается уже в среднем ордовике. Среди них наблюдаются первые ругозы с аксиальной структурой, с диссепиментами и чашкой типа шестилучевых кораллов. Пористая структура септ является их первичным признаком — раньше ее считали результатом процесса дегенерации.

Различные авторы считали *Calostylis* связующим звеном между археоциатами и ругозами или ругозами и шестилучевыми кораллами. Эти теории надо считать необоснованными, поскольку семейство *Calostylidae* в филогенетическом отношении происходит от типичных ругоз (примитивные представители *Cystiphyllina*). Промежуточной стадией этого развития является семейство *Lambelasmataceae*.

Обсуждаются некоторые общие проблемы морфологии ругоз. Ламеллярные и трабекулярные микроструктуры септ постепенно переходят друг в друга. Дается новое определение термина диссепимент, которое позволяет однозначно отличать диссепименты от днш. В процессе вертикального роста ругоз (а также шестилучевых кораллов и табулятов) полип остается in situ, при этом он характеризуется дистальной частью, а проксимальная его сторона подвергается атрофии.

## Literatur

- ALLOTEAU, J.: Madréporaires post-paléozoïques. — In J. PIVETEAU: Traité de Paléontologie, 1, S. 539 bis 684, 130 Abb., 10 Taf., Paris (Masson) 1952.
- BIRENHEIDE, R.: *Cyathophyllum* und *Dohmophyllum*-Arten (Rugosa) aus dem Mitteldevon der Eifel. — Senckenbergiana lethaea, 44, 5, S. 363–458, 6 Abb., Taf. 46–62, 4 Tab., Frankfurt (Main) 1963.
- BROWN, T. C.: Studies on the Morphology and Development of certain Rugose Corals. — Ann. New York Acad. Sci., 19, 3, S. 45–97, 26 + 22 + 19 Abb., New York 1909.
- 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., 31 Tab., 26 Taf., Paris 1961.
- CONRAD, T. A.: Observations on the Lead Bearing Limestone of Wisconsin, and descriptions of a new genus of Trilobites and fifteen new Silurian fossils. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1, (32–33), S. 329–335, Philadelphia 1843.
- CROOK, K. A. W.: *Mazaphyllum*, an new Cystiphyllid coral from the Silurian of New South Wales. — J. Paleont., 29, 6, S. 1052–1056, 3 Abb., Tulsa (Oklahoma) 1955.
- DUERDEN, J. E.: The Coral *Siderastrea radians* and its postlarval development. — Publ. Carnegie Inst. Washington, 20, V + 130 S., 13 Abb., 11 Taf., Washington 1904.
- DUNBAR, C. C.: Pseudopercula in the Tabulate Coral *Favosites*. — Amer. J. Sci., 213, S. 101–114, 9 Abb., New Haven (Connecticut) 1927.
- DYBOWSKI, W.: Monographie der Zoantharia sclerodermata rugosa aus der Silurformation Estlands, Nord-Livlands und der Insel Gotland. — Archiv Naturkunde Liv-, Ehst- u. Kurlands, ser. 1, 5, S. 257 bis 532, 5 Taf., Dorpat 1873–1874.
- EDWARDS, H. M.: Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. — Librairie Encyclop. Roret, tom. I–XXXIV + 326 S., Atlas — 31 Taf., Paris 1857.
- EDWARDS, H. M. & J. HAIME: Recherches sur les Polypiers. 1. Observations sur la structure et le développement des polypiers en général. — Annal. Sci. natur., sér. 3, Zool., 9, S. 37–89, Taf. 4–6, Paris 1848.

- FAUROT, L.: Affinités des Tétracoralliaires et des Hexacoralliaires. — Annal. Paléontologie, 4, S. 69–108, 21 Abb., Paris 1909.
- FLOWER, R. H.: Montoya and Related Colonial Corals. — Mem. State Bur. Mines Mineral Resources, New Mexico Inst. Mining Technology, Campus Station, 7, 229 S., 10 Abb., 52 Taf., Socorro (New Mexico) 1961.
- FLÜGEL, H. W., & H. SALEH: Die paläozoischen Korallenfaunen Ost-Irans. 1. Rugose Korallen der Niurf-Formation (Silur). — Jb. geol. Bundesanstalt, 113, 2, S. 267–302, 5 Abb., 4 Taf., Wien 1970.
- FOERSTE, A. F.: Characteristic fossils of the Silurian formations of East Central Kentucky, chiefly from the Waco Limestone horizon. — Bull. Kentucky Geol. Surv., 7, S. 297–330, 8 Taf., Lexington (Kentucky) 1906.
- FOERSTE, A. F.: Notes on Silurian fossils from Ohio and other central States. — Ohio J. Sci., 17, S. 187–204, 233–268, 3 Abb., Taf. 8–12, Columbus (Ohio) 1917.
- FRECH, F.: Die Korallenfauna der Trias. I. Die Korallen der juvavischen Triasprovinz. — Palaeontographica, 37, S. 1–116, Taf. 1–21, Abb., Stuttgart 1890.
- GEINITZ, H. B.: Über einige Petrefakte des Zechsteins und Muschelkalks. — N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petrefakten-Kunde, (1842), S. 576–579, Taf. 10, Stuttgart 1842.
- GUO, S.-Z.: Note on a new genus of Rugose Coral — *Araiostron* from the Silurian of Dongwa-Qi Region, Inner Mongolia. — Acta Palaeont. Sinica, 13, 4, S. 650–654, 1 Taf., Peking 1965 (chines.; engl. Rés.).
- HALL, J.: Natural History of New York. VI. Palaeontology of New York. Vol. I. — XXIII + 338 S., 87 Taf., Abb., Albany (New York) 1847.
- HILL, D.: The British Silurian Rugose Corals with *Acanthine* Septa. — Phil. Trans. R. Soc. London, B, 226, S. 189–217, 35 Abb., Taf. 29–30, London 1936.
- HILL, D.: The Ordovician Corals. — Proc. R. Soc. Queensland, 62, S. 1–27, 4 Abb., Brisbane 1951.
- HILL, D.: The Middle Ordovician of the Oslo region, Norway. 2. Some Rugose and Tabulate Corals. — Norsk Geol. Tidsskrift, 31, S. 143–168, 5 Taf., Bergen 1953.
- HILL, D.: Rugosa, Heterocorallia. — In R. C. MOORE: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata, F 233 bis F 327, Abb. 165–221, Univ. Kansas Press, Lawrence (Kansas) 1956.
- HILL, D. & A. J. BUTLER: *Cymatelasma*, a New Genus of Silurian Rugose Corals. — Geol. Mag., 73, S. 516 bis 527, 14 Abb., Taf. 16, London 1936.
- ILJINA, T. G.: Die Typen der Septenmikrostruktur der Rugosa und ihre Entwicklung. — Bull. Moscow Soc. Naturalists, Geol. Ser., 46, 2, 140, Moskau 1971 (russisch).
- Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. — O. KRAUS: Deutscher Text. — Senckenberg. naturf. Ges., 90 S., Frankfurt (Main) 1962.
- IVANOVSKY, A. B.: Einige Daten über Rugosa der Familie *Calostylidae*. — Paleont. J., 1961, 2, S. 119 bis 121, Taf. 15, Moskau 1961 (russisch).
- IVANOVSKY, A. B.: Rugosa des Ordoviz und Silur der Sibirischen Plattform. — Inst. Geol. Geofis. Sibir. otd. Akad. Nauk SSSR, 160 S., 38 Abb., 33 Taf., Moskau 1963 (russisch).
- IVANOVSKY, A. B.: Die ältesten Rugosa. — Inst. Geol. Geofis. Sibir. otd. Akad. Nauk SSSR, 151 S., 77 Abb., 39 Taf., Moskau 1965 (russisch).

- IVANOVSKY, A. B.: Morphogenese des Septalapparats der ordovizischen und silurischen Rugosa. — Sammelband: Neue Daten zur Biostratigraphie des unteren Paläozoikums der Sibirischen Plattform. — Inst. Geol. Geofis. Sibir. otd. Akad. Nauk SSSR, S. 117–143, 14 Abb., Taf. 26–28, Moskau 1967 (russisch) (1967 a).
- IVANOVSKY, A. B.: Studien über frühkarbonische Rugosa. — Inst. Geol. Geofis. Sibir. otd. Akad. Nauk SSSR, 92 S., 22 Abb., 22 Taf., Moskau 1967 (russisch) (1967 b).
- IVANOVSKY, A. B.: Korallen der Familien *Tryplasmataceae* und *Cyathophylloidea* (Rugosa). — Inst. Geol. Geofis. Sibir. otd. Akad. Nauk SSSR, 112 S., 10 + 11 Taf., 21 + 30 Abb., Moskau 1969 (russisch).
- IVANOVSKY, A. B.: On Systematical Position of Some Ordovician and Silurian Rugosa. — Geologija i Geofizika, 1970, 2, S. 120–122, Novosibirsk 1970 (russisch).
- JELL, J. S.: Septal Microstructure and Classification of the Phillipsastraecidae. — In K. S. W. CAMPBELL (ed.): Stratigraphy and Palaeontology. Essays in Honour of Dorothy Hill. — Austral. Nat. Univ. Press, S. 50–73, Abb. 12–15, Taf. 7–8, Canberra 1969.
- JELL, J. S., & D. HILL: Devonian corals from the Ukalunda district, North Queensland. — Publ. Geol. Surv. Queensland, 340, Palaeont. Papers, 16, 27 S., 1 Abb., 9 Taf., Brisbane 1969.
- KALJO, D. L.: *Primitophyllum* nov. gen., *Leolasma* gen. nov. — VSEGEI, Paleontologia, n. s., 12, Materialien zur Paläontologie — neue Familien und Gattungen, S. 35–37, Abb. 3, Taf. 9–10, Moskau 1956 (russisch) (1956 a).
- KALJO, D. L.: Über streptelasmatoide Rugosa des baltischen Ordoviz. — Trudy Inst. Geol. Akad. Nauk Eston. SSR, 1, S. 68–73, 1 Abb., 1 Taf., Tallinn 1956 (russisch) (1956 b).
- KALJO, D. L.: The Baltic Ordovician and Llandoveryan *Coelostylinae*. — Loodus. Seltsi Aastaraamat Eesti NSV Teaduste Akad. Juures, 50, S. 153–168, 2 Abb., Taf. 16–17, Tallinn 1957 (russisch; estn. u. engl. Rés.).
- KALJO, D. L.: Some new and little-known Baltic Tetracorals. — Trudy Inst. Geol. Akad. Nauk Eston. SSR, 3, S. 101–124, 5 Taf., Tallinn 1958 (russisch; estn. u. engl. Rés.).
- KALJO, D. L.: On some problems of the development of Ordovician Tetracorals. — Trudy Inst. Geol. Akad. Nauk Eston. SSR, 5, S. 245–258, 1 Abb., 1 Taf., Tallinn 1960 (russisch; estn. u. engl. Rés.).
- KALJO, D. L.: Allgemeine Züge und einige paläozoogeographische Besonderheiten der Rugosa des Ordoviz und Silur der UdSSR. — Inst. Geol. Geofis. Sibir. otd. Akad. Nauk SSSR, Trudy 1. vses. simp. izu. iskop. korallov SSSR, 3. Rugozny paleozoja SSSR, S. 16–24, 3 Abb., 4 Tab., Moskau 1965 (russisch).
- KALJO, D. L., & V. M. REIMAN: Two new species of *Calostylis* from the Llandovery of Estonia. — Trudy Inst. Geol. Akad. Nauk Eston. SSR, 2, S. 27–31, 1 Taf., Tallinn 1958 (russisch; estn. u. engl. Rés.).
- KATO, M.: Fine skeletal structures in Rugosa. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, Geol. Min., II, 4, S. 571 bis 630, 19 Abb., 3 Taf., Sapporo 1963.
- KJERULF, T.: Veiviser ved geologiske excursioner i Christiania omegn. — IV + 40 S., 45 Abb., Christiania (Brøgger & Christie) 1865.
- KOCH, G. v.: Das Skelett der Steinkorallen. — Festschr. C. GEGENBAUR, 2, S. 249–276, 23 Abb., 1 Taf., Leipzig (Engelmann) 1896.



