

Revision des LUDWIG/KUNTH-Gesetzes zur Septeninsertion der Supraordo Rugosa (Anthozoa, Ordoviz—Perm)

Dieter WEYER

8 Abbildungen, 1 Tabelle, 8 Tafeln

Zusammenfassung

Das wichtigste Bauplan-Prinzip der Rugosa, der ontogenetische Wachstumsmodus ihres Septalapparats, wird in einem redefinierten LUDWIG/KUNTH-Gesetz dargestellt. Basis ist eine zum Teil neue morphogenetische Nomenklatur der Septen, deren Entstehungsweise prinzipiell bifurkat (Schizosepta) oder intercalat (Intrasepta) sein kann, was zuverlässig an den Septalfurchen der externen Archaeotheca gut erhaltener Polypare erkennbar wird. Die primäre phylogenetische Rugosa-Radiation im Oberordoviz zeigt zwei bisher unterschiedene Ordnungen, deren Meta- und Catasepta als Schizosepta vorliegen: die Stauriida (vermutlich Stammgruppe, mit antiseptalen Kleinsepten) und die Cystiphyllida (ohne antiseptale Kleinsepten); hinzu kommt – bisher unerkannt – als Schwesterngruppe eine Ordo Pholidophyllida mit Intrasepta (Addisepta und Kalasepta statt Groß- und Kleinsepten).

Summary

Revision of the LUDWIG-KUNTH law of septal insertion in the superorder Rugosa (Anthozoa, Ordovician—Permian)

The outstanding feature of the Rugosa, their ontogenetic mode of septal insertion, is redefined, based on a new morphogenetic nomenclature of septa. External furrows of the archaeotheca show septal increase either by bifurcation (schizosepta), or by intercalation (intrasepta). The primary phylogenetic radiation in the Late Ordovician comprises the two hitherto accepted orders characterized by schizosepta (metasepta, catasepta), the Stauriida (probably ancestral, with minor septa near antiseptum), and the Cystiphyllida (without antiseptal minor septa); but there exists an additional, completely neglected order Pholidophyllida as a sister group whose major and minor septa are intrasepta (here named addisepta and kalasepta).

Anschrift des Autors: Dr. Dieter Weyer, Löwestrasse 15, D-10249 Berlin, e-mail: dieter.weyer@t-online.de

1. Einleitung

Die heutige Supraordo Rugosa MILNE-EDWARDS & HAIME 1850 wurde von ihren Autoren als Subordo Zoantharia rugosa (mit 4 Familien) errichtet, und ihre Diagnose beginnt mit dem wichtigsten Satz: „Corallum simple or composite, with a septal apparatus never forming six distinct systems, as in all the preceding Zoantharia, but appearing to be derived from four primary elements“. Ein solcher tetramerer Bauplan (MILNE-EDWARDS 1857: 41) – wenig später Grundlage für das Taxon Subclassis Tetracorallia HAECKEL 1866 – war klar postuliert, aber nicht im Detail beschrieben und abgebildet. Die ersten ausführlichen und genauen Analysen verdanken wir LUDWIG (1862, 1865-1866) und kurz darauf KUNTH (1869b), vorzügliche Studien zu einer Zeit, als die Dünnschliff-Untersuchungstechnik noch nicht angewendet wurde (LUDWIG) oder (mit KUNTH) gerade erst begann.

Seitdem (und mit einigen schon verfügbaren Emendationen) ist dieses meist KUNTH'sches Gesetz genannte Prinzip der Rugosa-Septeninsertion/Ontogenie das wesentliche Kriterium zur Charakterisierung der paläozoischen Korallen-Gruppe Rugosa, ihr fundamentales Merkmal trotz aller bis heute noch anzutreffenden Fehler, Missdeutungen und Unzulänglichkeiten bei sämtlichen Autoren. Hier wird eine umfassende Revision vorgelegt, die bereits rein nomenklatorisch startet und den Namen LUDWIG/KUNTH-Gesetz verwendet, um die erstaunliche Pionierleistung von Rudolph [August Birminghamhold Sebastian] LUDWIG (1812-1880) zu würdigen, die auch Albrecht KUNTH (1842-1871) akzeptieren musste – wir wissen jetzt, dass beide Studien nicht völlig korrekt waren, jedoch mit reichen minutiösen Fakten den richtigen Weg zum Verständnis der spezifischen Rugosa-Morphologie wiesen, die leider bis in die Gegenwart vielfach noch fehlerhaft interpretiert wird. Ein Spiegel dieser fatalen Kenntnislage ist vielleicht die Notlösung in HILL (1981: Abb. 11), drei Varianten zur Rugosa-Septeninsertion vorzustellen (KUNTH model, VOLLBRECHT model, WEYER model), ohne sich für eine entscheiden zu können.

Das LUDWIG/KUNTH-Gesetz (in der hier revidierten, aber natürlich immer noch unvollständigen Version) definiert klar und eindeutig – ohne irgendwelche Übergänge – alle Vertreter des Taxon Rugosa (Synonyma: Tetracorallia HAECKEL 1866, Pteracorallia FRECH 1890) vom basalen Oberordoviz (unteres Caradoc) bis zum Ende des Perm (Dorashamian = Changhsingian). Gelegentliche Versuche, die Subordo Rugosa als polyphyletisch aufzugliedern und spezielle Formenkreise ihr gleichrangig zur Seite zu stellen, sind fast immer gescheitert; nur die Subordo Heterocorallia SCHINDEWOLF 1941 hat sich als wirklich separate Anthozoa-Gruppe erwiesen (wobei daran zu erinnern ist, dass ihre Vertreter um *Heterophyllia* McCoy 1849 schon seit MILNE-EDWARDS & HAIME 1850 und KUNTH 1869a gar nicht oder höchstens mit großem Vorbehalt zu den Rugosa gerechnet wurden).

Mesocorallia YU 1963 – als Ordo für zunächst zwei Gattungen (in erster Linie *Cystophrentis* YU 1931, ausführlicher beschrieben in YU 1934, Oberfamenne, daneben *Pycnactis* RYDER 1926, Wenlock) aufgestellt, später (YU et al. 1979) erweitert durch *Humboldtia* STUCKENBERG 1895, Obertournai. Die neue Ordnung sollte intermediär zwischen Rugosa und Scleractinia stehen und angeblich Metasepten-Insertionen zwischen dem Antiseptum und den beiden Antilateralsepten zeigen. Solche Baupläne hatte ja schon LUDWIG (1862, 1865) für seine Subclassis Pinnata postuliert, was dann LINDSTRÖM (1866) und KUNTH (1869b) korrigierten. Die scheinbar anomale, vom CARRUTHERS-Modell (1906: Abb. A1-7) abweichende *Pycnactis*-Ontogenese bei RYDER (1926: Abb. 1, erläutert auch in HUDSON 1936: 73) ist nicht eindeutig interpretierbar und wurde nie überprüft; OLIVER (1980: 152, Abb. 5b) hat eine alternative Deutung der kritischen Metasepten am Antiseptum versucht als lange Kleinsepten. Den Fall *Cystophrentis* haben zuerst PAPOYAN (1974) und dann RODRIGUEZ & LIAO (2003) analysiert – sie fanden keinen Beweis für das sogenannte Mesocorallia-Insertionsschema. Relativ wenige, nicht ausreichend dicht angefertigte Querschliffe eines Polypars sind in YU (1963: Abb. 2) ontogenetisch überinterpretiert, die Längenabstufung ihrer Großsepten innerhalb der Quadranten irrtümlich als Indikator der Insertionsfolge bewertet. Übrigens ist YU's Name ein invalides Homonym der Mesocorallia HAECKEL 1896.

?Subclassis nov., EASTON 1962 – Nur als vorläufige abstract-Mitteilung wurde erwogen, für das nomen dubium, noch niemals abgebildete und bisher nicht revidierte *Zaphrentis prona* MILNE-EDWARDS 1860 aus dem Visé (Meramec) von Spergen Hill, Indiana (USA) anhand der Syntypen eine neue Anthozoa-Unterklasse aufzustellen. Sie sollte eine Octocorallia-artige „striking octamer symmetry“ besitzen. Die ausführliche Publikation hat William Heyden EASTON (1916-1996) nicht mehr geschrieben, vermutlich, weil er später diese Interpretation aufgeben hatte. BASSLER (1950: 217) zitierte die Art in der Nähe von *Hapsiphyllum casedayi* (MILNE-EDWARDS 1860), das Milne-Edwards (1860: 340) zum Vergleich genannt hatte.

„neue Ordo“, WEYER (1972: 711) – von mir voreilig angekündigt als weitere selbständige, demnächst zu begründende neue Ordnung neben den Tabulata, Heliolitida, Scleractinia, Rugosa und Heterocorallia. Gemeint war die erst jetzt redefinierte Ordo Pholidophyllida WEDEKIND 1927 (mit ihren hier benannten Intrasepten), über die seitdem systematisch Daten gesammelt wurden. Heute soll sie besser noch innerhalb der Rugosa als Basiseinheit neben den Stauriida und Cystiphyllida verbleiben.

Subclassis Dividocorallia FEDOROWSKI 1991, Ordo Calyxcorallia FEDOROWSKI 1991 – Die Unterklasse umfasst als zweite Ordnung die Heterocorallia SCHINDEWOLF 1941; ihre Berechtigung hängt von der Bewertung der Calyxcorallia ab. Deren Vertreter sind aber auch als normale Rugosa beschrieben worden: *Scruttonia kunthi* (FRECH 1885) des Oberfamenne (BERKOWSKI 1997, 2002), *Pseudopetraia* SOSHKINA 1951 des Unterdevon (WEYER 1991). Reiche neue *Pseudopetraia*-Funde aus dem Eiflian von Marokko unterstützen die traditionelle, zuerst nur von HILL (1981: F425) vorsichtig angezweifelte Rugosa-Natur.

Numidiaphyllida SCRUTTON 1997 – Die Einordnung des Genus *Numidiaphyllum* FLÜGEL 1976 (oberes Mittelperm, Capitanian, Tunesien) in die Rugosa war von vornherein verfehlt, weil der Septalapparat keinerlei Rugosa-Merkmale besitzt. WENDT (1990) sah hier die erste Rugosa mit aragonitischem Skelett. Eine Neuuntersuchung (EZAKI 1997) führte dann zu einer Scleractinia-ähnlichen Deutung. Inzwischen sind weitere Hexacorallia-artige „Scleractiniomorpha“ aus dem Perm beschrieben (EZAKI 1998, 2000).

Das LUDWIG/KUNTH-Gesetz lässt eine Abstammung der mesozoisch-känozoischen Scleractinia von den Rugosa grundsätzlich nicht zu; es kann aus mathematisch-architektonischen Gründen keine Übergänge geben. Beide Anthozoa-Gruppen sind nicht verwandt, ein Standpunkt, der sich seit OLIVER (1980, 1981) jetzt allmählich durchgesetzt hat und in jüngsten Stammbaum-Darstellungen klar zum Ausdruck gebracht wird (SCRUTTON & CLARKSON 1991: Abb. 5, OLIVER 1996: Abb. 7, SCRUTTON 1997: Abb. 2), aber natürlich schon früher auch vertreten wurde (DUERDEN 1902a, BROWN 1915).

Die lange „selbstverständliche“ Meinung, Scleractinia seien die direkten Descendenten der Rugosa, war zuletzt hauptsächlich von SCHINDEWOLF (1942) und IL'INA (1983, 1984) begründet worden. Ihre Argumentation bezieht sich vor allem auf „Störungen des KUNTH'schen Gesetzes“ bei Plerophyllina des Oberperm als Anzeichen eines Überganges von der tetramer-serialen Septeninsertion der Rugosa zur hexamer-zyklischen Septeninsertion der Scleractinia. Keines ihrer angeführten Beispiele aber ist stichhaltig. SCHINDEWOLF und teilweise auch noch IL'INA (trotz ihrer generellen Akzeptanz üblicher Septenreduktionen im tieferen Kelch der Plerophyllina, 1977) glaubten irrtümlich, das ontogenetische Erscheinen von Septen aus Querschliffserien juveniler Stadien direkt ablesen zu können – das wurde durch meine krass abgewandelte Interpretation des „pentaphylloiden Ontogenese-Typs“ (WEYER 1972: Abb. 7) widerlegt, nachdem zuvor schon IL'INA (1965: 21, Abb. 17) nachgewiesen hatte, dass dem entscheidenden *Tachylasma*-Jugendstadium mit 5 Septen (angeblich ohne Antiseptum) sehr wohl noch frühere Stadien mit Antiseptum vorausgehen (teilweise mit dem Cardinaleptum zum „Axialeptum“ verbunden).

Bei den pentaphylloiden (oder nach FEDOROWSKI 1973 tachylasmatoiden) Jugendstadien handelt es sich nicht um das ontogenetische Erscheinen von Septen, sondern um das Gegenteil, ihr sekundäres Verschwinden (Reduktion) im unteren Kelch nach einer eindeutig früheren Insertion im oberen Kelch (Abb. 1). Beweisbar wird eine solche Deutungsumkehr durch (bei guter Erhaltung) sichtbare Anwachstrukturen innerhalb der verdickten Archaeotheca, vor allem aber durch deren externe Septalfurchen (Abb. 1/3). Deshalb hatte ich prinzipiell zwischen einer primären Calyx-Ontogenie und der sekundären Postcalyx-Ontogenie für das Rugosa-Polypar unterschieden (WEYER 2005).

Als markantes Beispiel für eine vom LUDWIG/KUNTH-Gesetz abweichende Insertion hatte SCHINDEWOLF (1942: 246, Abb. 85, rechter Hauptquadrant, zweites Metaseptum vor dem ersten erschienen) einen Fall bei *Tachylasma gracile* (SCHINDEWOLF 1940) genannt, den OLIVER (1980: 149, Abb. 4) dann als Missbildung deuten wollte. In Wahrheit liegt aber auch hier die unter Plerophyllina verbreitete Septenreduktion vor: das angeblich noch fehlende, verspätet inserierte erste Metaseptum ist nach Aussage der externen Archaeotheca-Septalfurchen längst vorhanden, war jedoch nur im oberen Kelch aktiv und verschwand im unteren Kelch in der dort zunehmend stärker stereoplasmatistisch verdickten Wand. IL'INA's Beispiele (1965: 30, 1983, 1984: Abb. 18), zumeist *Ufimia differentiatata* (IL'INA 1962) aus dem höchsten Oberperm (Dorashamian), die Abweichungen vom KUNTH'schen Gesetz zeigen sollen, basieren auf Beobachtungen in offenbar isolierten Querschliffen – OLIVER (1980: 150) lehnte diese „Ausnahmen“ als nicht erwiesen ab; wegen der Tragweite solcher Aussagen müsse eine wesentlich intensivere Untersuchung gefordert werden. Dazu hat inzwischen EZAKI (1989) nach Studien an derselben Art *Ufimia differentiatata* mitgeteilt, dass beobachtete „Anomalien“ vertikal nicht beständig sind.

Seit der überraschenden Entdeckung der hexameren, weitgehend Scleractinia-ähnlichen Supraordo Kilbuchophyllida SCRUTTON & CLARKSON 1991 im unteren Oberordoviz (mittleres Caradoc) von Schottland und Irland konnte sich der Blickwinkel wandeln (SCRUTTON 1993, SCRUTTON et al. 1998; Genus *Kilbuchophyllia* SCRUTTON & CLARKSON 1991 mit 2 Arten). Es ist nun noch selbstverständlicher, dass Rugosa und Scleractinia unabhängig voneinander aus sehr unterschiedlichen Gruppen von skelettlosen See-Anemonen entstanden sind, die leider nicht als Fossilien gefunden werden können und für immer anatomisch unbekannt bleiben. Das phylogenetische Schema von SCRUTTON & CLARKSON (1991: Abb. 5) erscheint völlig plausibel. Es ist vielleicht sogar möglich, dass weitere, bisher kaum erkannte

Hexacorallia-artige Anthozoa-Gruppen schon im Paläozoikum lebten, jedoch fehlt noch der Beweis in Form ausreichender morphologischer Studien. In Betracht kämen die Genera *Sumsarophyllum* LAVRUSEVICH 1971 und *Tjanshanophyllia* ERINA & KIM 1981 (mit merkwürdigen „Septen dritter Ordnung“) aus dem Oberordoviz (Ashgill) von Tadschikistan; letztere Gattung wurde primär sogar als Scleractinia (Fungiida) beschrieben. Ohne präzisere morphologische Analyse des Septalapparats lassen sich diese zwei Taxa aber vorerst leider nicht beurteilen.

Das untersuchte Korallen-Material wird in folgenden Institutionen aufbewahrt:

1. MNH Berlin – Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität, Berlin
2. BGR Berlin – Bundesanstalt für Geologie und Rohstoffe, Außenstelle Berlin (Sammlungen); vorher Zentrales Geologisches Institut Berlin, noch früher Preussische Geologische Landesanstalt Berlin.
3. GPIU Tübingen – Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen.
4. BA Freiberg – Geologisches Institut der Technischen Universität Bergakademie Freiberg (Geowissenschaftliche Sammlungen).

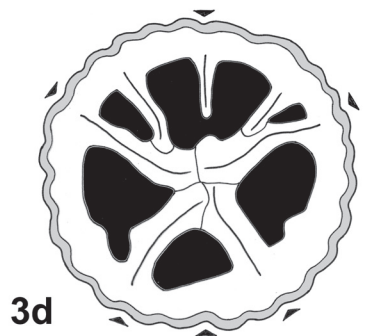
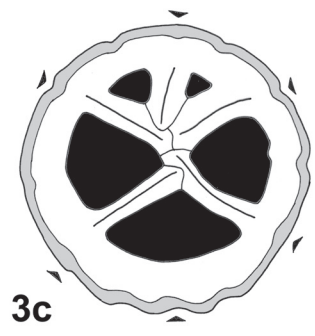
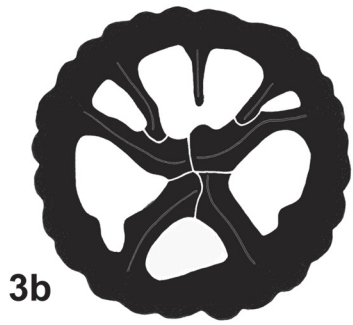
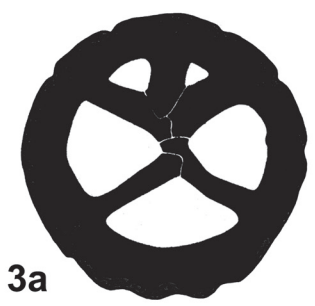
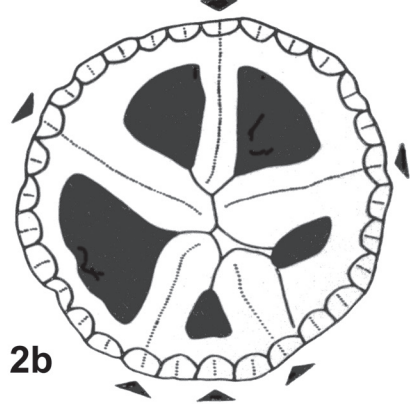
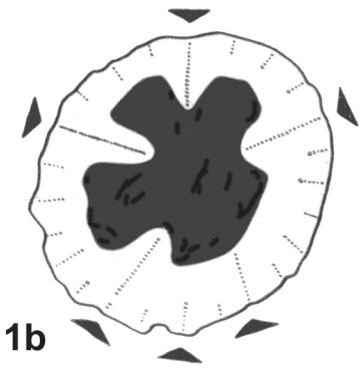
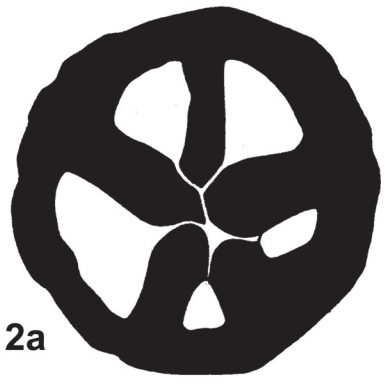
Folgende Abkürzungen sind verwendet:

n = Anzahl der Großsepten, N = Anzahl aller Septen (Groß- und Kleinsepten), D = Durchmesser, QS = Querschliiff, LS = Längsschliiff, R = Reststück.

Bei der Ausleihe des untersuchten Korallen-Materials halfen (zum Teil schon vor drei Jahrzehnten) Dr. Hermann JAEGER †, Berlin (1929-1992), Dr. Dieter KORN, Berlin, Prof. Dr. Jürgen KULLMANN, Tübingen, Dr. Wolfgang LINDERT, Berlin, Prof. Dr. Arno Hermann MÜLLER †, Freiberg (1916–2004), Dr. Hartmut SCHULZ, Tübingen, Henrik STÖHR, Tübingen. Diskussionen zum Septalapparat der Rugosa wurden geführt mit Dr. Tamara Gennad'evna IL'INA †, Moskau (1924–2003) und Dr. Stefan SCHRÖDER, Köln. Allen Genannten gilt mein herzlicher Dank.

2. Historisches

Das LUDWIG/KUNTH-Gesetz, meist KUNTH'sches Gesetz und nur einmal (nach der verbesserten Fassung) auch FAUROT-Gesetz genannt (ROBINSON 1917: 150), geht auf LUDWIG (1862, 1865-1866) zurück. Die bisherige Weiterentwicklung mit Korrekturen, Emendationen und Präzisierungen bleibt unvollendet, weil beispielsweise ein grundlegendes Problem wie die Frage der Protosepten-Anzahl (sechs oder vier) hier nicht behandelt werden kann und bewusst beiseite gelassen wird. Das ist sicher bedauerlich, aber andererseits praktikabel, denn auch ohne Kenntnis der frühesten larvalen Skelettstadien lassen sich verbesserte Aussagen zur Ontogenie des Rugosa-Septalapparats erzielen. Methodisch interessant sind hauptsächlich plesiomorphe Rugosa-Typen (solitär, Trichterkelch, deutliche longitudinale Archaeotheca-Septalfurchen), wie sie anfangs im Ordoviz dominieren; apomorph abgewandelte Formenkreise (Archaeotheca ohne Septalfurchen, ampleximorpher Septenbau, Kolonien, everte Kelchformen) zeigen bestimmte Zusammenhänge im Skelettbau weniger deutlich oder gar nicht mehr.



Gleichfalls unberücksichtigt sind die Septen „dritter (und vierter, fünfter) Ordnung“ vom *Iranophyllum*-Typ. Über ihre exakte Insertionsweise ist fast nichts bekannt; die einzigen etwas genaueren Studien (ROWETT & MINATO 1968, WEIDLICH & FLÜGEL 1995) geben noch keine ausreichende Auskunft über zugrunde liegende Gesetzmäßigkeiten. Anfangs waren sie nur aus dem Perm bekannt und damit kein ursprüngliches Rugosa-Merkmal: die im Cisuralian und Guadalupian der Tethys weit verbreiteten und diversen Taxa wurden traditionell (MINATO & KATO 1965, HILL 1981) als Wentzelellinae HUDSON 1958 zusammengefasst. Bis heute ist eine „horizontale“, nicht phylogenetische Klassifikation üblich (auch in der rangmäßig erhöhten Fassung als Subordo Wentzelellina DING, XU, CHEN, OUYANG, WANG & YAN in LIN et al. 1995). Später wurden solche oder ähnliche Formen allerdings auch aus älteren Horizonten bekannt, zunächst aus dem tieferen Oberkarbon (*Taisyakuphyllum* MINATO 1955, Bashkirian von Japan, = Taisyakuphyllinae KATO & MINATO 1975), dann sogar im Unterdevon (*Werneckelasma* PEDDER 1978, Pragian von Kanada) und Untersilur (*Idiophyllum* CAO 1975, Wenlock von China; HE & CHEN 1986, WANG & HE 1980). Selbst im Oberordoviz (Ashgill) von Tadzhikistan existierten mit *Sumsarophyllum* LAVRUSEVICH 1971 und *Tjanshanophyllia* ERINA & KIM 1981 schon Baupläne, die grob vergleichbare Septen „dritter Ordnung“ besitzen, aber so mangelhaft beschrieben sind, dass vorerst jegliche Deutung (Rugosa oder „Scleractiniomorpha“) zu unterbleiben hat. Offenbar verfügte bisher niemand über ausreichendes, vorzüglich erhaltenes Material, um eine genauere Analyse (Protosepten-Identifizierung, Ontogenie) dieser zusätzlichen Septen vom *Iranophyllum*-Typ vorzunehmen.

Ein völlig anderer Typus von Septen „dritter Ordnung“ sind die Hyposepten (WEYER 1980b, 1997 = Minisepten bei HILL 1981) – sie gehören offensichtlich bereits zum Standardbestand des Septalapparats bei den ältesten Ordoviz-Rugosa, etwa *Lambelasma dybowskii* (KALJO 1956) aus der estnischen Jõhvi-Stufe (unteres Caradoc), und gehen später vermutlich in vielen Entwicklungslinien verloren. Das ist allerdings manchmal kaum beweisbar, weil ihre Existenz einwandfrei nur an Polyparen mit Archaeotheca-Septalfurchen zu belegen ist. Möglicherweise treten sie auch bei longitudinal unberippten Formenkreisen auf in Form des Septentypus, den ich Meiosepten benannte (WEYER 1984a: 6). Falls es überhaupt erlaubt sein sollte, für Rugosa die Termini Exosepten und Entosepten rezenter Anthozoa (sensu POURTALÈS 1871) zu übernehmen, dann meines Erachtens nicht für die Kleinsepten, wie es DUERDEN (1902: 394) getan hatte, sondern nur für die Hyposepten (? = Meiosepten).

LUDWIG 1862 – Die Analysen des Septalapparats wurden nach Entfernung der „Epithek“ vorgenommen. Neben den Unterkarbon-Formen aus dem Ural (Abb. 3/1) ist eine angebliche Karbon-*Zaphrentis* aus Nordamerika (Abb. 2a-c) als besser

erhaltenes Vergleichsmaterial herangezogen; leider kann dieses verschollene Polypar nicht als morphologischer Typus für das Insertionsgesetz dienen, weil seine Daten (Fundort, Stratigraphie) zu ungenau waren. Für den Teil der Rugosa, die einen solchen pinnaten Modus der Septengenese besitzen, wurde die Unterklasse Hexactinia Pinnata LUDWIG 1862 aufgestellt (im Unterschied zu den Hexactinia Flabellata LUDWIG 1862** mit „fächerförmig“ angeordneten und einsetzenden Septen).

Das ontogenetische Erscheinen der Großsepten ist in dieser ersten Version des LUDWIG/KUNTH-Gesetzes gut dargestellt. Folgende Fehler sind zu vermerken: Angabe von 6 Wachstumspolen (die 2 nahe am Antiseptum existieren nicht – Korrektur KUNTH 1869b); Kleinsepten blieben weitgehend unberücksichtigt; Zeichnung und Beobachtungsweise sprechen scheinbar für eine intercalate Entstehungsweise, was nicht zutrifft.

