

FREMDKÖRPEREINSCHLÜSSE IN FOSSILEN KORALLENSKELETTEN AUS SICHT DER KONSTRUKTIONSMORPHOLOGIE

In memoriam WOLFGANG FRIEDRICH GUTMANN

Michael Gudo & Bernhard Hubmann

Mit 6 Abbildungen und 4 Fototafeln

Zusammenfassung:

Einschlüsse von Fremdkörpern (organismische Hartteile) in intratabulären und intradissepimentalen (Hohl)Räumen fossiler Korallenskelette treten selten auf. In den meisten der bekannten Fälle ist mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß diese zu Lebzeiten der Korallen zunächst in den Gastralraum der Polypen gelangten und von dort dann durch Atrophierung basaler Weichteile in das Skelett eingebaut wurden.

Versteht man fossile Korallen als hydraulische, maschinenartige, energiewandelnde Konstruktionen, so lassen sich verschiedene Funktionierungsweisen dieser Organismen erklären und darstellen. Es werden grundsätzliche und für die Kohärenz und Bionomie eines Korallenpolypen indispensable Leistungen dargestellt. Hierzu gehört der Rückhalt der Füllung durch den ventilmäßigen Verschluß des Schlundrohres (Pharynx), die Aufnahme größerer Nahrungspartikel und die Abgabe unverdaulicher Reste oder versehentlich aufgenommenen Fremdkörper. Fremdkörper, die zwischen die verspannenden Mesenterien geraten sind, können nicht mehr auf „normalem“ (Rück)Weg durch das Schlundrohr ausgestoßen werden, sondern nur durch eine Atrophierung der basalen Weichkörperteile entsorgt werden. Hierbei werden solche Objekte in das extrakorporal ausgeschiedene Skelett eingebaut.

Abstract:

The fossil records of rugose corals are rare of swallowed bodies enclosed in the intratabular and intradissepimental spaces. In the most well known examples of bodies enclosed in the fossil skeletons they are probably swallowed through the gastrovascular cavity of the polyp and then they were atrophied together with parts of the basal soft body. These particles became an enclosed part of the extracorporal skeleton.

Presupposing that living beings can be understood as organismic constructions different functions performed the hydraulic, machine-like, and energy conducting entities can be explained. By analyzing anthozoan polyps some very important and indispensable functions are realized. Retention of the hydraulic filling by a valve like effect of the mouth tube, the ingestion of large food particles and the ejection of swallowed objects through the mouth tube are possible. Particles which get into the spaces between the tethering mesenteries could not be ejected on the usual way back through the pharynx. Getting rid of such swallowed particles is only possible by atrophying the basal softbody where the swallowed body has been deposited. Thereby the particle is enclosed in the extracorporal skeleton.

¹ Prof. Dr. Wolfgang Friedrich GUTMANN (1935-1997), Leiter der Sektion für Vergleichende und Funktionelle Anatomie am Forschungsinstitut Senckenberg. Davor (1960-1964) Biologe am Forschungsinstitut für Meeresgeologie und -biologie in Wilhelmshaven. Dort aktuopaläontologische Studien zur Konstruktion von Meerestieren, u.a. von Anneliden und Aktinien. Mitarbeiter im SFB 230: Natürliche Konstruktionen. Im Rahmen der Konstruktionsstudien Entdeckung des Hydraulikprinzips als grundsätzliches Konstruktionsprinzip des Lebens, 1972 Konzeption der Hydroskelett-Theorie und später zusammen mit Kollegen Entwicklung der „Kritischen Evolutionstheorie“, die heute als „Frankfurter Evolutionstheorie“ (F.E.T.) bezeichnet wird.

1. Einführung

Lebewesen – fossile, wie rezente – als organismische Konstruktionen zu betrachten und zu verstehen, eröffnet zahlreiche Möglichkeiten der Erklärung von Funktionen als besondere Leistungen dieser Organismen. Leistungen oder Funktionen, die von Lebewesen respektive organismischen Konstruktionen erbracht werden können, umfassen eine in ihrer Vielfalt nicht auflösbare Kombination von Konstruktion, neuronaler Steuerung und Utilisierung von Lebensräumen. Als wissenschaftlicher Gegenstand faßbare Funktionen sind immer nur unmittelbar zu beobachtende Lebensäußerungen oder von der Konstruktion her bestimmbare Leistungen, jeweils im Rahmen einer bionomen und kohärenten Organismik. Von MOLLENHAUER (1970) stammt der Vorschlag, Funktionen, verstanden als Nutzungen, unter dem Terminus „Fungibilitäten“ zu führen und Funktionen, verstanden als Arbeitsweisen der Konstruktion, als „Funktionierensweisen“ aufzufassen.

Organismen werden auf diese Weise von innen her, von ihrer Binnenstruktur aus erklärbar. Aus den Konstruktionszusammenhängen heraus können für die Sicherstellung der Bionomie und Kohärenz eines Organismus Leistungen dargestellt werden, die in ihrer Arbeitsweise unabhängig sind von der utilisierbaren Umgebung, weil sie für ein grundsätzliches Funktionieren einer Konstruktion erforderlich und indispensable sind.

Unter Berücksichtigung der Rekonstruktion paläozoischer Korallen, im speziellen Rugosa, als kohärente und bionome organismische Konstruktionen (GUDO, 1996, 1997), soll im folgenden aufgezeigt werden, wie Fremdkörper in ein Korallenskelett hineingelangen können, ohne daß dabei die Kohärenz (die Kraftschlüssigkeit einer organismischen Konstruktion) verloren geht.

Einschlüsse von Organismenresten (organismische Hartteile wie Ostracodenschalen, Crinoidenstielglieder, Gastropodenschalen, etc.) in Skeletten von fossilen Korallen des Paläozoikum (sowohl in Rugosa als auch in Tabulata) sind selten, wurden aber in der Literatur mehrfach beschrieben (SCHLÜTER, 1889; ČERNÝŠEV, 1930; DUBATOV, 1961, 1975; CHENG, 1969; WEYER, 1972;

OLIVER, 1975; HLADIL, 1994; FLÜGEL & FLÜGEL, 1996; HUBMANN, 1996, 1997). Art und Weise, wie die Fremdkörper im Skelett eingeschlossen sind, erlauben den Rückschluß, daß diese wohl bereits zu Lebzeiten der Polypen inkorporiert wurden. Welche Gründe es waren, die zu Einschlüssen von Organismen führten, bleibt spekulativ; sei es, daß die Koralle absichtlich oder versehentlich einen zu großen unverdaulichen „Futterbrocken“ sich einverleibte, oder daß die „Fremdorganismen“ aus sich selbst heraus ins Innere der Korallenpolypen eingedrungen sind. In manchen Fällen sprechen Indizien dafür, daß die aufgenommenen Organismen in vivo in den Gastralraum der Korallenpolypen geraten sein könnten, während (partiell) mit Sediment verfüllte Biogene post mortem in die Koralle gelangten.

In Anbetracht solcher Funde drängt sich – besonders aus der Sicht des die Kohärenz und Bionomie eines Lebewesens berücksichtigenden Konstruktionsmorphologen – die Frage auf, wie es ein Korallenpolyp geschafft hat, unverdauliche Nahrungspartikel auf eine solche Weise loszuwerden, daß sie im extrakorporal ausgeschiedenen Skelett eingeschlossen wurden.

Bedeutung kommt vor allem der Beantwortung der Frage zu, wie Polypenkonstruktionen generell unverdauliche Reste größerer Dimensionen wieder loswerden können. Das Entsorgungsproblem ergibt sich besonders für aufgenommene Hartteile, die nach der Verdauung der energiespendenden organischen Substanz nicht mehr zusammen mit der Gastralfüllung und den darin verteilten Abfallprodukten ausgestoßen werden können. Unverdauliche Partikel, wie die in der Literatur beschriebenen organischen Hartteile, werden wegen ihrer höheren spezifischen Gewichte nicht in der Gastralfüllung schweben, sondern sich, vor allem dann wenn sie dem kontrollierenden Zugriff der Mesenterialfilamente (Akontien) entgangen und zwischen die verspannenden Mesenterien geraten sind, am Boden des Gastralraumes absetzen und dem Polyp „Magenschmerzen“ verursachen. Um an diesen Fremdkörpern nicht zugrunde zu gehen, muß ein Korallenpolyp prinzipiell in der Lage sein, sich solcher unverdaulichen Reste zu entledigen.

Im Rahmen einer konstruktionsmorphologischen Betrachtung von Korallenpolyen sollen hier verschiedene Möglichkeiten diskutiert werden, wie Polypen Fremdkörper wieder loswerden können.

2. Konstruktionsmorphologische Betrachtung von Lebewesen

Konstruktionsmorphologie zielt darauf ab, Lebewesen mit den Augen eines Ingenieurs zu betrachten, sie also auf Konstruktionsebene zu verstehen. Dieser methodische Ansatz geht auf das Konzept der „Frankfurter Evolutions- und Konstruktionstheorie“ zurück. Die Begründung dieser Theorie in den letzten Jahrzehnten, besonders durch die Arbeiten von GUTMANN & BONIK (1981), GUTMANN (1995), PETERS & GUTMANN (1971), PETERS et. al (1974) und VOGEL (1975, 1989a,b, 1991) führte schließlich zu einer methodischen und wissenschaftstheoretischen Absicherung. In zahlreichen Arbeiten an rezenten und fossilen Organismen konnte die praktische Anwendbarkeit dieses Konzeptes vorgeführt werden (EDLINGER, 1989; GUTMANN, 1966; GUTMANN & VOGEL, 1981; GUTMANN, VOGEL & ZORN, 1978; GRASSHOFF, 1981, 1987, 1991 a,b; VOGEL & GUTMANN, 1981, 1988).