- KRASNOV, E. V.: Phylogenesis and the problem of the wholeness of Scleractinian groups. — Trudy 2. vses. simp. po izuč. iskop. korallov SSSR, 4, S. 15–40, 8 Abb., Moskau 1970 (russisch).
- KULLMANN, J.: Rugose Korallen der Cephalopodenfazies und ihre Verbreitung im Devon des südöstlichen Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). — Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., 1965, 2, 130 S., 21 Abb., 7 Taf., Wiesbaden 1965.
- LAMBE, L. M.: A revision of the genera and species of Canadian Palaeozoic Corals. II. The Madreporaria Aporosa and the Madreporaria Rugosa. — Contrib. Canadian Palaeont., 4, 2, S. 97–197, Taf. 6–18, Ottawa 1961.
- LANG, W. D.: Naos pagoda (Salter), the Type of a new genus of Silurian corals. — Quart. J. Geol. Soc., 82, S. 428–435, 2 Abb., Taf. 30, London 1926.
- LIN, B.-Y.: Ordovizische Korallen der Provinzen Kweichow und Szechuan und ihre stratigraphische Bedeutung. — Acta Palaeont. Sinica, 13, 1, S. 64–93, 13 Abb., 4 Taf., Peking 1965 (chines.; russ. Rés.).
- LINDSTRÖM, G.: Om tvänne nya översiluriska koraller från Gotland. — Öfvers. Kgl. Vetensk. Akad. Förhändl., 25, 8, S. 419–428, 1 Abb., Taf. 6, Stockholm 1888.
- LINDSTRÖM, G.: A description of the Anthozoa Perforata of Gotland. — Kgl. Svensk.-Vetensk. Akad. Handl., 9, 6, S. 1–12, 1 Taf., Stockholm 1870.
- LINDSTRÖM, G.: Förteckning på svenska undersiluriska koraller. — Öfvers. Kgl. Vetensk. Akad. Förhändl., 30, 4, S. 3–20, Stockholm 1873.
- LINDSTRÖM, G.: Coelenterata. — In N. P. ANGELIN & G. LINDSTRÖM: Fragmenta Silurica e dono Caroli Henrici Wegelin. — 39 S., 20 Taf., Stockholm (Samson & Wallin) 1880.
- LINDSTRÖM, G.: Anteckningar om silurlagren på Carlsöarne. — Öfvers. Kgl. Vetensk. Akad. Förhändl., 39, 3, S. 5–30, Stockholm 1882.
- LINDSTRÖM, G.: Silurische Korallen aus Nord-Russland und Sibirien. — Bihang. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 6, 18, 24 S., 1 Taf., Stockholm 1882.
- LINDSTRÖM, G.: Einiges über die Silurische Gattung *Colostylis*. Eine Entgegnung aus Veranlassung einer Arbeit des Herrn Prof. M. NEUMAYR. — Geol. Fören. Stockholm Förhandlingar, 11, 2, S. 112 bis 114, Stockholm 1889.
- LINDSTRÖM, G.: Beschreibung einiger oberilurischer Korallen aus der Insel Gotland. — Bihang. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 21, 4, 7, 50 S., 8 Taf., 3 Abb., Stockholm 1896.
- MA, T. Y.: On the Descent of Some Silurian Rugose Corals. — Proc. Imp. Acad. Japan, 9, 4, S. 178–181, 1 Taf., Tokyo 1933.
- MATTHAI, G.: A revision of the recent colonial *Astraeidae* possessing distinct corallites. — Trans. Linn. Soc. London, ser. 2, Zool., 17, 1, S. 1–140, 38 Taf., London 1914.
- MOORE, R. C., D. HILL & J. W. WELLS: Glossary of morphological terms applied to corals. — In R. C. MOORE: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata, F 245 bis F 251, Univ. Kansas Press, Lawrence (Kansas) 1956.
- NEUMAN, B.: Two new species of Upper Ordovician Rugose Corals from Sweden. — Geol. För. Stockholm Förhändl., 90, 2, S. 229–240, 5 Abb., Stockholm 1968.
- NEUMAN, B.: The Coral Genus *Colostylis*. — Geol. För. Stockholm Förhändl., 88, S. 453–461, 4 Abb., Stockholm 1967.
- NEUMAN, B.: Upper Ordovician *Streptelasma* corals from Scandinavia. — Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, n. s., 1, 1, S. 1–73, 59 Abb., 3 Tab., Uppsala 1969.
- NEUMAYR, M.: Die Stämme des Tierreiches, Wirbellose Tiere. I. — VI + 603 S., 192 Abb., Wien + Prag (Ternsky) 1889 (1889 a).
- NEUMAYR, M.: *Colostylis* und die perforierten *Hexacorallier*. — Jb. Min. Geol. Paläont., 1889, 2, S. 44 bis 53, Stuttgart 1889 (1889 b).
- NICHOLSON, H. A.: Invertebrates. — In H. A. NICHOLSON & R. LYDEKKER: A manual of Palaeontology for the use of students. — 3. edit., XVIII + 885 S., 812 Abb., London + Edinburgh (W. Blackwood & Sons) 1889.
- NICHOLSON, H. A. & R. ETHERIDGE jr.: A monograph of the Silurian fossils of the Girvan district in Ayrshire. I. 1. — IX + 135 S., 7 Abb., 7 Taf., Edinburgh + London (W. Blackwood & Sons) 1878.
- OKULITCH, V. J., & M. W. DE LAUBENFELS: The systematic position of *Archaeocyatha* (Pleospogon). — J. Paleont., 27, 3, S. 481–485, Tulsa (Oklahoma) 1953.
- PEDDER, A. E. H.: The Devonian Tetracoral *Haplothele* and new Australian Phacelophyllids. — Proc. Linn. Soc. New South Wales, 90, 2, S. 181–189, 11 Abb., Taf. 6, Sydney 1966.
- PICKETT, J.: Lower Carboniferous Coral Faunas from the New England District of New South Wales. — Mem. Geol. Surv. New South Wales, Palaeont., 15, 38 S., 9 Abb., 20 Taf., Sydney 1967 (1967 a).
- PICKETT, J.: Untersuchungen zur Familie *Phillipsastridae*. — *Senckenbergiana lethaea*, 48, 1, S. 1–89, 19 Abb., 1 Tab., 7 Taf., Frankfurt (Main) 1967 (1967 b).
- PRANTL, F.: *Bojocyclus* nov. gen., A new Rugose Coral from the *Hilobocyclus*-Limestones (gy). — Pfroda, 32, 3, S. 104–107, 1 Abb., Brno 1939 (tschech.; engl. Rés.).
- PRANTL, F.: Über die Gattung *Helminthidium* Lindström aus dem böhmischen Silur (Rugosa). — Sbornik ÚG, Paleont., 23, S. 475–496, 3 Abb., Taf. 28 bis 30, Prag 1957 (tschech.; russ. u. deutsch. Rés.).
- REED, F. R. C.: Ordovician and Silurian fossils from the central Himalayas. — Mem. Geol. Surv. India, Palaeontologia Indica, ser. XV, vol. VII, no. 2, 168 S., 20 Taf., Calcutta 1912.
- REIMAN, V. M.: Neue Tetrakorallen des baltischen Oberordoviziums und des Llandovery. — Trudy Inst. Geol. Akad. Nauk Eston. SSR, 2, S. 33–48, 1 Abb., 2 Taf., Tallinn 1958 (russisch; estn. u. deutsch. Rés.).
- ROEMER, F.: *Lethaea geognostica*. I. *Lethaea palaeozoica*. Text. 2. Lieferung. Coelenterata. — S. 325 bis 544, Abb. 62–126, Stuttgart (Schweizerbart) 1883.
- RONIEWICZ, E.: Scleractinia from the Upper Portlandian of Tisbury, Wiltshire, England. — Acta Palaeont. Polonica, 15, 4, S. 519–538, 5 Abb., 4 Taf., Warszawa 1970.
- RÓZKOWSKA, M.: Famennian Tetracoraloid and Heterocoraloid fauna from the Holy Cross Mountains (Poland). — Acta Palaeont. Polonica, 14, 1, 187 S., 72 Abb., 2 Tab., 8 Taf., Warszawa 1969.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Zur Kenntnis der *Polycolonia* und *Plerophyllen*. Eine Studie über den Bau der „Tetrakorallen“ und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. — Abh. Reichsanst. Bodentorschung, N. F., 204, 324 S., 155 Abb., 36 Taf., Berlin 1942.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Korallen aus dem Oberkarbon (Namur) des oberschlesischen Steinkohlen-Bekens. — Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., 1952, 4, S. 143–227, 29 Abb., 2 Taf., Wiesbaden 1952.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Würmer und Korallen als Synöken. — Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., 1958, 6, 69 S., 13 Abb., 14 Taf., Wiesbaden 1959.
- SCHOUPE, A. v., & P. STACUL: Morphogenese und Bau des Skeletts der Pterocoralia. — Palaeontographica, Suppl.-Bd. II, 186 S., 132 Abb., 8 Taf., Stuttgart 1966.
- SCRUTTON, C. T.: *Marisastridae* (Rugosa) from south-east Devonshire, England. — Palaeontology, 10, 2, S. 266–279, Taf. 40–43, London 1967.
- SMITH, S.: The *Calostylidae*, Roemer: a Family of Rugose Corals with Perforate Septa. — Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 5, S. 257–278, Taf. 10–12, London 1930 (1930 a).
- SMITH, S.: Some Valentian corals from Shropshire and Montgomeryshire. — Quart. J. Geol. Soc., 86, S. 291 bis 330, 8 Abb., Taf. 26–29, London 1930 (1930 b).
- SMITH, S.: Upper Devonian Corals of the Mackenzie River Region, Canada. — Spec. Pap. Geol. Soc. America, 9, VIII + 136 S., 35 Taf., New York 1945.
- SOKOLOV, B. S.: Die Tabulaten des Paläozoikums des Europäischen Teils der UdSSR, Einführung, Allgemeine Fragen der Systematik und Entwicklungsgeschichte der Tabulaten. — Trudy VNIIGRI, n. s., 85, 525 S., 82 Abb., 90 Taf., Leningrad–Moskau 1955 (russisch).
- SORAU, J. E.: Massive Devonian Rugosa of Belgium. — Univ. Kansas Paleont. Contrib., Paper, 16, 41 S., 19 Abb., Lawrence (Kansas) 1967.
- SORAU, J. E.: Microstructure and formation of dissepiments in the skeleton of the recent *Scleractinia* (hexacorals). — In H. K. ERBEN (ed.): *Bio mineralisation*. Forschungsberichte, herausgegeben von der Kommission für Biokristall-Forschung der Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, vol. 2, S. 1–22, 6 Abb., 6 Taf., Stuttgart u. New York (Schattauer) 1970.
- SOSHKINA, E. D., & N. V. KABAKOVITCH: Subordo *Streptelasmatina*. — In: *Osnovy Paleontologii*, vol. Porifera, *Archaeocyatha*, Coelenterata, Vermes, S. 317–324, Abb. 61–67, Taf. 9–13, Moskau 1962 (russisch).
- 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.: Ordovician *Streptelasma* Rugose Corals from Michigan. — Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan, 18, 2, S. 23–31, 2 Taf., Ann Arbor (Michigan) 1963.
- STUMM, E. C.: Silurian and Devonian corals of the Falls of Ohio. — Mem. Geol. Soc. America, 93, IX + 184 S., 2 Abb., 1 Tab., 80 Taf., New York 1964.
- SUGIYAMA, T.: Stratigraphical and Palaeontological Studies of the Gotlandian Deposits of the Kitakami Mountainland. — Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., (2), 21, S. 81–146, Abb., Taf. 13–33, Tokyo 1940.
- SUTHERLAND, P. K.: Rugose Corals of the Henryhouse Formation (Silurian) in Oklahoma. — Bull. Oklahoma Geol. Surv., 109, 92 S., 26 Abb., 34 Taf., Norman (Oklahoma) 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, S. 77–82, Abb. 6–11, Taf. 3–4, Canberra 1969.
- SYTOVA, V. A.: To the elaboration of a new rugose systematics. — Paleont. J., 1964, 3, S. 36–34, 1 Abb., Moskau 1964 (russisch).
- SYTOVA, V. A., & L. M. ULITINA: Rugosa der Isen- und der Biotar-Folge. — Materiali Geol. Zentr. Kazachstan, 6, Sammelband: *Stratigraphie und Fauna der Silur- und Unterdevon-Ablagerungen des Nurinsk-Synklinoriums*, S. 196–253, 1 Tab., Taf. 35–49, Moskau 1966 (russisch).
- TAYLOR, T. G.: The *Archaeocyathinae* from the Cambrian of South Australia with an account of the morphology and affinities of the whole class. — Mem. R. Soc. South Australia, 2, 2, VI + 55–180, 51 Abb., 16 Taf., Adelaide 1916.
- TCHERPYNINA, S. K.: Biostratigraphie des Paläozoikums des Sajan-Altai-Bergbezirks. I. Unteres Paläozoikum. Tetracoralia (Rugosa) des Ordoviz. — Trudy SNIIGGIMS, 19, S. 361–362, 387–393, Taf. 10 bis 13, Novosibirsk 1960 (russisch).
- TCHUDINOVA, I. I.: Die devonischen Thamnoporiden Südsibiriens. — Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, 73, 146 S., 33 Abb., 7 Tab., 34 Taf., Moskau 1959 (russisch).
- TOMES, R. F.: On two species of Palaeozoic *Madreporaria* hitherto not recognized as British. — Geol. Mag., 3, 4, 3, S. 98–100, 2 Abb., London 1887.
- VAUGHAN, T. W.: The Eocene and Lower Oligocene Coral faunas of the United States with descriptions of a few doubtfully 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., 3 Tab., 51 Taf., New York 1943.
- WANG, H. C.: A revision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures. — Phil. Trans. R. Soc. London, B, 234, no. 611, S. 173 bis 246, Abb. 76–79, Taf. 4–9, 2 Tab., London 1950.
- WEBBY, B. D.: The new Ordovician genus *Hilophyllum* and the early history of rugose corals with acanthine septa. — *Lethaia*, 4, S. 153–168, 9 Abb., Oslo 1971.
- WEISSERMEL, W.: Die Umbildung der Rugosen in Hexakorallen. — S.-Ber. Preuß. Geol. Landesanstalt, 2, S. 1–17, 6 Abb., Berlin 1927.
- WEISSERMEL, W.: Korallen von der Silur-Devon-Grenze aus West- und Mitteldeutschland. — Z. deutsch. geol. Ges., 95, S. 13–32, Taf. 2–3, Berlin 1943.
- WELLS, J. W.: Recent Corals of the Marshall Islands. — Prof. Pap. U. S. Geol. Surv., 260, I, IV + 385–486, Abb. 119–122, 4 Tab., Taf. 94–187, Washington 1954.
- WELLS, J. W.: Scleractinia. — In R. C. MOORE: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part F, Coelenterata, F 328 bis F 444, Abb. 222–339, Univ. Kansas Press, Lawrence (Kansas) 1956.
- WELLS, J. W.: The Formation of Dissepiments in Zoantharian Corals. — In K. S. W. CAMPBELL (ed.): *Stratigraphy and Palaeontology. Essays in Honour of Dorothy Hill*. — Austral. Nat. Univ. Press, S. 17 bis 26, Abb. 5, Taf. 1–2, Canberra 1969.