LUDWIG 1865-1866 – Die Beobachtungen von 1862 werden ausgedehnt; weitere Schemata der Septeninsertion sind nach sorgfältigen Beobachtungen an Steinkernen und Polyparen mit entfernter „Epithek“ mitgeteilt (Abb. 3/2-6). Erste Rugosa-Septenformeln deuten sich an, indem bei fast allen Arten die primären Mesenterialfalten ermittelt wurden. Danach ist seine kuriose Systematik begründet, die praktisch niemand anerkannte, so dass die Publikation später (Antrag SCRUTTON 1969, Opinion 1971) taxonomisch auf dem Index zoologisch ungültiger Schriften steht. Der größte Teil des untersuchten Materials befand sich in LUDWIG's Privatsammlung, die definitiv verschollen ist; das trifft aber nicht für die Studie von 1862 zu, denn deren Ural-Korallen bewahrt das Geologisch-Paläontologische Institut der Universität Göttingen auf.

Die Fehler in der Darstellung des LUDWIG/KUNTH-Gesetzes sind dieselben wie 1862: wiederum werden 6 Wachstumspole postuliert, doch sind auch schon Formen dargestellt (Abb. 3/2,5), die (korrekterweise) nur 4 Insertionsstellen zeigten und wo nahe am Antiseptum keine Einschaltung neuer Septen stattfand; allein Großsepten werden gezählt; alle Zeichnungen zeigen intercalat entstandene Großsepten auf Grund der verwendeten Untersuchungstechnik; seine Systematik schließt neben dominant Rugosa noch Tabulata, Stromatoporoidea und Scleractinia ein.

**Fußnote:

Im Prinzip entspricht die Zweiteilung in Pinnata und Flabellata weitgehend dem, was spätere Autoren Rugosa mit zyklischer und mit serialer Kleinsepteninsertion nannten. Eine zyklische Kleinseptenentstehung hatte ich 1974 (entgegen HILL 1935: 505, Abb. 17B-C) grundsätzlich für Rugosa abgelehnt, was HILL (1981: F19) und SCRUTTON (1997: 181) akzeptierten. Der sogenannte zyklische oder zaphrentoide Insertionsmodus von Rugosa-Kleinsepten ist tatsächlich ein „Artefakt“ unserer Serienschliff-Betrachtungsweise und wird durch die Reduktion längst vorhandener Kleinsepten in der zweiten Phase der primären Calyx-Ontogenie bewirkt. Kurioserweise (und ohne historische Kenntnisse) hat GUDO (2001, 2002) die gleiche Zweiteilung erneut erfunden – seine vorgeschlagenen, taxonomisch unbrauchbaren Namen Seriales und Symmetricales sind klare Synonyma von LUDWIG's (1862) Pinnata und Flabellata.

KUNTH 1869b – Ausgangspunkt seiner Analyse war ein gut erhaltenes, heute noch in Berlin aufbewahrtes Polypar von „*Streptelasma* sp.“ (Abb. 4/2a-c) = *Dinophyllum involutum* LINDSTRÖM 1882 aus dem basalen Wenlock von Gotland. Das Exemplar lag zeitweilig in der Lehrsammlung, wurde dort um 1925 distal angeschliffen, so dass ich einen Querschliff (als Peel) anfertigen konnte, der natürlich die Revisionsbestimmung LINDSTRÖM’s (1896) bestätigte. Diese Koralle beziehungsweise diese Art wird hier noch einmal ausdrücklich als morpho-terminologischer Typus für das LUDWIG/KUNTH-Gesetz fixiert.

Die Termini Haupt-, Gegen-, Seitenseptum sind vorgeschlagen; SCHINDEWOLF (1930a), dem hier gefolgt wird, hat sie latinisiert, während HILL (1935) leider bei einer „British terminology“ verblieb. Septenformeln werden aufgestellt in einer ansprechenden Art und Weise, die dann SCHINDEWOLF und ich verwendeten (im Unterschied zur etwas schwerfälligen Nomenklatur bei HUDSON 1936). Das LUDWIG’sche Insertionschema ist wesentlich korrigiert, indem nur 4 primäre Septen anerkannt sind und eine Bildung neuer Septen in „Sextanten“ nahe am Antiseptum nicht nachweisbar war. Das neue Insertionsgesetz steht in scharfem Kontrast zur Septenbildung bei den Scleractinia nach MILNE-EDWARDS & HAIME (1848, 1857; Abb. 4/1).

Folgende Fehler müssen erwähnt werden: bei der Korrelation externer und interner Merkmale gab es Probleme, denn in Taf. 18/2 von 1869 sind die Lateralsepten falsch identifiziert; Kleinsepten wurden zwar (im Unterschied zu LUDWIG) berücksichtigt, doch ihre Insertionsfolge stimmt nicht (erst 1909 durch FAUROT korrigiert); in der

Abb. 2: Älteste Darstellung 1862 des LUDWIG/KUNTH-Gesetzes der Rugosa-Septeninsertion „*Zaphrentis* sp.“ – taxonomische Interpretation zweideutig: vielleicht *Enallophrentis simplex* (HALL 1843) aus dem Mitteldevon, oder sehr fraglich *Amplexizaphrentis?* sp. aus dem Unterkarbon.

„Kalk der Kohlen-Formation Nordamerika’s“ (ohne präzisere Daten zu Fundschicht und Fundort des offensichtlich von der Mineralien/Fossilien-Firma KRANTZ in Bonn gekauften Exemplars) = Mitteldevon?! oder Unterkarbon?? (Copie LUDWIG 1862: 204, Taf. 27/2,2a,2c).

In Betracht kämen im Sinne der Revision OLIVER’s (1993) in erster Linie wohl *Enallophrentis simplex* (HALL 1843) aus dem Givetian, eventuell auch noch *Metaxyphrentis prolifica* (BILLINGS 1858) aus dem Eiflian – beide aus dem Staat New York (USA). Sehr unwahrscheinlich erscheint mir die zunächst nahe liegende alternative Deutung als unterkarbonischer *Amplexizaphrentis?* sp.; dagegen spricht die hohe Septenzahl bei LUDWIG (1865: N = 108-116 bei D 23-25 mm), die bei Visé-Taxa wie *Amplexizaphrentis griffithi* (MILNE-EDWARDS & HAIME 1851) oder *Amplexizaphrentis enniskilleni* (MILNE-EDWARDS & HAIME 1851) bedeutend geringer bleibt (SUTHERLAND 1958, EASTON 1975 – N 72-86 bei D 20-40 mm).

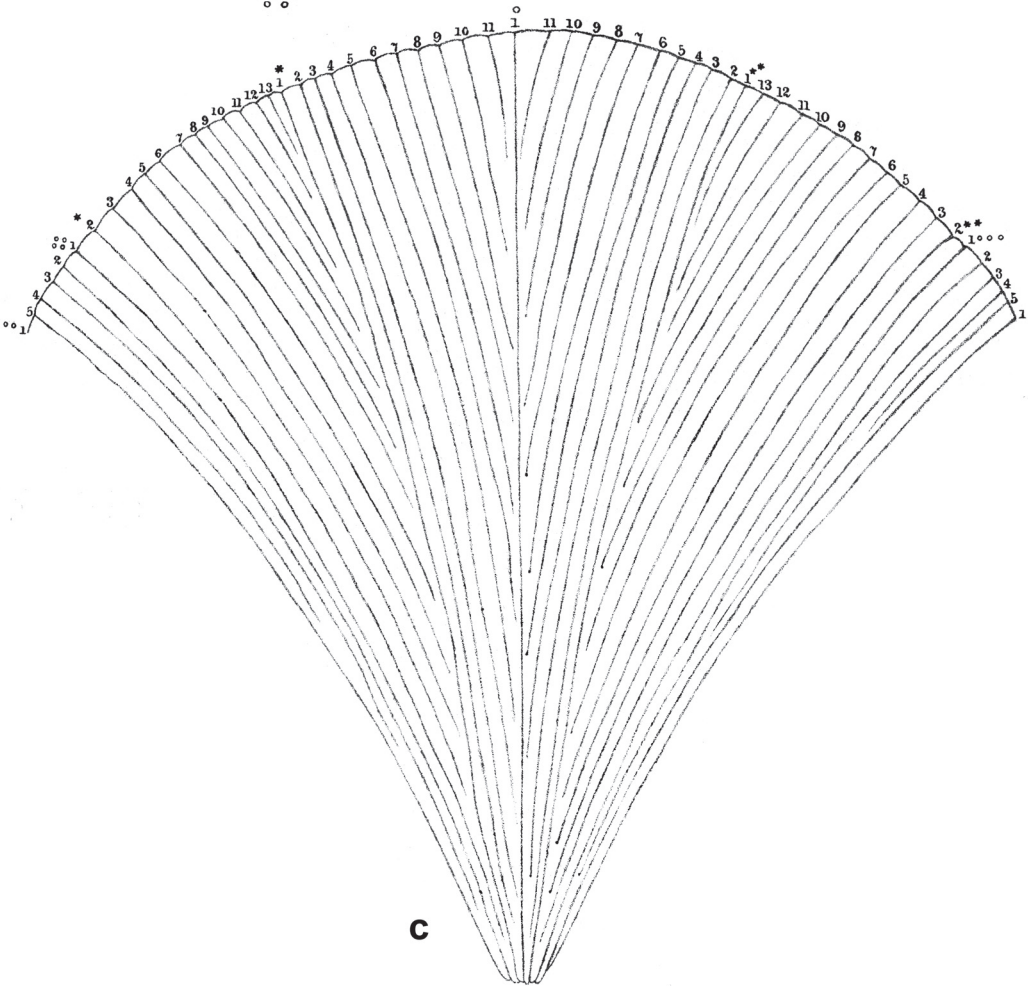
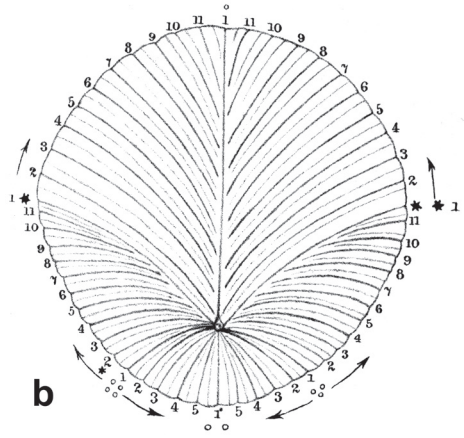
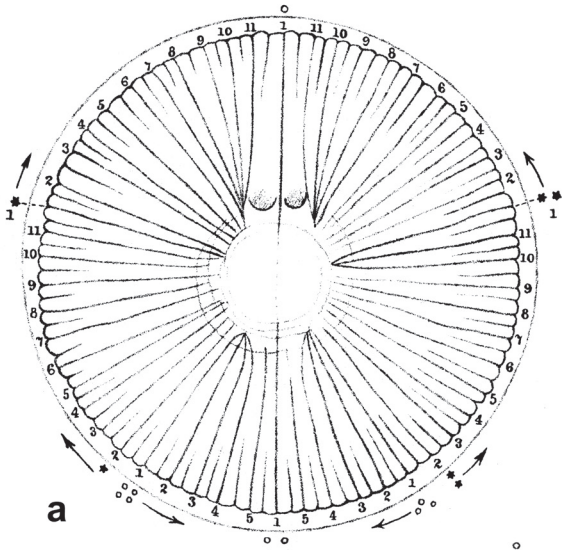
a. Kelchansicht (Groß- und Kleinsepten gezeichnet, aber nur Großsepten nummeriert), x3.

b. Polyparansicht von unten (Archaeotheca entfernt, Groß- und Kleinsepten gezeichnet, aber nur Großsepten nummeriert), x2.

c. abgerollte Wand des Polypars (ohne Archaeotheca, nur Großsepten gezeichnet), x2.

heutige Septenformeln: a,b) $\frac{11|11}{16|16}$ n 58, N 108, D 23-25 mm; c) $\frac{11|11}{18|18}$ n 62, N 116

Dieses Polypar war die wesentliche Beobachtungsgrundlage für LUDWIG’s Unterklasse Hexactinia Pinnata (1862) – es müsste eigentlich als „morphologischer Typus“ dienen, kommt dafür aber definitiv nicht mehr in Betracht, weil es verloren ging und seine mangelhaften, stratigraphisch sehr unsicheren Fundort-Daten keine Beschaffung eines zweifelsfreien Topotypus erlauben.



Regel wird eine Untersuchung an Polyparen mit entfernter Epithek bevorzugt, so dass neu gebildete Septen intercalat gezeichnet sind und ihr in Wahrheit bifurkater Entstehungsmodus nicht erkannt ist.

KUNTH's oft zitierte, manchmal (FAUROT 1909: Abb. 1, GROVE 1934: Abb. 2, SCHINDEWOLF 1942: Abb. 90) kopierte Abb. 1 ist nach den klaren Angaben im Text (p. 661) und nach dem in Berlin noch erhaltenen Originalschliff entgegen allem Augenschein zunächst keine schematische Zeichnung des Rugosa-Insertionsschemas, sondern der basisnahe Dünnschliff eines discoiden Polypars mit 180° Öffnungswinkel, nämlich *Palaeocyclus porpita* (LINNAEUS 1767) aus dem oberen Llandovery von Gotland. Die Darstellung entspricht demnach solchen Exemplaren, deren Epithek entfernt wurde.

Abb. 3: Beispiele weiterer LUDWIG-Analysen (1862, 1865) des Rugosa-Septalapparats und seiner Ontogenie (LUDWIG's Symbolik der notierten „Septenformeln“ wurde in seinem Text eindeutig erklärt, dürfte aber für Ausländer sprachlich schwer verständlich sein.

1862: nummeriert sind die Skelettelemente und nur die Großsepten, darunter 6 „Primär-Leisten“ = Protosepten.

1865: nummeriert sind die Mesenterien des Weichkörpers, mit 6 primären Mesenterien-Falten; Sternleisten = Großsepten, Kerbleisten = Kleinsepten.)

1. „*Cyathaxonia aperta* LUDWIG 1862“ = *Cyathoclisia (Clisaxophyllum?) aperta* (LUDWIG 1862)

„Spiriferen-Kalkstein, Hüttenplatz von Kiselowsk, Gouvernement Perm“ = Obertournai, Kizel/Kosva-Horizont des Ural (Russland) (Copie LUDWIG 1862: 212, Taf. 31/1c; interpretiert nach STUCKENBERG 1895: 88 und WEYER 2006).

Septeninsertion im Polyparwandbild nach Entfernung der „Epithek“ (Archaeotheca), x1. Kleinsepten wurden nicht gezeichnet (zum Vergleich dient LUDWIG's juveniler Querschliff von Taf. 31/1b mit n = 50 und N = 92 bei 10 mm D mit allein dargestellten Großsepten; dabei ist zu beachten, dass das letzte Septum jedes Quadranten damals als Kleinseptum gewertet war).

heutige Septenformel: $\frac{22|22}{26|27}$ n 101, N 194, D 44 mm.

2. „*Zaphrentis* sp.“ (taxonomisch nicht deutbar)

Fundsicht und Fundort unbekannt (eventuell nur Schema der Gattung *Zaphrentis*, die schon vorher anhand einer anderen Art – Abb. 2 – als typisches Beispiel der „Unterklasse Hexactinia Pinnata LUDWIG 1862“ diente) (Copie LUDWIG 1865: 144, Taf. 31/10).

Kelchansicht, Vergrößerung unbekannt.

An diesem Exemplar ist bemerkenswert, dass ein rein tetramerer Bauplan (ohne Insertion von Großsepten in den beiden Mesenterialfalten V und VI am Antiseptum) dargestellt wurde.

3. „*Hexorygmaphyllum multiradiatum* LUDWIG 1866“ (taxonomisch nicht deutbar)

Fundsicht und Fundort unbekannt, wahrscheinlich Mitteldevon der Eifel (Deutschland) (Copie LUDWIG 1866: 180, Taf. 45/2).

Kelchansicht, x2.

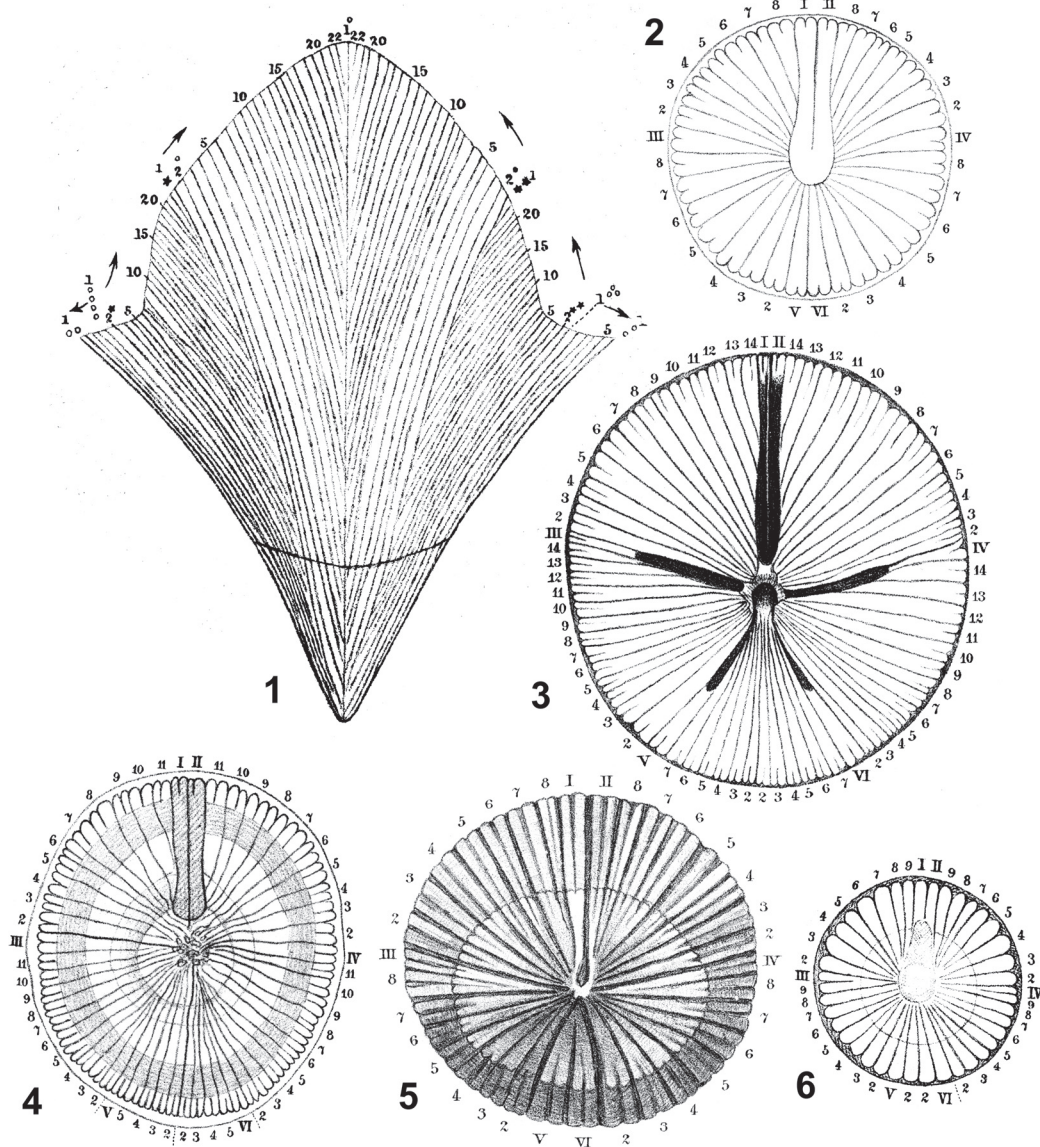
heutige Septenformel: $\frac{14|14}{21|21}$ n 74, N 140, D 27 mm

4. „*Zaphrentis concamerata* LUDWIG 1865“ = *Enallophrentis?* sp.

„Steinkohlenformation“, Charlestown, Clark County, Indiana (USA) = Givetian (interpretiert nach STUMM 1965: bekannte Lokalität der Falls of the Ohio, hier speziell Speeds Limestone und Beechwood Limestone; schon BASSLER 1950: 140 zitierte *Zaphrentis concamerata* für dieses Mitteldevon) (Copie LUDWIG 1865: 164, Taf. 37/1e). Früher wurden solche Formen oft zu *Heterophrentis* BILLINGS 1875 gestellt, was nach OLIVER (1993) heute nicht mehr möglich ist.

Kelchansicht, x2 (zur Septenanalyse wurde die Archaeotheca entfernt).

heutige Septenformel: $\frac{11|11}{16|16}$ n 58, N 108, D 21 mm



5. „*Zaphrentis profundeincisa* LUDWIG 1865” = *Oligophyllum* sp. ind.
 Unterdevon (wahrscheinlich Unter-Emsium, offenbar Oppershofen bei Butzbach, Rheinisches Schiefergebirge (Deutschland) (Copie LUDWIG 1865: 168, Taf. 41/1b; interpretiert nach WEYER 1973: 49).
 Kelch-Steinkern, x2 (korrekt ermittelter tetramerer Bauplan, da in den Mesenterialfalten V und VI am Antiseptum keine Großsepten-Insertion stattfindet).

heutige Septenformel: $\frac{8|8}{9|9}$ n 38, N 68, D 17-23 mm

6. ”*Zaphrentis lateaperta* LUDWIG 1865” (taxonomisch nicht deutbar)
 Wenlock Limestone, May Hill (England) (Copie LUDWIG 1865: 163, Taf. 32/6e).
 Kelchansicht, x2.

heutige Septenformel: $\frac{9|9}{10|10}$ n 42, N 76, D 13,5 mm

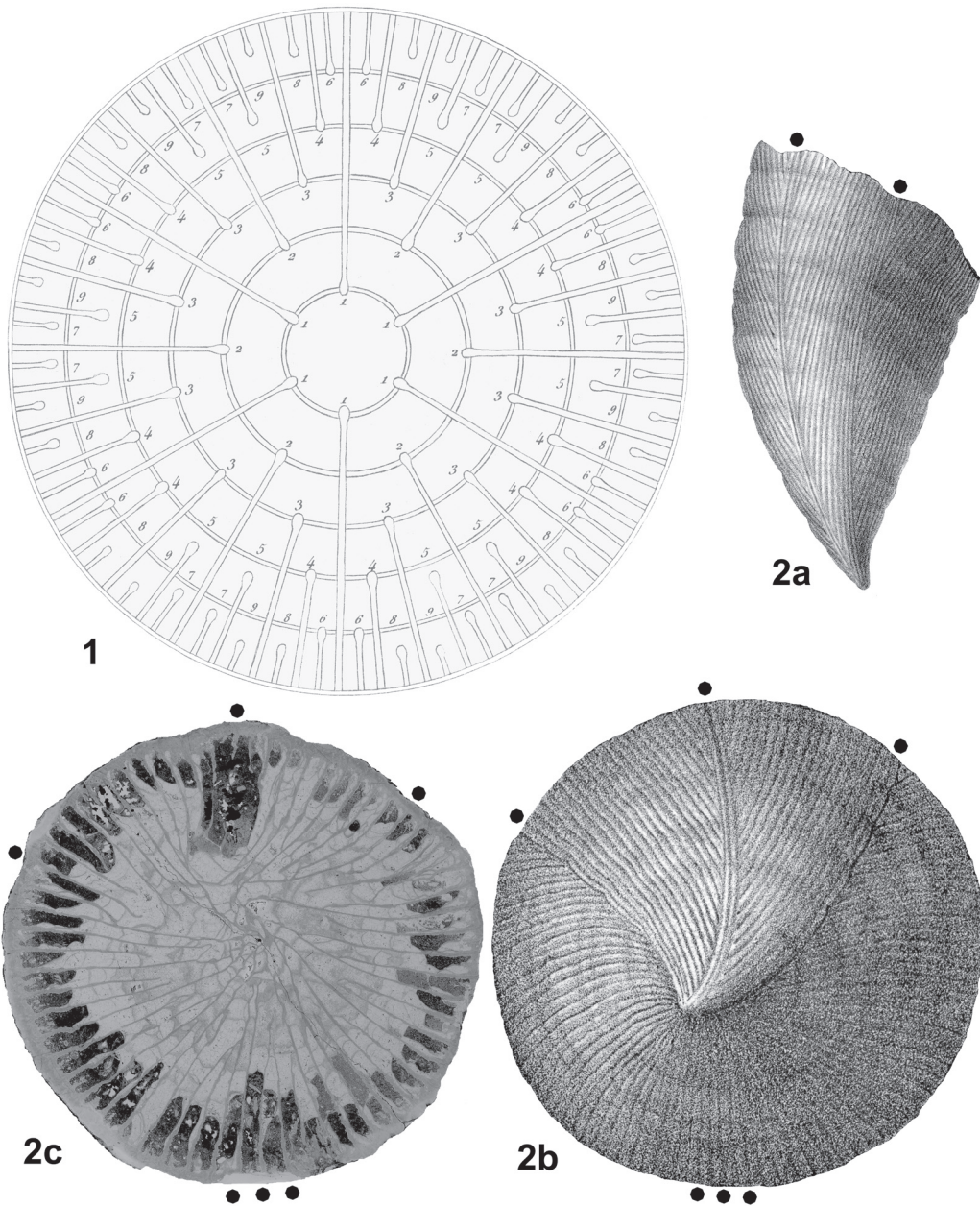


Abb. 4: Anthozoa-Septeninsertion

1. Schema der Scleractinia-Septeninsertion (Ordo Zoantharia, Subordo Zoantharia Sclerodermata = Madreporaria, Sectio Madreporaria Aporosa + Madreporaria Perforata) sensu MILNE-EDWARDS & HAIME 1848, 1850-1855, 1851, MILNE-EDWARDS 1857-1860.

Hexamerer Grundbauplan, Septen erster/zweiter/dritter/etc. Ordnung, Zyklen annähernd simultan gebildeter Septen (Copie MILNE-EDWARDS 1857: Taf. A5/3, auch in HILL 1935: Abb. 16 copiert).

FAUROT 1909 – Eine sorgfältige ontogenetische Untersuchung (Abb. 5/2) von *Cyathaxonia cornu* MICHELIN 1847 (wahrscheinlich aus dem Obertournai von Belgien) führte zur berechtigten Kritik an KUNTH (1869b) und stellte erstmals die richtige Insertionsfolge der Groß- und Kleinsepten dar (serial retro-alternierend genannt in WEYER 1974), die dann SCHINDEWOLF (1931) auch für „*Petraia* MÜNSTER 1839“ (= *Muenstraia* WEYER 2001) nachwies und die heute als Charakteristikum aller Rugosa gilt. Damit war gleichzeitig bewiesen, dass das letzte Septum jedes Quadranten immer ein Großseptum sein muss.

Fehlerhafte Vorstellungen bestanden bei der Deutung des contratingenten Kleinsepten-Baustils, wo die Verbindungsstelle zwischen Groß- und Kleinseptum für eine primäre Bifurcation und nicht für ein sekundäres Verschmelzen gehalten wurde. Deshalb musste zwangsläufig auch der Ursprung jedes Kleinseptums auf der cardinalen Seite des vorletzten Großseptums im Quadranten gesehen werden – das entspricht dem falschen, in der Natur nicht existenten Spaltsepten-Modell von VOLBRECHT (1928).