Die Konstruktionstheorie liefert als Rahmen-theorie methodische und konzeptionelle Vorgaben für die Entwicklung (Konstitution) von Modellen für lebende und fossile Organismen. Nach den Vorgaben der Konstruktionstheorie erstellte Modelle werden als „organismische Konstruktionen“ bezeichnet. An diesen Modellen können morphologisch-technische Fragestellungen für rezente oder fossile Lebewesen bearbeitet werden. Eine wichtige Zielvorgabe der Konstruktionsmorphologie ist die Entschlüsselung der ganzheitlichen Konstruktions- und Funktionierungsweisen der Lebewesen.

Organismische Konstruktionen sind Modellorganismen, die dazu geeignet sind, grundsätzliche Prinzipien, Gesetzmäßigkeiten von Lebewesen im Rahmen der Theorie und im Rahmen des kon-

stituierten Modells zu erfassen und zu erklären. Aufgrund der strengen Vorgaben der Konstruktionstheorie an die Organismusmodelle lassen sich Limitationen für die Leistungen von Lebewesen wissenschaftlich zuverlässig fassen.

Es soll an dieser Stelle keine Einführung oder Zusammenfassung der „Frankfurter Konstruktionstheorie“ oder gar die Konstitution eines Organismusmodells erfolgen (vgl. hierzu die oben genannte Literatur zur Konstruktionsmorphologie). Vielmehr geht es darum, die eingangs angeführten Fragen aus konstruktionsmorphologischer Sichtweise zu erklären. Unter Berücksichtigung eines in (definierbare) Limitationen gezwungenen Lebewesens, sollen diejenigen Bedingungen ermittelt werden, welche für die Leistung einer vorgegebenen Funktion (verstanden als Nutzung von Funktionierungsweisen) nötig sind: im konkreten Fall geht es um den Modus, der es einer Polypenkonstruktion gestattet, unverdauliche Reste der Nahrungsaufnahme (z.B. Gastropodengehäuse oder Ostracodenschalen) zu entsorgen.

3. Zum Funktionieren von organismischen Konstruktionen

Innerhalb des bionomen und kohärenten organismischen Geschehens – hierunter subsumiert man im wesentlichen alle zum Überleben und Fortbestehen durch Reproduktion nötigen Lebensäußerungen, verstanden als energiezehrende Arbeitsleistungen eines Organismus – lassen sich zahlreiche Funktionen, die als Nutzungen der Konstruktion betrachtet werden, ermitteln. Es ist jedoch nicht möglich alle Nutzungen („Fungibilitäten“, MOLLENHAUER, 1970) einer Konstruktion zu ermitteln, da diese eine in ihrer Vielfalt nicht-auflösbare Kombination von Konstruktion, neuronaler Steuerung und Utilisierungen von Lebensräumen darstellen. Wissenschaftlich faßbare Fungibilitäten sind nur unmittelbar zu beobachtende oder von der Konstruktion her bestimmbare Lebensäußerungen im Rahmen der bionomen und kohärenten Organismik.

Für unsere Fragestellungen, wie ein Polyp größere unverdauliche Reste wieder los wird, und, wie solche Reste in ein extrakorporal ausgeschiedenes Skelett gelangen, sind zwei wesentliche Leistungen in Betracht zu ziehen. Für eine Klärung sind einerseits alle Leistungen einer Konstruktion, die im weitesten Sinne mit der Aufnahme von Nahrung und der Abgabe von Nahrungsresten, und andererseits solche, die mit dem ontogenetischen Wachstum zu tun haben, relevant. Wichtig ist hierbei, daß in jedem rekonstruierten Funktionsablauf die Kohärenz und Bionomie der organismischen Konstruktion vorauszusetzen und zu erhalten sind. Funktionale Nutzungen von hydraulischen Füllungen, Muskeln, stabilisierenden und vernetzenden Bindegeweben, müssen so konzipiert sein, daß den Konstruktionsprinzipien Rechnung getragen wird. (Im Vergleich mit einem Automobil bedeutet das, daß dieses nur in einer solchen Weise genutzt werden darf, daß seine Funktionstüchtigkeit erhalten bleibt. Eine die Funktionierensweise eines Autos nicht beachtende Nutzung ist beispielsweise der Versuch im vierten oder fünften Gang auf einer ansteigenden Straße anzufahren. Die restriktive Vorgabe ist hier aber das Anfahren im ersten Gang mit anschließendem schrittweisen Hochschalten der Gänge. Ein ähnlich gelagertes Beispiel ist das Füllen des Tanks mit einem ungeeigneten Kraftstoff, das Schalten in den Rückwärtsgang während der Fahrt u.ä.).

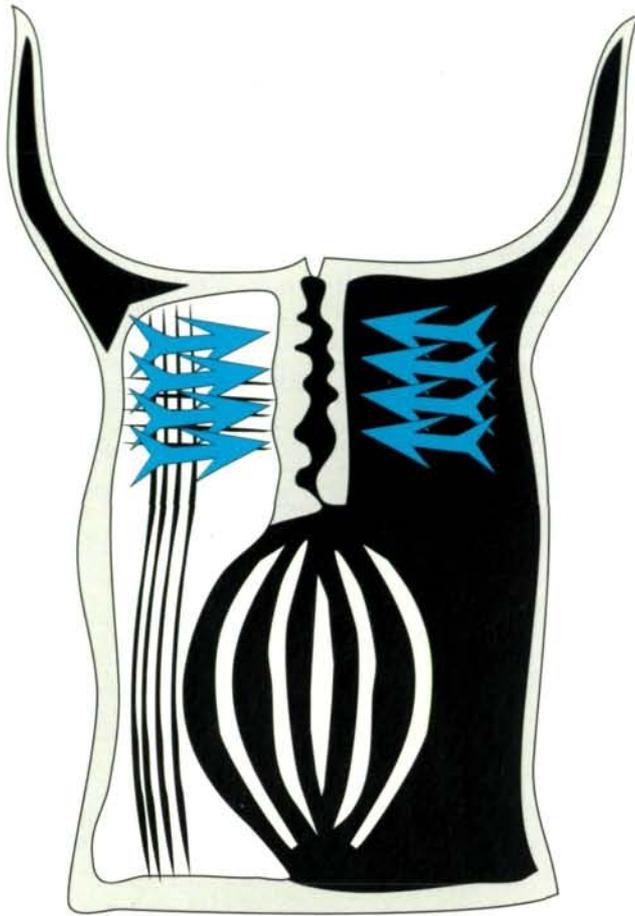
4. Grundsätzliche Konstruktion von Korallenpolypen

Polypen-Konstruktionen sind tonnenförmige Gebilde, die ihre Form durch Ringmuskeln in der Außenwand, sowie Längs- und Radialmuskeln auf radial angeordneten Mesenterien im Zusammenspiel und in Abhängigkeit von einem als kräfteübertragendes Hydroskelett fungierenden Gastrovascularraum, erzeugen. Die auch als Verdauungsraum genutzte Gastralfüllung muß, um als Skelett funktionieren zu können, unter Druck stehen. Eine Flüssigkeit kann aber nur unter Druck

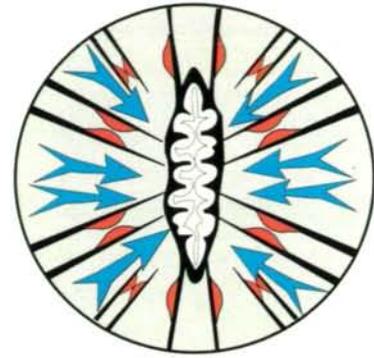
stehen, wenn sie vollständig umschlossen ist. Polypenkonstruktionen benötigen daher einen verschließenden Rückhaltmechanismus der Gastralfüllung. Die Verbindung der Gastralfüllung zum Medium sowie der Verschluß werden über eine Mundöffnung und einen schlauchartigen Pharynx sichergestellt. Die Konstruktion ist über Mesenterien und Ringmuskeln in drei Raumrichtungen verspannt. Die Mesenterien verspannen auch den Pharynx im Inneren und sorgen für eine Abflachung dieses Schlundrohres. Durch die seitliche Abflachung kollabiert der Pharynx unter dem hydraulischen Innendruck und die Konstruktion ist verschlossen. Der Pharynx funktioniert nach dem Prinzip eines Ventils (Abb. 1), d.h. je mehr Füllung durch die cilienbesetzten Siphonoglyphen in den Gastralraum gepumpt wird, desto stärker wird der Pharynx zusammengepreßt. Gleiches gilt auch bei Kontraktionen der Muskeln. Je stärker einzelne oder alle Muskelsysteme kontrahieren, desto stärker wird das Schlundrohr verschlossen. Es ist wichtig darauf hinzuweisen, daß dieser Verschlußmechanismus nur dann funktioniert, wenn entweder die äußere runde Form des Polypen durch die Ringmuskulatur oder die Größe des Polypen durch die Längsmuskulatur fixiert ist. Zwar würde die Gastralfüllung nicht verloren gehen, wenn plötzlich alle Muskelsysteme erschlafften, das Funktionsprinzip eines Ventils (je mehr Füllung, desto stärker der Verschlußdruck) läßt sich aber nur im Zusammenhang mit einer Formstabilisierung durch Ring- oder Längsmuskeln gewährleisten. Der Ventilverschluß ist ein dynamischer Prozeß, eine energiezehrende Leistung der Konstruktion und kein Zustand.