- WEYER, D.: *Neaxon regulus* (RH. RICHTER, 1848), ein Leitfossil der mitteleuropäischen *Wocklumeria*-Stufe (Anthozoa, Rugosa, Oberdevon). — *Geologie*, 20, 3, S. 286–309, 1 Abb., 6 Taf., Berlin 1971.
- WEYER, D.: Rugosa (Anthozoa) mit biforem Tabularium. — *Jb. Geol.*, 4, S. 439–463, 15 Abb., 2 Tab., Berlin 1972.
- WEYER, D.: Über *Protozaphrentis* YU 1957 (Anthozoa Rugosa, Mittelordoviz). — *Paläont. Abh.*, A, 4, 4, S. 695–706, 6 Abb., Berlin 1973.
- WRIGHT, A. J.: Notes on Tetracoral morphology. — *J. Paleont.*, 43, 5, S. 1232–1236, 2 Abb., Tulsa (Oklahoma) 1969.
- YAKOVLEV, N. N.: Zur Frage über Beziehungen zwischen Archaeocyathiden und Korallen. — *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 94, 4, S. 771–773, Moskau 1954 (russisch).
- YÜ, C.-M.: On the occurrence of a new Rugose coral from the Middle Ordovician of Sinkiang Province, N. W. China. — *Acta Palaeont. Sinica*, 5, 2, S. 307–324, 2 Taf., Peking 1957 (chines., engl. Rés.).
- YÜ, C.-M.: Spätordovizische Korallen aus China. — *Acta Palaeont. Sinica*, 8, 2, S. 65–132, 3 Abb., 15 Taf., Peking 1960 (chines., russ. Rés.).

ZITTEL, K. A. v.: *Handbuch der Palaeontologie*. I. 1. Protozoa, Coelenterata, Echinodermata und Molluscolidea. — 765 S., 558 Abb., München u. Leipzig (Odenbourg) 1876–1880.

#### Nachtrag

Nach der Niederschrift des Manuskripts (Februar 1971) informierte mich Dr. V. A. SYTOVA (Leningrad) im September 1973, daß der jüngste, bei V. A. SYTOVA & L. M. ULITINA (1966) dargestellte *Calostylis*-Fund aus dem Ainasu-Horizont von Kasachstan gemäß der neuen Definition der Silur-Devon-Grenze bereits Unterdevon-Alter (Lochkovian, Gedinne) besitzt. *Calostylis profundum* IVANOVSKY 1963 ist — ebenfalls nach mündlicher Mitteilung von Dr. V. A. SYTOVA — gar keine Koralle, sondern ein Vertreter des Phylum Porifera.

Inzwischen konnten weitere Formen der Familie Lambelasmataidae im unteren Oberordoviz (oberes Caradoc, Rakvere-Horizont) entdeckt werden. Hierzu gehört auch *Rhabdocyclus atavus* KALJO 1958, wie aus dem freundlicherweise von Dr. D. L. KALJO (Tallinn) zur Verfügung gestellten Originalmaterial hervorgeht.