WEYER 1974 – Das LUDWIG/KUNTH-Gesetz wird von den Vorgängern (einschließlich FAUROT) übernommen und nur hinsichtlich der Entstehungsweise neuer Septen modifiziert. Metasepten und Kleinsepten der Rugosa entstehen distal am Kelchrand durch Bifurkation aus dem letzten Großseptum eines Quadranten. Zuerst wird in antiseptaler Richtung ein Kleinseptum abgespalten, das sich im Falle contratingenten Baustils später mit dem vorletzten Großseptum, nicht mit seinem „Mutterseptum“ verbindet. Danach wird in cardinaler Richtung ein neues Großseptum abgespalten, das bei weiterem Wachstum dann diesen Prozess seinerseits wiederholt. Diese Art der Septeninsertion lässt sich nicht in Querschliffserien, sondern nur extern auf der (möglichst) unversehrten Archaeotheca anhand ihrer sich immer wieder bifurkat teilenden Septalfurchen nachweisen.

2. „*Streptelasma* sp.“ = *Dinophyllum involutum* LINDSTRÖM 1882

Untersilur (basales Wenlock, unteres Sheinwoodian, Obere Visby-Mergel nach LINDSTRÖM 1896, NEUMAN & KERSHAW 1991: 77, 91), Insel Gotland, NNW-Küste (Schweden), coll. JAGOV, Mitte 19. Jahrhundert (Nr. MB.K.775., MNH Berlin) (a, b: Copie KUNTH 1869b: Taf. 18/1-2).

a. Seitenansicht (mit wie bei KUNTH 1869 markiertem Cardinal- und Lateralseptum), x1.

b. Basisansicht (mit korrekt identifizierten 6 Protosepten), x2.

c. neuer Querschliff (Peel) im Niveau der Kelchbasis, x2.

Septenformeln (c, b): $\frac{11|10}{19|21}$ n 65, N 122, D 33 mm; $\frac{10|11}{22|19}$ n 66, N 124, D 33,5 mm

Ansicht von oben

Das Polypar wird generell als „morpho-terminologisches“ Typusexemplar“ für das LUDWIG/KUNTH-Gesetz betrachtet; seine Neubestimmung als *Dinophyllum* geht bereits auf LINDSTRÖM (1896: 38) zurück.

Die Identifizierung der Protosepten-Furchen auf der Archaeotheca war von KUNTH teils richtig (Seitenansicht), teils falsch (Lateralsepten der Basisansicht) vorgenommen worden, was schon VOYNOVSKIY-KRIGER (1928: 102, 1929: 857) klarstellte.

Fehler dieser Version waren: Spaltsepten sind als alleiniger Bildungsmodus für Groß- und Kleinsepten angesehen, was hier revidiert wird anhand des bisher unbekanntes Bauplans der Pholidophyllida, den ich damals zwar schon beobachtete, aber nicht mehr für Rugosa halten wollte; die knappe Darstellung hatte oft mehr den Charakter einer vorläufigen Mitteilung (zu der noch eine ausführliche Beweisführung folgen sollte), doch trotzdem konnte HILL (1981: Abb. 11/3) eine völlig korrekte Interpretation zeichnen.

Ein Satz bei HILL (1981: F21, zitiert und bezweifelt in FEDOROWSKI 1991a: 414) darf wohl als Verwechslung gelten: „In both WEYER’s and VOLLBRECHT’s schemes, if the furrow next to the counter septum really is continuous, it would represent the sum of the curved proximal parts of successive major septal furrows“. Selbstverständlich muss es statt counter septum heißen: cardinal septum.

FEDOROWSKI (1991a) hat mein Insertionsmodell nur als eine mögliche Variante betrachtet und es in mancher Hinsicht abgelehnt. Die Kontroverse beginnt beim Wert der externen Septalfurchen, die phylogenetisch als „perhaps“ apomorph gelten sollen, weil direkt am äußersten Apex nur Anwachsruge auftreten – für mich stellen sie dagegen den im unteren Oberordoviz bei weitem dominierenden plesiomorphen Ausgangszustand der Rugosa dar nach dem septenfreien Larvalstadium, das tatsächlich noch keine Furchen trägt (Abb. 6). Die Existenz der Prototheca-Phase (sensu BERNARD 1904), ein „aseptal cup“, ist für Rugosa seit langem bekannt, bestens dokumentiert an der mitteldevonischen *Calceola sandalina* (LINNÉ 1771) (STOLARSKI 1993), von FEDOROWSKI (1997: 26) erneut diskutiert, aber zuerst an freigeätzten juvenilen Polyparen von „*Lambeophyllum profundum* (CONRAD 1843)“ aus dem basalen Oberordoviz (unteres Caradoc) (Familia Lambelasmataidae WEYER 1973) direkt beobachtet von BROWN (1909), dessen Abb. 1-5 keine Serienschliffbilder darstellen, sondern präparierte Kelche.

Die Behauptung FEDOROWSKI’s, Septalfurchen seien in der Frage der Septeninsertion unwichtig, trifft nicht zu; ich betrachte sie als den sichersten Hinweis für die Anlage neuer Septen unmittelbar am Kelchrand. Natürlich wird man normalerweise solche Rugosa, die ihre Archaeotheca-Septalfurchen apomorph verloren, also sekundär vereinfachte Formen, nicht für Fragen der Septeninsertion heranziehen (ebenso wenig wie ampleximorphe Gruppen bei anderen phylogenetischen Problemen). Mir sind keine Beispiele von „inconsistent appearance [of septal furrows]“ oder „weak connection [of contratingent minor septa] to septal furrows“ bekannt – das Gegenteil ist der Fall, eine absolut gesetzmäßige Verbindung von äußerer Septalfurche und innerem Septum vom Ordoviz bis zum Perm, oder in der Formulierung von SCRUTTON (1997: 181): „septal grooves normally provide a reliable guide to what is essentially the metaseptal and minor septal insertion sequence“. Für ein contratingentes Kleinseptum muss man sich erst daran gewöhnen, dass das mit ihm verbundene Großseptum nicht sein Vater, sondern der Großvater ist.

FEDOROWSKI glaubt auch, dass Septen nicht nur am Kelchoberrand, sondern gleichfalls im Kelchgrund zuerst entstehen können, beispielsweise bei den Diffingiina, deren oberste Kelchzone septenfrei sei. Sein Foto (1997: Taf. 2/3) zeigt dort jedoch schwache, trotzdem deutliche breite Septensockel, die noch keine echten Septen darstellen sollen und in einer etwas sophistisch anmutenden Betrachtungsweise als „foundations of septa“ (FEDOROWSKI 1986, = Vorstadien von Kleinsepten bei SCHOUPE & STACUL 1959, 1966: 31) und „septal wave“ (FEDOROWSKI & SANDO 1988: 30) bezeichnet sind, was diesen Strukturen aber ihren letztlich septalen Charakter nicht nehmen kann.

WEYER 1980b – Ein neuer Typ von Septen „dritter Ordnung“ wird als Hyposepten beschrieben (erneut 1997). Sie entstehen intercalat und lassen sich in der Regel nur extern an sehr schwachen Septalfurchen auf der Archaeotheca erkennen. Offensichtlich gehören sie bereits zum Standard-Septalapparat im Ordoviz und gehen – zumindest als Septen, nicht unbedingt auch als Tentakelkranz – später vielfach apomorph verloren.

Ein Fehler war, dass noch nicht auf andere, ebenfalls intercalate Septentypen unter Rugosa hingewiesen werden konnte, was erst hier geschieht, obwohl ich damals schon erste Nachweise an Pholidophyllida-Vertretern gefunden hatte.

In der Literatur gibt es noch viele sonstige Darstellungen des LUDWIG/KUNTH-Gesetzes, oft nur kopiert und knapp kommentiert, meistens (selbst in Lehrbüchern) leider inkorrekt oder zumindest unvollständig; nur eine kleine Auswahl kann hier erwähnt werden. DYBOWSKI (1873: 292, Taf. 1/6) zeichnete ein gutes Bild der Septalfurchen und bestimmte nur die Lateralsepten falsch, was später noch öfters wiederkehrt (YAKOVLEV 1910: Abb. 9, 1917: Abb. 2, JAEKEL 1918: Abb. 9, GRABAU 1922: Abb. 19). Beachtlich ist die elegante Darstellung (Abb. 5/1) der Septalfurchen von *Lophophyllidium* GRABAU 1928 aus dem Oberkarbon bei DUERDEN (1902: Abb. 9), fast komplett richtig mit lediglich einem kleinen „Schönheitsfehler“ aus heutiger Sicht (das letzte Septum jedes Quadranten wird als Kleinseptum dargestellt, gilt jetzt aber als Großseptum). VOYNOVSKIY-KRIGER (1928: Taf. 7/4-10) hat das Lateralseptum korrekt identifiziert, doch sind seine Skizzen klar falsch, weil die Kleinsepten weggelassen wurden; das muss auch für JEFFORDS (1942: Abb. 1) gesagt werden. Eine einwandfreie Skizze bietet SCHINDEWOLF (1930b: Abb. 16), doch fehlt hier der Bezug zu Metasepten und Kleinsepten intern im Polypar. VOLLBRECHT (1928) und BIRENHEIDE (1971: 506, Abb.5) gaben interessante Ideen (Abspaltungssepten), doch wurden die Kleinsepten falsch aus dem vorhergehenden Großseptum abgeleitet, ein Bauplan, der sich nie wirklich nachweisen ließ. HILL's (1981: Abb. 11) Schemata der diversen Insertionsmodelle (KUNTH, VOLLBRECHT, WEYER) vermitteln ein gelungenes Bild der bisherigen Vorstellungen zur Septen-Ontogenie der Rugosa.

3. Revidierte Fassung des LUDWIG/KUNTH-Gesetzes

Basis der vorzunehmenden Änderungen des Septen-Insertionsgesetzes sind in erster Linie Beobachtungen am externen Polypar, dessen Wand und Kelch vielfach vernachlässigt wurden seit Einführung der Dünnschliff-Präparation. Das bedeutet keine Rückkehr zum immerhin auch sehr erfolgreichen Arbeitsstil der Zeiten von Henri MILNE-EDWARDS (1800–1885) und Jules HAIME (1824–1856), sondern eine Kombination beider Methoden, die jede ihren Teil zur Aufklärung des anatomischen Baues beitragen können. Wer über gut erhaltenes Rugosa-Material verfügt, sollte immer bedenken, dass viel Wesentliches vom äußeren Merkmalsinventar nach der Schliffanfertigung zerstört ist und dann nachträglich nicht mehr analysiert werden kann. Wie sich mit relativ einfachen Mitteln ganz neue Seiten der Rugosa-Morphologie offenbaren, spricht meines Erachtens nur für einen solchen Wandel in der Untersuchungstechnik.

Ein wichtiger Unterschied zur Arbeitsweise etwa von LUDWIG und KUNTH besteht darin, dass hier die unversehrte, möglichst gut erhaltene Archaeotheca-Oberfläche gefordert wird. Nur dort lassen sich die später zu definierenden neuen Termini Schizoseptum und Intraseptum erkennen. Frühere Autoren bevorzugten verständlicherweise abgeriebene oder abgeschliffene Polypare, weil damals zur Aufklärung der Septen-Ontogenese meist nur nach dem Ort der Neu-Insertion (Lage der 4 Wachstumspole) und nach der zeitlichen Abfolge des Erscheinens neuer Septen gesucht, aber kaum die Frage nach der Art und Weise (Bifurkation oder Intercalation) gestellt wurde.

3.1. Stauriida-Beobachtungen

Dieser Ordo gehören die meisten Rugosa und auch der morpho-terminologische Typus für das LUDWIG/KUNTH-Gesetz an, *Dinophyllum involutum* LINDSTRÖM 1882 aus dem Untersilur (Abb. 4/2a-c); auf ihre Vertreter stützten sich alle Autoren zu Fragen der Septen-Ontogenie (speziell LUDWIG, KUNTH, FAUROT) und auch meine früheren Studien (1974). Die Beispiele von Taf. 1 sollen noch einmal den unverwechselbaren Habitus der Septalfurchen demonstrieren, die sich an den vier Wachstumspolen immer wieder bifurkat aufspalten und dadurch intern neue Groß- und Kleinsepten entstehen lassen. Neue Interseptalrippen, die intern den Interseptallumina entsprechen, schieben sich intercalat zwischen die älteren Rippen ein. Den umgekehrten Bauplan – mit intercalaten Septalfurchen und bifurkaten Interseptalrippen auf der externen Wand – trifft man bei „archaeothecaten“ Scleractinia (Genus *Flabellum* LESSON 1831) an (WEYER 1974: Abb. 5).

Dieser Rugosa-Bauplan startet im basalen Oberordoviz und findet sich unverändert absolut konstant noch bei den letzten ahermatypischen Plerophyllidae-Taxa des Dzhulfian und Dorashamian im Oberperm. Unter den zahlreichen Rugosa-Polyparen, die mir insgesamt vorgelegen haben, konnte ich nicht eine einzige Abweichung vom strikten LUDWIG/KUNTH-Gesetz feststellen, obwohl stets von neuem danach gesucht wurde. In vielen Entwicklungslinien geht die longitudinale Archaeotheca-Skulptur verloren; das kann nach Verjüngungserscheinungen schon an einem Polypar vorkommen. Die letzte Furche jedes Quadranten, von der pinnat die übrigen Furchen während des ontogenetischen Wachstums abzweigen, wirkt äußerlich wie ein einheitliches Septum, ist intern aber ein Kompositum aus den ersten Abschnitten vieler Großsepten. Das bestätigten einige wenige freigewitterte Kelche, die den direkten Vergleich von innerer und äußerer Kelchwand ermöglichten.

Die vertikalen Abstände der Bifurkationspunkte in den Septalfurchen variieren von beinahe gleichmäßiger Verteilung bis zum häufiger anzutreffenden, fast regulären Wechsel von kurzen und langen Abständen. Ob es als Ausnahme wirklich vorkommt,

dass die zweifache Aufspaltung eines Großseptums nach antiseptal (zum neuen Kleinseptum) und nach cardinal (zum neuen Großseptum) gleichzeitig stattfindet, möchte ich bezweifeln – in dem einen mitgeteilten Fall (FEDOROWSKI 1991a: Abb. 10) zeigt auch die linke Seite für meine Augen eindeutig ein „sequential increase of septal furrows“.

Zarte intercalate Hyposepten-Furchen auf der Archaeotheca (Taf. 1/1,5) sind nach bisherigen Erfahrungen in den verschiedensten taxonomischen Gruppen anzutreffen (? zuletzt noch einmal im Serpukhovian), besitzen aber offenbar keinen systematischen Wert etwa als Gattungskriterium. Als Beispiele für Art-Taxa mit und ohne Hyposepten seien nur die Genera *Lambelasma* WEYER 1973 (Oberordoviz) und *Schindewolfia* WEISSERMEL 1943 (Unterdevon) genannt. Perm-Taxa von *Calophyllum* DANA 1846 (Taf. 8, Abb. 8) mögen als Spezialfall für weitgehende Septenreduktionen im obersten Kelch dienen, von denen alle Proto-, Meta- und Catasepten betroffen sein können. Vorerst stehen jedoch noch zu wenig Daten zur Verfügung. Unklar ist zurzeit noch, ob ein uraltes, von LUDWIG (1865: Taf. 35/3a = *Oligophyllum*, Taf. 42/2d = *Adradosia*?) und KUNTH (1869b: Taf. 18/6) beobachtetes, seitdem nahezu vergessenes Merkmal – Punktreihen im oberen Kelch zwischen den Groß- und Kleinsepten – nicht vielleicht das interne Erscheinungsbild von Hyposepten darstellt, wie ich vermute. Im Bezug auf die 4 Rugosa-Wachstumspole soll noch einmal betont werden, dass dort (beiderseits vom Cardinaleptum und auf der antiseptalen Seite der Lateralsepten) markante Hyposepten-Furchen auftreten, die schon nahe an der Polyparspitze einsetzen und wesentlich älter sind als viele erst später bifurkat abgespaltene Groß- und Kleinsepten direkt neben ihnen.

3.2. Cystiphyllida-Beobachtungen

Zur Beurteilung der longitudinalen Wandstreifung stand in erster Linie eine gut erhaltene topotypische Population (mit oft partiell freigewitterten Kelchen) von *Cystiphyllum liljevalli* WEDEKIND 1927 aus dem oberen Llandovery von Gotland zur Verfügung (Taf. 2). Hier waren die typischen Rugosa-Merkmale (4 Wachstumspole, pinnate Septenanordnung) leicht erkennbar; die Furchen der Groß- und Kleinsepten vermehren sich durch Bifurkation. Zusätzlich treten schwache Hyposepten-Furchen auf, die WEDEKIND (1927) irrtümlich mit den *Pholidophyllum*-Doppelrippen verglich. Aussagen zum Fehlen der antiseptalen Kleinsepten sind mir leider nicht möglich.

Neu ist der eindeutige Nachweis von Hyposepten unter Cystiphyllida. Dort kannte man sie bisher nur von *Diplochone* FRECH 1886 (WEYER 1980b: 64, Taf. 7/1, 1997: Taf. 1/1), eine Gattung, deren systematische Stellung etwas umstritten ist (BIRENHEIDE 1974: 454). Meine damalige Vermutung, dass auch eine Zugehörigkeit zu den Streptelasmatina möglich sei, erscheint nun weniger begründet.

Unter sonstigen Cystiphyllida gab es bisher lediglich von *Goniophyllum* MILNE-EDWARDS & HAIME 1850 und *Araeopoma* LINDSTRÖM 1883 brauchbare Illustrationen

der externen Archaeotheca, aus denen der bifurkate Insertionstyp der Groß- und Kleinsepten ersichtlich wird: JOHANNESSEN (1993: Abb. 7A, 1995: Abb. 2A, 4D), WRIGHT (1997: Abb. 1N, 4C). Bei *Goniophyllum pyramidale* (HISINGER 1831) aus dem oberen Llandovery bis unteren Wenlock von Gotland hat WRIGHT (1997: 328, Abb. 1L) nach dem Erscheinungsbild im freien distalen Kelch notiert, dass Kleinsepten erst spät und durch Bifurkation eines Großseptums entstehen – das ist der alte Trugschluss über die sogenannte, in Wahrheit gar nicht existierende zaphrentoide oder zyklische Kleinsepten-Insertion vieler Rugosa. Das mitgeteilte vorzügliche Kelchbild zeigt meines Erachtens einen typischen contratingenten Baustil an; die angebliche Bifurkation ist real ein nachträgliches Zusammenwachsen. Tatsächlich entstand ein solches Kleinseptum durch Bifurkation aus einem Großseptum, aber nicht aus dem späteren Verwachsungspartner, sondern aus dem cardinal benachbarten, das im internen Kelchbild scheinbar keinerlei Beziehungen zu seinem contratingenten Nachbarpaar mehr bietet. Die wirkliche Insertion eines solchen Kleinseptums geschah viel früher und ist extern an den Archaeotheca-Furchen zu ermitteln; seine individuelle Geschichte bleibt danach in der postseptal verdickten Wand verborgen, bis diese stereoplasmatischen Skelettanlagerungen im distalen Kelch allmählich ausklingen.

Hinsichtlich des Fehlens der Kleinsepten am Antiseptum liegen keine eigenen Beobachtungen vor; hier wird sich ganz auf BIRENHEIDE (1964, 1974), JOHANNESSEN (1993) und WRIGHT (1997) verlassen. Zwingend ergibt sich die Notwendigkeit, künftig bei Vorlage entsprechender Erhaltungszustände mehr Material mit Einblick in den freien Kelch zu analysieren, damit unser Wissen über den zur Zeit noch stark vernachlässigten Cystiphyllida-Septalapparat zunimmt. Dessen Kleinsepten lassen sich oft kaum von den Großsepten trennen, wenn nur nahezu gleichartige Dornenreihen ausgebildet sind; trotzdem kann man auch bei diesen Taxa mitunter die Protosepten mit Hilfe der Wandstreifung feststellen. Das scheitert natürlich bei den vielen Formen, deren Archaeotheca nur noch Anwachsruge trägt. Im Prinzip besitzen Stauriida und Cystiphyllida fast den gleichen Septalapparat (Protosepten, Metasepten, Catasepten, Hyposepten, wobei Groß- und Kleinsepten fast immer Schizosepten darstellen) mit Ausnahme der antiseptalen Kleinsepten.

3.3. Pholidophyllida-Beobachtungen

Einige gegenwärtig (HILL 1981) als Tryplasmataidae ETHERIDGE 1907 und Palaeocyclidae DYBOWSKI 1873 klassifizierte, hauptsächlich silurische Genera unterscheiden sich krass von echten Cystiphyllida durch ihre besondere, bisher unbekannte beziehungsweise nicht im Detail analysierte Ausbildung der externen Archaeotheca-Septalfurchen. Diese geben zu erkennen, dass die Septen solcher Gattungen wie *Pholidophyllum* LINDSTRÖM 1871 und *Rhabdocyclus* LANG & SMITH

1939 nicht exakt den Großsepten und den Kleinsepten der Ordnungen Stauriida und Cystiphyllida entsprechen, sondern ontogenetisch völlig anders entstanden sind. Das zu erkennen setzt einen guten Erhaltungszustand voraus, wie ihn zum Beispiel das Silur der Insel Gotland mitunter bietet, und erfordert ein Studium der äußeren Polyparwand, denn im üblichen Querschliffbild werden die Unterschiede nicht sichtbar.

Ausgangspunkt war *Pholidophyllum hedstroemi* WEDEKIND 1927 (Taf. 6-7) mit seinen typischen „Doppelrippen“ (Terminus von QUENSTEDT 1879: 442). Trotz ständiger Verjüngungserscheinungen und wurzelartiger Auswüchse zeigt die Archaeotheca die charakteristischen vier Wachstumspole der Rugosa in der Regel sehr deutlich. Es fehlt aber die Bifurkation der Septalfurchen, so dass die letzte in jedem Quadranten ganz anders aussieht als bei den Stauriida. Sie ist nicht mehr eine zusammengesetzte, oft irrtümlich für das Lateralseptum angesehene Linie aus den Anfangsabschnitten aller neu gebildeten Großsepten, von der die älteren Groß- und Kleinsepten pinnat abzweigen. Stattdessen gabeln sich die Interseptalrippen bifurcat; die kräftige Septalfurche des letzten Großseptums setzt intercalat ein, war zuvor aber schon als schwache, Kleinsepten-artige Furche auf der Doppelrippe vorhanden. Die zarten Furchen der Doppelrippen starten danach gleichfalls intercalat zuerst auf der antiseptalen Seite (als künftiges Kleinseptum) und dann auf der cardinalen Seite als neues Großseptum, das anfangs (vor der nächsten Septeninsertion im Quadranten) üblicherweise noch wie ein Kleinseptum aussieht. Das Grundschema der Septeninsertion entspricht demnach dem LUDWIG/KUNTH-Gesetz bisheriger Fassung, das heißt in Ort und Reihenfolge der neuen Groß- und Kleinsepten, nicht aber im Modus der Septenbildung, wo Bifurkation gegen Intercalation steht.

Zu diesen Beobachtungen passte die Darstellung der Art bei QUENSTEDT (1879: Taf. 158/3-4, als *Cyathophyllum loveni* MILNE-EDWARDS & HAIME 1851 bestimmt) nicht, wo Schizosepta in Form bifurkater Septalfurchen zu sehen sind. Deshalb wurden die betreffenden Original Exemplare 1977 ausgeliehen und sind hier (Taf. 6/3-4) im Foto wiedergegeben. QUENSTEDT's Zeichner hatte einen Fehler begangen und die zweifelsfrei intercalaten Septalfurchen falsch dargestellt.

Derselbe Bauplan konnte dann noch besser (ohne Beeinträchtigungen durch rejuvenescence) an *Pholidophyllum pileolum* (QUENSTEDT 1879) festgestellt werden (Taf. 3-5). Diese Untersilur-Art von Gotland besitzt offenbar engste Beziehungen zu *Tryplasma primum* HILL 1936 und *Rhabdocyclus* aff. *transiens* (HILL 1936). Als Musterbeispiel mag Taf. 3/1 gelten; trotz leichter Korrosion überzeugt besonders das Cardinaleptum (Taf. 3/1a), wo die für Stauriida und Cystiphyllida bezeichnende markante, von der Jugend bis ins Alter durchgehende Interseptalrippe und die daran anschließende, sich immer wieder pinnat bifurkat aufspaltende Septalfurche zu beiden Seiten fehlen. An ihrer Stelle treten die durch intercalate Septalfurchen sich bifurkat teilenden Interseptalrippen hervor. Ähnliches (wenn auch schlechter erhalten) gilt für die antiseptale Seite der zwei Lateralsepten (Taf. 3/1b,1c). Schon in

LINDSTRÖM's exzellenter Abbildung (1883: Taf.8/20) sind die geschilderten intercalaten Septalfurchen gut zu sehen. An QUENSTEDT's Holotypus dagegen (Taf. 4/1), der 2007 ausgeliehen werden konnte, ist die Archaetheca meist zu stark abgerieben.

Die intercalate Einschaltungsweise der Groß- und Kleinsepten kommt weiterhin (nach eigenen Beobachtungen) vor bei *Stortophyllum concavum* WEDEKIND 1927 und *Holmophyllum holmi* WEDEKIND 1927, beide aus dem Silur von Gotland. Außerdem sammelte ich 2007 eine reiche Kollektion von *Pholidophyllum fastigiatum* (EICHWALD 1830) im Oberen Ludlow (oberes Ludfordian, Kudjape-Member der Kuressaare-Stufe, Fundort Kudjape in Kuressaare, Insel Saaremaa, Estland; erste Revision durch GORYANOV 1973) mit diesem Merkmal. Anderes ausreichend gut erhaltenes Material stand mir leider nicht zur Verfügung. Die Literatur bietet meines Wissens auch keine zusätzlichen Hinweise auf weitere Pholidophyllida-Vertreter in Form von Polypar-Fotos mit erkennbaren intercalaten Septalfurchen. Hilfskriterien, die möglicherweise ebenfalls ein Erkennen dieser eigenartigen Rugosa-Gruppe ermöglichen, werden unten diskutiert – es sind die unverwechselbaren Doppelrippen der Archaetheca und die kaum bekannten „Epithecalschuppen“ (LINDSTRÖM 1883).

Der Fall des Genus *Holmophyllum* WEDEKIND 1927 mag als warnendes Beispiel dienen, wie schwierig ein taxonomisches Urteil ist und wie sehr Homöomorphie täuschen kann. WEDEKIND (1927: 8) hatte offenbar eine glückliche Hand bei seiner Klassifikation, die *Holmophyllum* neben *Stortophyllum* WEDEKIND 1927 und *Pholidophyllum* LINDSTRÖM 1871 in eine Familia Pholidophyllidae WEDEKIND 1927 stellte; er vermerkte aber auch, dass die *Pholidophyllum* charakterisierenden Doppelrippen in dieser Entwicklungsreihe verloren gehen. OLIVER (1963) wollte das Genus – ohne Begründung – lieber in die Cystiphyllidae eingliedern. HILL (1981: F96, F105) dagegen bevorzugte eine separate Familia Holmophyllidae WANG 1947, weil (im Unterschied zu echten Cystiphyllidae) am Antiseptum wohl doch Kleinsepten vorkommen, was meine Präparate voll bestätigen.