4.1 Nahrungsaufnahme

Durch Cilienstrom herbeigestrudelte feine Nahrungspartikel gelangen in den Siphonoglyphen zusammen mit diesem Wasserstrom auch bei kollabiertem (ventilartig verschlossenem) Schlundrohr in das Innere des Polypen. In den Gastralraum gelangt, werden sie durch phagocytotisch aktive Zellen zwischen den Mesenterien resorbiert. Soll



Verschuß des Pharynx durch den hydraulischen Druck



Öffnung des Pharynx durch Kontraktion der radialen und vertikalen Muskeln

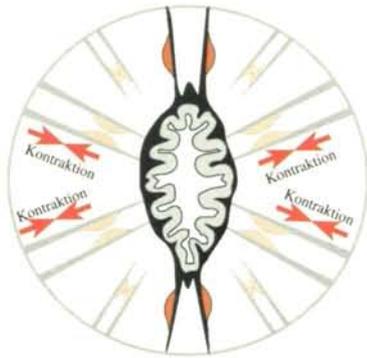


Abb. 1: Prinzip des ventilmäßigen Verschlusses.

durch die Mundöffnung der Konstruktion aber Nahrung in Form größerer Partikel aufgenommen werden, so gerät die Konstruktion in ein technisches Dilemma. Beim Öffnen des ventilmäßig verschließbaren Schlundrohres durch die radialen Muskeln auf den Mesenterien (bei gleichzeitiger Längenfixierung der Konstruktion durch die Längsretraktoren) würde die Füllungsflüssigkeit ausgestoßen werden. Auch potentielle, in der Nähe der Mundöffnung befindliche Nahrung würde zusammen mit der ausgestoßenen Gastralfüllung fortgeschleudert werden. Um dennoch Nahrungspartikel durch die Mundöffnung in das Innere transportieren zu können, ist eine selbstkoordinierende, rückgekoppelte Arbeitsweise der gesamten Konstruktion erforderlich. Nur damit ist gewährleistet, daß es eben nicht zu einem Ausstoß

der Füllung kommt, sobald die Mundöffnung aufgezogen wird, um ein Nahrungspartikel zu umschließen. Nahrungspartikel, die auf die Mundscheibe zu liegen kommen, können aufgenommen werden, indem durch die Kontraktionsleistung der radialen Muskelfasern auf der Mundscheibe und den Mesenterien die Mundöffnung selbst über die Mundscheibe verschoben wird, bis das Nahrungsteilchen umschlossen werden kann. Zur Aufnahme von Nahrungspartikeln kann es erst dann kommen, wenn ein zu schluckendes Partikel vom Mundrohr so umschlossen werden kann, daß eine Abdichtung erreicht ist, also keine Füllungsflüssigkeit unkontrolliert entweichen kann. Ist ein Nahrungspartikel vom Pharynx umschlossen, so stülpt sich die Konstruktion einfach über dieses hinweg, was wegen der Festheftung

Nahrungspartikel müssen von der Mundöffnung dicht umschlossen werden

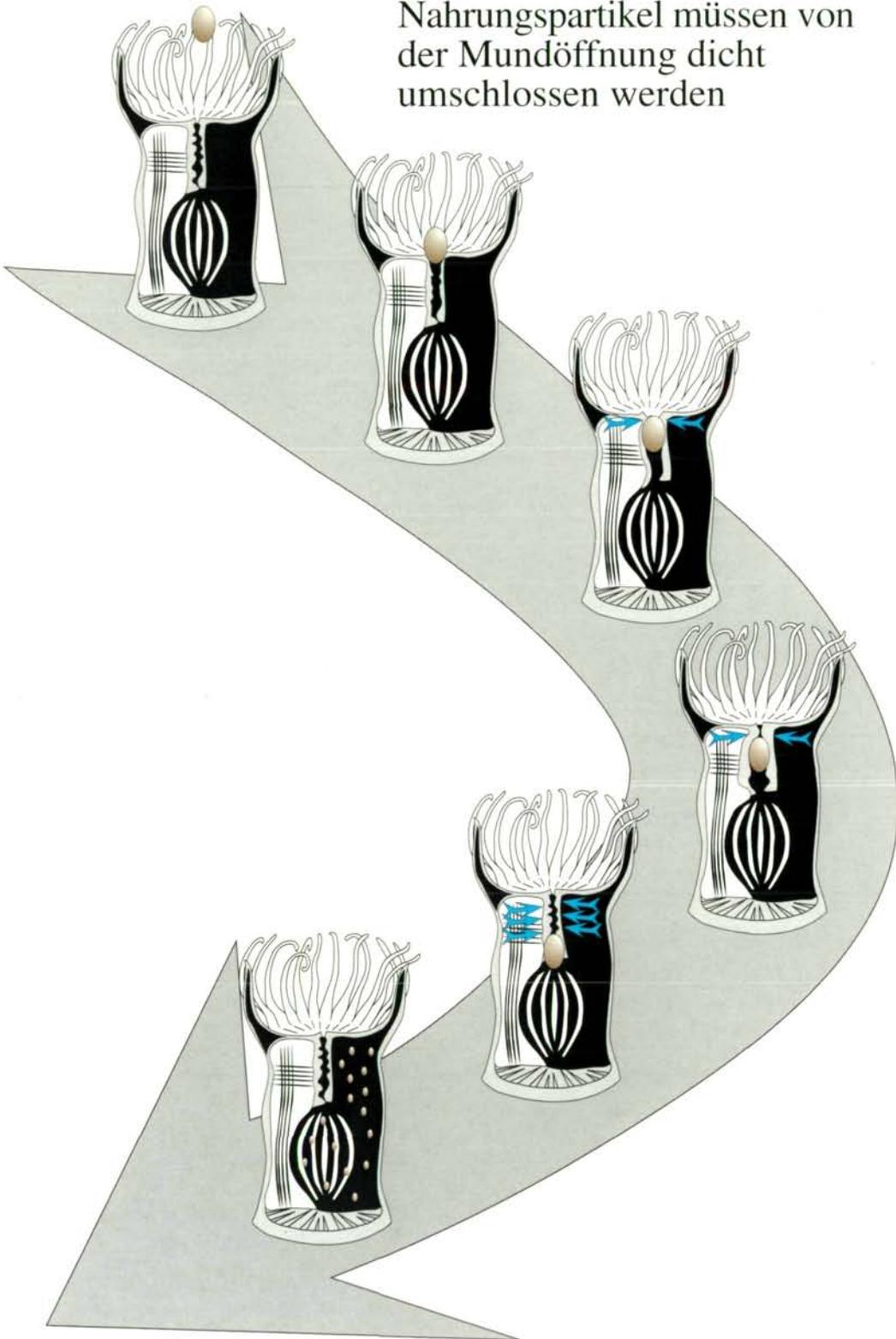


Abb. 2: Mechanismus der kohärenten Nahrungsaufnahme.

Nahrungspartikel können nur dann geschluckt werden, wenn es gelingt, sie vollständig zu umschließen, so daß keine Füllungsflüssigkeit verloren geht. Ist das Partikel erst einmal zu einem Teil geschluckt, so hilft der automatische Ventilverschluß bei weiterem „Hinunter“schlucken.

des Polypen am Substrat respektive Skelett zu einem „Schlucken“ des Partikels führt. Das „Hingestülpen“ wird erreicht über die Kontraktion der Ringmuskeln bei synchron verlaufender leichter Kontraktion der radialen Fasern zur Stabilisierung der Form und passiver Dehnung der Längsmuskeln. Die Festheftung der Konstruktion am Substrat und die kraftschlüssige Abspannung der gesamten Konstruktion, sowie die Aufhängung des Schlundrohres an den Mesenterien führt dazu, daß der Polyp beim „Überstülpen“ an seinem Platz bleibt und das Nahrungspartikel geschluckt wird. Das „Schlucken“ wird weiterhin unterstützt vom Ventilverschlußmechanismus. Sobald das Partikel vollständig vom Schlundrohr umschlossen ist, wird der Pharynx durch den hydraulischen Innendruck wieder ventilartig verschlossen, indem der Aktinopharynx entlang der lateralen Seiten kollabiert. Das aufgenommene Partikel kann nun noch in den Gastralraum hineinrutschen, weil die kollabierten Schlundrohrbereiche darüber bereits den Rückweg versperren (vgl. Abb. 2).

Die starke Abhängigkeit dieses Mechanismus der Nahrungsaufnahme von der unter Druck stehenden hydraulischen Füllung läßt sich sowohl im Gedanken- wie auch im praktischen Experiment nachvollziehen. Nahrungspartikel, die sich nicht bei voller Abdichtung der Konstruktion aufnehmen lassen, können nicht geschluckt werden. Es ist für Polypenkonstruktionen beispielsweise unmöglich ein „donutförmiges“ Partikel zu schlucken, weil die Gastralfüllung unweigerlich durch die mittige Öffnung verloren ginge. Zusammen mit dem Verlust der Füllung würde nicht nur das „donutförmige“ Nahrungspartikel fortgeschleudert werden, auch die für die Schluckfunktion nötige Kohärenz wäre ohne Füllung verloren.

Polypen sind also aus konstruktionsmorphologischer Sicht grundsätzlich in der Lage, größere Nahrungspartikel zu fressen. Ihre Versorgung sollte daher nicht allein auf energiespendendes Material in ausschließlich feinsten Partikelgröße (oder gar nur auf endosymbiontische Zooxanthellen) beschränkt sein.