#### Tafeln zum Beitrag Weyer

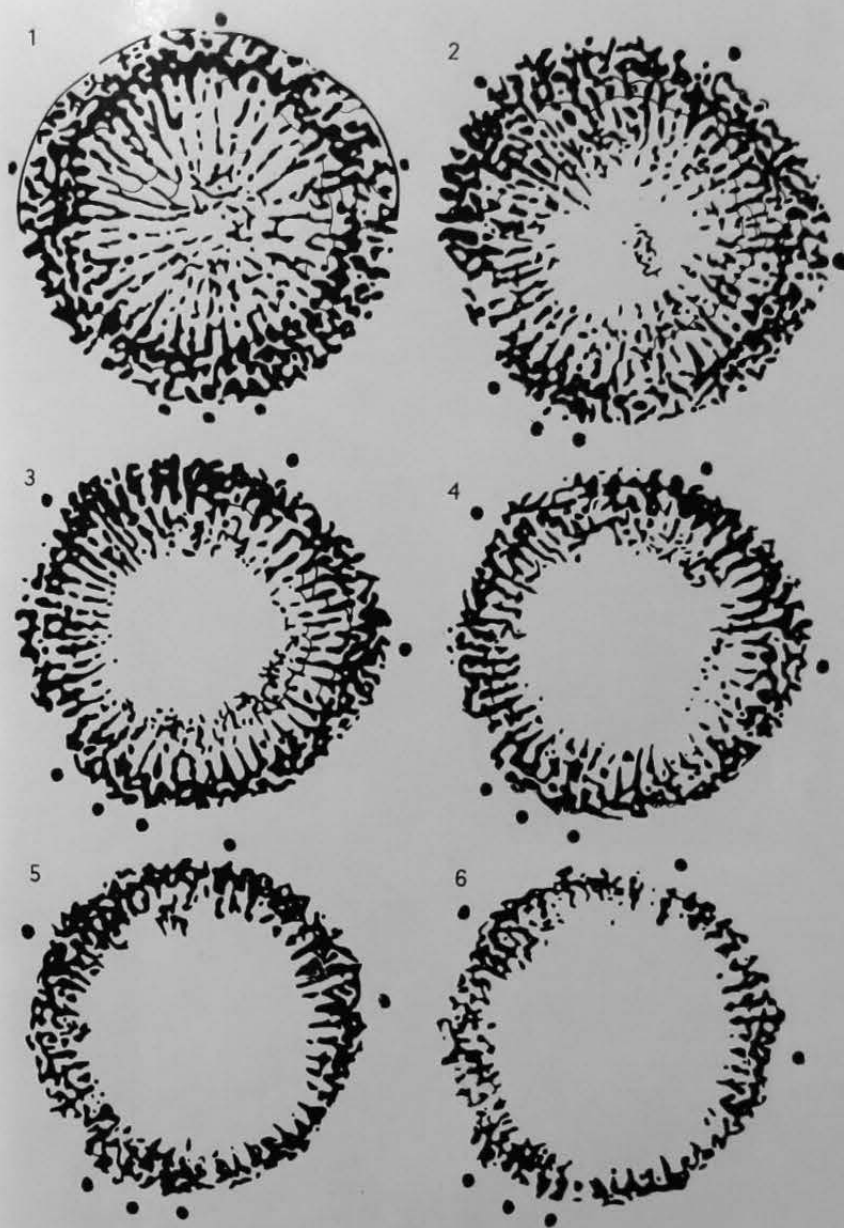
Tafel I

*Calostylis concavotabulata* MA 1933

Oberes Llandovery (obere Visby-Mergel) oder unteres Wenlock (Högklint-Gruppe); Zementfabrik Visby, Insel Gotland

Fig. 1-6. Querschliffserie der Kelchregion eines Polypars (Nr. X 4113, Zentrales Geologisches Institut, Berlin; Duplikat-Peels zu Fig. 3-6 in der Paläontologischen Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin, Nr. K. 59); Vergrößerung 5×.

(Weitere, nur sämtlich seitenverkehrte Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. II, Fig. 1-3.)



Tafel II

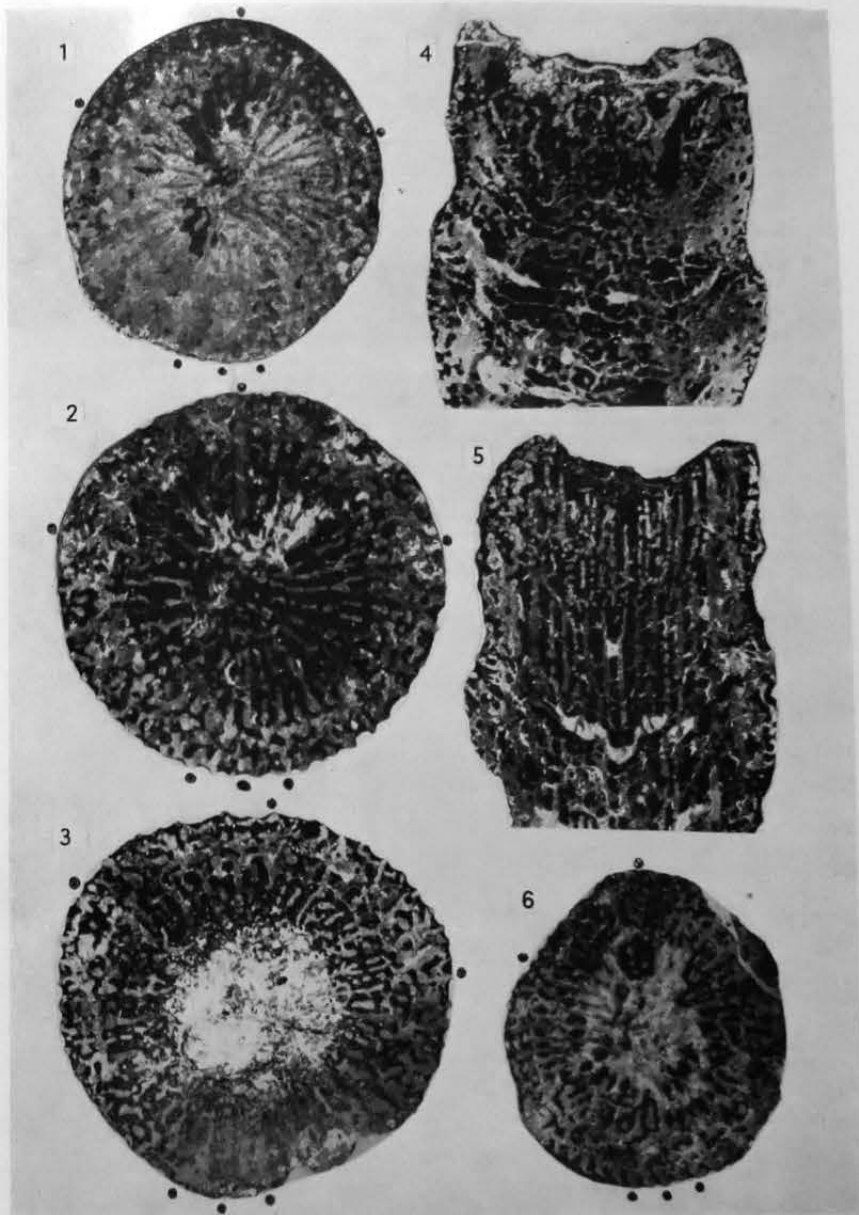
*Calostylis concarotabulata* MA 1933

Oberes Llandovery (obere Visby-Mergel) oder unteres Wenlock (Högklint-Gruppe)

Fig. 1-3. Querschliffe eines Polypars von der Zementfabrik Visby, Insel Gotland (Nr. X 4113, Zentrales Geologisches Institut, Berlin); Vergrößerung 5×.

(Weitere, nur sämtlich seitenverkehrte Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. I, Fig. 1-6.)

Fig. 4-6. Polypar Nr. X 4114 (Zentrales Geologisches Institut, Berlin; Duplikat-Peel zu Fig. 4 in der Paläontologischen Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin, Nr. K. 60); Fundort „südlich Visby“, Insel Gotland; Vergrößerung 5×; Fig. 4. medianer Längsschliff des gesamten Kelchbereichs; Fig. 5. tangentialer Längsschliff; Fig. 6. Querschliff der tiefen Kelchregion.



Tafel III

*Lambelasma lambei* nov. sp.

Holotypus; Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 61., Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Fig. 1. Seitenansicht des Polypars, Vergrößerung 2 ×.

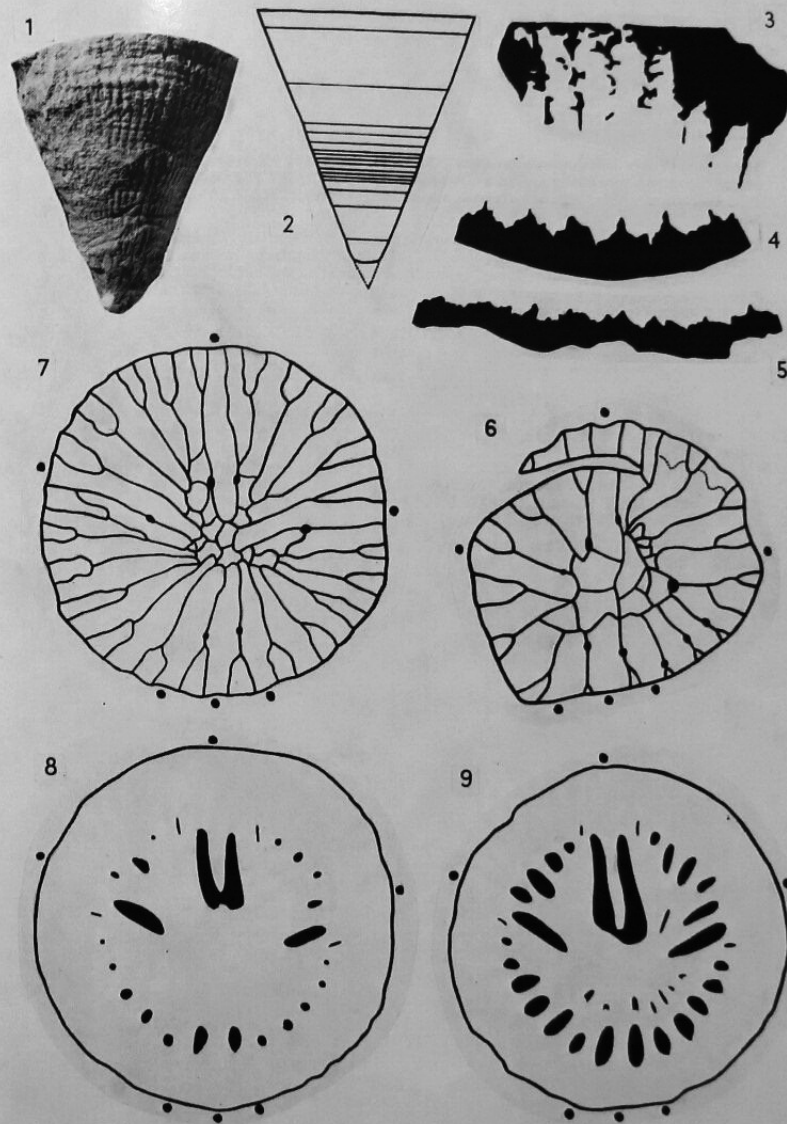
Fig. 2. Polyparskizze mit eingetragener Position der angefertigten Querschliffe, Vergrößerung 2 ×.

Fig. 3. Tangentialer Längsschliff im oberen Kelch, Vergrößerung 10 ×; die angeschnittenen Septen zeigen den für eine rhabdacanthie Mikrostruktur typischen Habitus.

Fig. 4–5. Einzelne Septen mit rhabdacanthier Mikrostruktur aus dem am Kelchoberrand gelegenen Querschnitt von Taf. V, Fig. 6, Vergrößerung 10 ×.