3.4. Deskriptive und genetische Terminologie des Rugosa-Septalapparats

Die Terminologie der Rugosa-Septen verwendet zurzeit dominant rein beschreibende Begriffe – hauptsächlich Groß- und Kleinsepten (major and minor septa, CARRUTHERS 1908) oder auch noch Septen I., II., III. Ordnung (in kaum noch angebrachter Erinnerung an die von Scleractinia abgeleiteten Vorstellungen über Septenzyklen bei MILNE-EDWARDS & HAIME 1848) – und seltener wirklich morphogenetisch definierte Namen, die mit DUERDEN (1902, Proto-, Meta-, Ento-, Exosepten) begannen. Den leicht antiquierten Glossaren von HILL (1935, 1956: F245, 1981: F32) steht ein moderneres von SCRUTTON (1997: 182) zur Seite. Inzwischen hatte ich die Termini Hyposeptum und Meioseptum eingeführt (WEYER 1980b, 1984a). Bemerkenswert war der Vorschlag von EZAKI (1989, Cataseptum), konsequenter zwischen den zwei Nomenklaturen zu unterscheiden. Dieser Weg wird hier fortgesetzt, nachdem weitere, nur genetisch verständliche Septentypen entdeckt sind.

Angeblich ungeklärte Fragen über Rugosa ohne Kleinsepten oder Rugosa mit zyklischer Kleinsepten-Insertion sind heute eigentlich nicht mehr opportun. Ich kenne keine einzige Rugosa-Art, wo das Fehlen von Kleinsepten wirklich nachgewiesen ist; ein solches Merkmal wird stets nur vorgetäuscht durch caliculare Septenreduktion, und ein erforderliches Studium des distalen Kelchrandes könnte immer den primären Zustand mit normal inserierten Kleinsepten belegen. Natürlich ist die Beweisführung manchmal fast unmöglich bei Formenkreisen mit insgesamt extrem reduziertem Septalapparat (viele Cystiphyllida) und bei einer leider heute immer noch vielfach üblichen Vernachlässigung von Kelchstudien. In gleicher Weise ist das zyklische oder zaphrentoide späte Erscheinen von Kleinsepten nur als Phantom zu bewerten, das auf ein sekundäres Verschwinden schon angelegter Kleinsepten während der Calyx-Ontogenese zurückgeht – gut erhaltene Wandstrukturen können das bezeugen.

Nach den zwei grundverschiedenen Insertionsmodi neuer Rugosa-Septen – entweder (und meistens) durch Bifurkation oder durch Intercalation – sind zunächst zwei Grundtypen von Septen zu trennen: **Schizosepta** und **Intrasepta**. Zur Fixierung solcher Termini wird hier immer ein „morpho-terminologischer Typus“ festgelegt (Tab. 1). Zu den Schizosepta gehören die Metasepta (Großsepten) und Catasepta (Kleinsepten) der Stauriida und der Cystiphyllida. Die Intrasepta umfassen die 6 Protosepten aller Rugosa, die Addisepta (Großsepten) und Kalasepta (Kleinsepten) der Pholidophyllida, und die Hyposepta der Stauriida und Cystiphyllida.

Bei der Zuordnung der 6 Protosepten bestehen natürlich teilweise gewisse Zweifel, weil über ihre Entstehungsweise keine einheitliche Meinung existiert. Sicher ist eine Ansprache als Intrasepta für das Cardinaleptum und für das Antiseptum, die beide als erste entstanden und von keinem älteren Septum abgespalten sein können. Für die 2 Lateralsepten und die 2 Antilateralsepten kämen in Betracht entweder eine gleichfalls unabhängige, also intercalate Insertion, oder aber eine Abspaltung aus Cardinal- und Antiseptum, was man unter Umständen (aber nicht zwingend) aus dem Schema CARRUTHER'S (1906: Abb. 1-4) entnehmen kann. Der Übergang vom glattwandigen larvalen Prototheca-Stadium zur längsgefurchten Archaeotheca der Jugend und des Alters erfolgt nach den klaren Abbildungen von FEDOROWSKI (1991a: Abb. 1-5) ziemlich abrupt mit sofortigem Einsetzen von mehr als nur 6 Septen (ohne Chance, hier eine Bifurkation zu erkennen).

In der Literatur ist öfters der Terminus Spaltseptum (septal splitting) verwendet, allerdings fast nie in dem hier vertretenen Sinne (Bifurkation der externen Archaeotheca-Septalfurchen am distalen Kelchrand), dem wohl nur BIRENHEIDE (1965: 31, Abspaltungs-Septen; 1969: 63) nahekam. Seine Ideen sind heftig kritisiert worden (SCHINDEWOLF 1967, SCHOUPPÉ & STACUL 1968), in der Mesenterien-Frage sicher zu Recht, nicht aber hinsichtlich der Abspaltungs-Septen, wo BIRENHEIDE weitgehend zuzustimmen ist (WEYER 1980a: 11). Er sah (1969: 64) den Ort der Septen-Abspaltung korrekterweise „direkt an oder gar in der Epithek“ und notierte schon, dass man Abspaltungs-Septen im Schliff kaum sicher nachweisen könne; sein Fehler war nur, dass er angeätzte Polypare bevorzugte und Kleinsepten vom antiseptal vorangehenden Großseptum ableitete (nach Art des VOLLBRECHT-Modells 1928, das im Prinzip auch schon FAUROT 1909 vertreten hatte).

Merkwürdigerweise schrieben SCHOUPPÉ & STACUL (1968: 59) über die Aussenfläche der Rugosa-Epithek (am Beispiel von KUNTH 1869b: Taf. 18/1-2): „hier fließen die dem Septenverlauf entsprechenden Furchen ineinander, so daß im ersten Augenblick eine 'Abspaltung' im Sinne BIRENHEIDE'S herausgelesen werden könnte“ [eine meines Erachtens absolut korrekte Feststellung, die damals leider noch nicht wahr sein durfte]. Dann aber lehnten sie die Septalfurchen als „lediglich durchgepaustes Abbild“ für sichere Aussagen über die wahren Verhältnisse im Bereich der Septenneubildung ab; dazu müsse erst die Epithek entfernt werden. Dieser Irrtum ist mir unverständlich, denn ich sehe umgekehrt den entscheidenden Wert der bifurkaten Septalfurchen am deutlichsten außen auf der komplett erhaltenen und am Distalrand noch hauchdünnen Wand, deren Entfernung schnell wesentliche Zusammenhänge unsichtbar macht.

Metasepten sind Großsepten jedes Quadranten, die auf der cardinalen Seite des vorherigen Großseptums am Kelchoberrand durch Bifurkation gebildet werden und bei weiterem Wachstum zuerst auf der antiseptalen Seite ein neues Cataseptum und dann auf der cardinalen Seite ein neues Metaseptum – ebenfalls durch Bifurkation – entstehen lassen. Der bifurkate Modus lässt sich einwandfrei fast immer nur extern auf der nicht korrodierten Archaeotheca anhand der Septalfurchen erkennen; Taxa, denen diese longitudinale Wandstreifung apomorph fehlt, müssen nach anderen, meist verfügbaren Kriterien beurteilt werden – in der Regel fällt es nicht schwer (vor allem bei solitären Formenkreisen), ihre Stauriida/Cystiphyllida-Zugehörigkeit zu ermitteln. Probleme bestehen lediglich bei einigen sogenannten Tryplasmataceae/Palaeocyclidae/Holmophyllidae (sensu HILL 1981), wo ich bereits früher mehrere Ordoviz-Gattungen/Arten zu den Calostylina versetzen konnte (*Primitophyllum* KALJO 1956, *Neotryplasma* KALJO 1957, *Estonielasma* WEYER 1973), und speziell bei cerioiden Kolonien.

Catasepten, die Kleinsepten der Stauriida und Cystiphyllida, entstehen am Kelchoberrand durch Bifurkation auf der antiseptalen Seite des letzten Metaseptums der Quadranten und werden selbst nicht Ausgangspunkt neuer Septen. Dabei wird vorerst von den Septen „dritter Ordnung“ des *Iranophyllum*-Typs abgesehen, über deren Bildungsweise noch keine ausreichenden Kenntnisse vorliegen. Weiterhin unberücksichtigt bleibt auch die spezielle Differenzierung als Diplosepten (WEYER 1980b), die Kleinsepten ebenfalls betreffen kann (WEYER 1997: Abb. 1-2), wo jedoch immer die Einheit als eigentlich ein Septum durch nur eine externe Archaeotheca-Septalfurche bewahrt bleibt. Zwangsläufig ist das letzte Septum in jedem Rugosa-Quadranten (Stauriida, Cystiphyllida) nie ein Cataseptum, sondern immer ein Metaseptum. Problematisch bleiben lediglich die zwei antiseptalen, oft besonders lang und zur Triade ausgebildeten Kleinsepten, deren Herkunft aus den von manchen Autoren nicht als Protosepten anerkannten Antilateralsepten unbewiesen ist. Bei der Festlegung eines morpho-terminologischen Typus wurde nicht das vom Autor des Terminus (EZAKI 1989) direkt untersuchte Oberperm-Material aus dem Iran, also beispielsweise *Pentamplexus leptoconicus* (ABICH 1878) beachtet, sondern bewusst (und hoffentlich ohne Sinnverschiebung) die altbekannte *Cyathaxonia cornu* MICHELIN 1847 gewählt, an der FAUROT (1909) erstmals die retro-alternierende Großsepten/Kleinsepten-Insertion der Rugosa ermittelte.

Hyosepten kommen nur bei Stauriida und Cystiphyllida vor, gehören vom Anfang an (bei den primitivsten Ordoviz-Formen) zum Standard-Septalapparat der Rugosa und sind taxonomisch ungemein divers verteilt. Sie entstehen (eventuell als Exosepten im Sinne rezenter Scleractinia?) intercalat – nicht bifurkat – unmittelbar nach der Anlage neuer Metasepten und Catasepten in Position I und II (sensu SUTHERLAND 1965) in serialer Reihenfolge (WEYER 1997: Abb. 4) mit Ausnahme

Tabelle 1

Septa der Supraordo Rugosa (Insertion tetramer-serial, keine "Zyklen" nach Scleractinia-Art)		
Morphographische Nomenklatur	Morphogenetische Nomenklatur Stauriida + Cystiphyllida	Pholidophyllida
Großsepten major septa	°Protoseptia (Duerden 1902) - 6 (?4) *Metaseptia (Duerden 1902)	°Protoseptia - 6 (?4) °Addiseptia (nov.)
Kleinsepten minor septa	*Cataseptia (Ezaki 1989)	°Kalaseptia (nov.)
Septen 3. Ordnung third order septa	°Hyposeptia (Weyer 1980)	---
* = Schizoseptia (nov.), ° = Intraseptia (nov.)		
Morpho-terminologischer Typus (hier designiert): Protoseptum <i>Lophophyllidium proliferum</i> (McChesney 1860), Oberkarbon Metaseptum <i>Lophophyllidium proliferum</i> (McChesney 1860), Oberkarbon Cataseptum <i>Cyathaxonia cornu</i> Michelin 1847), Tourmai Hyposeptum <i>Stereolasma rectum</i> (Hall 1843), Givet Addiseptum <i>Pholidophyllum pileolum</i> (Quenstedt 1879), Llandoverly Kalaseptum <i>Pholidophyllum pileolum</i> (Quenstedt 1879), Llandoverly Schizoseptum <i>Dinophyllum involutum</i> Lindström 1882, Wenlock Intraseptum <i>Pholidophyllum pileolum</i> (Quenstedt 1879), Llandoverly		

der vier Wachstumspole, wo die vier ältesten Hyposepten direkt beidseitig neben dem Cardinaleptum und antiseptal neben den zwei Lateralsepten liegen, was eigentlich dem „KUNTH’schen Gesetz“ (alte Fassung) widerspricht. Ihr geologisch späteres Fehlen als Septalfurchen muss nicht unbedingt bedeuten, dass auch der zugehörige Tentakelkranz der Oralscheibe verloren ging. Für apomorphe Rugosa ohne Archaeotheca-Septalfurchen ist ein Nachweis kaum möglich; vielleicht, aber keineswegs erwiesenermaßen kann man sie dort als Meiosepten (WEYER 1984a) und in den von LUDWIG (1865) und KUNTH (1869b) mitgeteilten, danach beinahe vergessenen interseptalen Grübchen/Dornen-Reihen wiederfinden. Die besten Schliffpräparate mit auch innerhalb des Kelchs (allerdings nur unmittelbar am Distalrand) aktiven, dann während der Calyx-Ontogenese reduzierten (und in der Wand verborgenen) winzigen Hyposepten hat *Holophragma calceoloides* (LINDSTRÖM 1866) aus dem Llandovery von Gotland geliefert (WEYER 1997: Abb. 1). Leider fehlen noch immer ausreichende Beobachtungen an Oberkarbon/Perm-Taxa, um schon jetzt definitiv festzustellen, dass sie keine Hyposepten mehr erwarben.

Addisepten sind die nicht durch Bifurkation, sondern intercalat gebildeten Großsepten der Pholidophyllida; Ort und Reihenfolge der Insertionen in den Quadranten unterscheiden sich nicht von den Metasepten, allein der Bildungsmodus ist verschieden. Das lässt sich im Prinzip nur an den externen Septalfurchen der Archaeotheca ermitteln. Nach seinem Erscheinen auf der cardinalen Seite des letzten Addiseptums in einem Quadranten entstehen neben diesem neuen Addiseptum im weiteren Verlauf der Ontogenie noch zweimal neue Septen (ohne bifurkate Beziehung), zuerst auf der antiseptalen Seite ein intercalates Kalaseptum, und dann auf der cardinalen Seite das nächste Addiseptum, bei dem sich derselbe Wachstumsprozess wiederholt. Dringend erforderlich wären Studien an kolonialen Formenkreisen, um zu klären, ob Genera wie *Xiphelasma* SMITH & LANG 1931, *Nipponophyllum* SUGIYAMA 1940 und *Wenlockia* KATO 1966 diesen Septentyp besitzen und wirklich zu den Pholidophyllida gehören.

Kalasepten stellen die Kleinsepten der Pholidophyllida dar und werden im Unterschied zu den Catasepten der Stauriida/Cystiphyllida durch Intercalation gebildet; sonst sind auch hier Entstehungsort und Erscheinungsreihenfolge neuer Septen identisch (retroserial in jedem Quadranten, nur auf der antiseptalen Seite des letzten Addiseptums). Zu beiden Seiten des Antiseptums treten sie gleichfalls auf (und sind nicht nach Art der Cystiphyllida reduziert). Bisher wurde keine Tendenz zur Bildung eines contraclinen/contratingenten Bauplans (und des damit normalerweise verbundenen bifurmen Tabulariums der Stauriida) beobachtet. Nach bisherigem Wissen besitzen Pholidophyllida keine weiteren Septentypen (Hyposepten, „Septen dritter Ordnung“ des *Iranophyllum*-Typ); neben einem Kalaseptum werden keine anderen Septen mehr inseriert. Extern auf der Archaeotheca fallen sie oft, aber leider nicht immer durch markant schwächere Septalfurchen auf (Doppelrippen-Typ von *Pholidophyllum*).

3.5. Neufassung des Septen-Insertionsgesetzes der Rugosa

Die folgenden Regeln, die das Erscheinen neuer Septen während des ontogenetischen Wachstums kontrollieren, sind im Prinzip allgemeingültig, erfassen aber einige Sonderfälle (Septen "dritter und höherer Ordnung vom *Iranophyllum*-Typ", Ordoviz-Perm) innerhalb der Supraordo Rugosa aus unzureichender Kenntnis noch nicht und lassen das offene Problem der Protosepten-Anzahl vorerst unberücksichtigt. Außerdem werden nur plesiomorphe solitäre Formenkreise mit non-everten Kelchen als Normalfall betrachtet, von dem alle speziellen und späteren Weiterentwicklungen ableitbar erscheinen (Koloniebildung, Verlust der externen Archaeotheca-Septalfurchen, everter Kelch, ampleximorpher Bau, Reduktion des Prototheca-Larvalstadiums und Anheftung mit Basalplatte). Damit sind selbstverständlich künftige Emendationen vorprogrammiert.

Die Unterschiede zum LUDWIG/KUNTH-Gesetz in bisheriger Formulierung (etwa KUNTH 1869b und FAUROT 1909) betreffen die Fragestellung zum Erscheinen neuer Septen – nicht nur das schon früher korrekt beantwortete "wo?" (Wachstumspole) und "wann?" (Reihenfolge), sondern auch das "wie?" (Herkunft durch Bifurkation oder Intercalation) sind zu ermitteln.

- Rugosa besitzen am Kelchrand 4 Wachstumspole (tetramerer Bauplan); neue Septen (Groß- und Kleinsepten) nach den 6 (oder ? 4) Protosepten werden nur beiderseits vom Cardinaleptum und auf der antiseptalen Seite der beiden Lateralsepten inseriert.
- in jedem dieser Quadranten erscheinen die Septen serial (was zur pinnaten Anordnung der externen Archaeotheca-Septalfurchen führt) und retroalternierend; das heißt: neben dem letzten Septum, das immer ein Großseptum ist, wird zuerst auf der antiseptalen Seite ein neues Kleinseptum und dann auf der cardinalen Seite ein neues Großseptum inseriert, das denselben Prozess bei weiterem Wachstum wiederholt.
- ein Teil der Rugosa-Septen sind Schizosepta; sie entstehen durch bifurkate Teilung des jeweils letzten Großseptums im Quadranten, was extern an den sich gabelnden Septalfurchen und den intercalaten Interseptalrippen erkennbar ist. Auf solche Weise gebildete Spaltsepten nach cardinal sind Metasepten (Großsepten); jene nach antiseptal sind Catasepten (Kleinsepten). Dieser Bauplan charakterisiert die Ordnungen Stauriida (Oberordoviz—Oberperm, mit Kleinsepten am Antiseptum) und Cystiphyllida (Oberordoviz—Mitteldevon, ohne Kleinsepten am Antiseptum).
- beim contraclinen/contratingenten Baustil der Kleinsepten verbinden sich diese Catasepten in einiger Entfernung von der Wand mit dem antiseptal benachbarten Großseptum, ihrem "Großvater".
- ein anderer Teil der Rugosa-Septen sind Intrasepten; sie entstehen intercalat in den Interseptalräumen am Wachstumspol zwischen den Großsepten, was extern durch bifurkate Interseptalrippen angezeigt wird. Großsepten dieses Typs werden als Addisepta, Kleinsepten als Kalasepta bezeichnet.

Sie kennzeichnen die Ordnung Pholidophyllida (Oberordoviz—Unter/?Mitteldevon) und sind nicht im Querschliffbild, sondern allein an den Archaeotheca-Septalfurchen erkennbar.

- HyPOSEPTA sind zusätzliche Intrasepta (einer “dritten Ordnung“) bei Stauriida und Cystiphyllida; sie finden sich plesiomorph schon bei deren ältesten Vertretern und wurden zurzeit zuletzt im obersten Unterkarbon (Serpukhovian) beobachtet. Sie folgen serial immer nach der Bildung eines neuen Meta- und Cataseptums; nur diejenigen direkt antiseptal von Cardinaleptum und Lateralsepten sind ontogenetisch älter.

4. Phylogenetische und taxonomische Konsequenzen

Nach dieser Revision des LUDWIG/KUNTH-Gesetzes muss die traditionelle, zur Zeit (sensu Hill 1981) übliche Zweiteilung der Rugosa in zwei Ordnungen Stauriida und Cystiphyllida geändert werden, denn mit den Pholidophyllina existiert eine dritte, in ihrer Bedeutung unerkannt gebliebene fundamentale Basis-Einheit. In einem Cladogramm stehen sich im Oberordoviz zur Zeit der primären Rugosa-Radiationen anfangs zwei Schwesterngruppen gegenüber: einerseits die Stauriida + Cystiphyllida mit Schizosepta (Metasepta, Catasepta), andererseits die Pholidophyllida mit Intrasepta (Addisepta, Kalasepta). Wer hier als plesiomorphe Ausgangsgruppe interpretiert werden darf, ist momentan kaum rational zu entscheiden, weil viele Taxa erst hinsichtlich ihres Septalapparats revidiert werden müssen, besonders das Genus *Hillophyllum* WEBBY 1971 aus dem unteren Caradoc Australiens, der angeblich älteste Tryplasmataceae-Vertreter. Seine Klassifikation erscheint keineswegs gesichert, und die sorgfältige Studie von WEBBY (1971: Abb. 5) kann über den Septentyp noch keine eindeutige Auskunft geben; eine Einordnung in die Stauriida wäre gleichfalls möglich, wenn die Archaeotheca-Septalfurchen Schizosepten sein sollten. Die ältesten Rugosa des unteren Caradoc von Estland sind Stauriida (WEYER 1980b, 1983): *Primitophyllum primum* KALJO 1956 und *Lambelasma dybowskii* (KALJO 1956) aus der Idavere-Stufe und Jõhvi-Stufe. Ich möchte die Stauriida-Subordo Calostylinae PRANTL 1957 (in momentaner Nomenklatur Lambelasmataceae WEYER 1973 und Calostylidae ZITTEL 1879) als Stammgruppe aller Rugosa betrachten, aber ein Beweis fehlt.

Künftig soll die Supraordo Rugosa MILNE-EDWARDS & HAIME 1850, den ersten phylogenetischen Entwicklungslinien folgend, in drei Ordnungen gegliedert werden:

Ordo Stauriida VERRILL 1865

Diagnose: Rugosa mit Schizosepta (Metasepta, Catasepta) und Kleinsepten am Antiseptum

Ordo Cystiphyllida NICHOLSON 1889

Diagnose: Rugosa mit Schizosepta (Metasepta, Catasepta), ohne Kleinsepten am Antiseptum

Ordo Pholidophyllida WEDEKIND 1927

Diagnose: Rugosa mit Intrasepta (Addisepta, Kalasepta)

Man könnte, strikt cladistisch betrachtet, auch ein neues Taxon für Stauriida + Cystiphyllida (als Pholidophyllida-Schwesterngruppe) aufstellen, aber dann wäre die Hierarchie stärker gestört, so dass mir die obige Klassifikation ausreicht. Solche Motive lassen mich auch die Rangerhöhung von LIN et al. (1995) für eine weitere Ordo Calostylida PRANTL 1953 nicht akzeptieren (zuvor bei HILL 1981: Subordo Calostylina innerhalb der Stauriida, dazu Synonym Subordo Monacanthina NEUMAN 1984). Über diese neue Systematik ist schon kurz berichtet worden (WEYER 2007); eine ausführlichere Darstellung soll in den Proceedings dieser Tagung erscheinen, so dass hier nur einige Probleme zum Umfang der Pholidophyllida knapp zu behandeln sind.

Prinzipiell lässt sich momentan lediglich ein erster provisorischer Versuch zur neuen taxonomischen Gliederung vorstellen. Viele Autoren müssen wohl erst zu Revisionen unter dem Aspekt Schizosepta-Intrasepta beitragen, um den aktuellen Status „altbekannter“ Genera, derzeit eigentlich oft nur noch nomina dubia, wieder zu ändern. Für Pholidophyllida werden hier beispielsweise *Tryplasma* LONSDALE 1845 und die Tryplasmatae ETHERIDGE 1907 vorerst nicht verwendet; statt dessen seien *Pholidophyllum* LINDSTRÖM 1871 und die Pholidophyllidae WEDEKIND 1927 empfohlen, weil dort die Typusart genauer interpretierbar ist. Die Palaeocyclidae DYBOWSKI 1873 kommen ebenfalls noch nicht in Betracht, denn *Palaeocyclus* MILNE-EDWARDS & HAIME 1849 muss nicht unbedingt Intrasepten besitzen: seine Archaeotheca zeigt (trotz exzellenter Gotland-Erhaltung) nur manchmal ganz schwache Spuren von Septalfurchen. Bei *Rhabdocyclus* LANG & SMITH 1939 bestehen keine Zweifel, aber *Bojocyclus* PRANTL 1939 hat nach meinem Material (WEYER 1981a), das noch einmal durchgesehen wurde, unerwartet Schizosepten und ist auszuschließen.

Vielleicht sind zwei Hilfskriterien von Nutzen, um eine Pholidophyllida-Zugehörigkeit auch dann zu stützen, wenn der Septalapparat nicht ausreichend bekannt ist. Das könnten die „Doppelrippen“ (nach Art von *Pholidophyllum* und *Rhabdocyclus*) und die kaum bekannten Archaeotheca-Schuppen (epithecal scales – LINDSTRÖM 1871, 1883) sein, beides Merkmale, die manche (jedoch bei weitem nicht alle) Pholidophyllida charakterisieren, aber bei Stauriida und Cystiphyllida wahrscheinlich nicht vorkommen. Allerdings sollten dazu systematisch noch weitere Beobachtungen gesammelt werden, um diese Annahme zu stützen.

Doppelrippen (Taf. 6) kennzeichnen in erster Linie *Pholidophyllum* LINDSTRÖM 1871, *Stortophyllum* WEDEKIND 1927 und *Rhabdocyclus* LANG & SMITH 1939; hier sind sie von WEDEKIND (1927) und HILL (1936) meistens erwähnt. Nicht nur am äußeren Polypar, sondern auch in Querschliffen (Taf. 7) können sie deutlich sichtbar sein,

wenn genau auf die Struktur der nicht korrodierten Wand geachtet wird. Manchmal findet man in guten externen Polyparfotos solche vom Autor nicht registrierten Doppelrippen, die dann eine Revision der Bestimmung nahe legen: *Amplexus brownSPORTENSIS* AMSDEN 1949 (Taf. 27/7-13) = *Tryplasma* bei SUTHERLAND (1965: 32), von mir zu *Stortophyllum* WEDEKIND 1927 gestellt, was auch HILL (1981: F103, Tennessee-Vorkommen) schon getan hatte. Zu beachten ist der Hinweis WEDEKIND'S (1927: 31), dass die Doppelrippen in der Entwicklungsreihe *Pholidophyllum* → *Stortophyllum* → *Holmophyllum* verloren gehen. Eine Verwechslung mit den zarten Hyposepta-Wandfurchen der Stauriida/Cystiphyllida kam offenbar nur einmal vor (WEDEKIND 1927: 62 – *Cystiphyllum*).