Ist die Nahrung in den Gastralraum gelangt, wird sie dort von den aus der unmittelbaren mesenterialen Verspannung ausgenommenen Akon-

tien, den fleischigen Fortsätzen der Mesenterien, in der Mitte festgehalten. Auf diese Weise wird sichergestellt, daß größere Partikel nicht in die Mesenterienzwischenräume gelangen, wo sie massive Störungen des arbeitenden Gefüges verursachen würden. Die Fixierung größerer Nahrungspartikel ist solange nötig, bis alles organische Material in resorptionsfähiges, energiespendendes Nahrungssubstrat umgewandelt ist. Resorbierbares Material gelangt dann auch in die Mesenterienzwischenräume, wo es von phagocytotisch aktiven Zellen aufgenommen wird.

4.2 Defäkation

Unverdauliche Reste sammeln sich in der Gastralfüllung an. Zumeist wird es sich um Abfallprodukte aus feinsten Partikelgröße oder gar um gelöste Abfallstoffe handeln. Wiederum nur im Rahmen der Bionomie und Kohärenz einer Polypenkonstruktion kann die Gastralfüllung zusammen mit den Abfallstoffen ausgestoßen werden, wenn bei kontrahierter Längsmuskulatur eine Längsfixierung erreicht ist und gleichzeitig durch Retraktion der radialen Fasern der Pharynx entgegen dem hydraulischen Verschlußdruck irisartig aufgezogen wird. Weitere Kontraktion der Längsmuskeln kann unter gleichzeitiger Dehnung der radialen Fasern und der Ringmuskeln nun zu einem nahezu vollständigen Ausstoß der Füllung führen.

Solange Abfallpartikel in der Füllung in Schwebe bleiben, können sie auf die dargestellte Weise problemlos entsorgt werden. Sind die Reste aber spezifisch schwerer oder verfangen sich sperrige Objekte im Verspannungssystem der Mesenterien, so daß sie im Gastralraum absinken, kann es durchaus zu Entsorgungsproblemen kommen. Solche Partikel können nicht mit dem „normalen“ Füllungsausstoß abgegeben werden.

Auf Basis der zur Verfügung stehenden Konstruktionsbestandteile läßt sich ein denkbarer Entsorgungsmechanismus mit den grundsätzlich zum Festhalten von Partikeln im zentralen Gastralraum genutzten Akontien ermitteln. In gleicher Weise, wie die Akontien Nahrungspartikel daran

Ausspucken von Fremdkörpern mit Füllungsausstoß

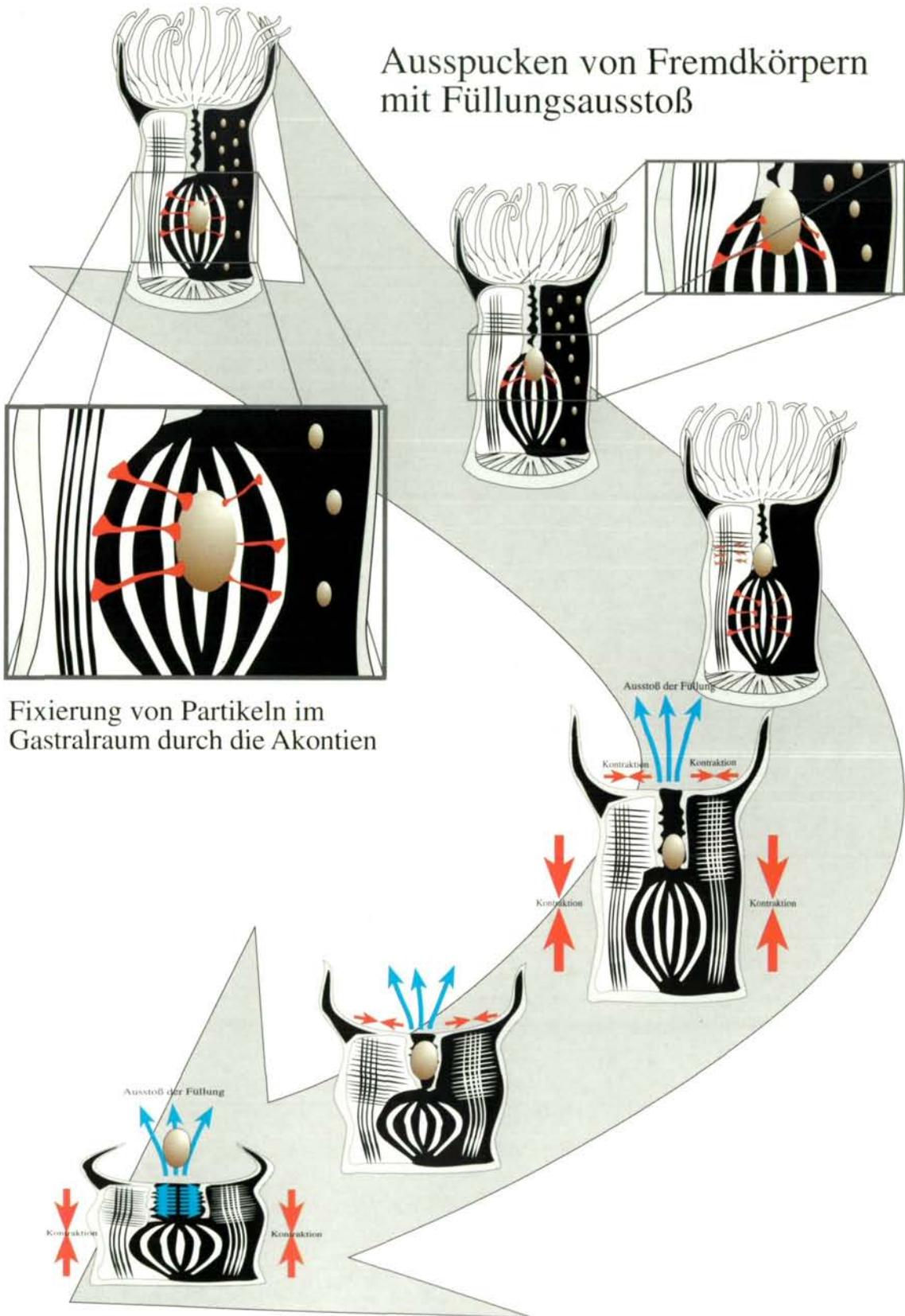
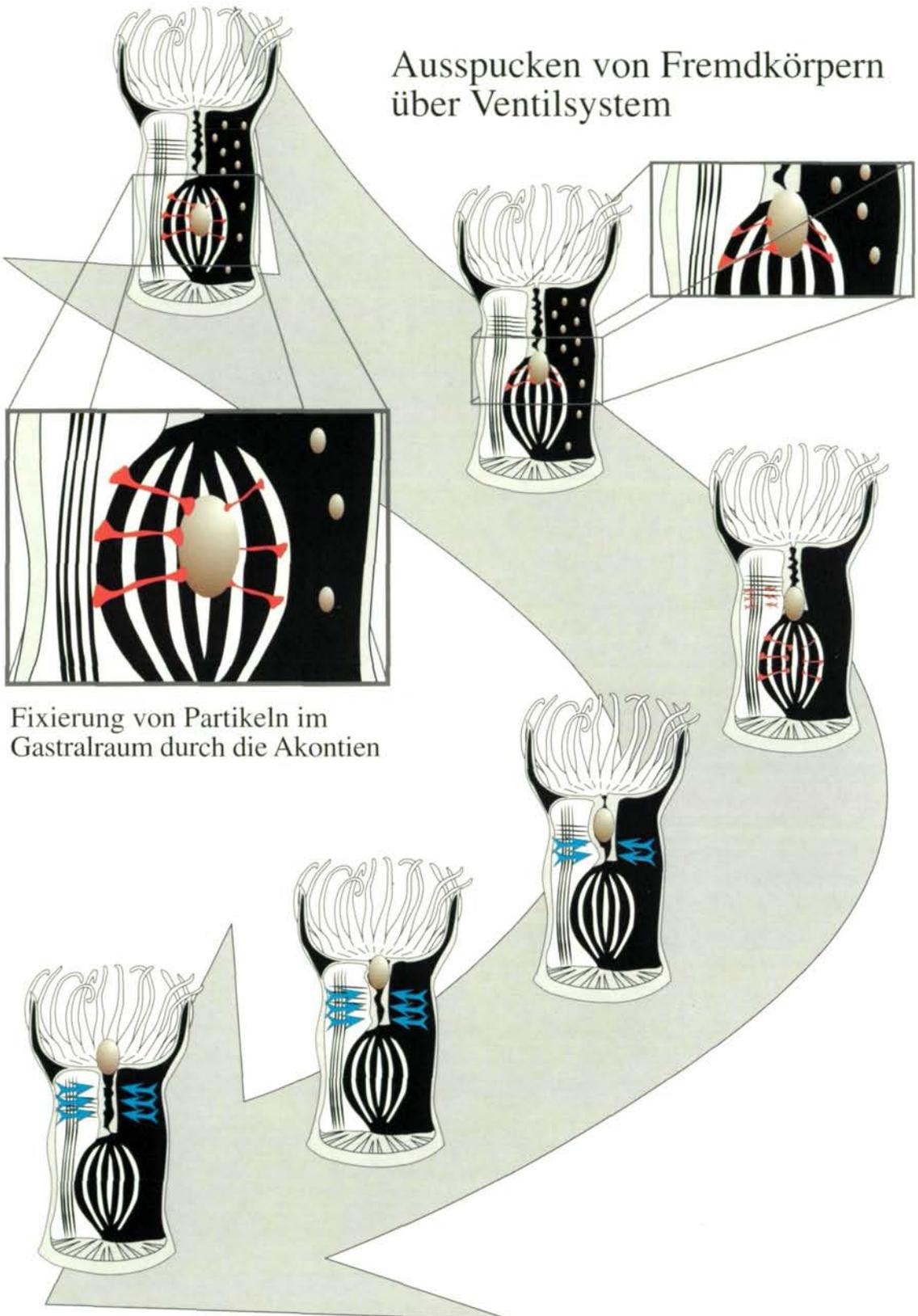


Abb. 3: „Ausspucken“ von Fremdkörpern über Füllungsausstoß.