Fig. 6–9. Querschliffserie der tieferen Polyparregion; Vergrößerung 15 × (Fig. 6), 9 × (Fig. 7), 8 × (Fig. 8), 7 × (Fig. 9); die Skelettlumina von Fig. 6 sind alle subtabular; in Fig. 7 liegt die unmittelbare Kelchbasis an den sechs winzigen, bei den Protosepten befindlichen und mit Gesteinsmatrix erfüllten Skelettlumina vor; alle Interseptalräume von Fig. 8 sind supratubular; in Fig. 9 gehören die peripheren Skelettlumina zum Kelch und die zentralen acht Hohlräume zum subtabularen Bereich; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Fig. 6) betragen 3,2 mm (Fig. 7), 4,8 mm (Fig. 8) und 5,7 mm (Fig. 9).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. IV, Fig. 1–6, Taf. V, Fig. 1–6.)





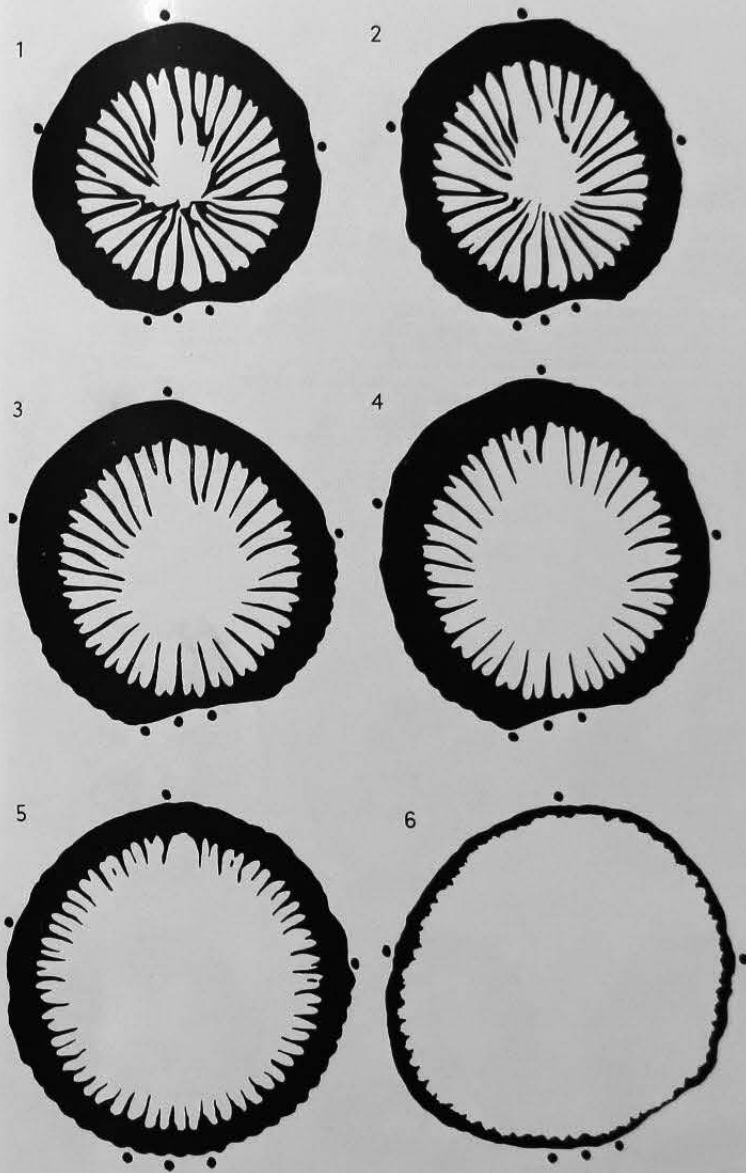
Tafel V

*Lambelasma lambei* nov. sp.

Holotypus: Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 61., Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Fig. 1-6, Querschliffserie (Fortsetzung); Vergrößerung  $5\times$  (Fig. 1-4),  $4\times$  (Fig. 5) und  $3,5\times$  (Fig. 6); alle Skelettlamina gehören zum Kelch; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Taf. III, Fig. 6) betragen 8,6 mm (Fig. 1), 9,2 mm (Fig. 2), 10,2 mm (Fig. 3), 11,1 mm (Fig. 4), 14,8 mm (Fig. 5) und 20,3 mm (Fig. 6).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. III, Fig. 1-9, Taf. IV, Fig. 1-6.)



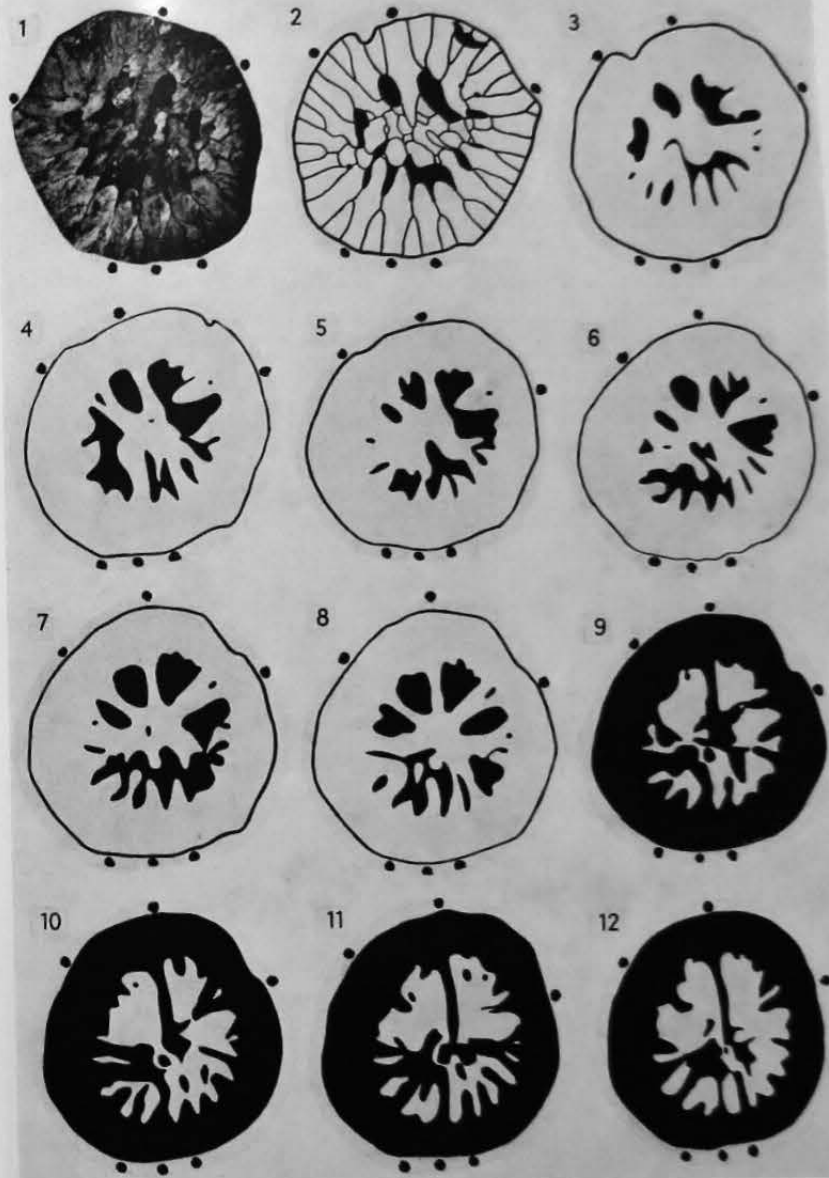
Tafel VI

*Coelolasma neumani* nov. sp.

Holotypus; Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Plejostozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 64, Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Querschliffserie der unteren Polyparhälfte; Vergrößerung 9× (Fig. 1–4), 8× (Fig. 5–8), 7,5× (Fig. 9–11) und 7× (Fig. 12); alle Skelettlamina sind supratabular; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Fig. 2), der in Fig. 1 fotografisch seitenverkehrt wiedergegeben ist, betragen 0,1 mm (Fig. 3), 0,3 mm (Fig. 4), 0,5 mm (Fig. 5), 0,7 mm (Fig. 6), 0,9 mm (Fig. 7), 1,3 mm (Fig. 8), 1,7 mm (Fig. 9), 1,9 mm (Fig. 10), 2,3 mm (Fig. 11) und 2,7 mm (Fig. 12).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. VII, Fig. 1–12.)





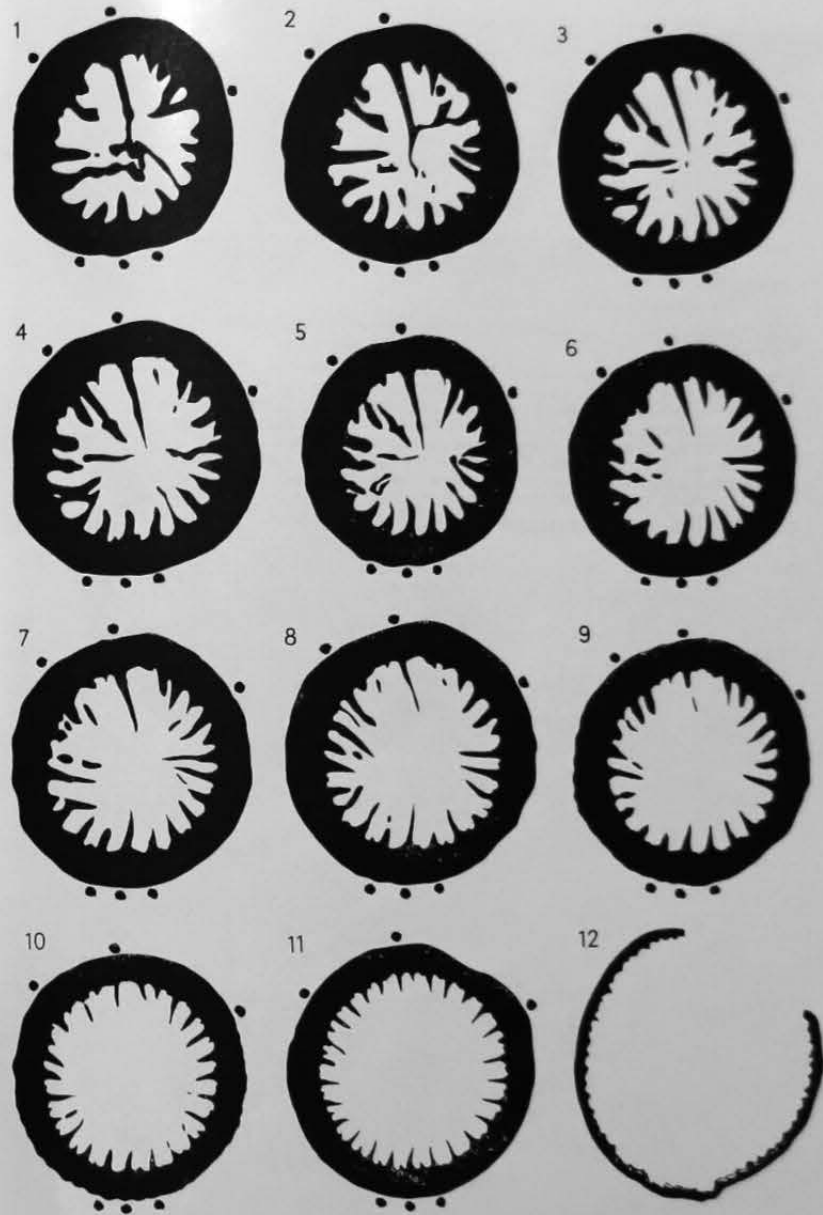
Tafel VII

*Coelolasma neumani* nov. sp.