Archaeotheca-Schuppen sind nach ihrer Entdeckung (LINDSTRÖM 1871: Genus *Pholidophyllum*) höchst selten und nur nebenbei registriert worden (WEDEKIND 1927: 26, HILL 1936: 201, 207, 1956: Abb. 167/1b, RÓZKOWSKA 1962: 146), bis in russischer Literatur darauf geachtet wird (NIKOLAEVA 1949, LAVRUSEVICH 1959, 1960, 1967, 1971, 1972). Es handelt sich um silurische, seltener unterdevonische, meist solitäre, aber auch koloniale Taxa wie zum Beispiel *Rhabdocyclus fletcheri* (MILNE-EDWARDS & HAIME 1851), *Pholidophyllum loveni* (MILNE-EDWARDS & HAIME 1851), *Pholidophyllum asiaticum* NIKOLAEVA 1949, *Thecaspinellum jakowlevi* NIKOLAEVA 1949, *Holmophyllum squamosum* LAVRUSEVICH 1960, *Chavsakia chavsakiensis* LAVRUSEVICH 1959, *Nipponophyllum minimum* LAVRUSEVICH 1967, *Rhabdacanthia rugosa sogdiana* LAVRUSEVICH 1972. Funktion und Bildungsweise (im Sinne der Weichkörper/Skelett-Analyse bei SCHOUPE & STACUL 1966) sind für diese „epithecalscales“ immer noch unbekannt. Ihre Präsenz mag aber ein Indiz für Pholidophyllida sein, und zumindest sind solche Gattungen verdächtig – das sollte zur Überprüfung anregen, die mir nicht möglich war.

Die Cystiphyllida sensu HILL (1981), eine leider heterogene Ordo, wie hier anhand der Septen gezeigt wurde, müssen jetzt aufgelöst werden; ihre Genera sind auf die Pholidophyllida und die redefinierten Cystiphyllida zu verteilen. Immerhin hatte HILL (1981: F96) bereits notiert, dass Palaeocyclusidae, Tryplasmataidae und vielleicht auch Holmophyllidae antiseptale Kleinsepten besitzen im Unterschied zu den Cystiphyllidae, Digonophyllidae und Goniophyllidae (= Calceolidae); sie kannte also den verschiedenartigen Bau durchaus. Der folgende, selbstverständlich noch sehr provisorische Versuch einer Erfassung und Eliminierung der Pholidophyllida-Taxa gruppiert notgedrungen in drei Kategorien und schließt einige Gattungen mit Sicherheit aus, übernimmt aber keinesfalls automatisch das Familia-Konzept von HILL (1981).

1. eindeutige Pholidophyllida-Taxa:

<i>Pholidophyllum</i> LINDSTRÖM 1871	Pholidophyllidae WEDEKIND 1927
<i>Rhabdocyclus</i> LANG & SMITH 1939	Rhabdocyclidae HILL 1940
<i>Stortophyllum</i> WEDEKIND 1927	
<i>Holmophyllum</i> WEDEKIND 1927	Holmophyllidae WANG 1950

2. potentielle Pholidophyllida-Taxa (fraglich bis wahrscheinlich):

<i>Tryplasma</i> LONSDALE 1845	Tryplasmataidae ETHERIDGE 1907
<i>Thecaspinellum</i> NIKOLAEVA 1949	
<i>Chavsakia</i> LAVRUSEVICH 1959	
<i>Nipponophyllum</i> SUGIYAMA 1940	
<i>Xiphelasma</i> SMITH & LANG 1931	
<i>Storthygophyllum</i> WEISSERMEL 1894	
<i>Dendroholmia</i> SPASSKIY & KRAVTSOV 1974	Dendroholmiinae SPASSKIY & KRAVTSOV 1974
<i>Gukoviphyllum</i> SYTOVA 1968	
<i>Holmophyllia</i> SYTOVA 1970	
<i>Oborophyllum</i> OZAKI 1957	
<i>Rhabdelasma</i> MCLEAN & WEBBY 1976	
<i>Holacantia</i> SYTOVA 1966	Holacantiidae SYTOVA 1966
<i>Rhabdacanthia</i> IVANOVSKIY 1969	Rhabdacanthiidae SPASSKIY & KRAVTSOV 1974
<i>Maikottia</i> LAVRUSEVICH 1967	

3. äußerst fragliche Pholidophyllida-Taxa:

<i>Hillophyllum</i> WEBBY 1971	
<i>Tchingizophyllum</i> SULTANBEKOVA 1978	Tchingizophyllidae SULTANBEKOVA 1978
<i>Tumsucophyllum</i> SULTANBEKOVA 1983	
<i>Palaeocyclus</i> MILNE-EDWARDS & HAIME 1849	Palaeocyclidae DYBOWSKI 1873
<i>Wenlockia</i> KATO 1966	Wenlockiinae SPASSKIY & KRAVTSOV 1974
<i>Polyorophe</i> LINDSTRÖM 1896	
<i>Aphyllum</i> SOSHKINA 1937	
<i>Cantrillia</i> SMITH 1930	
<i>Cystocantrillia</i> LIN & ZHOU 1983	
<i>Neocantrillia</i> LIN & ZHOU 1983	
<i>Mazaphyllum</i> CROOK 1955	

4. aus den Pholidophyllida auszuschließende Taxa:

<i>Primitophyllum</i> KALJO 1956	Primitophyllidae IVANOVSKIY 1965
<i>Bojocyclus</i> PRANTL 1939	
<i>Neotryplasma</i> KALJO 1957	Neotryplasmataidae ELIAS 1986
<i>Bowanophyllum</i> MCLEAN & WEBBY 1976	

Diese Übersicht demonstriert bereits deutlich genug, dass vorerst eine plausible, die Phylogenie berücksichtigende Untergliederung der Ordo Pholidophyllida unmöglich ist. Ausreichende Kriterien zur stratigraphischen und regionalen Verbreitung stehen kaum zur Verfügung. Noch lässt sich nicht absehen, wie einmal eine Familien-Klassifikation aussehen wird. Provisorisch ist hier vorgeschlagen, die wenigen zweifelsfrei zugehörigen Genera in eine Familia Pholidophyllidae WEDEKIND 1927 zu stellen, die künftig durchaus einmal zum jüngeren Synonym der Tryplasmataidae ETHERIDGE 1907 werden mag. Es erscheint sicher merkwürdig, dass inexplete, diaphragmatophore und pleonophore Gattungen (sensu DYBOWSKI 1873) – auch nur

vorläufig – in einer Familie vereint sind, obwohl eine solche phylogenetische Reihe (schon seit WEDEKIND 1927 und HILL 1936) grob denkbar wäre; ein Urteil über die taxonomische Bewertung steht uns jedoch erst zu, wenn die stammesgeschichtlichen Radiationen überschaubar erkannt sind.

Literatur

- BASSLER, Ray Smith (1950): Faunal lists and descriptions of Paleozoic corals. – Memoir, The Geological Society of America, **44**: I-IX, 1-315, 20 pls.; New York.
- BERKOWSKI, Błażej (1997): Calyxcorallia, their relation to Heterocorallia and Rugosa. A blastogenetic study of *Stylostrotion sudeticum* FEDOROWSKI, 1991. – Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológica, **91** (1-4) (PEREJÓN, A. & COMAS-RENGIFO, M. J., eds.: Proceedings of the VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera held in Madrid, Spain, 1995): 153-162, 4 figs., 2 pls.; Madrid.
- BERKOWSKI, Błażej (2002): Famennian Rugosa and Heterocorallia from southern Poland. – Palaeontologia Polonica, **61**: 1-87, 17 figs., 17 pls.; Warszawa.
- BERNARD, Henry Meyners (1904): The Prototheca of the Madreporaria, with Special Reference to the Genera *Calostylis*, LINDS., and *Moseleya*, QUELCH. – The Annals and Magazine of Natural History, series 7, **13** (no.73): 1-33, 1 pl.; London.
- BIRENHEIDE, Rudolf (1964): Die „Cystimorpha“ (Rugosa) aus dem Eifeler Devon. – Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **507**: 1-119, 23 figs., 2 tabs., 28 pls.; Frankfurt/Main.
- BIRENHEIDE, Rudolf (1965): Haben die rugosen Korallen Mesenterien gehabt? – Senckenbergiana Lethaea, **46** (1): 27-34, 5 figs.; Frankfurt/Main.
- BIRENHEIDE, Rudolf (1969): Der Holotypus von *Latusastrea valvata* (Scleractinia, Oberer Jura). – Senckenbergiana Lethaea, **50** (1): 57-66, 10 figs.; Frankfurt/Main.
- BIRENHEIDE, Rudolf (1971): Untersuchungen an *Microcycclus clypeatus* (GOLDFUSS) [Rugosa; Mitteldevon]. – Senckenbergiana Lethaea, **52** (5-6): 501-527, 18 figs., 4 pls.; Frankfurt/Main.
- BIRENHEIDE, Rudolf (1974): Zur Herkunft der devonischen cystimorphen Rugosa. – Senckenbergiana Lethaea, **54** (5-6): 453-473, 1 fig., 4 pls.; Frankfurt/Main.
- BROWN, Thomas Clachar (1909): Studies on the Morphology and Development of Certain Rugose Corals. – Annals of the New York Academy of Sciences, **19** (1, 3): 45-97, 26+22+19 figs.; New York.
- BROWN, Thomas Clachar (1915): The Development of the Mesenteries in the Zooids of Anthozoa and its Bearing upon the Systematic Position of the Rugosa. – The American Journal of Science, [series 4, **39**], **189** (no.233): 535-542, 11 figs.; New Haven (Connecticut).
- CAO Xuan-duo (1975): Tetracoralla. – in LI Yao-xi, SON Li-shen, ZHOU Zhi-qian, YANG Jin-yao et al. (eds.): Stratigraphy of the Early Palaeozoic of western part of Da Ba Shan Mountains: 1-372, 75 figs., 19 tabs., 70 pls. (179-195, 298-323, pls. 34-45); Beijing (Geological Publishing House) (chines.).
- CARRUTHERS, Robert George (1906): The primary septal plan of the Rugosa. – The Annals and Magazine of Natural History, series 7, **18** (no.107): 356-363, 7 figs., pl. 9; London.
- CARRUTHERS, Robert George (1908): A Revision of some Carboniferous Corals. – The Geological Magazine, new series, decade 5, **5** (1,2,4): 20-31, 63-74, 158-171, 6 figs., pls. 4-6; London.
- DUERDEN, James Edwin (1902): Relationships of the Rugosa (Tetracoralla) to the living Zoantheae. – The Annals and Magazine of Natural History, series 7, **9** (no.53): 381-398, 12 figs.; London.
- DUERDEN, James Edwin (1906): The morphology of the Madreporaria. VIII. The primary septa of the Rugosa. – The Annals and Magazine of Natural History, series 7, **18** (no.105): 226-242, 21 figs.; London.
- DYBOWSKI, Wladyslaw (1873-1874): Monographie der Zoantharia sclerodermata rugosa aus der Silurformation Estlands, Nord-Livlands und der Insel Gotland, nebst einer Synopsis aller palaeozoischen Gattungen dieser Abtheilung und einer Synonymik der dazu gehörigen, bereits bekannten Arten. – Archiv für die Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands, Serie 1, **5** (3,4): 257-532, 5 pls.; Dorpat [1873: 257-414, pls. 1-2; 1874: 415-532, pls. 3-5].
- EASTON, William Heyden (1962): New Subclass of Paleozoic Corals (Abstract). – Special Papers, Geological Society of America, **68**: 22; New York.

- EASTON, William Heyden (1975): On Zaphrentoides. – *Journal of Paleontology*, **49** (4): 674-691, 1 tab., 2 pls.; Lawrence (Kansas).
- ETHERIDGE, Robert jr. (1907): A monograph of the Silurian and Devonian corals of New South Wales, Part 2: The genus *Tryplasma*. – *Palaeontological Memoir*, New South Wales Geological Survey, **13**: 41-102, pls. 10-28; Sydney.
- EZAKI, Yoichi (1989): Morphological and phylogenetic characteristics of Late Permian rugose corals in Iran – *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, 8 (JELL, P. A. & PICKETT, J. W., eds.: *Fossil Cnidaria 5. Proceedings of the Fifth International Symposium on Fossil Cnidaria including Archaeocyatha and Spongiomorphs held in Brisbane, Queensland, Australia, 25-29 July 1988*): 275-281, 4 figs.; Brisbane.
- EZAKI, Yoichi (1997): The Permian coral *Numidiaphyllum*: new insights into anthozoan phylogeny and Triassic scleractinian origins. – *Palaeontology*, **40** (1): 1-14, 7 figs., 1 pl.; London.
- EZAKI, Yoichi (1998): Paleozoic Scleractinia: progenitors or extinct experiments? – *Paleobiology*, **24** (2): 227-234, 5 figs.; Lawrence (Kansas).
- EZAKI, Yoichi (2000): Palaeoecological and phylogenetic implications of a new scleractiniamorph genus from Permian sponge reefs, South China. – *Palaeontology*, **43** (2): 199-217, 9 figs., 1 pl.; London.
- FAUROT, L. (1909): Affinités des Tétracoralliaires et des Hexacoralliaires. – *Annales de Paléontologie*, **4**: 69-108, 21 figs.; Paris.
- FEDOROWSKI, Jerzy (1973): Rugose corals Polycoelaceae and Tachylasmatina subord. n. from Dalmia in the Holy Cross Mts. – *Acta Geologica Polonica*, **23** (1): 89-133, 18 figs., 1 tab., 6 pls.; Warszawa.
- FEDOROWSKI, Jerzy (1986): Diffingiina, a new suborder of the Rugose corals from SW Texas. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **30** (3-4): 209-240, 6 figs., pls. 13-20; Warszawa (dated 1985).
- FEDOROWSKI, Jerzy (1987): Upper Palaeozoic Rugose Corals from southwestern Texas and adjacent areas: Gaptank formation and Wolfcampian Corals, Part 1. – *Palaeontologia Polonica*, **48**: 1-271, 87 figs., 13 tabs., 43 pls.; Warszawa, Kraków.
- FEDOROWSKI, Jerzy (1991a): Principles of early ontogeny in the rugose corals: a critical review. – *Hydrobiologia*, **216/217**: 413-418, 1 fig.; Dordrecht.
- FEDOROWSKI, Jerzy (1991b): Dividocorallia, a new subclass of Palaeozoic Anthozoa. – *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, sciences de la terre*, **61**: 21-105, 31 figs., 1 tab., 12 pls.; Bruxelles.
- FEDOROWSKI, Jerzy (1997): Remarks on the palaeobiology of Rugosa. – *Geologos*, **2**: 5-58, 12 figs., 2 pls.; Poznan, Wrocław.
- FEDOROWSKI, Jerzy & SANDO, William Jasper (1989): Morphogenesis and relationships of *Trochophyllum* MILNE-EDWARDS and HAIME, 1850 (Coelenterata, Anthozoa). – *Acta Palaeontologica Polonica*, **34** (1): 3-46, 11 figs., 12 pls.; Warszawa.
- FLÜGEL, Helmut W. (1975): Skelettentwicklung, Ontogenie und Funktionsmorphologie rugoser Korallen. – *Paläontologische Zeitschrift*, **49** (4): 407-431, 10 figs.; Stuttgart.
- FLÜGEL, Helmut W. (1976): Numidiaphyllidae - eine neue Familie der Rugosa aus dem Ober-Perm von Süd-Tunis. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1976 (1): 54-64, 5 figs.; Stuttgart.
- FRECH, Fritz (1890): Die Korallenfauna der Trias. I. Die Korallen der juvavischen Triasprovinz (Zlambachschichten, Hallstädter Kalke, Rhaet). – *Palaeontographica*, **37** (1, 2-4): 1-116, figs., pls. 1-21; Stuttgart.
- GORYANOV, Valeriy Borisovich (1973): [Ordovician-Devonian corals]. – in FEDOROWSKI, J. & GORYANOV, V. B.: Redescription of tetracorals described by E. EICHWALD in „Palaeontology of Russia“. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **18** (1): 3-70, 20 figs., pls. 1-13; Warszawa.
- GRABAU, Amadeus William (1922): Palaeozoic Corals of China. Part I. Tetrseptata. Introduction, and Petraiidae, Streptelasmaidae and Cyathaxonidae. – *Palaeontologica Sinica, series B*, **2** (1): 1-76, 74 figs., 1 pl.; Peking.
- GROVE, Brandon Hambright (1934): Studies in Paleozoic Corals. I. Introduction. II. A Summary of Modern Studies in the Paleontology of Corals. – *The American Midland Naturalist*, **15** (2): 97-137, 13 figs.; Notre Dame (Indiana).
- GUDO, Michael (2001): Konstruktion, Evolution und riffbildendes Potential der rugosen Korallen. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **228**: 1-153, 126 figs., 5 tabs., 10 pls.; Frankfurt/Main.
- GUDO, Michael (2002): Structural-functional aspects in the evolution of operculate corals (Rugosa). – *Palaeontology*, **45** (4): 671-687, 9 figs., 4 pls.; London.
- HAECKEL, Ernst (1866): Generelle Morphologie der Organismen. Zweiter Band. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. – I-CLX, 1-462, 8 pls.; Berlin (Georg Reimer).

- HAECKEL, Ernst (1896): Systematische Phylogenie. Entwurf eines Natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. Zweiter Theil. Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere (Invertebraten). – I-XVIII, 1-720; Berlin (Georg Reimer).
- HE Xin-yi & CHEN Jian-qiang (1986): On the genus *Idiophyllum*. – *Acta Palaeontologica Sinica*, **25** (5): 525-530, 1 tab., 2 pls.; Beijing (chines.; engl. Rés.).
- HILL, Dorothy (1935): British Terminology for Rugose Corals. – *The Geological Magazine*, **72** (11): 481-519, 21 figs.; London.
- HILL, Dorothy (1936): The British Silurian Rugose Corals with Acanthine Septa. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, **226** (no. 534): 189-217, 35 figs., pls. 29-30; London.
- HILL, Dorothy (1956): Rugosa, Heterocorallia. – in MOORE, R. C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata, I-XX, 1-498 (F233-327)*, figs. 165-221; New York (Geological Society of America), Lawrence/Kansas (University of Kansas Press).
- HILL, Dorothy (1981): Rugosa and Tabulata. – in TEICHERT, C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata, Supplement 1: 1-762 (2 volumes)*, 462 figs.; Boulder/Colorado (Geological Society of America), Lawrence/Kansas (University Press).
- HUDSON, Robert George Spencer (1936): The development and septal notation of the Zoantharia Rugosa (Tetracoralla). – *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **23** (2): 68-78, 7 figs.; Wakefield.
- IL'INA, Tamara Gennad'evna (1965): Chetyreklucheve korally pozdney permi i ranego triasa Zakavkaz'ya. [Tetracorals of Late Permian and Early Triassic of the Transcaucasus]. – *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR*, **107**: 1-104, 36 figs., 1 tab., 20 pls.; Moskva (russ.).
- IL'INA, Tamara Gennad'evna (1977): Development of the septa in Rugose Corals of the superfamily Polycoceliaceae. – *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, **89** (Second Symposium international sur les coraux et récifs coralliens fossiles, Paris, Septembre 1975): 78-86, 4 figs., 2 pls.; Paris.
- IL'INA, Tamara Gennad'evna (1983): O proiskhozhdenii skleraktinij. [On the origin of Scleractinia]. – *Paleontologicheskij Zhurnal*, **1983** (1): 13-27, 8 figs.; Moskva (russ.).
- IL'INA, Tamara Gennad'evna (1984): Istoricheskoe razvitiye korallov. Podotryad Polycoceliina. [Historical development of corals, suborder Polycoceliina]. – *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR*, **198**: 1-184, 32 pls.; Moskva (russ.).
- IVANOVSKIY, Andrey Borisovich (1969): Korally semeystv Tryplasmataidae i Cyathophylloidaidae (rugozy). [Corals of the families Tryplasmataidae and Cyathophylloidaidae (Rugosa)]. – *Institut Geologii i Geofiziki, Akademiya Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie*; 1-112, 11 pls.; Moskva (Izdatel'stvo Nauka) (russ.).
- IVANOVSKIY, Andrey Borisovich & SHURYGINA, Mariya Vasil'evna (1975): Reviziya rugoz Urala (V. Lonsdayl, 1845; F. N. Chernyshev, 1885, 1893; E. D. Soshkina, 1937; T. V. Nikolaeva, 1949). [A revision of the rugose corals of Ural Mts.]. – *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki, Akademiya Nauk SSSR, Sibirskoe Otdelenie*, **218**: 1-66, 6 tabs., 20 pls.; Novosibirsk (russ.).
- JAEKEL, Otto (1918): Über die Organisation der Anthozoen. – *Paläontologische Zeitschrift*, **2**: 232-250, 14 figs.; Berlin.
- JEFFORDS, Russell M. (1942): Lophophyllid corals from Lower Pennsylvanian rocks of Kansas and Oklahoma. – *Bulletin, State Geological Survey of Kansas*, **41** (1942 Reports of Studies, Part 5): 185-260, 2 figs., 8 pls.; Lawrence (Kansas).
- JOHANNESSEN, Waldemar H. (1993): Species of the Silurian operculate coral genus *Goniophyllum*. – *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, **115** (2): 119-143, 19 figs.; Stockholm.
- JOHANNESSEN, Waldemar H. (1995): Species of the Silurian operculate rugose coral genera *Araeopoma* and *Rhytidophyllum*. – *GFF (Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar)*, **117** (1): 31-41, 8 figs.; Stockholm.
- KATO, Makoto & MINATO, Masao (1975): The Rugose Coral Family Pseudopavonidae. – *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV, Geology and Mineralogy*, **17** (1): 89-127, 4 figs., 6 pls.; Sapporo.
- KUNTH, Albrecht (1869a): Beiträge zur Kenntniss fossiler Korallen. 1. Korallen des schlesischen Kohlenkalkes. – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **21** (1): 183-220, pls. 2-3; Berlin.
- KUNTH, Albrecht (1869b): Beiträge zur Kenntniss fossiler Korallen. 2. Das Wachstumsgesetz der Zoantharia rugosa und über *Calceola sandalina*. – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **21** (3): 647-688, 3 figs., pls. 18-19; Berlin.

- LAVRUSEVICH, Aleksandr Ivanovich (1959): Novyy rod *Chavsakia* iz ludlovskikh otlozheniy Zeravshano-Gissarskoy gornoy oblasti. [The new genus *Chavsakia* from the Ludlowian of the Zeravshan-Hissar mountainous region]. – *Izvestiya Otdeleniya Estestvennykh Nauk Akademii Nauk Tadzhikskoy SSR*, **1** (28): 35-41, 2 figs., 3 pls.; Stalinabad (russ.).
- LAVRUSEVICH, Aleksandr Ivanovich (1960): *Holmophyllum* s cheshuychatoy epitekoy iz silura Zeravshano-Gissarskoy gornoy oblasti. [*Holmophyllum* with scaliform epitheca from the Silurian of the Zeravshan-Gissar mountains]. – *Doklady Akademii Nauk Tadzhikskoy SSR*, **3** (4): 21-26, 2 pls.; Stalinabad (russ.).
- LAVRUSEVICH, Aleksandr Ivanovich (1967): Nekotorye pozdnesiluriyskie rugozy Tsentral'nogo Tadzhikistana. [Some late Silurian rugose corals of Central Tajikistan]. – *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1967** (3): 18-24, pl. 3; Moskva (russ.).
- LAVRUSEVICH, Aleksandr Ivanovich (1971): Cheshuychatye rugozy Tsentral'nogo Tadzhikistana. [Scale Rugosa of Central Tajikistan]. – in IVANOVSKIY, A. B. (ed.): *Rugozy i stromatoporoidei paleozoya SSSR*. – *Trudy 2. Vsesoyuznogo simpoziuma po izucheniyu iskopaemykh korallov SSSR*, 2. – Institut Geologii i Geofiziki, Sibirskoe Otdeleniye, Akademiya Nauk SSSR; 1-152, 38 pls. (32-41, 138-139, pls. 7-11); Moskva (Izdatel'stvo Nauka) (russ.).
- LAVRUSEVICH, Aleksandr Ivanovich (1972): Novye cheshuychatye triplazmatidy iz nizhnego devona Zeravshano-Gissarskoy gornoy oblasti. [New triplasmatis with epithelial scales from the Lower Devonian of the Zeravshan-Gissar range]. – *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1972** (2): 42-46, pl. 7; Moskva (russ.).
- LIN Bao-yu, XU Shou-yong, JIA Hui-zhen, GUO Sheng-zhe, OUYANG Xuan, WANG Zeng-ji, DING Yun-jie, CAO Xuan-duo, YAN You-yin & CHEN Hua-cheng (1995): Monograph of Palaeozoic corals. Rugosa and Heterocorallia. – 1-778, 924 figs., 14 tabs., 8 pls.; Beijing (Geological Publishing House) (chines.; engl. Rés.).
- LINDSTRÖM, Gustav (1866): Nagra iakttagelser öfver Zoantharia rugosa. – *Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar*, 1865, **22** (5): 271-294, pls. 30-31; Stockholm. [English edition: LINDSTRÖM, Gustav (1866): Some Observations on the Zoantharia Rugosa. – *The Geological Magazine*, **3** (no. 26, 27): 356-362, 406-414, pl. 14; London].
- LINDSTRÖM, Gustav (1871): Om operkularbildningen hos nagra nutida och siluriska koraller. – *Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar*, 1870, **27** (9): 921-926; Stockholm. [English edition: LINDSTRÖM, Gustav (1871): On some operculated Corals, Silurian and Recent. – *The Geological Magazine*, [decade 1] **8** (no. 81): 122-126; London].
- LINDSTRÖM, Gustav (1883): Om de palaeozoiska formationernas operkelbärande koraller. – *Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **7** (4): 1-112, 9 pls.; Stockholm (dated 1882).
- LINDSTRÖM, Gustav (1896): Beschreibung einiger obersilurischer Korallen aus der Insel Gotland. – *Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **21** (afd. 4, no. 7): 1-50, 3 figs., 8 pls.; Stockholm.
- LONSDALE, William (1845): Description of some characteristic Palaeozoic Corals of Russia. – in MURCHISON, Roderick Impey, VERNEUIL, Edouard de & KEYSERLING, Alexander von: *The Geology of Russia in Europe and the Ural Mountains*. Vol. 1. Geology. – I-XXIV, 1-700, figs., pls. I-VII, A-B (591-634, figs., 1 tab., pl. A, appendix); London (John MURRAY), Paris (P. BERTRAND).
- LUDWIG, Rudolph (1862): Zur Palaeontologie des Urals. Actinozoen und Bryozoen aus dem Carbon-Kalkstein im Gouvernement Perm. – *Palaeontographica*, **10** (3, 4): 179-226, 324, pls. 20-37; Cassel.
- LUDWIG, Rudolph (1865-1866): Corallen aus paläolithischen Formationen. – *Palaeontographica*, **14** (4, 5, 6): 133-244, 249-252, pls. 31-72; Cassel [133-172: november 1865; 173-212: march 1866; 213-244, 249-252: may 1866].
- MILNE-EDWARDS, Henri (1857-1860): Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits. – vol. **1**, I-XXXIV, 1-326, 1857; vol. **2**, 1-633, 1857; vol. **3**, 1-560, 1860; atlas, 1-11, 31 pls., 1857; Paris (Librairie encyclopédique RORET).
- MILNE-EDWARDS, Henri & HAIME, Jules (1848): Recherches sur les polypiers. Premier Mémoire: Observations sur la structure et le développement des polypiers en général. – *Annales des Sciences Naturelles, série 3, Zoologie*, **9**: 37-89, pls. 4-6; Paris.
- MILNE-EDWARDS, Henri & HAIME, Jules (1850-1855): A Monograph of the British Fossil Corals. – *The Palaeontographical Society [Monographs]*: I-LXXXV, 1-322, 72 pls.; London [Part 1, 1850: I-LXXXV, 1-72, pls. 1-11 (vol. 3-7); Part 2, 1851: 73-146, pls. 12-30 (vol. 5-12); Part 3, 1852: 147-210, pls. 31-46 (vol. 6-14); Part 4, 1853: 211-244, pls. 47-56 (vol. 7-20); Part 5, 1855: 245-322, pls. 57-72 (vol. 8-29, dated 1854)].
- MILNE-EDWARDS, Henri & HAIME, Jules (1851): Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques, précédée d'un tableau général de la classification des polypes. – *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle*, **5**: 1-502, 20 pls.; Paris.