Ausspucken von Fremdkörpern über Ventilsystem



Fixierung von Partikeln im
Gastralraum durch die Akontien

Abb. 4: „Ausspucken“ von Fremdkörpern über den Ventilverschluß.

hindern, zwischen die Mesenterien zu geraten, können sie auch Abfallstoffe in der Mitte des Gastralraumes festhalten. Während des „normalen“ Füllungsausstosses durch Kontraktion kann es der Polypenkonstruktion gelingen, mit dem unteren Ende des Schlundrohres diese unverdaulichen Reste zu berühren. Kontraktionen der radialen Fasern und Längsfixierung durch die Längsfasern ziehen das Schlundrohr auch im Inneren auseinander, so daß ein unverdaulicher größerer Partikel von innen her in das Schlundrohr gelangen kann und dort zunächst wie ein Pfropf festsetzt. Ist nun aber noch genügend Gastralfüllung vorhanden, so kann unter Aufbietung maximaler Kontraktionsleistung der Fremdkörper „ausgespuckt“ werden (vgl. Abb. 3).

Einen solchen Mechanismus kann man prinzipiell bei den meisten Korallenpolypen beobachten, wenn diese ihre befruchteten Eier oder Larven ausspucken. Diesem Mechanismus sind aber sicherlich auch Grenzen gesetzt, die jeweils von der Konstitution der Individuen abhängig sind. Eine wichtige Rolle dürften vor allem die Größe des Fremdkörpers, die Dehnbarkeit des Pharynx und die Kontraktionsleistung der Muskeln spielen.

Etwas weniger aufsehenerregend gestaltet sich die Entsorgung von Fremdkörpern über den Ventilverschluß. In gleicher Weise, wie Nahrungspartikel mit Hilfe des Ventilverschlusses geschluckt werden, können diese auch wieder „hinaufgewürgt“ werden. Ist der im Gastralraum befindliche Fremdkörper einmal von innen her in den Pharynx hineingelangt, so kann durch den Ventilverschluß der Pharynx nach unten verschlossen werden, während zur Mundöffnung hin die radialen Fasern auf den Mesenterien den Weg nach außen freimachen (vgl. Abb. 4). Diese weniger aufwendige Fremdkörperentsorgung dürfte besonders für kleinere Partikel in Frage kommen.

5. Fremdkörper einschüsse im Skelett

Daß es neben dem „Ausspucken“ von Fremdkörpern noch weitere Möglichkeiten gibt, sich unverdaulicher Reste zu entledigen, ist im Fossilbe-

fund nachzuweisen: Einschlüsse von Organismenhardtteilen in den Skeletten weisen darauf hin, daß vom Polypen aufgenommene Partikel irgendwie in das extrakorporal ausgeschiedene Skelett gelangen können (vgl. Tafeln 1–4).

Allerdings ist nicht jeder in einem Korallenskelett vorgefundene Fremdkörper einschluß als eindeutiger Beweis zu deuten, daß dieser zuvor in den Gastralraum des Polypen gelangte, diesem „Magenschmerzen“ verursacht hat und anschließend in das basal ausgeschiedene Skelett „entsorgt“ wurde. Denkbar sind auch andere Mechanismen, wie Fremdkörper zu Lebzeiten des Polypen in ein Skelett gelangen können (vgl. OLIVER, 1975).

Je nach Position der Fremdkörper in den Koralliten werden von verschiedenen Autoren unterschiedliche Erklärungsversuche für deren Einschluß entwickelt (vgl. Appendix). Neben dem hier ausschließlich betrachteten Fall der „direkten“ Aufnahme via Pharynx in den Gastralraum, ergeben sich in manchen Fällen als sinnhafte Erklärung Verletzungen des Polypen und des Skelettes, wodurch Material „seitlich“ in das Innere des Koralliten gelangen konnte (wie z.B. bei FLÜGEL & FLÜGEL (1996) dargestellt). Nach HUBBARD (1973) können auf Oberflächen rezenter Korallen abgelagerte Sedimentpartikel lateral durch neugebildete Skelettelemente überwachsen werden.

Erwähnenswert sind auch als kommensalisch/parasitische Organismen (meist ?annelide Würmer) gedeutete röhrenförmige Strukturen, die in den Koralliten, bzw. Theken gefunden werden (für paläozoische Korallen: CLARKE, 1921; SCHINDEWOLF, 1958; SOKOLOV, 1948; OEKENTORP, 1969; PLUSQUELLEC, 1968 a,b; STEL, 1976; OLIVER, 1983; HUBMANN, 1991; etc.). Sie stellen einen ähnlich gelagerten „physiologischen Streß“ für den Korallenpolyp dar, wobei trotz der „intrapolyparen“ Position der „Würmer“ keine/kaum (aus dem Skelett deduzierbaren) Veränderungen des Polypen im Wachstum nachweisbar sind.

In Anlehnung an MATTHEI (1914) wird allgemein als plausible Interpretation für den Einschluß von Fremdkörpern im Tabularium und Dissepimentarium von Korallenskeletten die Atrophierung basaler Weichkörperbereiche angesehen. Dieser Vorstellung zufolge sollte die Ab-

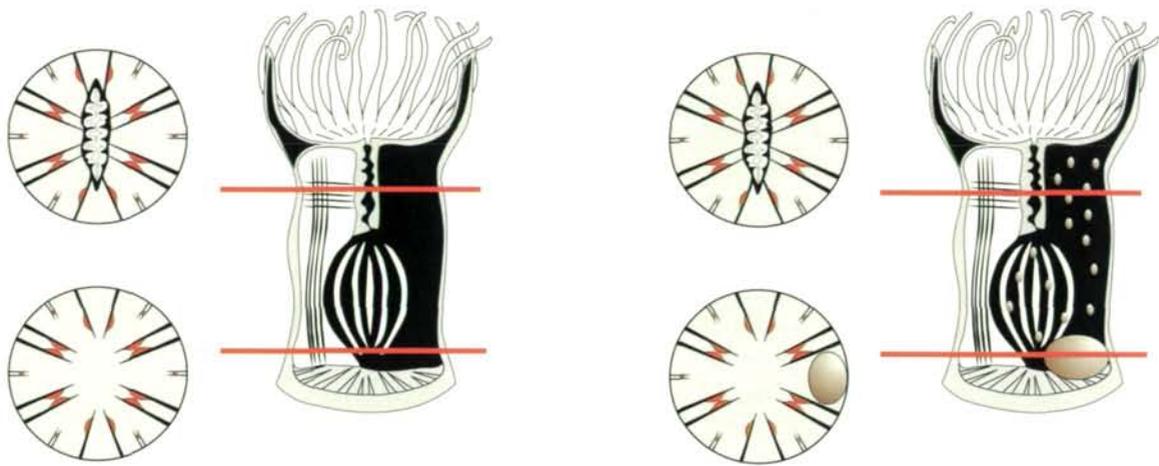


Abb. 5: Ablagerung eines Fremdkörpers zwischen den Mesenterien.

schottung von Fremdmaterial aus dem Gastralraum des Polypen durch Einfaltung der Rumpfwand, die zur blendenartigen Abschnürung des Weichkörpers während der Tabulum-Bildung (Diskussion siehe WELLS, 1969) führt, ermöglicht werden.

6. Atrophieren der Fußscheibe

Atrophieren der Fußscheibe oder der unteren Bereiche eines wachsenden Polypen ist ein bei einigen rezenten Korallen nachweisbarer Wachstumsmechanismus. Nach einer von MATTHAI (1914) und WEYER (1972) vertretenen Auffassung „vollzieht sich das vertikale Wachstum [...] durch Abschnürung und anschließende Atrophie eines basalen Polypenabschnitts, wobei der gesamte Weichkörper *in situ* verbleibt“ (WEYER, 1972: 712). Die Atrophie basaler Weichkörperteile beim Höhenwachstum des Polypen ist im Fossilbestand in der Tat belegbar.

Ob das Atrophieren basaler Weichkörperbereiche einen generellen Wachstumsmechanismus der Rugosa und Tabulata darstellt, muß insofern zur Diskussion gestellt werden, als Verwesungsprodukte, die dann unter dem/den Polypen gebildet werden sich als äußerst giftig für den/die darü-

ber verbliebenen Organismus/Organismen darstellen. Das Atrophieren dürfte einen möglichen Wachstumsmechanismus darstellen, der aber nur bei speziell hierfür ausgestatteten Konstruktionen ablaufen kann.