Holotypus: Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 64, Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Fig. 1–12. Querschliffserie (Fortsetzung); Vergrößerung 7× (Fig. 1–4), 6× (Fig. 5–8), 5,5× (Fig. 9), 5× (Fig. 10), 4,5× (Fig. 11) und 3,5× (Fig. 12); alle Skelettlamina sind supratubular; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Taf. VI, Fig. 2) betragen 2,9 mm (Fig. 1), 3,1 mm (Fig. 2), 3,3 mm (Fig. 3), 3,4 mm (Fig. 4), 3,6 mm (Fig. 5), 3,8 mm (Fig. 6), 4,2 mm (Fig. 7), 4,7 mm (Fig. 8), 5,3 mm (Fig. 9), 6,4 mm (Fig. 10), 8,6 mm (Fig. 11) und 13,0 mm (Fig. 12).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. VI, Fig. 1–12.)



Tafel VIII

*Dybowskinia dybowskii* nov. sp.

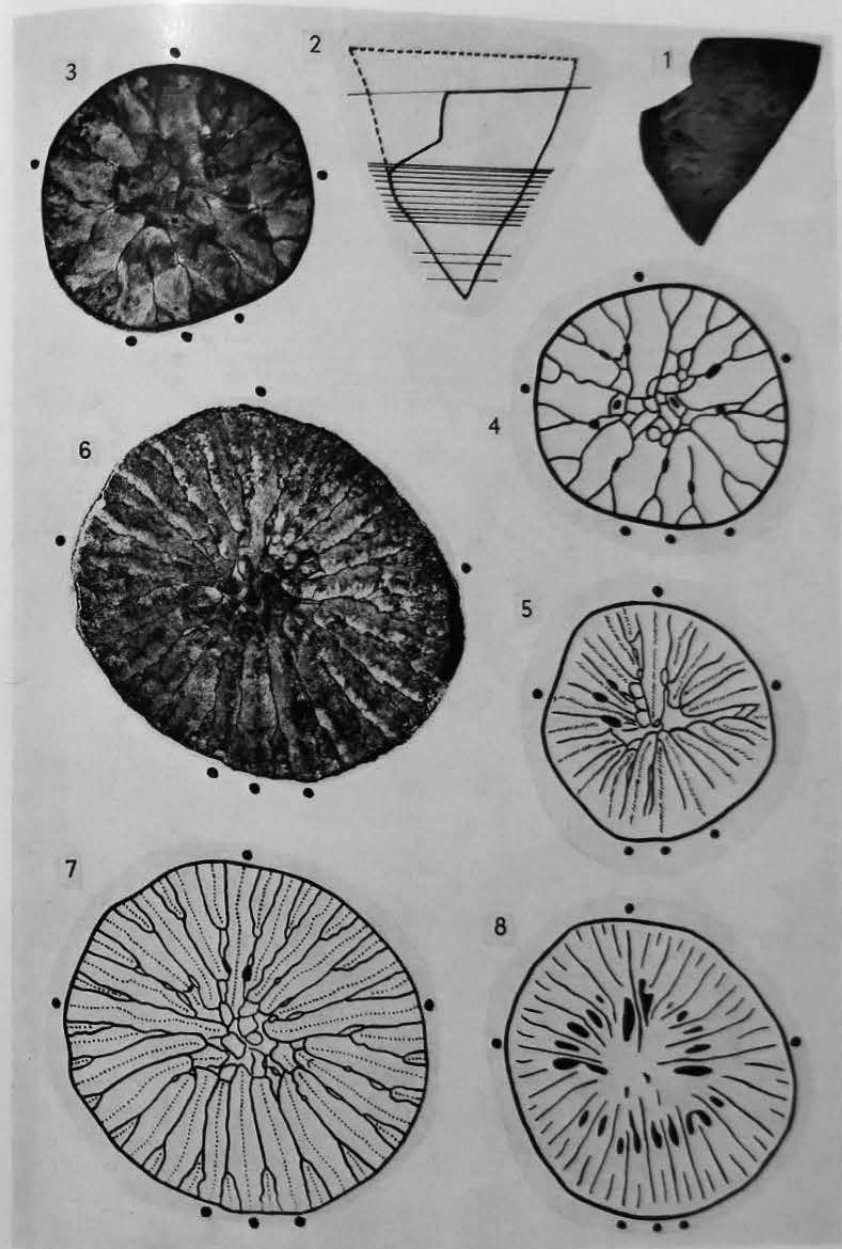
Holotypus; Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe von Szczecin; Coll. BEHM ca. 1880 (Nr. X 4115, Zentrales Geologisches Institut, Berlin)

Fig. 1. Seitenansicht des Polypars, Vergrößerung 3 ×

Fig. 2. Polyparskizze mit eingetragener Lage der angefertigten Querschliffe, Vergrößerung 3 ×

Fig. 3–8. Querschliffserie des unteren Polypardrittels; Vergrößerung 25 × (Fig. 3–4), 12 × (Fig. 5), 10 × (Fig. 6–7), 7 × (Fig. 8); alle Skelettlumina von Fig. 4 (in Fig. 3 seitenverkehrt fotografisch wiedergegeben) und Fig. 5 sind subtabular; die zwei einzigen, am Hauptseptum gelegenen Interseptalräume von Fig. 7 (fotografisch in Fig. 6 wiedergegeben) sind mit Gesteinsdetritus ausgefüllt und markieren die Kelchbasis; sämtliche Skelettlumina von Fig. 8 gehören zum Kelch; in Fig. 8 sind lediglich die Medianstreifen der Septen gezeichnet; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Fig. 4) betragen 1,7 mm (Fig. 5), 3,7 mm (Fig. 7) und 4,2 mm (Fig. 8).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. IX, Fig. 1–6, Taf. X, Fig. 1–6.)



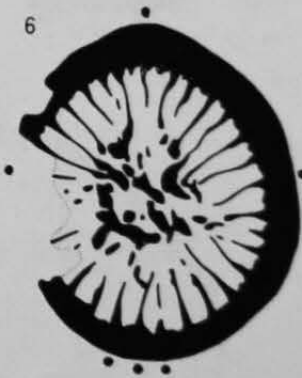
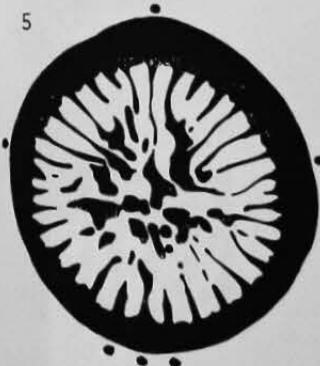
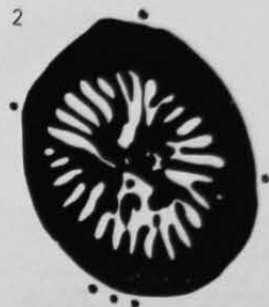
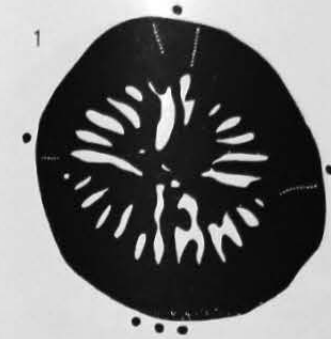
Tafel IX

*Dybowskinia dybowskii* nov. sp.

Holotypus; Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe von Szczecin; Coll. BEHM ca. 1880 (Nr. X 4115, Zentrales Geologisches Institut, Berlin)

Fig. 1-6. Querschliffserie (Fortsetzung); Vergrößerung  $7\times$  (Fig. 1) und  $6\times$  (Fig. 2-6); alle Skelettlumina sind supratubular; die vier weiß punktierten Linien in Fig. 1 geben alle Skelettlumina in der Wand verborgenen Septen an; die Abstände der Medianstreif von sekundär in der Wand verborgenen Septen an; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Taf. VIII, Fig. 4) betragen 4,5 mm (Fig. 1), 4,8 mm (Fig. 2), 5,2 mm (Fig. 3), 5,6 mm (Fig. 4), 6,0 mm (Fig. 5) und 6,5 mm (Fig. 6).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. VIII, Fig. 1-8, Taf. X, Fig. 1-6.)



Tafel X

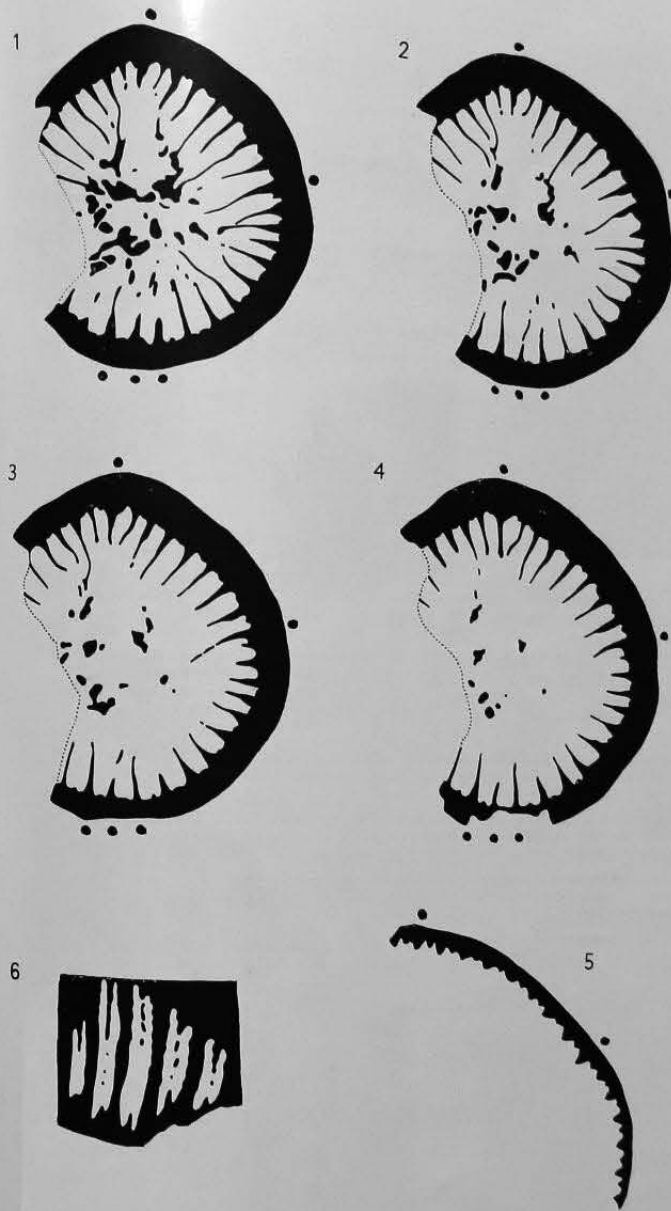
*Dybowskinia dybowskii* nov. sp.