- MINATO, Masao (1955): Japanese Carboniferous and Permian Corals. – Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV, Geology and Mineralogy, **9** (2): I-IV, 1-202, 25 figs., 2 tabs., 43 pls.; Sapporo.
- MINATO, Masao & Kato, Makoto (1965): Waagenophyllidae. – Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, series IV, Geology and Mineralogy, **12** (3-4): I-XIII, 1-241, 56 figs., 20 pls.; Sapporo.
- NEUMAN, Björn E. E. (1984): Origin and Early Evolution of Rugose Corals. – *Palaeontographica Americana*, **54** [OLIVER, W. A. jr. et al., eds.: Proceedings of the Fourth International Symposium on Fossil Cnidaria (and Archaeocyathids and Stromatoporoids) held in Washington, DC, U.S.A., August, 1983]: 119-126, 2 figs.; Ithaca (New York).
- NEUMAN, Björn E. E. (1988): Some aspects of life strategies of Early palaeozoic rugose corals. – *Lethaia*, **21** (2): 97-114, 15 figs.; Oslo.
- NEUMAN, Björn E. E. & KERSHAW, Stephen (1991): Gotland/Sweden. Silurian Reefs and Coral Bearing Strata. – VI. International Symposium on Fossil Cnidaria including Archaeocyatha and Porifera Münster 1991, Guidebook Excursion A1 (ed.: International Association for the Study of Fossil Cnidaria and Porifera): 1-111, 58 figs.; Bergen (University).
- NIKOLAEVA, Tat'yana Venediktovna (1949): Otryad Tetracoralla (Rugosa). – in YANISHEVSKIY, M. E. (ed.): Atlas rukovodyashchikh form iskopaemykh faun SSSR. Tom II. Siluriyskaya sistema. [The atlas of the leading forms of the fossil fauna of USSR. Volume 2. Silurian]. – Vsesoyuznyy Nauchno-Issledovatel'skiy Geologicheskoy Institut Ministerstva Geologii SSSR [VSEGEI]: 1-376, 88 pls. (102-111, 333, 349-350, pls. 11-16); Moskva (Gosudarstvennoe Izdatel'stvo Geologicheskoy Literatury, Gosgeolizdat) (russ.).
- OLIVER, William Albert jr. (1963): Silurian Rugose Corals from the Lake Témiscouata area, Quebec. – Professional Paper, [U.S.] Geological Survey, 430-B: I-III, 11-19, 1 tab., pls. 5-8; Washington (dated 1962).
- OLIVER, William Albert jr. (1980): The relationship of the scleractinian corals to the rugose corals. – *Paleobiology*, **6** (2): 146-160, 8 figs.; Lancaster (Pennsylvania).
- OLIVER, William Albert jr. (1981): On the relationship between Rugosa and Scleractinia (summary). – *Acta Palaeontologica Polonica*, **25** (3-4): 395-402, 2 figs.; Warszawa (dated 1980).
- OLIVER, William Albert jr. (1993): The Siphonophrentidae (Rugose Corals, Devonian) of Eastern North America. – *Bulletin, U.S. Geological Survey*, 2024-B: I-IV, 1-32, 10 figs., 22 pls.; Washington.
- OLIVER, William Albert jr. (1996): Origins and relationships of Paleozoic coral groups and the origin of the Scleractinia. – in STANLEY, G. D. jr. (ed.): *Paleobiology and Biology of Corals*. – The Paleontological Society Papers, 1; 107-134, 7 figs., 1 tab.; Pittsburgh.
- OPINION 946, International Commission of Zoological Nomenclature (1971): LUDWIG (R.), 1865-66, „Corallen aus paläolithischen Formationen“ (*Palaeontographica* 14): suppressed under the plenary powers. – *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **27** (5-6): 226; London.
- PAPOYAN, Alla Surenovna (1974): O sistematicheskoy polozhenii roda *Cystophrentis* iz nizhnekamennougol'nykh otlozheniy yuzhnogo Zakavkaz'ya (Armeniya). [On systematic position of *Cystophrentis* from the Lower Carboniferous of the south Transcaucasus (Armenia)]. – *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki, Sibirskoe Otdelenie, Akademiya Nauk SSSR*, **201** (SOKOLOV, B. S., ed.: Drevnie Cnidaria, tom 1. Trudy I. mezhdunarodnogo paleontologicheskogo simpoziuma po izucheniyu iskopaemykh korallov, Novosibirsk 1971): 205-210, 279-280, 2 figs., 3 pls.; Novosibirsk (russ.; engl. Rés.).
- PEDDER, Alan Edwin Hardy (1978): Corals. - in JACKSON, D. E., LENZ, A. C. & PEDDER, A. E. H.: Late Silurian and early Devonian Graptolite, Brachiopod and Coral Faunas from Northwestern and Arctic Canada. – Special Paper, The Geological Association of Canada, **17**: 1-159, 7 figs., 2 tabs., 44 pls. (31-49, 100-159, pls. 15-44; Waterloo-Toronto (Ontario).
- POURTALÈS, L. F. de (1871): Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. IV. Deep-sea Corals. – *Museum of Comparative Zoology*; 1-93, 8 pls.; Cambridge (Massachusetts).
- QUENSTEDT, Friedrich August (1878-1881): Petrefactenkunde Deutschlands, Erste Abtheilung, **6**: Korallen (Röhren- und Sternkorallen). – I-X, 1-1093, pls. 143-184; Leipzig (L. F. Fues's Verlag, R. REISLAND) (1878: 1-144, 1879: 145-624, 1880: 625-912, 1881: 913-1094, atlas).
- ROBINSON, W. I. (1917): The Relationship of the Tetracoralla to the Hexacoralla. – *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, **21**: 145-200, 7 figs., 1 pl.; New Haven (Connecticut).
- RODRÍGUEZ, Sergio & LIAO Wei-Hua (2003): A restudy of *Cystophrentis* Yü, 1931 (Rugosa) from the uppermost Famennian (Strunian) of South China. – *Geobios*, **36** (4): 407-419, 10 figs., 1 tab.; Lyon.
- ROWETT, Charles Llewellyn & MINATO, Masao (1968): Corals from the Omi Limestone, Central Honshu, Japan. – *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, series IV, Geology and Mineralogy*, **14** (1): 7-35, 6 figs., 2 tabs., pls. 1-9; Sapporo.

- RÓZKOWSKA, Maria (1962): Górnosylurskie Tetracoralla z warstw rzepińskich w profilu Łężyce-Belcz (Góry Świętokrzyskie). [Upper Silurian tetracorals from the Rzepin beds in the Łężyce-Belcz section (Święty Krzyż Mts.)]. – Biuletyn, Instytut Geologiczny, **174** (Z badań geologicznych regionu Świętokrzyskiego, 5): 115-159, 22 figs., 4 tabs.; Warszawa (poln.; engl. Rés.).
- RYDER, T. A. (1926): *Pycnactis*, *Mesactis*, *Phaulactis*, gen.nov., and *Dinophyllum*, LIND. – The Annals and Magazine of Natural History, series 9, **18** (no. 107): 385-401, 3 figs., pls. 9-12; London.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1930a): Aus der Stammesgeschichte der Korallen. – Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, **1930** (4-7): 118-132, 23 figs.; Berlin.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1930b): Über die Symmetrie-Verhältnisse der Steinkorallen. – Paläontologische Zeitschrift, **12** (3-4): 214-263, 60 figs.; Berlin.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1931): On the genotype and septal development of the coral genus *Petraia* MÜNSTER. – The Quarterly Journal of the Geological Society of London, **87** (4): 630-649, 18 figs., pl. 52; London.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1932): Über Polyparform und Septalapparat der Tetrakorallen. – Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1932, Abteilung B, Geologie und Paläontologie, (**9**): 464-478, 8 figs.; Stuttgart.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1941): Zur Kenntnis der Heterophylliden, einer eigentümlichen paläozoischen Korallengruppe. – Paläontologische Zeitschrift, **22** (3-4): 213-306, 54 figs., pls. 9-16; Berlin.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1942): Zur Kenntnis der Polycoelien und Pterophyllen. Eine Studie über den Bau der „Tetrakorallen“ und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. – Abhandlungen des Reichsamts für Bodenforschung, Neue Folge, **204**: 1-324, 155 figs., 36 pls.; Berlin.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1952): Korallen aus dem Karbon (Namur) des oberschlesischen Steinkohlenbeckens. – Akademie der Wissenschaften und der Literatur [in Mainz], Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse, **1952** (4): 143-227, 29 figs., 2 pls.; Wiesbaden.
- SCHINDEWOLF, Otto Heinrich (1967): Rugose Korallen ohne Mesenterien? – Senckenbergiana Lethaea, **48** (2): 135-145, 7 figs.; Frankfurt/Main.
- SCHLOTHEIM, Ernst Friedrich von (1813): Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. – Taschenbuch für die Gesamte Mineralogie [ed. C.C.LEONHARD], **7** (1): 3-134, pls. 1-4; Frankfurt/Main.
- SCHOUPPÉ, Alexander von & STACUL, Paul (1959): Säulchenlose Pterocorallia aus dem Perm von Indonesisch-Timor (mit Ausnahme der Polycoeliidae). Eine morphogenetische und taxonomische Untersuchung. – Palaeontographica, Supplement-Band, **4** [WANNER, J., ed.: Beiträge zur Geologie von Niederländisch-Indien] (5) (4): 197-359, 41 figs., pls. 9-13, 5 Beilagen; Stuttgart.
- SCHOUPPÉ, Alexander von & STACUL, Paul (1966): Morphogenese und Bau des Skelettes der Pterocorallia. – Palaeontographica, Supplement-Band, **11**: 1-186, 132 figs., 8 tabs., 6 pls.; Stuttgart.
- SCHOUPPÉ, Alexander von & STACUL, Paul (1968): Zur Bildung der Septen und Mesenterien bei den Pterocorallia. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **130** (1): 47-77, 11 figs., pl. 9; Stuttgart.
- SCRUTTON, Colin Thomas (1969): The case for the suppression of R. Ludwig's „Corallen aus paläolithischen Formationen“ (Palaeontographica, **14**: 133-244, 1865-66) for the purposes of zoological nomenclature. Z.N.(S.)495. – Bulletin of Zoological Nomenclature, **25** (4-5): 156-161; London.
- SCRUTTON, Colin Thomas (1993): New Kilbuchophyllid corals from the Ordovician of the Southern Uplands, Scotland. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **164** (OEKENTORP-KÜSTER, P., ed.: Proceedings of the VI. International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera held in Münster, Germany 9.-14. September 1991, [volume 1]): 153-158, 6 figs.; Frankfurt/Main.
- SCRUTTON, Colin Thomas (1997): The Palaeozoic corals, I. origins and relationships. – Proceedings of the Yorkshire Geological Society, **51** (3): 177-208, 22 figs., 5 tabs.; Bath.
- SCRUTTON, Colin Thomas & CLARKSON, Euan N. K. (1991): A new scleractinian-like coral from the Ordovician of the Southern Uplands, Scotland. – Palaeontology, **34** (1): 179-194, 6 figs., 1 pl.; London.
- SCRUTTON, Colin Thomas, JERAM, Andrew J. & ARMSTRONG, Howard A. (1998): Kilbuchophyllid corals from the Ordovician (Caradoc) of Pomeroy, Co. Tyrone: implications for coral phylogeny and for movement on the Southern Uplands Fault. – Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences, 1997, **88**: 117-126, 8 figs.; Edinburgh.
- SHURYGINA, Mariya Vasil'evna (1968): Pozdnesiluriyskie i rannedevonskie rugozy vostochnogo sklona Severnogo i Srednego Urala. [Late Silurian and Early Devonian Rugosa from the eastern slope of Northern and Middle Urals]. – in IVANOVSKIY, A. B., ed.: Korally pogranichnykh sloev silura i devona Altae-Sayanskoy gornoy oblasti i Urala. – Institut Geologii i Geofiziki, Sibirskoe Otdelenie, Akademiya Nauk SSSR; 1-170, 4 figs., 4+3 tabs., 65 pls. (117-150, 161-164, 3 tabs., pls. 53-65); Moskva (Izdatel'stvo Nauka) (russ.).

- SMITH, Stanley (1930): Some Valentian Corals from Shropshire and Montgomeryshire, with a Note on a New Stromatoporoid. – The Quarterly Journal of the Geological Society of London, **86** (2 =no. 342): 291-330, 8 figs., pls. 26-29; London.
- SMITH, Stanley & LANG, William Dickson (1931): Silurian Corals. The Genera *Xiphelasma*, gen. nov., and *Acerularia*, SCHWEIGGER, with Special Reference to *Tubiporites tubulatus*, SCHLOTHEIM, and *Diplophyllum caespitosum*, HALL. – The Annals and Magazine of Natural History, series 10, **8** (no. 43): 83-94, pls. 2-3; London.
- SPASSKIY, Nikolay Yaroslavovich, KRAVTSOV, Aleksandr Georgievich & TSYGANKO, Vladimir Stepanovich (1974): Kolonial'nye tsistimorfy. [Colonial cystimorphs]. – Trudy Instituta Geologii i Geofiziki, Sibirskoe Otdelenie, Akademiya Nauk SSSR, **201** (SOKOLOV, B. S., ed.: Drevnie Cnidaria, tom 1. Trudy I. mezhdunarodnogo paleontologicheskogo simpoziuma po izucheniyu iskopaemykh korallov, Novosibirsk 1971): 170-172; Novosibirsk (russ.).
- STOLARSKI, Jaroslaw (1993): Ontogenetic development and functional morphology in the early growth-stages of *Calceola sandalina* (LINNAEUS, 1771). – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **164** (OEKENTORP-KÜSTER, P., ed.: Proceedings of the VI. International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera held in Münster, Germany 9.-14. September 1991, [volume 1]): 169-177, 7 figs.; Frankfurt/Main.
- STUCKENBERG [SHUKENBERG], Alexander Antonovich (1895): Korally i mshanki kamennougol'nykh otlozheniy Urala i Timana. [Korallen und Bryozoen der Steinkohlenablagerungen des Ural und des Timan]. – Trudy Geologicheskago Komiteta [Mémoires du Comité Géologique], **10** (3): 1-244, 4 tabs., 24 pls.; S.-Peterburg (russ.; deu. Rés.).
- STUMM, Erwin Charles (1965): Silurian and Devonian Corals of the Falls of the Ohio. – Memoir, Geological Society of America, **93**: I-IX, 1-184, 2 figs., 1 tab., 80 pls.; New York (dated 1964).
- SULTANBEKOVA, Zhibek Sultanbekovna (1978): Novoe semeystvo rugoz iz nizhnego paleozoya Vostochnogo Kazakhstana. [A new rugose family from the Lower Palaeozoic of Eastern Kazakhstan]. – Paleontologicheskii Zhurnal, **1978** (3): 39-44, 3 figs., pl. 6; Moskva (russ.).
- SUTHERLAND, Patrick K. (1958): Carboniferous stratigraphy and rugose coral faunas of northeastern British Columbia. – Memoir, Geological Survey of Canada, **295**: I-VI, 1-177, 4 figs., 33 pls.; Ottawa.
- SUTHERLAND, Patrick K. (1965): Henryhouse Rugose Corals. – Bulletin, Oklahoma Geological Survey, **109**: 1-92, 26 figs., 34 pls.; Norman (Oklahoma).
- SYTOVA, Vera Alekseevna & ULITINA, Lidiya Mikhaylovna (1966): Rugozy isen'skoy i biotarskoy svit. [Rugosa from the Isen and Biotar formations]. – Materialy po Geologii Tsentral'nogo Kazakhstana (Moskovskiy Gosudarstvennyy Universitet, Tsentral'no-Kazakhstanskoe Geologicheskoe Upravlenie), **6** (BOGDANOV, A. A., ed.: Stratigrafiya i fauna siluriyskikh i nizhnedevonskikh otlozheniy Nurinskogo sinklinoriya): 198-253, 1 tab., pls. 35-49; Moskva (Izdatel'stvo Moskovskogo Universiteta) (russ.).
- VOLLBRECHT, Emmi (1928): Die Entwicklung des Septalapparates bei *Semaiophyllum*: Ein Beitrag zur Entwicklung des Septalapparates der Rugosen. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Band, Abteilung B, Geologie und Paläontologie, **59**: 1-30, 2 figs., pls. 1-4; Stuttgart.
- VOYNOVSKIY-KRIGER, Konstantin Genrikhovich (1928): Zur Morphologie der Tetrakorallen (Rugosa). [K morfologii korallov gruppy Tetracoralla (Rugosa)]. – Ezhegodnik Russkogo Paleontologicheskogo Obshchestva, **7**: 99-104, pl. 7; Leningrad. [russische Edition: VOYNOVSKIY-KRIGER, Konstantin Genrikhovich (1929): K morfologii korallov gruppy Tetracoralla (Rugosa). [To the morphology of corals ex gr. Tetracoralla (Rugosa)]. – Izvestiya Geologicheskogo Komiteta [Bulletin du Comité Géologique], **47** (7): 855-860, pl. 58; Leningrad (russ.; engl. Rés.)].
- WANG Hong-zhen & HE Xin-yi (1980): Discussions of some Rugose genera from the Silurian coral assemblages of China. – Acta Palaeontologica Sinica, **19** (2): 136-142, 2 pls.; Beijing (chines.; engl. Rés.).
- WEBBY, Barry Deane (1971): The new Ordovician genus *Hillophyllum* and the early history of rugose corals with acanthine septa. – Lethaia, **4** (2): 153-168, 9 figs.; Oslo.
- WEDEKIND, Rudolf (1927): Die Zoantharia Rugosa von Gotland (bes. Nordgotland). – Sveriges Geologiska Undersökning, serie Ca, Avhandlingar och Uppsatser i 4:0, **19**: 1-95, 30 pls.; Stockholm.
- WEIDLICH, Oliver & FLÜGEL, Helmut W. (1995): Upper Permian (Murghabian) Rugose corals from Oman (Ba'id area, Saih Hatat): Community Structure and Contributions to Reefbuilding Processes. – Facies, **33**: 229-263, 17 figs., 4 tabs., pls. 45-52; Erlangen.
- WENDT, Jobst (1990): The first aragonitic Rugose Coral. – Journal of Paleontology, **64** (3): 335-340, 2 figs., 2 tabs.; Lawrence (Kansas).
- WEYER, Dieter (1972): Zur Morphologie der Rugosa (Pteracorallia). – Geologie, **21** (6): 710-737, 7 figs., 2 pls.; Berlin.

- WEYER, Dieter (1973): Einige Rugose Korallen aus der Erbslochgrauwacke (Unterdevon) des Unterharzes. – Zeitschrift für Geologische Wissenschaften, Themenheft, **1**: 45-65, 7 figs., 2 pls.; Berlin.
- WEYER, Dieter (1974): Das Rugosa-Genus *Antiphyllum* SCHINDEWOLF, 1952 (Unternamur, Oberschlesisches Steinkohlenbecken). – Časopis pro Mineralogii a Geologii, **19** (4): 345-365, 8 figs., 1 pl.; Praha.
- WEYER, Dieter (1978): Neue Sutherlandiniinae (Rugosa) aus dem skandinavischen Silur und aus dem thüringischen Devon. – Freiburger Forschungshefte, C, **342**: 91-116, 2 figs., 8 pls.; Leipzig.
- WEYER, Dieter (1979): Korallen-Funde im europäischen Zechstein-Meer. – Zeitschrift für Geologische Wissenschaften, **7** (8): 981-1021, 9 figs., 4 pls.; Berlin.
- WEYER, Dieter (1980a): Zwei *Ufimia*-Arten aus dem Erdbacher Kalk im Rheinischen Schiefergebirge (Anthozoa, Rugosa; Unterkarbon). – Abhandlungen und Berichte für Naturkunde und Vorgeschichte (Kulturhistorisches Museum Magdeburg), **12** (2): 3-25, 2 figs., 4 pls.; Magdeburg (dated 1979).
- WEYER, Dieter (1980b): Die älteste Rugose Koralle Europas (*Primitophyllum* KALJO 1956, Mittelordoviz). – Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität Halle/Wittenberg, [for] 1978, **30** (P7, Kongress- und Tagungsberichte: Neue paläontologische und geologische Forschungsergebnisse hallenser Absolventen): 51-77, 1 fig., 7 pls.; Halle (dated 1978, issued 10.8.1980).
- WEYER, Dieter (1981a): Bathyale Rugosa (Anthozoa) aus pelagischem Oberem (Unterdevon) im Thüringischen Schiefergebirge. – Abhandlungen und Berichte für Naturkunde und Vorgeschichte (Kulturhistorisches Museum Magdeburg), [for] 1980, **12** (3): 23-73, 5 figs., 10 pls.; Magdeburg.
- WEYER, Dieter (1981b): Korallen der Devon/Karbon-Grenze aus hemipelagischer Cephalopoden-Fazies im mitteleuropäischen variszischen Gebirge - *Bathybalva* n. g., *Thuriantha* n. g. (Rugosa). – Freiburger Forschungshefte, C, **363**: 111-125, 6 figs., 5 pls.; Leipzig.
- WEYER, Dieter (1983): *Lambelasma*-Arten (Anthozoa, Rugosa) aus dem baltoskandischen Mittelordoviz. – Freiburger Forschungshefte, C, **384**: 7-19, 2 figs., 4 pls.; Leipzig.
- WEYER, Dieter (1984a): *Neaxon cheilos* n.sp. aus dem Unterfamenne von Schleiz im Thüringer Schiefergebirge (Anthozoa, Rugosa; Oberdevon). – Abhandlungen und Berichte für Naturkunde und Vorgeschichte (Kulturhistorisches Museum Magdeburg), [for] 1982, **12** (5): 3-16, 77-83, 2 figs., 7 pls.; Magdeburg.
- WEYER, Dieter (1984b): Korallen im Paläozoikum von Thüringen. – Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, **9**: 5-33, 8 figs., 6 fot., 1 tab.; Gotha.
- WEYER, Dieter (1991): *Pseudopetraia* SOSHKINA 1951 (Anthozoa, Rugosa) aus dem Unterdevon des Thüringischen Schiefergebirges. – Abhandlungen und Berichte für Naturkunde und Vorgeschichte (Kulturhistorisches Museum Magdeburg), **15**: 9-24, 2 figs.; Magdeburg.
- WEYER, Dieter (1997): Hyposepta and diplosepta in the septal apparatus of Rugosa. – Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológica, **91** (1-4) (PEREJÓN, A. & COMAS-RENGIFO, M. J., eds.: Proceedings of the VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera held in Madrid, Spain, 1995): 37-52, 2 4 figs., 2 tabs., pls.; Madrid.
- WEYER, Dieter (2001): *Muenstraia*, ein neues Rugosa-Genus (Anthozoa) aus dem Obersilur und Unterdevon. – Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe, **4**: 71-82, 3 figs., 1 pl.; Berlin.
- WEYER, Dieter (2005): Über *Tetralasma* SCHINDEWOLF 1942 (Anthozoa, Rugosa; Unterkarbon). – Abhandlungen und Berichte, Museum für Naturkunde, **28**: 23-35, 4 figs.; Magdeburg.
- WEYER, Dieter (2006): *Cyathoclisia* DINGWALL 1926 (Anthozoa, Rugosa) im Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges. – Abhandlungen und Berichte für Naturkunde (Museum für Naturkunde Magdeburg), **29**: 23-71, 3 figs., 1 tab., 8 pls.; Magdeburg.
- WEYER, Dieter (2007): The basic tripartition of the Anthozoan superorder Rugosa. [abstract]. – in KOSSOVAYA, O., SOMERVILLE, I. & EVDOKIMOVA, I. (eds.): X International Congress on Fossil Cnidaria and Porifera, August 12-16, 2007 St. Petersburg, Russia. Abstracts. – Russian Geological Research Institute (VSEGEI); 1-111 (101); St. Petersburg.
- WRIGHT, Anthony James Taperell (1969): Notes on tetracoral morphology. – Journal of Paleontology, **43** (5): 1232-1236, 2 figs.; Tulsa (Oklahoma).
- WRIGHT, Anthony James Taperell (1997): A global perspective of the Silurian tetracoral *Goniophyllum*. – Special Paper, Geological Society of America, 321 (KLAPPER, G., MURPHY, M. A. & TALENT, J. A. (eds.): Paleozoic sequence, stratigraphy, biostratigraphy and biogeography: Studies in honour of J. Granville „Jess“ JOHNSON): 327-340, 5 figs.; Boulder (Colorado).

- YAKOVLEV, Nikolay Nikolaevich (1910): O proiskhozhdenii kharakternykh osobennostey Rugosa. [Die Entstehung der charakteristischen Eigentümlichkeiten der Korallen Rugosa]. – Trudy Geologicheskago Komiteta [Mémoires du Comité Géologique], novaya seriya, **66**: 1-16, 9 figs., 1 pl.; S.-Peterburg (russ.; deu. Rés.).
- YAKOVLEV, Nikolay Nikolaevich (1917): On the Organisation of the Rugose Corals and the Origin of their Characteristic Peculiarities. – The Geological Magazine, new series, decade 6, **4** (3): 108-115, 4 figs., pl. 8; London.
- YU Jian-zhang [Yü C. C.] (1931): The Correlation of the Fengningian System, the Chinese Lower Carboniferous, as based on coral zones. – Bulletin of the Geological Society of China, **10**: 1-30, 5 figs., 1 tab.; Peiping.
- YU Jian-zhang [Yü C. C.] (1934): Lower Carboniferous Corals of China. – Palaeontologia Sinica, series B, **12** (3): 1-211, 24 pls.; Peiping (dated 1933).
- YU Jian-zhang [Yü C. C.] (1963): O svyazi roda *Cystophrentis* s shestikhlučevymi korallami i ustanovlenie otryada Mesocorallia Yü (ord. nov.) i semeystva Cystophrentidae Yü (fam. nov.) [On the connection between the genus *Cystophrentis* and the hexaradiata corals and the establishment of the order Mesocorallia Yü (ord. nov.) and family Cystophrentidae Yü (fam. nov.)]. – Acta Palaeontologica Sinica, **11** (3): 307-318, 5 figs., 1 pl.; Beijing (chines.; russ. Rés.).
- YU Jian-zhang, LIN Ying-dang & FAN Ying-nian (1979): New Materials of Mesocorallia from the Lower Carboniferous of China. – Paper for the 9th International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology [preprint], Changchun Geological College; 1-8, 2 figs., 1 tab., 3 pls.; Changchun. [reprinted:
- YU Jian-zhang, LIN Ying-dang & FAN Ying-nian (1985): New Materials of Mesocorallia from the Lower Carboniferous of China. – Compte Rendu, 9. Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère (Washington and Champaign-Urbana May 17-26, 1979), **5**: 193-199, 2 figs., 1 tab., 3 pls.; Carbondale, Edwardsville (Southern Illinois University Press)].