Hat ein Polyp ein unverdauliches Nahrungspartikel (bzw. unverdaulichen Fremdkörper) in seinen Gastralraum aufgenommen, so kann dieser prinzipiell im zentralen Gastralraum durch die Akontien fixiert, zusammen mit einer Restfüllung ausgespuckt werden. Gelingt es aber den Akontien nicht, die unverdaulichen Reste im zentralen Gastralraum zu fixieren, so ist es möglich, daß dieser in die Mesenterienzwischenräume gelangt. Dort wird er sich, wegen fehlender Schwebefähigkeit am Boden absetzen. Durch die ständige Kontraktion, verbunden mit Füllungsausstoß und gefolgt von Wiederauffüllung, wird dieser Fremdkörper immer stärker in die äußersten Bereiche gepreßt, bis er schließlich unmittelbar an der Außenwand zwischen zwei Mesenterien zu liegen kommt (vgl. Abb. 5). Je nach Größe des Partikels kommt es zu Behinderungen während der Retraktion der Mesenterien, die sich ja infolge der Verstellung der Bindegewebsfasern in der Mesogloea in Falten legen (W. F. GUTMANN, 1966). Auch der bei einem Durchmesserwachstum zur Formsicherung nötige Neueinbau von Mesenterien wird von einem solchen Fremdkörper behindert. Ein neues

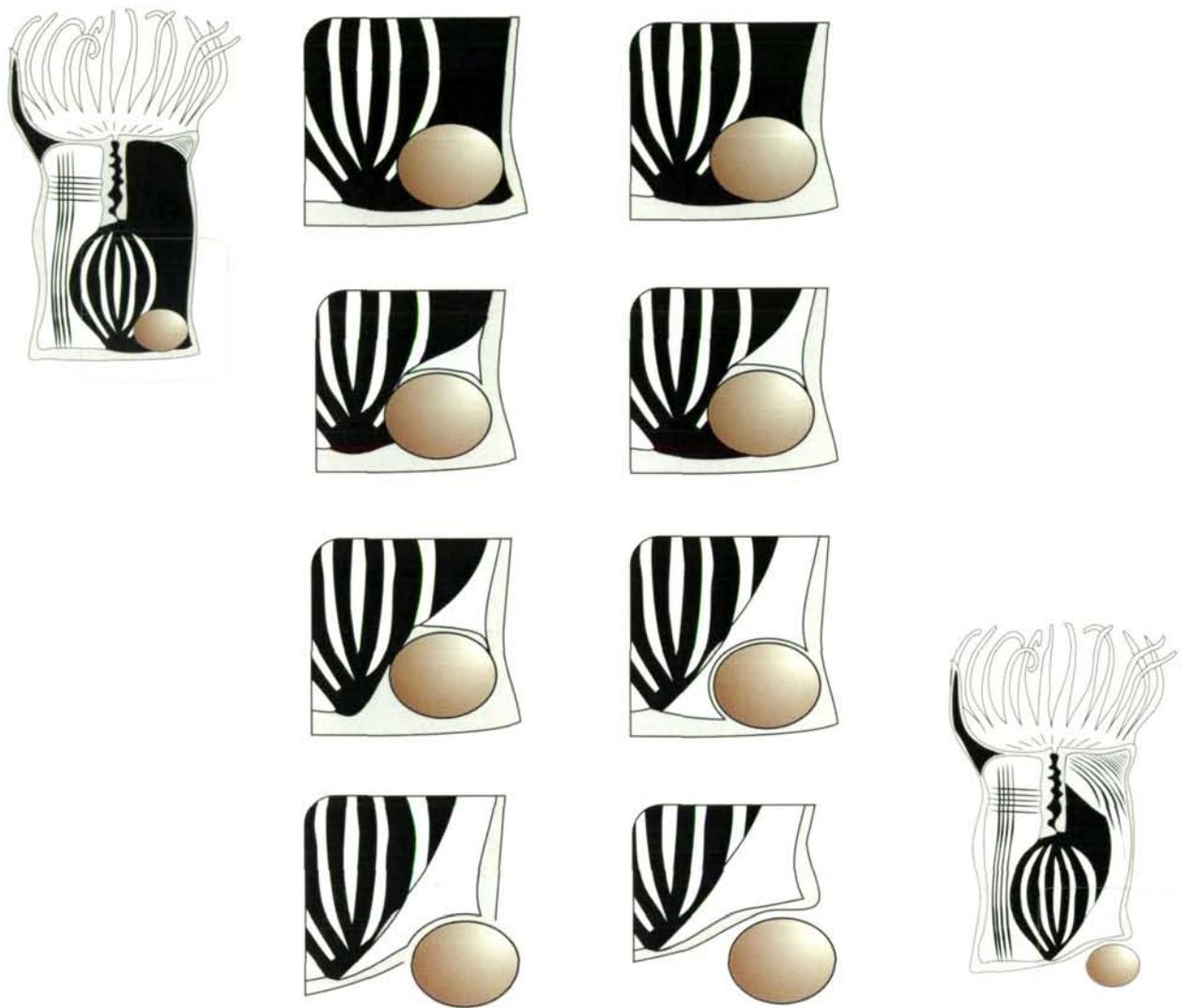


Abb. 6: Mechanismus der Atrophierung von Fremdkörpern.

Mesenterium, welches normalerweise gleichmäßig von der Mundscheibe und der Fußscheibe her eingebaut wird, kann nun nur noch von der Mundscheibe her störungsfrei wachsen. Das Wachstum von der Fußscheibe her ist behindert, wenn nicht sogar ganz in Frage gestellt.

Prinzipiell besteht keine Chance, einen zwischen die Mesenterien gelangten Fremdkörper auf normale Weise wieder loszuwerden. Alle Bemühungen des Polypen über massive Kontraktionsleistungen den Fremdkörper auszuspucken, drücken diesen nur noch weiter in die Gastralaschen hinein. Dem Polyp bleibt nun nur noch eine einzige Möglichkeit, diesen unverdaulichen Rest

wieder loszuwerden: er muß einen Teil des unteren Bereiches, denjenigen, in dem sich der Störkörper befindet, abstoßen, und zwar in einer solchen Weise, daß Bionomie und Kohärenz erhalten bleiben. Es ist nötig, einen kohärenten Wachstumsmechanismus zu ermitteln, mit dem es gelingt, unter Erhaltung des Binnendruckes und der vollen Funktionalität, einen Fremdkörper loszuwerden. Dies ist beispielsweise im Zuge des „normalen“ allometrischen Wachstums möglich.

Von einigen rezenten Korallen (z.B. Steinkorallen) ist der Atrophierungsmodus, welcher nun im folgenden geschildert wird, bekannt. Die Zuschaltung und das Wachstum von Mesenterien ist

jedoch ein genereller Mechanismus, der bei allen mesenterial verspannten Anthozoenpolypen nachzuvollziehen ist. Demnach ist der im folgenden geschilderte Prozeß der Atrophierung zunächst als ein rein „deduktives Konstrukt“, unter Beachtung der restriktiven Vorgaben des konstruktionsmorphologischen Konzeptes (Erhaltung von Kohärenz und Bionomie, Sicherung der Form im Wechselspiel von Hydraulik und muskulärer Verspannung) zu verstehen. Damit stehen, im Sinne popperscher Theorienfindung, unsere Ausführungen zur Diskussion. Der Befund, daß einige rezente Korallen einen vergleichbaren Mechanismus zeigen, kann aber nicht als Beweis für die Richtigkeit, sondern allenfalls als Hinweis oder Beleg für die Möglichkeit angesehen werden.

Im Zuge des ontogenetischen Größenwachstums muß ein neues Verspannungselement primär die Mundscheibe vor unkontrollierbaren Aufwölbungen schützen. Da neue Verspannungen als Mesogloefalten entstehen, die durch aufliegende Epithelmuskelzellen deformabel sind, kann die Mesenterienbildung auch vollständig von der Mundscheibe her erfolgen, so daß der in dem Zwischenraum auf der Basalseite liegende Fremdkörper für die Kohärenzsicherung beim Durchmesserwachstum kein unmittelbares Problem darstellt. Das von der Mundscheibe her nach unten wachsende Mesenterium wird bis zu dem störenden Fremdkörper wachsen und eine keilförmige Fläche bilden. Durch die unmittelbare Verbindung mit der Außenwand ist anzunehmen, daß diese im Zuge des weiteren Wachstums nun von innen her über den Fremdkörper gezogen wird. Das neugewachsene Mesenterium, kann aus seiner keilartigen Form zur „normalen“ Mesenterienform weiterwachsen, wenn durch massives Wachstum der Außenwand über den Fremdkörper hinweg eine neue Fußscheibe zwischen den bestehenden Mesenterien gebildet wird. Gelingt es dem Polypen, das Wandwachstum soweit fortzuführen, daß schließlich der gesamte Fremdkörper von einem neuen basalen Bindegewebs-Zell-Arrangement umschlossen ist, so können die restlichen den Fremdkörper umschließenden Weichteile atrophiert werden. Die den atrophierten Raum umschließenden Mesenterien werden dabei gleich-

zeitig mit dem neugebildeten Fußscheiben-Arrangement verbunden. Nur so ist es möglich, die Kraftschlüssigkeit der Konstruktion zu erhalten. Die Atrophierung kann erst dann erfolgen, wenn alle neugewachsenen Bereiche mit der „Restkonstruktion“ zum kohärenten Ganzen arrangiert sind. Sie vollzieht sich in gewisser Weise „automatisch“, weil gleichzeitig mit Trennung dieses Bereiches von der kohärenten Restkonstruktion auch die Energieversorgung abgeschnitten wird. Energiespendendes Material kann in Polypenkonstruktionen nur über die Gastralfüllung transportiert werden. Bereiche ohne Kontakt zur Gastralfüllung sind auf die Versorgung durch benachbarte Gewebe angewiesen, genau diese Art der Mitversorgung fällt aber bei der Atrophierung der den Fremdkörper umschließenden Weichteile von der „Restkonstruktion“ weg.

Fremdkörpereinschlüsse können durch den Mechanismus der Atrophierung basaler Weichteile aus dem Gastralraum entfernt werden und in das extrakorporal gebildete Skelett gelangen. Der unverdauliche Rest gelangt schrittweise unter eine neugebildete Fußscheibe und wird im weiteren Wachstum vom ausgeschiedenen Kalkskelett umschlossen. Die abgestoßenen Weichteile werden zersetzt, sollten aber i.d.R. für den darüber lebenden Organismus keine toxischen Komplikationen verursachen. Sobald der Fremdkörper außerhalb der Weichkörperkonstruktion ist, dient er als Substrat. Er stellt dann keine Behinderung mehr dar, sondern wird zum externen, instrumentalisierten Konstruktionsbestandteil.