Holotypus; Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc, erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe von Szczecin; Coll. BEHM ca. 1880 (Nr. X 4115, Zentrales Geologisches Institut, Berlin)

Fig. 1-5. Querschliffserie (Fortsetzung): Vergrößerung 6 $\times$ ; alle Skelettlumina gehören zur mittleren und oberen Kelchregion; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Taf. VIII, Fig. 4) betragen 6,8 mm (Fig. 1), 7,1 mm (Fig. 2), 7,3 mm (Fig. 3), 7,4 mm (Fig. 4) und 12,4 mm (Fig. 5)

Fig. 6. Tangentialer Längsschliff im oberen Kelchbereich, Vergrößerung 8 $\times$ ; die angeschnittenen einfach spinösen Septenränder belegen eine auch am Kelchrand vorhandene monacanthhe Mikrostruktur, die gleichfalls aus dem ganzrandigen Umriß der Septen im Querschliff von Fig. 5 ersichtlich ist.

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. VIII, Fig. 1-8, Taf. IX, Fig. 1-6.)



Tafel XI

*Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873)

Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 63., Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Fig. 1. Seitenansicht des Polypars, Vergrößerung 2 ×

Fig. 2. Polyparskizze mit eingetragener Position der angefertigten Querschliffe, Vergrößerung 2 ×

Fig. 3-4. Einzelne Septen mit rhabdacanthen Mikrostruktur aus dem nahe am Kelchoberrand gelegenen Querschliff von Taf. XIII, Fig. 6; Vergrößerung 10 ×

Fig. 5. Medianer Längsschliff durch das erste Metaseptum des rechten Hauptquadranten im Polyparabschnitt zwischen den Querschliffen von Taf. XII, Fig. 1 und 2; Vergrößerung 10 ×; der Dünnschliff, der als Fotonegativ verwendet wurde, demonstriert die Struktur des Septums, das aus kräftigen und langen, sekundär völlig oder nur teilweise miteinander verschmolzenen Dornen von monacanthen Mikrostruktur besteht

Fig. 6. Medianer Längsschliff durch das erste Metaseptum des rechten Gegenquadranten im Polyparabschnitt zwischen den Querschliffen von Taf. XII, Fig. 1, und Taf. XIII, Fig. 5; Vergrößerung 6 ×; unterer Teil nach einem Anschliff, oberer Teil rekonstruiert an Hand der Querschliffserie; die im höheren Kelchbereich noch kurzen und völlig freien Septaldornen verwachsen in tieferen Kelchregionen unvollkommen miteinander, wobei mehrere Poren verbleiben

Fig. 7. Medianer Längsschliff durch das rechte Gegenseitenseptum im Polyparabschnitt zwischen den Querschliffen von Taf. XII, Fig. 1 und 2; Vergrößerung 6 ×; rechts in der Zeichnung drei Septalporen, von denen die obere in der Schnittebene mit einem Interseptalraum in Verbindung steht, weil das Gegenseitenseptum axial seitlich ausbiegt (Taf. XII, Fig. 2)

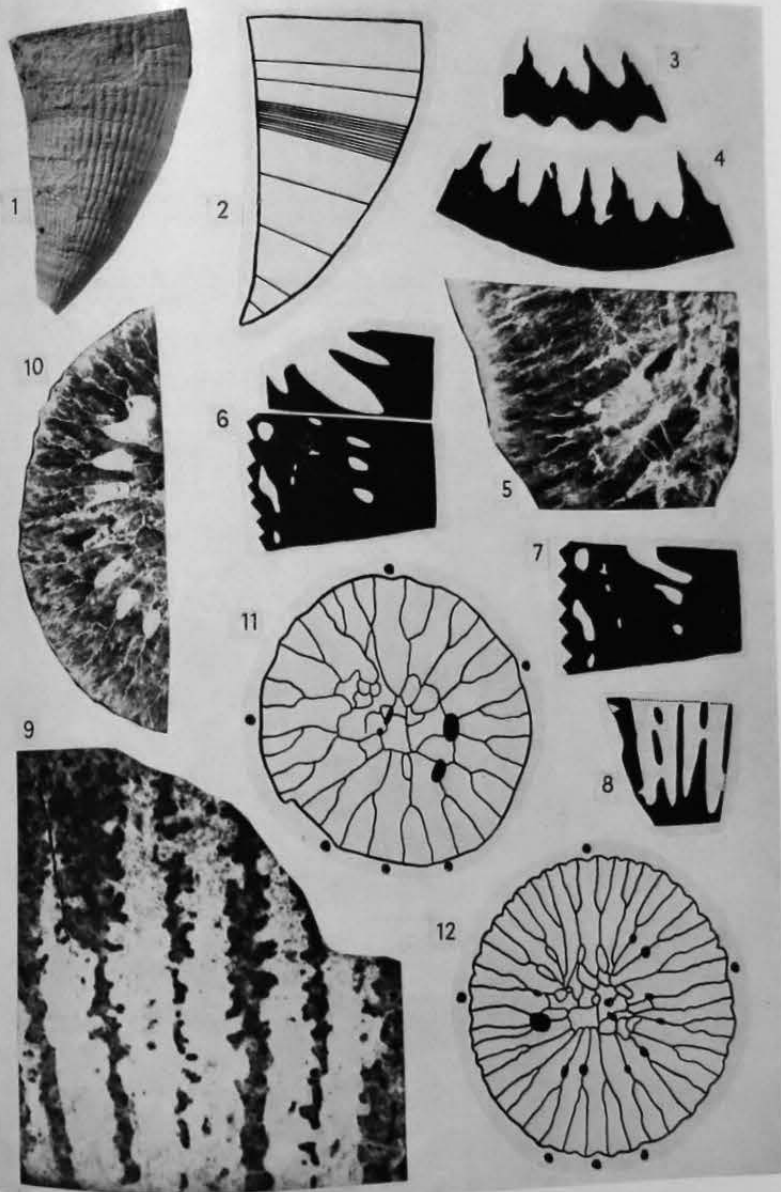
Fig. 8. Tangentialer Längsschliff durch das erste (rechts) bis fünfte (links) Metaseptum des rechten Gegenquadranten im Polyparabschnitt zwischen den Querschliffen von Taf. XII, Fig. 1 und 2; Vergrößerung 6 ×

Fig. 9. Tangentialer Längsschliff am Kelchoberrand; Vergrößerung 15 ×; Dünnschliff als Fotonegativ verwendet; die unregelmäßigen Umrisse der angeschnittenen Septen zeigen eine multitrabekuläre rhabdacanthen Mikrostruktur an

Fig. 10. Querschliff im Bereich zwischen den Querschliffen von Taf. XII, Fig. 1 und 2; Vergrößerung 7 ×; Dünnschliff als Fotonegativ verwendet; Demonstration der monacanthen Septenmikrostruktur im Dünnschliffbild

Fig. 11-12. Zwei Querschliffe der basalen Polyparregion; Vergrößerung 15 × (Fig. 11) und 8 × (Fig. 12); alle Skelettlumina sind subtabular; der Schliffabstand beträgt 4,5 mm.

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. XII, Fig. 1-6, Taf. XIII, Fig. 1-6.)



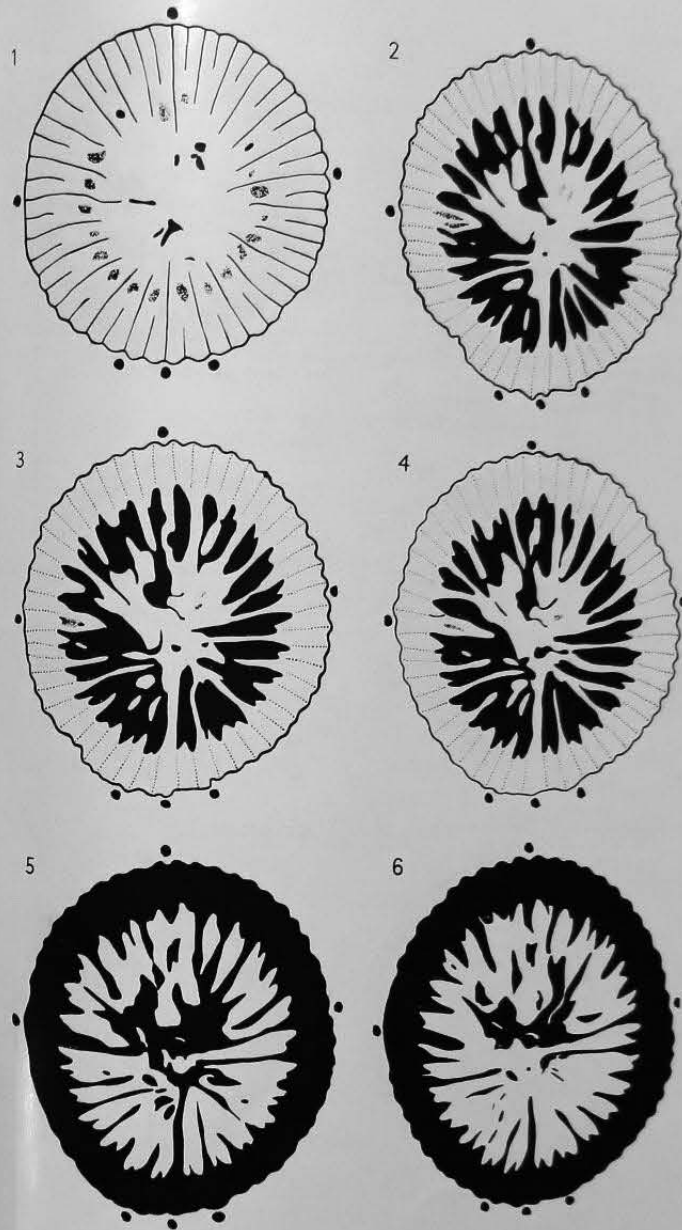
Tafel XII

*Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873)

Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 63., Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Fig. 1–6. Querschliffserie (Fortsetzung); Vergrößerung 6 × (Fig. 1) und 5 × (Fig. 2–6); subtabulare Skelettlamina schwarz in Fig. 1, punktiert in Fig. 2–4; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom zweiten basalen Querschliff (Taf. XI, Fig. 11) betragen 9,8 mm (Fig. 1), 14,1 mm (Fig. 2), 14,4 mm (Fig. 3), 14,7 mm (Fig. 4), 15,0 mm (Fig. 5) und 15,4 mm (Fig. 6).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. XI, Fig. 1–12, Taf. XIII, Fig. 1–6.)