Tafel 1

Schizosepta (Metasepta, Catasepta) der Ordo Stauriida

1. *Stereolasma rectum* (HALL 1843)

Givetian, Hamilton Group, Wanakah Shale Member der Ludlowville Formation, Athol Springs, New York (USA), Coll. W. A. OLIVER jr.

Cardinale und laterale Polyparansicht (Protosepten markiert) mit bifurkaten Serptalfurchen von Metasepten und Catasepten und mit intercalaten Septalfurchen von Hyposepten, x 3,5 (Nr. MB.K.81.1., MNH Berlin, Original WEYER 1974: Abb. 7/2, 1980b: Taf. 7/3a-b, 1997: Taf. 1/3a-b).

2. *Rectigrewingkia anthelion* (DYBOWSKI 1873)

Oberordoviz, oberes Katian (unteres Harjuan), untere Vormsi-Stufe (F1b α), Kliff Saxby-Nord, NW-Küste der Insel Vormsi (Estland), coll. D. WEYER 1996.

Konvexe Polyparseite mit markiertem Cardinaleseptum und bifurkaten Septalfurchen von Metasepten und Katasepten, x2 (Nr. MB.K.2367., MNH Berlin).

3. *Sutherlandinia gotlandica* WEYER 1978, Paratypus.

Mittleres Wenlock (oberes Sheinwoodian), Slite-Schichten (teste NEUMAN 1988: 108), Insel Gotland (Schweden), ohne präzisere Fundortsangabe, unbekannte Kollektion 19. Jahrhundert.

Polypar in Seitenansicht, mit markiertem Lateralseptum und bifurkaten Septalfurchen der Metasepten und Catasepten, x6 (Nr. X4548, BGR Berlin; Original WEYER 1974: Abb. 4, und 1978: Taf. 1/1).

4. „*Streptelasma*” sp. (generische Stellung ungeklärt, entfernt ähnlich *Rhegmaphyllum* WEDEKIND 1927; bereits von SCHINDEWOLF 1932: Abb. 7 als *Streptelasma* sp. provisorisch bestimmt).

Mittleres Wenlock (oberes Sheinwoodian), Paramaja-Member der Jaani-Stufe, Paramaja-Kliff bei Jaani (Kirche St.Johannis), N-Küste der Insel Saaremaa (Estland), coll. E. KUMMEROW 1924.

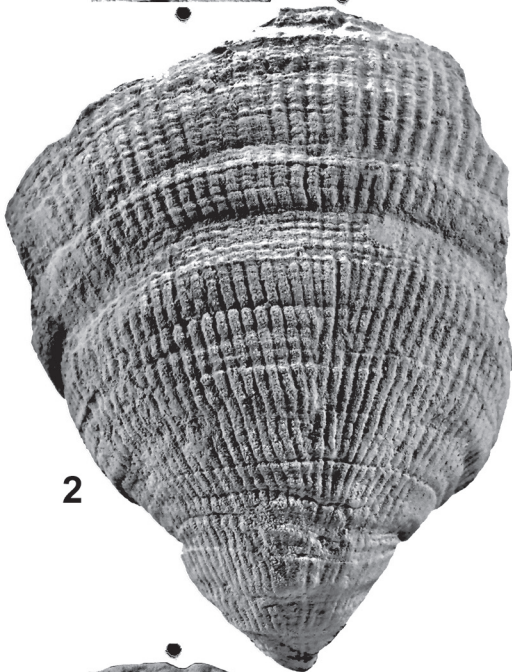
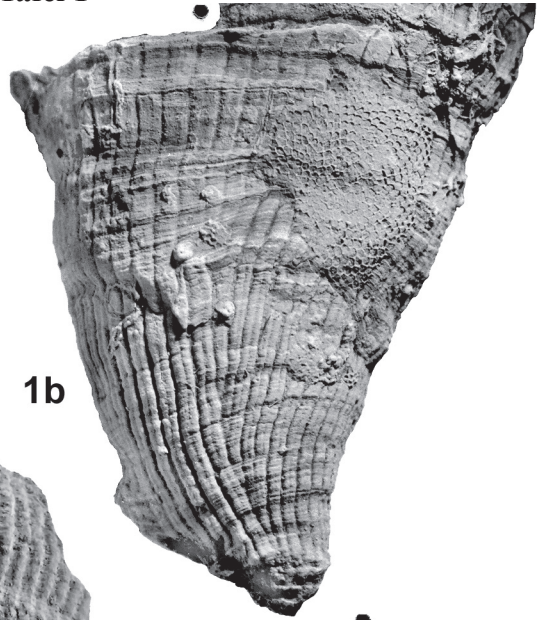
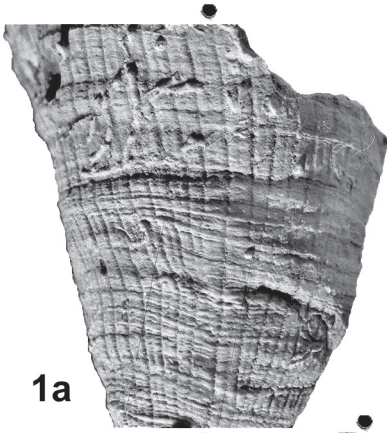
Konvexe Seite des cornuten Polypars, mit Cardinaleseptum (markiert) und bifurkaten Septalfurchen der Metasepten und Catasepten, x6 (Nr. MB.K.2368., MNH Berlin).

5. *Neaxon* sp. („*Cyathaxonia richteri* LUDWIG 1865“, nom. suppr. ICZN Opinion, 1971, Topotyp).

Unterfamenne, obere *Cheiloceras*-Stufe, oberes Plattenbruch-Member der Bohlen-Formation (*Trimerocephalus*-Kalkknotenschiefer), Plattenbruch am Bohlen SE Saalfeld, Thüringen (Deutschland), coll. K. BARTZSCH 1950-1960.

Konvexe Seite des cornuten Polypars, mit Cardinaleseptum (markiert), bifurkaten Septalfurchen der Metasepten und Catasepten, und intercalaten Septalfurchen von Hyposepten, x6 (Nr. MB.K.2369., MNH Berlin).

Tafel 1



Tafel 2

Schizosepta (Metasepta, Catasepta) und Intrasepta (Hyposepta) der Ordo Cystiphyllida

1-4. *Cystiphyllum liljevalli* WEDEKIND 1927, Topotypen

Oberes Llandovery (oberes Telychian), Untere Visby-Mergel, Kliff bei Ireviken, Insel Gotland (Schweden), coll. D. WEYER 1997 (MNH Berlin).

Bifurkate Septalfurchen von Metasepten und Catasepten (in 2 und 4b am markierten Cardinaleseptum) und intercalate Hyposepten (1b, 3b).

1. Nr. MB.K.2370., x1 (a) und x2,5 (b).

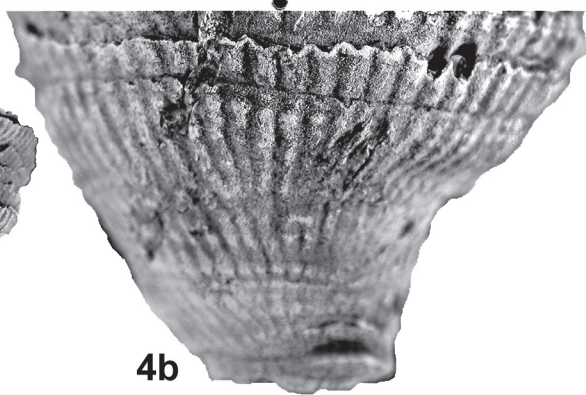
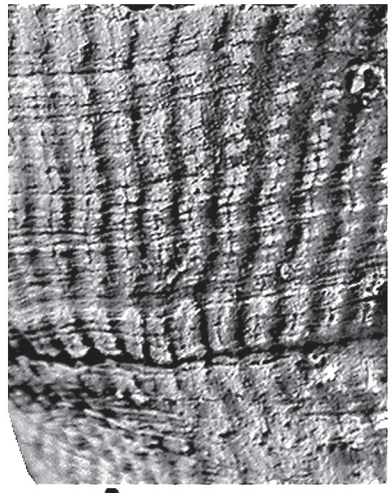
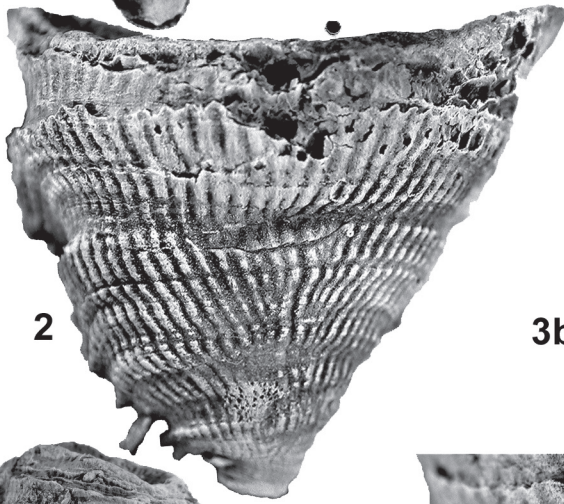
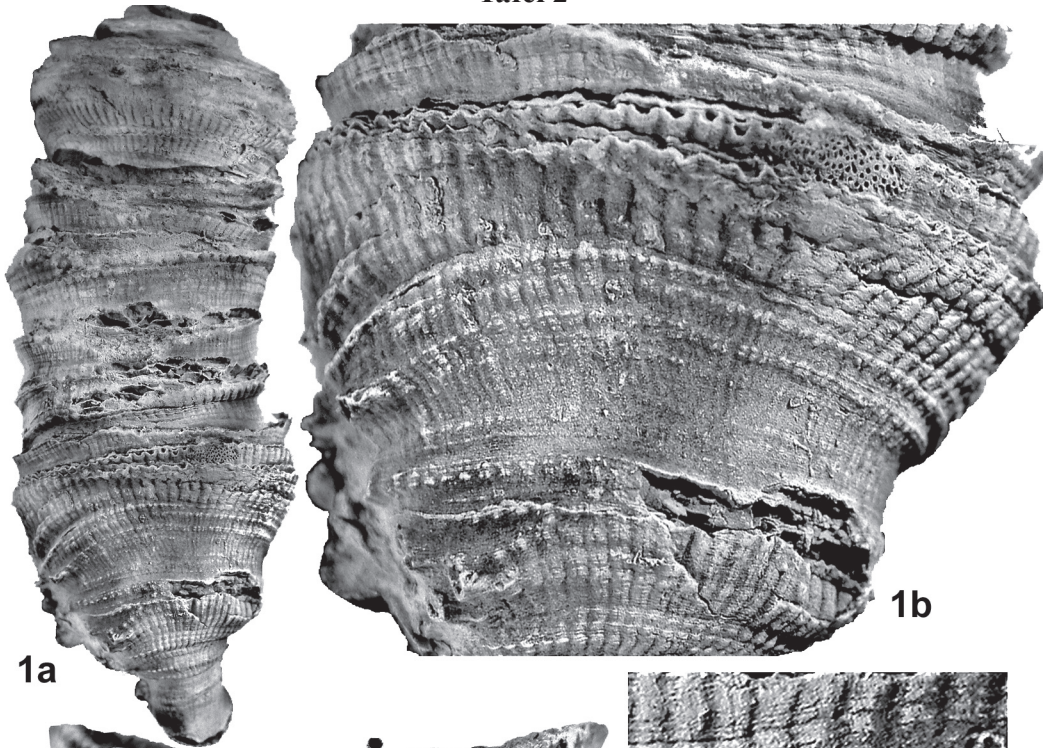
2. Nr. MB.K.2371., x2,5.

3. Nr. MB.K.2372., x1 (a) und x5 (b).

4. Nr. MB.K.2373., x1 (a) und x3 (b).

WEDEKIND (1927: 66) hatte für die Jugendstadien dieser Art irrtümlich die Präsenz von „Doppelrippen“ nach Art der Gattung *Pholidophyllum* LINDSTRÖM 1871 angegeben. Es handelt sich jedoch nicht um Kleinsepten, sondern um „Septen dritter Ordnung“ = Hyposepta, was beim Zahlenvergleich von Archaeotheca-Furchen und Septenplan im freigewitterten Kelch am Fundort Ireviken sofort ersichtlich ist. Das Erscheinungsbild gleicht dem von *Diplochone striata* FRECH 1886 = jüngeres Synonym von *Diplochone infundibulans* (ROEMER 1855) aus dem deutschen Mittel-Givetian (siehe WEYER 1980b: Taf. 7/1, und 1997: Taf. 1/1).

Tafel 2



Tafel 3

Intrasepta (Addisepta und Kalasepta) der Ordo Pholidophyllida

1-2. *Pholidophyllum pileolum* (QUENSTEDT 1879)

Oberes Llandovery (oberes Telychian), Untere Visby-Mergel, Visby, Insel Gotland (Schweden), coll. A. KRAUSE 1876 (MNH Berlin).

1. Nr. MB.K.2374., konkave Polyparseite mit Cardinalseptum (a), laterale Seitenansichten mit Lateralseptum (b,c) und Kelchansicht, x4.

2. Nr. MB.K.2375., Seiten- und Kelchansicht, x4.

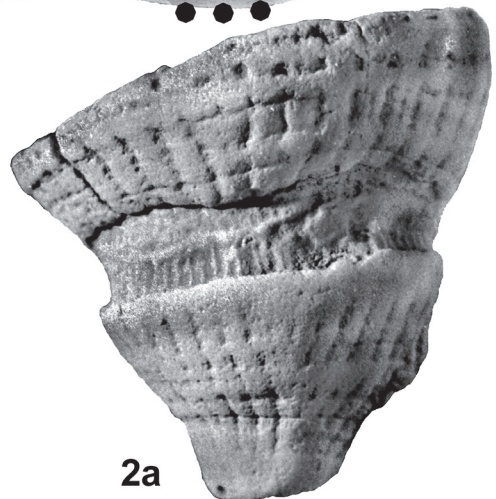
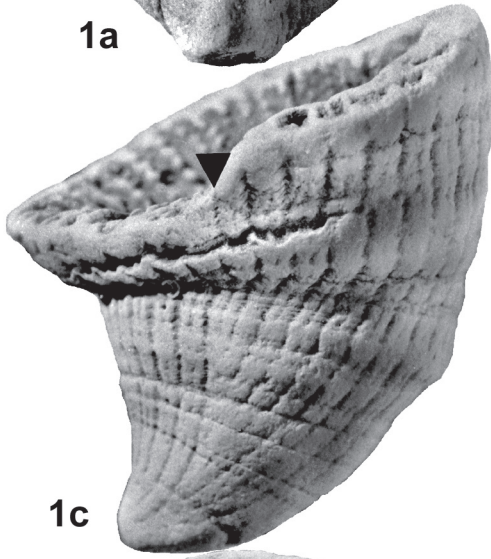
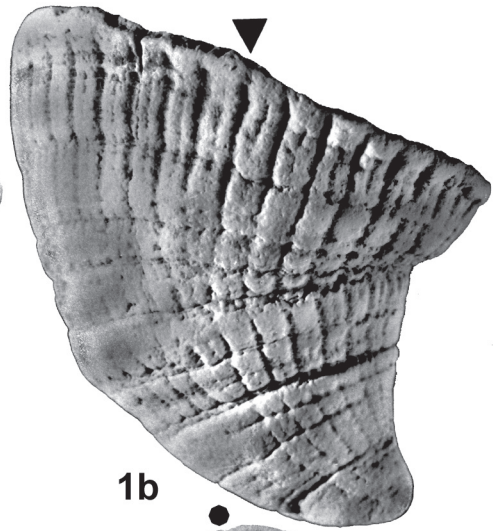
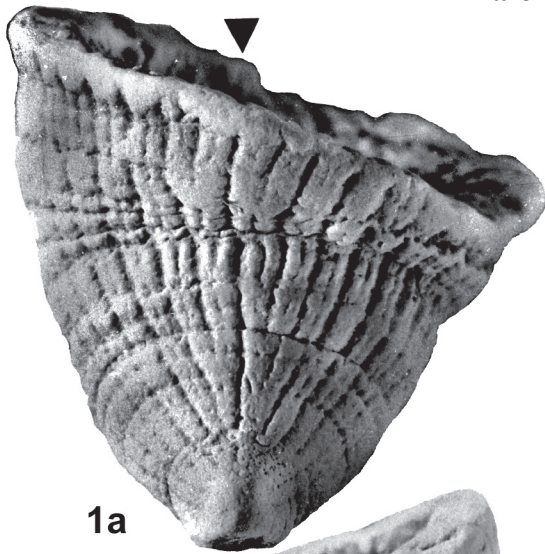
Synonymie:

Das Taxon ist bisher nie revidiert worden; jetzt kann das QUENSTEDT-Original erstmals neu abgebildet werden (1879: 455, Taf. 158/23, hier zum Lectotypus deklariert, obwohl es auch ein Holotypus sein könnte, falls seinem Autor nur dieses eine Exemplar vorlag, was sich heute nicht mehr beweisen läßt). LINDSTRÖM (1883: 64, Taf. 8/20, 9/14. 8/20) bezeichnete die Art als *Pholidophyllum tubulatum* (SCHLOTHEIM 1813) – pars: forma primaria, im Unterschied zur mutatio (1883: Taf. 8/19), die später in *Pholidophyllum hedstroemi* WEDEKIND 1927 umbenannt wurde – und erwähnte *Cyathophyllum pileolum* QUENSTEDT 1879 als Synonym. Der echte *Tubiporites tubulatus* SCHLOTHEIM 1813 aus dem Silur Gotlands, eine cerioide Kolonie, ist die Typusart von *Xiphelasma* SMITH & LANG 1931. HILL (1936) beschrieb unsere solitären Formen als neue Taxa *Acanthocyclus transiens* (102, Abb. 16,22,30, Taf. 29/40, 30/41-42, mit eventuellem Synonym *pileolum*) und *Tryplasma primum* (204, Abb. 16,17,20,23,31, Taf. 29/39, 30/43-45) aus dem englischen Silur. Bei NEUMAN & KERSHAW (1991: 88, Abb. 40) lautet die Bestimmung *Tryplasma* cf. *primum* HILL 1936; als stratigraphisches Niveau ist der Untere Visby-Mergel des Oberen Telychian angegeben. Mir stehen eine kleine, unbestimmt gebliebene Kollektion AUREL KRAUSE 1876 (4 Exemplare) von Visby sowie ein Polypar von der Zementfabrik Visby (Kollektion BAMBERG 1903) zur Verfügung.

Generische Stellung:

Die Gattung *Tryplasma* LONSDALE 1845 ist leider nicht revidiert (anhand von Topotypen der durch ETHERIDGE 1907: 42 designierten Typusart *Tryplasma aequabile* LONSDALE 1845 aus dem Unterdevon des E-Ural, Russland) und daher – ebenso wie der Familia-Begriff Tryplasmataidae ETHERIDGE 1907 – vorerst kaum brauchbar. Aus den neueren, allerdings nicht auf Topotypen basierenden Darstellungen von SHURYGINA (1968) und IVANOVSKIY (1969) sind heute notwendige Details (speziell zur Frage Schizosepta oder Intrasepta) nicht ersichtlich. Das gilt auch für den von IVANOVSKIY & SHURYGINA (1975: 15, Taf. 1/1a-b) vorgeschlagenen topotypischen Neotypus, der außerdem (meines Erachtens) nicht gültig sein kann, weil keinerlei Bemühungen unternommen und dokumentiert wurden, was sich über den Verbleib von LONSDALE's Originalen ermitteln läßt, von denen inzwischen einige Typen anderer Taxa wieder vorliegen. Deshalb wird hier der vorerst besser definierte Genus-Name *Pholidophyllum* LINDSTRÖM 1871 bevorzugt, als dessen älteres Synonym *Tryplasma* meist und vermutlich sogar zu Recht gilt (HILL 1981: F98).

Tafel 3



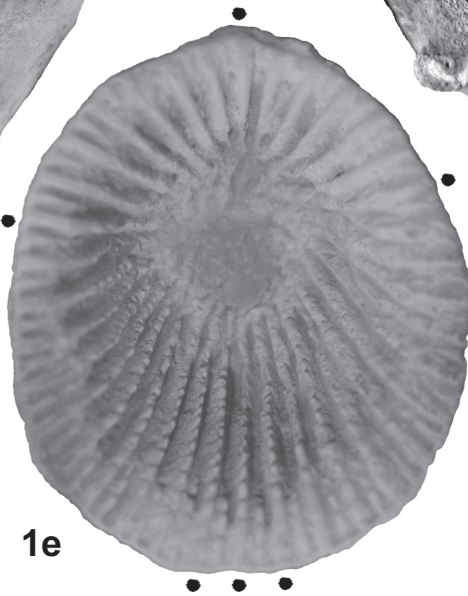
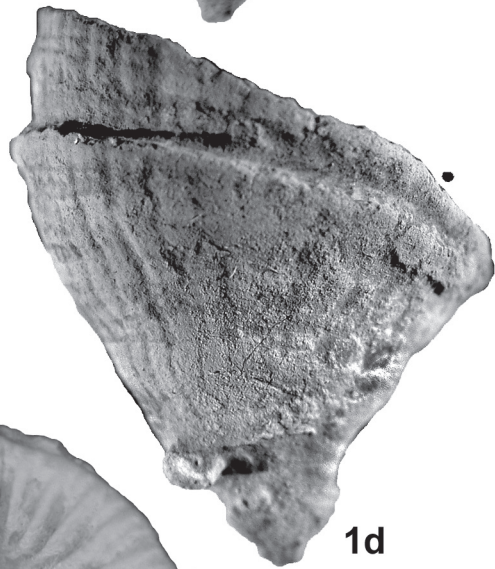
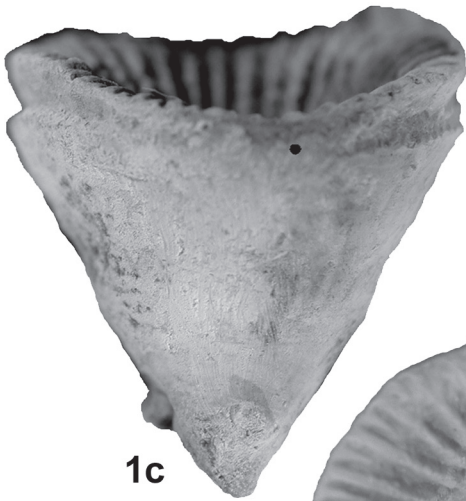
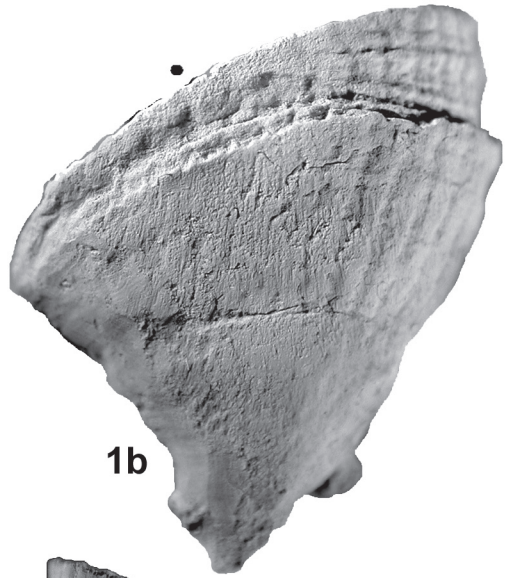
Tafel 4

1. *Pholidophyllum pileolum* (QUENSTEDT 1879), Lectotypus

Oberes Llandoverly (oberes Telychian), Untere Visby-Mergel, Insel Gotland (Schweden), offenbar Westküste, unbekannte Kollektion 19. Jahrhundert (gekauft von der Mineralien/Fossilien-Handlung B. STÜRTZ, Bonn) (GPIU Tübingen).

Vier Seitenansichten (a - konvex, mit Antiseptum, c - konkav, mit Cardinaleseptum) und Kelch des Polypars, mit markierten 6 Protosepten, x4 (Original QUENSTEDT 1879: Taf. 158/23).

Tafel 4



Tafel 5

1. *Pholidophyllum pileolum* (QUENSTEDT 1879)

Oberes Llandovery (oberes Telychian), Untere Visby-Mergel, Zementfabrik Visby, Insel Gotland (Schweden), coll. BAMBERG 1903 (Nr. MB.K.2376., MNH Berlin – = 3 QS + 1 LS + 3 R + 1 Polyparabguss).

- a. Polypar in Seitenansicht, mit markiertem Lateralseptum, x4.
- b. Kelchansicht, x4.
- c. calicularer Querschliff, x4.
- d. Septendetail im Querschliffbild, mit rhabdacanthen Trabekeln, x15.
- e. subtabularer medianer Längsschliff, x4.
- f. rhabdacanthen Trabekeln im Längsschliffdetail, x15.