Appendix

Synoptische Darstellung der Deutungen von „Fremdkörpereinschlüssen“ in paläozoischen Korallen. Die Darstellungen beziehen sich auf individuelle Untersuchungsobjekte.

SCHLÜTER (1889):

Aus dem „Mittel-Devon der Sötenicher Mulde“ (Deutschland) weist SCHLÜTER erstmals auf die Einkapselung eines

Fremdorganismus („Goniatiten-ähnliches Gehäuse“: Diskussion siehe OLIVER, 1975) in einer Koralle (*Cystiphyllum macrocystis*) hin:

„Ueber die Nahrung der Coralle geben zwei Exemplare einen Fingerzeig. Dieselben enthalten je ein Goniatiten-ähnliches Gehäuse, das eine im unteren Drittel des Visceralraumes, das andere höher gelegen. Beide sind durch Stereoplasma-Masse eingekapselt.“

ČERNYŠEV (1930):

In der Arbeit über „Funde eines Fremdkörpers in der Innenhöhle einer Koralle“ beschreibt ČERNYŠEV aus dem Mitteldevon der ‘Salair Range’ in *Cyathophyllum* sp. eingeschlossene Crinoidenstielglieder, die, nachdem sie „in den Mundbereich fielen, von der Koralle verschluckt wurden“.

„Im Schnitt durch den unteren Teil der Koralle wurden zwei Reste von Seelilienstengel angetroffen. Das Studium des [...] (Längs-)Schnittes durch das Zentrum der Koralle läßt erkennen, daß zum einen die Seelilienstielglieder sicherlich zu Lebzeiten (der Koralle) in den Hohlraum gefallen sind und zum anderen, daß der Organismus nicht passiv blieb und gegen den Fremdkörper reagiert hat [...]. Im Schliff ist erkennbar [...], daß sich das Wachstum der Septen veränderte, die Septenenden sich verschiedentlich verbogen [...].“ (orig. in Russisch)

DUBATOLOV (1961):

In Anlehnung an den von ČERNYŠEV (1930) geschilderten Fall sieht DUBATOLOV (1961: 77) den Einschluß einer *Cladopora* in *Stenophyllum* sp. aus dem Mitteldevon des Altaigebirges als traumatische Reaktion auf eine Verletzung: „Wenn die Last fremder Organismen so groß ist, daß sie das weiche Gewebe des Zooids ganz durchreißt, dann dringen diese durch die Verletzung ein ...“ (orig. in Russisch)

CHENG (1969):

Aus der Untersuchung des Materials von SCHLÜTER (1889; siehe oben) leitet CHENG (1959: 52) folgende Kausalkette der Inkorporation ab, nachdem „das [eingeschlossene] Gehäuse nach dem Tode des Goniatiten-Tieres nach unten gesunken und in das Schlundrohr bzw. den Kelch des Polypen hineingeraten ist“ (CHENG 1959: 54):

„Da nun die Koralle nicht in der Lage war, sich von dem Fremdkörper zu befreien, erzwang letzterer durch seine Existenz einen gewissen „Degenerationsprozess“ des Polypen. [...] Zur Überwindung dieser Schwierigkeiten bildete die Koralle daher eine Weichkörper-Duplikatur oberhalb des

Goniatiten, so daß der Teil des Weichkörpers im Bereich des Goniatiten bzw. des ehemaligen Kelches absterben konnte. [...] Der Polyp benötigte zur Regeneration eine relativ lange Zeit. Dementsprechend konnte er während einer längeren Zeitspanne auch auf ein und denselben Boden Skelettmaterial ablagern.“

WEYER (1972):

An einem unterkarbonen Fund eines in *Fasciculophyllum omaliusi* eingeschlossenen Ostracodencarapaxes sieht WEYER (1972: 714) in der Abschottung von Fremdkörpern den Hinweis auf eine generelle Höhenwachstumstrategie der Rugosa: „Ein [...] Phänomen belegt gleichfalls die Atrophie basaler Weichkörperteile beim Höhenwachstum. An einem Exemplar der karbonischen Rugosa-Gattung *Fasciculophyllum THOMSON*, 1883 wurde beobachtet, daß die unverdauten Reste eines in die Leibeshöhle geratenen Fremdkörpers (Ostracode) nicht wieder durch die Mundöffnung ausgestoßen, sondern nach proximal in subtabulare Bereiche abgekapselt worden sind.“

DUBATOLOV (1975):

In der Arbeit über „Einige biologische Eigentümlichkeiten bei tabulaten Korallen und Heliolitiden“ setzt sich DUBATOLOV (1975: 72–74) mit dem Fremdkörpereinbau in Tabulata allgemein auseinander und schildert folgendes Szenarium: „Es besteht kein Zweifel darüber, daß die Fremdkörper zu Lebzeiten der Koralle in die Polypare gefallen sind. In diesen Fällen, wenn die Bruchstücke klein waren, wurden sie von der Oberfläche der Kolonie durch die Tentakeln entfernt; einige von den größeren fielen jedoch auf die Oberfläche des Organismus, bisweilen auf die Mundöffnung. [...]“

Wenn ein Fremdkörper auf das Coenosark fiel, konnte er das zarte Häutchen des Weichkörpers zerreißen oder auf ihm liegen bleiben. Im letzten Falle, wenn das Bruchstück genügend groß war, gab es keine Möglichkeit des (weiteren) Wachstums für (die betroffenen) Teile des Corallums, während gleichzeitig die übrige Kolonie ihr Wachstum fortsetzte. Es bildeten sich dann an der Oberfläche des Corallums Vertiefungen und Gruben.

Starb der verletzte Teil des Stockes ab, schnürten die übrigen lebenden Zooide mit Hilfe von Seitenknospen den abgestorbenen Teil und den Einschluß ein. Wenn der Fremdkörper das Häutchen des Weichkörpers einriß, fiel er durch die Verletzung auf den Skelettbau der Koralle – auf Wand, Böden oder Coenenchym. [...].

Fiel der Fremdkörper in den Verdauungstrakt und war er nicht sehr groß, befand sich dieser einige Zeit im Inneren und konnte später vom Organismus wieder ausgeworfen werden.“(orig. in Russisch)

OLIVER (1975):

Einen gewissermaßen ähnlichen Fall wie bei SCHLÜTER (1889), bzw. CHENG (1969) beschrieben – ebenfalls eine cystiphyllide Koralle (*Edaphophyllum* sp.) in der ein Gastropode (*Bellerophon* (*Bellerophon*) cf. *pelops*) inkorporiert wurde – beleuchtet OLIVER (1975) aus dem Unter/Mitteldevon (Emsium/Eifelium) Canadas:

„*The [...] shell was apparently filled with sediment before intrusion, and additional sediment so neatly fills the calice around the shell that it must have entered, with the shell, around rather than through the polyp. [...] Most likely, an injury to the polyp caused it temporarily to occupy only a part of its calice and permitted the entrance of the shell.*“

HLADIL (1994):

Aus favositiden und heliolitiden Korallen (*Favosites goldfussi*, *Heliolites 'intermedius'*) des Mitteldevon (Eifelium/Givetium) der Tschechischen Republik beschreibt HLADIL (1994) in Coralla eingeschlossene Ostracodencarapaces:

„*Although corallite growth was accelerated during the critical time, the incorporation of the ostracode shell required a certain amount of time. It is hardly imaginable that the ostracode shell could be held in the mouth-pit of the polyp only by gravity when the water was rough and the colony was domed. From this I assume that the ostracode was anchored and/or attached to the polyp in some way, or the rejection and defense functions of the polyp were inhibited simultaneously. But how could the ostracode be swallowed in this condition? From this viewpoint, an injury to the polyps, [...] would be the most likely reason why tabulate corals accepted the ostracodes. Two scenarios are imaginable for the conflict between the organisms: The ostracode could be caught by the polyp and pulled towards its mouth area, or the role of the ostracode could be active.*“

FLÜGEL & FLÜGEL (1996):

Am Beispiel des von HERITSCH (1936) taxonomisch bearbeiteten Materials *Geyerophyllum carnicum* aus dem Oberkarbon (Gshelium) von Österreich diskutieren FLÜGEL & FLÜGEL (1996), ob ein Polypar nicht durch zeitweiliges Abrücken des Polypen vom Kelch freigelegen haben könnte, sodaß Fremdkörper (im speziellen Fall ein juveniler Ga-

stropode) seitlich, zwischen Kelchrand und den Weichkörper, eindringen konnten:

„*Die Abstützung des die Schnecke umhüllenden Präsepimentes an einer sedimenterfüllten Blase zeigt, daß dieser Blasenraum älter ist als der Hohlraum, in den die Schnecke hineinragt. Nachdem sämtliche, durch Skelettelemente der Koralle begrenzte, primär offenen Räume, mit Ausnahme dieser mit Sediment gefüllten, einen Rindenzementsaum besitzen, muß die Verfüllung so rasch vor sich gegangen sein, daß eine Zementbildung in der Blase nicht möglich war. Eine derartige Verfüllung ist nur bei einer Verletzung der Korallitenwand, eventuell auch von Blasenwänden denkbar, die das Eindringen von benachbartem Sediment inklusive von Fossilien ermöglicht.*“

HUBMANN (1996):