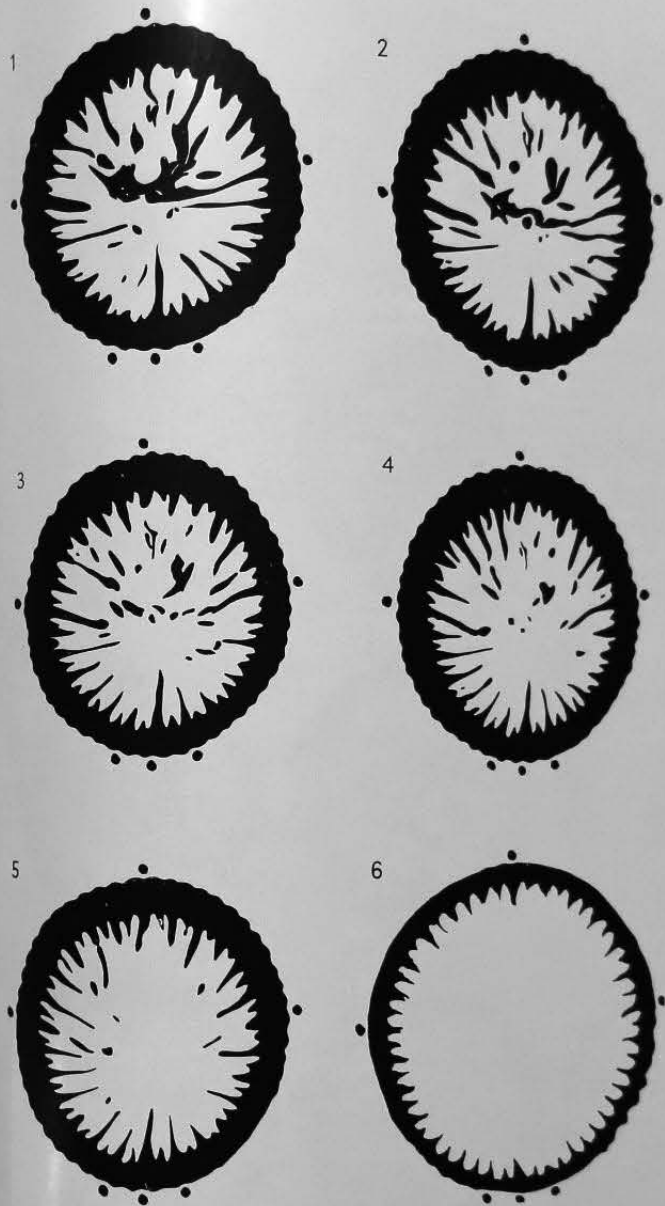
Tafel XIII

*Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873)

Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde; Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 63., Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Fig. 1–6. Querschliffserie (Fortsetzung); Vergrößerung  $4,5\times$  (Fig. 1–2) und  $4\times$  (Fig. 3–6); alle Skelettlamina sind supratubular; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom zweiten basalen Querschliff betragen 15,6 mm (Fig. 1), 15,9 mm (Fig. 2), 16,1 mm (Fig. 3), 16,3 mm (Fig. 4), 16,7 mm (Fig. 5) und 21,4 mm (Fig. 6).

(Weitere Abbildungen dieses Exemplars s. Taf. XI, Fig. 1–12, Taf. XII, Fig. 1–6.)



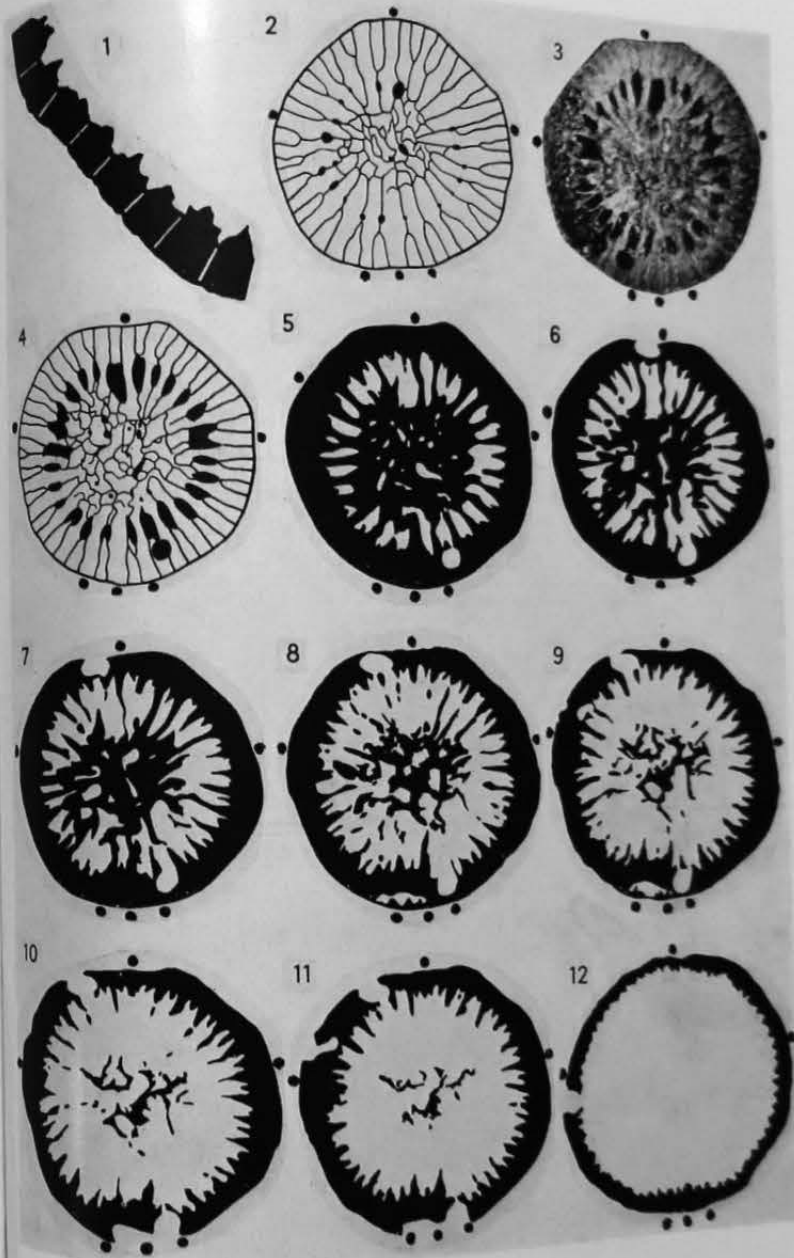
Tafel XIV

*Coelostylis duncanæ* nov. sp.

Holotypus: Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe von Brahlitz nördlich Bad Freienwalde; Coll. A. REMELE 1874 (Nr. X 4116, Zentrales Geologisches Institut, Berlin)

Fig. 1. Einzelne Septen mit rhabdacanther Mikrostruktur aus dem 4 mm unterhalb des Kelchberrands gelegenen Querschliff von Fig. 12; Vergrößerung 12 ×

Fig. 2–12. Querschliffserie; Vergrößerung 6 × (Fig. 2), 4,5 × (Fig. 3–5), 4 × (Fig. 6–11) und 3,5 × (Fig. 12); alle Skelettlumina von Fig. 2 sind subtabular; in Fig. 4 gehören alle und 3,5 × (Fig. 12); alle Skelettlumina von Fig. 2 sind subtabular; in Fig. 4 gehören alle und peripheren Interseptalräume und die zwei großen zentralen Lumina zum Kelch, während alle übrigen zentralen Skelettlumina bereits subtabular gelegen sind; in Fig. 5 liegend alle übrigen zentralen Skelettlumina subtabular unterhalb der Kelchbasis; alle gen lediglich neun der zentralen Skelettlumina subtabular; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Fig. 2) betragen 4,2 mm (Fig. 3–4), 4,8 mm (Fig. 5), 5,5 mm (Fig. 6), 5,8 mm (Fig. 7), 6,5 mm (Fig. 8), 7,0 mm (Fig. 9), 7,2 mm (Fig. 10), 7,4 mm (Fig. 11) und 11,6 mm (Fig. 12).





Tafel XV

*Coelostylis toernquisti* (LINDSTRÖM 1873)

Oberes Mittelordoviz (mittleres Caradoc), erratischer *Macrourus*-Kalk; Pleistozän-Geschiebe vom Stoltera-Kliff bei Warnemünde. Coll. D. WEYER 1968 (Nr. K. 62, Paläontologische Abteilung des Naturkunde-Museums der HUMBOLDT-Universität, Berlin)

Fig. 1. Seitenansicht des Polypars; Vergrößerung 2×

Fig. 2. Polyparskizze mit eingetragener Position der angefertigten sieben Querschliffe; Vergrößerung 2×

Fig. 3-5. Mediane Längsschliffserie im tieferen Kelchbereich zwischen den Querschliffen von Fig. 8 und 9; Vergrößerung 5×; die einzelnen einander parallelen Schnitte liegen im Querschliff von Fig. 9 links neben dem linken Gegenseptum — median im dritten Metaseptum des rechten Hauptquadranten (Fig. 3), mitten in den Interseptalräumen zwischen dem Gegenseptum und dem ersten Metaseptum des rechten Hauptquadranten und zwischen dem dritten und vierten Metaseptum des linken Gegenquadranten (Fig. 4) sowie nicht ganz median im ersten Metaseptum des rechten Hauptquadranten und unmittelbar rechts neben dem vierten Metaseptum des rechten Hauptquadranten (Fig. 5)

Fig. 6-13. Querschliffserie der Kelchregion; Vergrößerung 7× (Fig. 6-7), 5× (Fig. 8), 4,5× (Fig. 9-11) und 4× (Fig. 12-13); im Querschliff von Fig. 7, der in Fig. 6 seitenverkehrt fotografisch wiedergegeben ist, sind alle peripheren Interseptalräume supratubular, alle zentralen Skelettlumina dagegen subtabular; in Fig. 8 treten nur zwei kleine axiale subtabulare Hohlräume auf, während alle anderen Lumina ebenso wie die von Fig. 9-13 dem Kelch angehören; die Abstände der einzelnen Querschliffe vom basalen Querschliff (Fig. 6-7) betragen 2,0 mm (Fig. 8), 5,0 mm (Fig. 9), 5,4 mm (Fig. 10), 6,2 mm (Fig. 11), 7,0 mm (Fig. 12) und 8,9 mm (Fig. 13).