Die markierten 6 Protosepten (b, c, siehe auch Abb. 7) sind zuverlässig nach den Wachstumspolen an der externen Archaeotheca ermittelt

Tafel 5

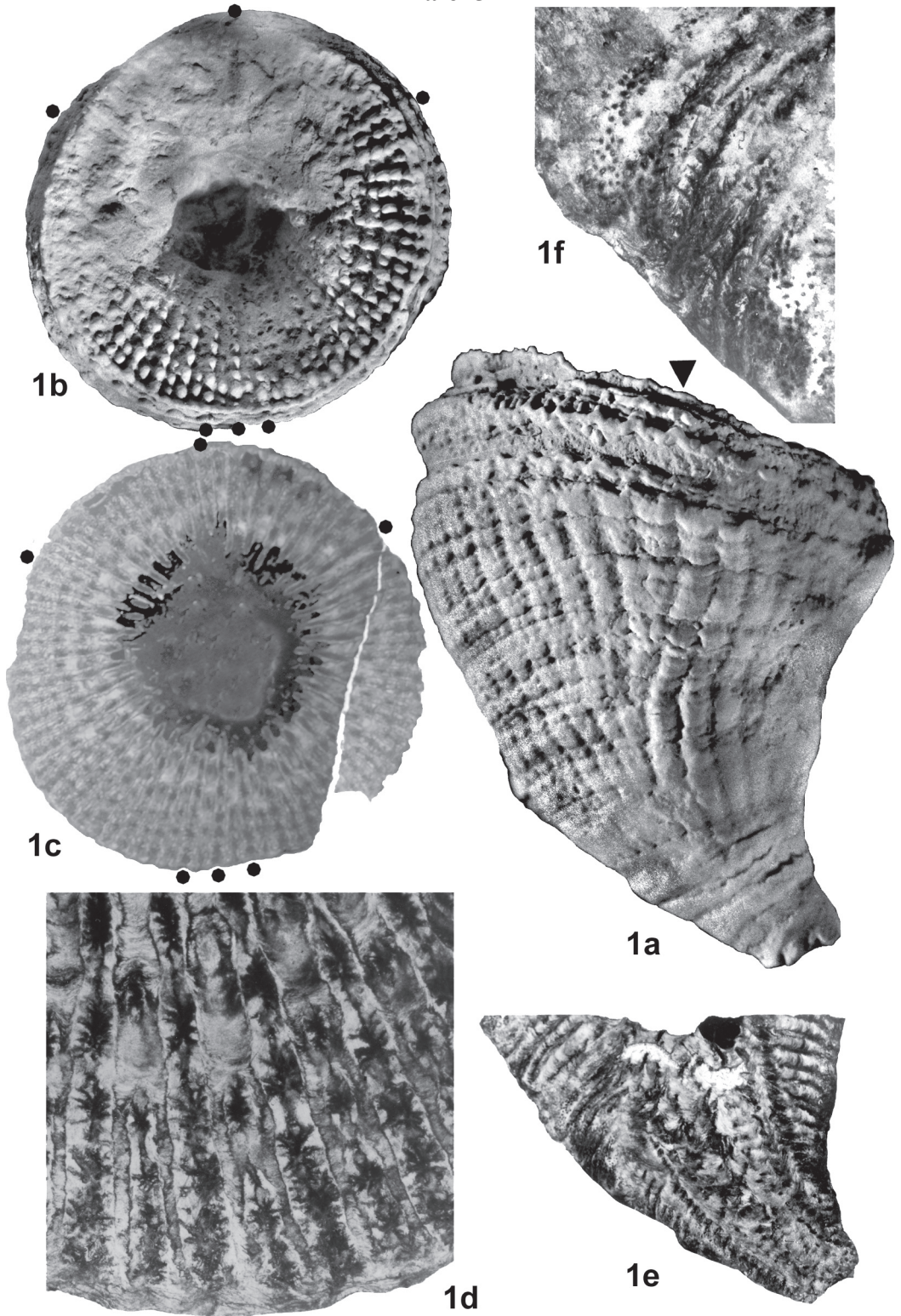
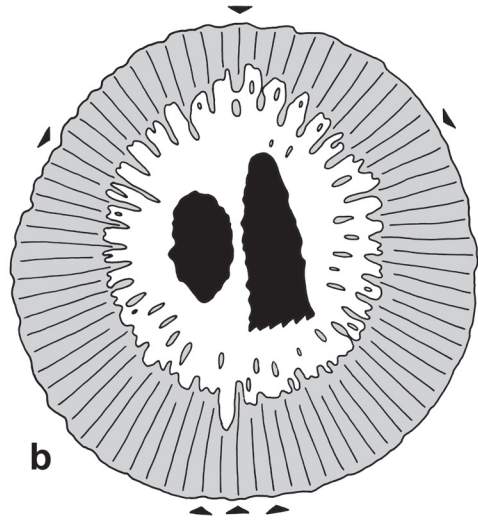
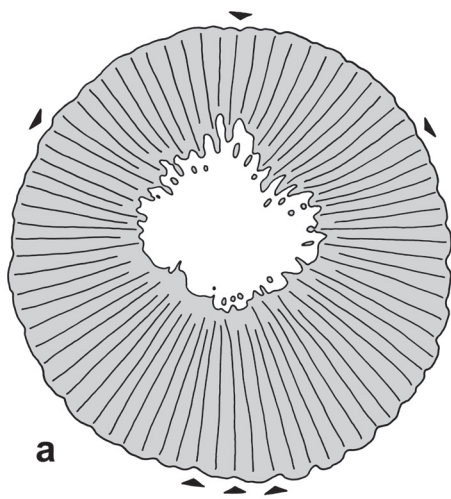


Abb. 7: *Pholidophyllum pileolum* (QUENSTEDT 1879)

weitere caliculare Querschliffe desselben Exemplars (Taf. 5/1a-f), Nr. MB.K.2376., MNH Berlin, x4,
Septendetails in b (multitrabekuläre = rhabdacanthe Mikrostruktur) x25.

Septenformeln: $\frac{6|6}{13|13}$ n 42, N 76, D 14,6 mm; $\frac{6|6}{13|14}$ n 43, N 78, D 15,2 mm



Tafel 6

Intrasepta (Addisepta und Kalasepta) der Ordo Pholidophyllida

1-5. *Pholidophyllum hedstroemi* WEDEKIND 1927

Unteres Wenlock (unteres Sheinwoodian), Oberer Visby-Mergel, Insel Gotland (Schweden).

1. Nr. X12803, BGR Berlin – Gotland (ohne präzise Fundortsangabe), coll. G. LINDSTRÖM [determiniert als *Pholidophyllum tubulatum* (SCHLOTHEIM 1813), mit Etikett in Handschrift LINDSTRÖM 1893, 1969 übernommen vom 1968 aufgelösten Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Rostock], Seitenansicht mit markiertem Lateralseptum, x4.

2. Nr. MB.K.2377., MNH Berlin – Gotland, Küste N Lickershamn, coll. A. SCHRAMMEN [det. *Pholidophyllum tubulatum* (SCHLOTHEIM 1813) in Handschrift LINDSTRÖM], Seitenansicht mit markiertem Lateralseptum, x3, und Kelchansicht mit 6 markierten Protosepten, x5.

3. Original QUENSTEDT 1879: Taf. 158/4 (*Cyathophyllum loveni*), GPIU Tübingen – Gotland (ohne präzise Fundortsangabe), Seitenansicht mit markiertem Lateralseptum, x3.

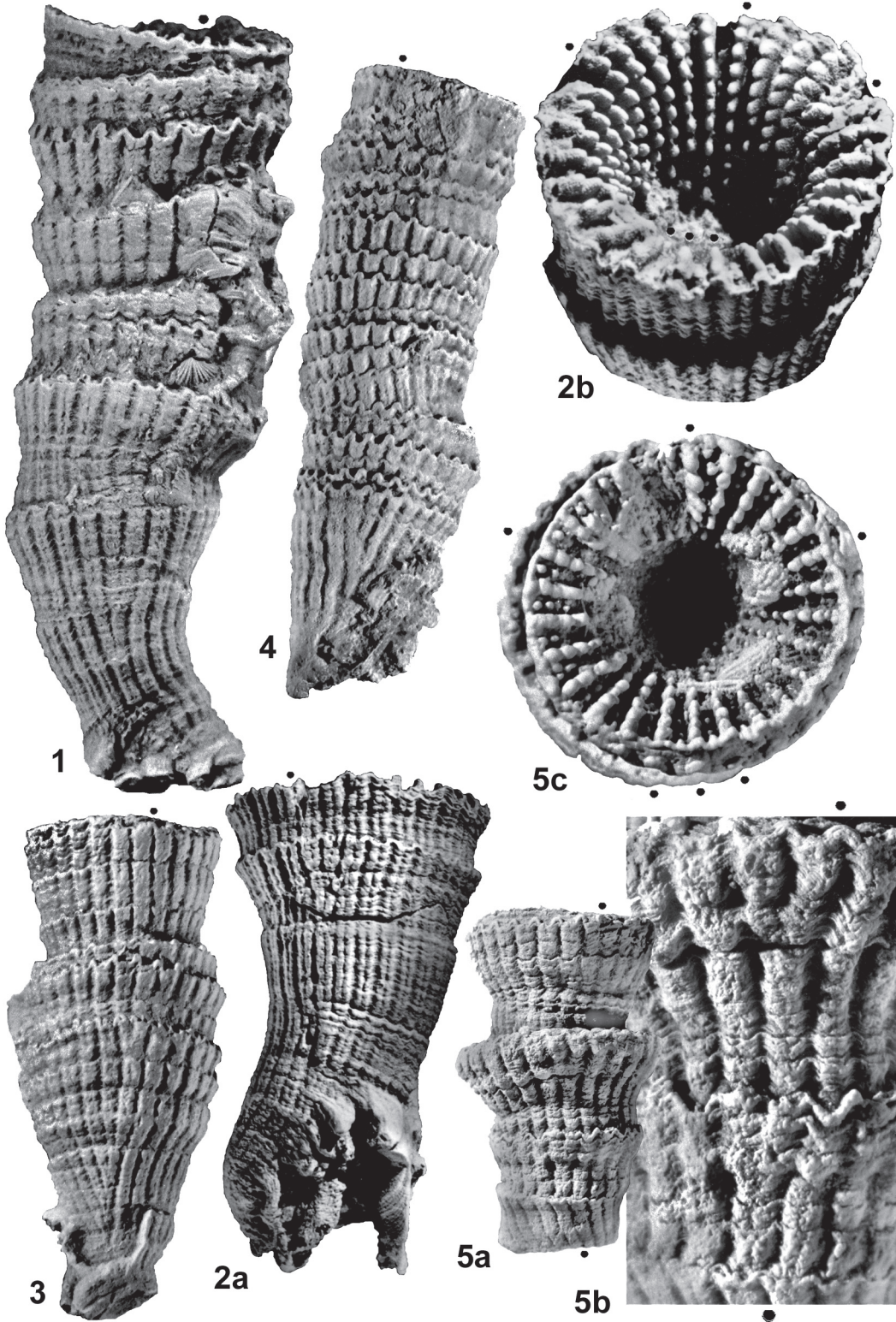
4. Original QUENSTEDT 1879: Taf. 158/3 (*Cyathophyllum loveni*), GPIU Tübingen – Gotland (ohne präzise Fundortsangabe), Seitenansicht mit markiertem Lateralseptum, x3.

5. Nr. MB.K.2378., MNH Berlin – Gotland (ohne präzise Fundortsangabe), coll. G. LINDSTRÖM 1883 [det. als *Pholidophyllum tubulatum* (SCHLOTHEIM 1813), jüngere Mutation], Seitenansicht mit markiertem Lateralseptum, x3 (a), Detail der intercalaten Septalfurchen (Doppelrippen), x8 (b), und Kelchansicht mit 6 markierten Protosepten, x5 (c).

Trotz scheinbar vorzüglicher Erhaltung solcher Gotland-Korallen sind bei dieser Art die „Epithekalschuppen“ fast nirgends überliefert, konnten aber an reichem ähnlichen Material der estnischen Insel Saaremaa – *Pholidophyllum fastigiatum* (EICHWALD 1830), Oberes Ludlow (oberes Ludfordian), Kudjape-Member der Kuressaare-Stufe, Fundort Kudjape in Kuressaare – häufig beobachtet werden. Eine erste Revision dieses Taxons gab GORYANOV (1973).

Die zwei QUENSTEDT-Originale sind neu abgebildet, weil die Zeichnungen von 1879 die intercalaten Septalfurchen der Intrasepta falsch (als bifurkate Schizosepta) darstellten.

Tafel 6



Tafel 7

1-8. *Pholidophyllum hedstroemi* WEDEKIND 1927

Unteres Wenlock (unteres Sheinwoodian), Oberer Visby-Mergel; Insel Gotland (Schweden), ohne präzise Fundortsangabe; coll. G. LINDSTRÖM Ende 19. Jahrhundert, von ihm als *Pholidophyllum tubulatum* (SCHLOTHEIM 1813) bestimmt im Sinne seiner Beschreibung von 1883 – Nr. X12804, BGR Berlin (1969 übernommen vom 1968 aufgelösten Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Rostock), = 5 QS + 1 LS.

1-3. Schliff-Fotos, subtabular (1,2) und calicular (3), x6 (1,3) und x7 (2) – gezeichnet in 4, 5, 8.

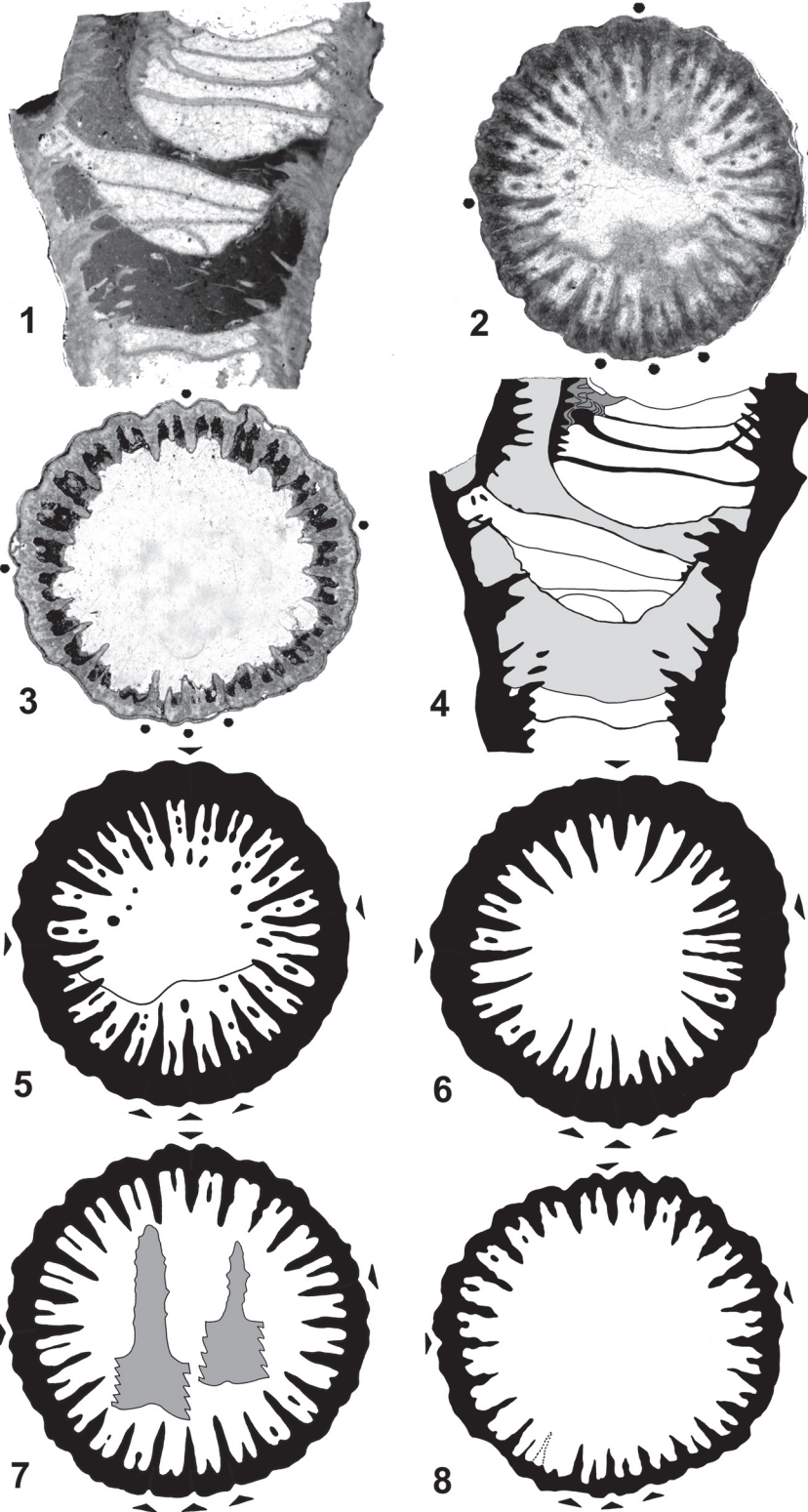
4. medianer Längsschliff mit zweimaliger Verjüngung (ältere Kelchbereiche hellgrau), x6.

5-8. adulte Querschliffserie, subtabular (5) und calicular (6-8), x6 (4, 8) und x7 (5-7). Die typischen Archaeotheca-Doppelrippen sind nahe am Kelchrand (7, 8) besonders deutlich ausgebildet (longitudinale Septalfurchen der Großsepten = Protosepten + Addisepten kräftig, breit und tief; diejenigen der Kleinsepten = Kalasepten und der vier zuletzt gebildeten, noch wie Kleinsepten aussehenden Addisepten an den Wachstumspolen schmal und flach). Septendetails in 7 mit spinösem, die Trabekelstruktur nachzeichnendem Flankenornament, x20.

Septenformeln: $\frac{6|5}{6|7}$ n 28, N 48, D 6,7—7,9 mm

Die Protosepten-Markierung erfolgte anhand der externen Archaeotheca-Septalfurchen (mit gut sichtbaren vier Wachstumspolen) und ist allein nach den Querschliffbildern kaum möglich. Nur gelegentlich geben sich dort die Wachstumspole durch gerade angelegte, noch winzige Septen zu erkennen (5: linker Antiquadrant). Die Polypargestalt stimmt weitgehend mit Taf. 6/1 überein.

Tafel 7



Tafel 8

Septenreduktionen beim Genus *Calophyllum* DANA 1846 während der primären Calyx-Ontogenese

Die Kelch-Ontogenese startet am Distalrand bei dünner Wand mit allen, untereinander noch völlig gleichartigen Groß- und Kleinsepten; die letzteren sind nur hier (1f, 2f) aktiv und werden tiefer im Polypar stets verborgen in der verdickten Archaeotheca liegen. Das sich anschließende Stadium (1e, 2e) hat dann alle Septen reduziert, selbst die prominenten Protosepten. Danach stellen sich wieder Septen im Polyparlumen ein (1d, 2d) – zuerst nur die 4 polycoeliiden Protosepten (*Tetralasma*-Phase sensu SCHINDEWOLF 1942). Etwas tiefer in der Kelchgrube starten allmählich auch die Metasepten erneut (1c, 2c), bis sie schließlich fast alle bis zur Kelchbasis kräftig entwickelt sind (1a-b, 2b). Abb. 8 (S. 145) zeigt diesen Bauplan bei Steinkern-Erhaltung.

Das zeitweilige Verschwinden aller Septen im obersten Kelch charakterisiert gleichfalls Arten der Tethys – *Calophyllum angustum* (ROTHPLETZ 1892) aus dem Mittelperm von Timor – wo allerdings meist auch die Kleinsepten unmittelbar an der Kelchbasis in oft sogar contratingenter/contractiliner Weise auftreten. Dieser *Calophyllum*-Baustil mit zeitweilig reduzierten und dann tiefer wieder einsetzenden Septen bewirkt öfters, dass in Querschliffen scheinbar keine Korrelation von internen Septen und externen Septalfurchen sichtbar ist. SCHINDEWOLF (1942: 76) sprach deshalb von Costae-artigen, an Scleractinia erinnernden Strukturen; ich habe dieses Merkmal einer gewissen Rotationsverschiebung in Taf. 8/1a durch hypothetische, real nicht vorhandene septale Medianstreifen skizziert, um die wahre, selbstverständlich typisch Rugosa-artige Zuordnung von internen Septen und externen Wandfurchen zu markieren. Im Alter (1f) ist jedoch ein anderes Phänomen hinzugekommen: eine schmale Wandzone unmittelbar am Kelchoberrand wurde evert (Erwerb einer winzigen „edge-zone“) und besitzt daher schwache echte Costae. Ein solcher für Rugosa unerwarteter Bauplan kommt bei *Thuriantha* WEYER 1981 vor und wurde seinerzeit von mir (1981b) sofort als Genus-Kriterium bewertet; hier im Fall von *Calophyllum* (mit manchmal exzessiv verdickter Archaeotheca) des deutschen Zechstein (Oberperm) fällt das Merkmal zweifelsfrei in die intraspezifische Variation.

1-2. *Calophyllum columnare* (SCHLOTHEIM 1813)

unteres Dzhulfian (Werra-Zyklus, unterer Zechstein-Kalk).

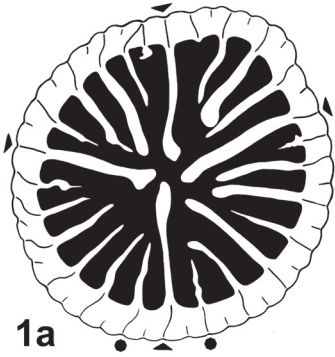
1. Nr. X6194, BGR Berlin (coll. Kleemann ca. 1920, Original WEYER 1979: Taf. 4/1), Eisleben (Thälmann-Schacht), Sachsen-Anhalt (Deutschland).

caliculare Querschliffserie, x4,5 (a), x3,5 (b), x3 (c-e) und x2,5 (f).

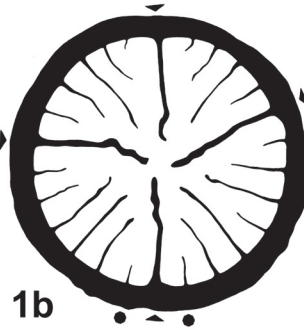
2. Nr. X6196, BGR Berlin (unbekannte Kollektion 19. Jahrhundert, Original WEYER 1984b: Abb. 8/3), Schmerbach SE Eisenach, Thüringen (Deutschland).

Querschliffserie, subtabular (a) und calicular (b-f), x6 (a, b) und x5 (c-f).

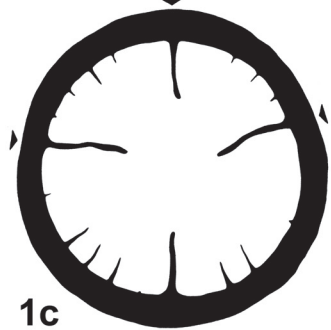
Tafel 8



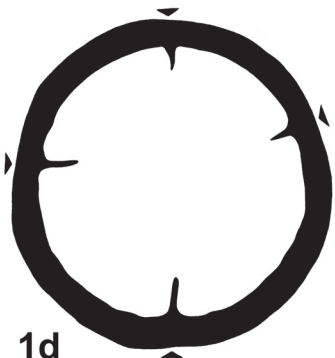
1a



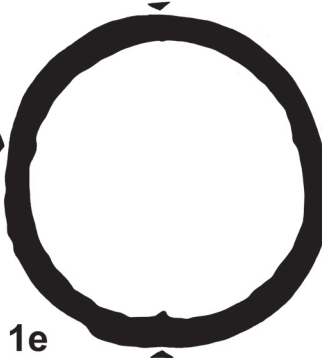
1b



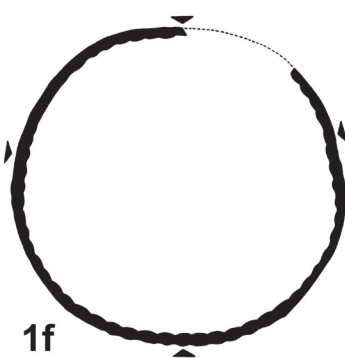
1c



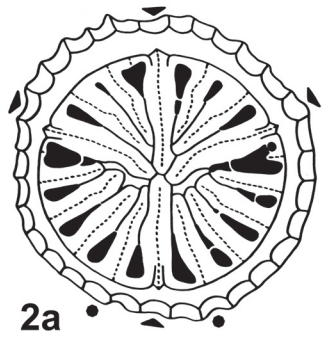
1d



1e



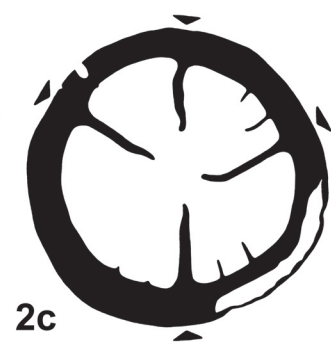
1f



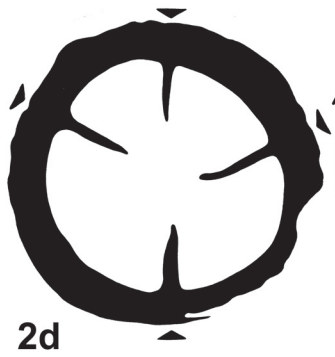
2a



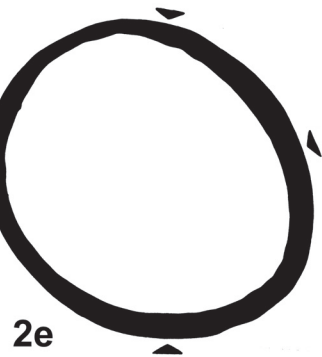
2b



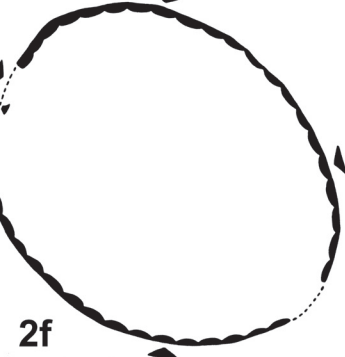
2c



2d



2e



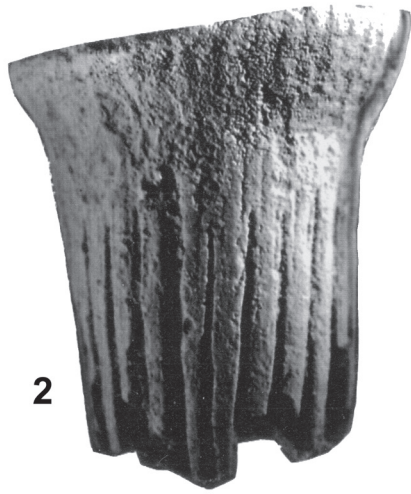
2f

Abb. 8: Kelch-Steinkerne des Genus *Calophyllum* DANA 1846 aus dem unteren Oberperm zur Demonstration der gattungstypischen primären Calyx-Ontogenese in mehr oder minder deutlich getrennten vier Etappen bei ausgeprägter zeitweiliger Septenreduktion (distal am Kelchrand Zone mit sämtlichen, noch winzigen und längenmäßig nicht differenzierten Groß- und Kleinsepten, darunter ein schmales Band mit nahezu kompletter Septenreduktion durch stereoplasmatische Wandverdickung, tiefer eine Zone mit allein wieder präsenten 4 prominenten Protosepten, und schließlich der untere Hauptteil des Kelchs mit wieder einsetzenden Metasepten).

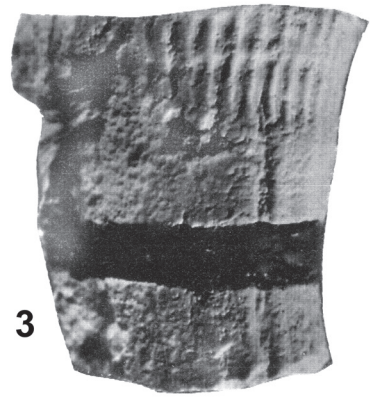
1. *Calophyllum donatianum* (KING 1848), unterer Zechstein (Werra-Zyklus), Humbleton Hill bei Newcastle-upon-Tyne (N-England) (Copie KING 1850: Taf. 3/2, „*Petraia profunda* GERMAR“), x3.
2. *Calophyllum columnare* (SCHLOTHEIM 1813), unterer Zechstein (Werra-Zyklus), Mergel-Fazies des Zechstein-Kalks, Ilmenau, Thüringen (Deutschland), unbekannte Kollektion Mitte 19. Jahrhundert (Nr. MB.K.632., MNH Berlin), x4.
3. *Calophyllum columnare* (SCHLOTHEIM 1813), unteres Dzhulfian, „*Martinia*-Kalk“, Cap Brown, Nathorst-Fjord, E-Grönland (Dänemark), coll. Lauge KOCH ca. 1929 (Nr. MB.K.2379., MNH Berlin), x4.



1



2



3