In *Favosites styriacus* und *Pachycanalicula barrandei* eingeschlossene Ostracodencarapaces aus dem Mitteldevon (Eifelium) Österreichs weisen Ähnlichkeiten mit den von HLADIL (1994) publizierten Exemplaren auf. Es fehlen allerdings an allen untersuchten Exemplaren die von HLADIL (1994) beschriebenen „sklerenchymatischen Anlagerungen“ an die Fremdkörper (HUBMANN 1996:120):

„*HLADIL (1994) sprach sich [...] bei der Deutung „verschluckter Ostracoden“ für eine kombinierte Alternative aus der HILL'schen Vorstellung (Emporheben des Polypen und der Sekretion von Skeletthorizontalelementen von der alten Basalscheibe) und einem „kontrollierten Öffnungsvorgang“ der Fußscheibe aus. [...] Die vorliegenden Exemplare mit Fremdkörper-Einschlüssen machen diese Annahme nicht zwingend notwendig. [...] Die „verschluckten“ Ostracoden weisen durchwegs sparitische Füllungen auf, (mikritische) Sedimentpartikel sind nicht inkorporiert. Das legt den Schluß nahe, daß die Ostracoden wohl lebend die Polypen, möglicherweise sogar in vivo das Innere der Polypen erreicht haben.*“

Dank

Für Übersetzungen russischer Literatur danken wir Herrn Jörg MAYER-HEINISCH. Prof. Dr. H.W. FLÜGEL stellte uns das Material einer Rugosa mit den Fremdkörperereinschlüssen, auf die er im Zuge einer taxonomischen Bearbeitung permischer Anthozoen des Irans stieß, für die Untersuchung

zur Verfügung. Prof. Dr. K. OEKENTORP half uns mit Dünnschliff-Fotos des „Schlüter-Materials“ weiter. Prof. Dr. K. VOGEL gab einige hilfreiche Hinweise für die Konstruktionsdarstellungen. Ganz besonders wollen wir uns bei Prof. W.F. GUTMANN bedanken, der das Entstehen der Arbeit mit Interesse und fruchtbarer Diskussion verfolgte.

Literatur

- BONIK, K., GRASSHOFF, M. & GUTMANN, W.F. (1979): Die Evolution von Larven als Verbreitungsstadien bodenlebender Meerestiere. – *Natur u. Museum* **109**, 70–79, Frankfurt am Main.
- BONIK, K., GRASSHOFF, M., GUTMANN, W. F., PETERS, D. S. (1984): Die Revision des Evolutionsdenkens. – *Paläont. Z.* **58**, 3–4, 177–184, Stuttgart.
- ČERNÝŠEV, B.I. (1930): Slučaj nachoženija imorfinogo tela v vnutrennej polosti koralla. – *Ežegod. russ. paleont. Obšč.* **8**, 148–149, 1 Abb., Moskva.
- CHENG, Y. M. (1969): Über einen Goniatiten-Fund in einer devonischen Koralle. – *Münster. Forsch. zur Geol. u. Pal.* **14**, 49–56, 3 Abb., Münster.
- CLARKE, J. M. (1921): Organic dependence and disease. – *New York St. Mus. Bull.* **221–222**, 133 S., New York.
- DUBATOLOV, V. N. (1961): O regeneracii u paleozojskich korallov. – *Paleontologičeski Churnal* **1**, 75–81, 2 Abb, Taf. 10, 11., Moskva.
- DUBATOLOV, V. N. (1975): Nekotorye biologičeskie osobennos korallov Tabulata y Heliolitoidea. – *Drevnie Cnidaria I* (SOKOLOV, B. S., Hrsg.), Nauka, 71–80, 4 Abb., Novosibirsk.
- EDLINGER, K. (Hrsg.) (1989): Form und Funktion – ihre stammesgeschichtlichen Grundlagen. – 196 S., Wien (Univ. Verl.).
- FLÜGEL, H. W. & FLÜGEL, E. (1996): Umwachsung eines Gastropoden durch eine rugose Koralle: Ein Hinweis auf die primäre Skelettmineralogie der Rugosa. – *Paläont. Z.* **70**, 1/2, 53–65, 5 Abb., Stuttgart.
- GRASSHOFF, M. (1981 a): Polypen und Kolonien der Blumentiere (Anthozoa); III, Die Hexacorallia. – *Natur und Museum* **111**, 1–8, Frankfurt am Main.
- GRASSHOFF, M. (1981b): Polypen und Kolonien der Blumentiere (Anthozoa); I, Der Bau der Polypen. – *Natur und Museum* **111**, 134–150, Frankfurt am Main.
- GRASSHOFF, M. (1987): Sessile Tiere des Meeres, Evolutionswege – Konstruktionen – Lebensräume. – *Natur u. Museum* **117**, 369–385, Frankfurt am Main.
- GRASSHOFF, M. (1991 a): Die Evolution der Cnidarier I. – *Natur u. Museum* **121**, 225–236, Frankfurt am Main.
- GRASSHOFF, M. (1991 b): Die Evolution der Cnidarier II. – *Natur u. Museum* **121**, 269–282, Frankfurt am Main.
- GUDO, M. (1995): Konstruktionsmorphologisches Modell für die Rekonstruktion rugoser Korallen. – *Dipl.-Arbeit im FB Geowissenschaften Univ. Frankfurt*, unveröffentlicht, 101 S., 56 Abb., Frankfurt am Main.
- GUDO, M. (1997): Reconstruction of rugose corals – a constructional approach. – *Internat. Newsl. Fossil Cnid. Porif.* **26/1**, 9–16, 6 Abb., Graz.
- GUTMANN, W. F. (1966): Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen (4–6). – *Abh. Senckenberg. naturf. Ges.* **510**, 1–106, Frankfurt am Main.
- GUTMANN, W. F. (1972): Die Hydroskelett-Theorie. – *Aufsätze u. Reden Senckenberg. naturf. Ges.* **21**, 91 S., 25 Abb., Frankfurt am Main.
- GUTMANN, W. F. (1991): Constructional Principles and the Quasi-Experimental Approach to Organisms. – In: SCHMIDT-KITTLER, N. & VOGEL, K. (Hrsg.): *Constructional Morphology and Evolution*. – 91–112., 8 Abb., Berlin-Heidelberg, etc. (Springer).
- GUTMANN, W. F. (1992 a): Die Konstruktion der Organismen – II. Struktur und Funktion. – *Aufsätze u. Reden senckenberg. naturf. Ges.* **43**, 211 S., 38 Abb., Frankfurt am Main.
- GUTMANN, W. F. (1992 b): Die Konstruktion der Organismen – I. Kohärenz, Energie und simultane Kausalität. – *Aufsätze u. Reden senckenberg. naturf. Ges.* **38**, 196 S., 38 Abb., Frankfurt am Main.
- GUTMANN, W. F. (Hrsg.) (1994): *Morphologie & Evolution*. – 454 S., Frankfurt am Main.
- GUTMANN, W. F. (1995): Die Evolution hydraulischer Konstruktion – organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. – 220 S., 2. Auflage., Frankfurt am Main.
- GUTMANN, W. F. & BONIK, K. (1981): Kritische Evolutionstheorie – Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen. – 227 S., Hildesheim.
- GUTMANN, W. F. & VOGEL, K. (1981): The origins and evolution of brachiopod and bivalve shells; morphological prerequisites and biochemical analyses; I, Precursors of skeleton formation in soft-bodied animals. – *The Geological Society of America; Northeastern Section, 16th annual meeting*. – Abstracts with Programs, Geological Society of America **13**, 3, S. 136, Boulder.

- GUTMANN, W. F., ZORN, H. & VOGEL, K. (1978): Brachiopods; biomechanical interdependences governing their origin and phylogeny. – *Science* **199**, 4331, S. 890–893, Washington.
- HERITSCH, F. (1936): Korallen der Moskau- Gshel- und Schwagerinen Stufe der Karnischen Alpen. – *Palaeontographica* **83**, Abt. A, 99–162, 5 Taf., 6 Texttaf., Stuttgart.
- HLADIL, J. (1994): Ostracodes swallowed by Paleozoic corals? – *Lethaia* **26**, 313–317, 4 Abb., Oslo.
- HUBBARD, J.A.E.B. (1973): Sediment-shifting experiments: A guide to functional behaviour in colonial corals. – In: BOARDMANN, R. S., CHEETHAM, A. H. & OLIVER, W. A. (Hrsg.): *Animal Colonies*. – 31–42, 5 Abb., Stroudsburg.
- HUBBARD, J.A.E.B. (1975): Life and afterlife of reef corals: A timed study of incipient diagenesis. – Abstracts IXth International Sedimentological Congress (Nice), Theme 7: 75–80, Nice.
- HUBMANN, B. (1991): Alveolitidae, Heliolitidae und *Heliosalpinx* aus dem Barrandeikalken (Eifelium) des Grazer Devons. – *Jb. Geol. B.-Anst.* **134/1**, 37–51, 5 Abb., 3 Taf., Wien.
- HUBMANN, B. (1996): Einige pathologische Befunde an favositiden und heliolitiden Korallen des Grazer Paläozoikums. – *Mitt. Abt. Geol. Paläont. Landesmus. Joanneum* **54**, 113–135, 2 Abb., 5 Taf., Graz.
- HUBMANN, B. (1997): Reaktionen favositider Korallen auf Sedimentbelastung: Fallstudie aus dem Devon des Grazer Paläozoikums (Österreich). – *Zentralbl. Geol. Paläont.*, **1966**, 5/6, 415–421, 1 Abb., Stuttgart.
- MATHEI, G. (1914): A revision of recent colonial Atracidae possessing distinct corallites. – *Trans. Linn. Soc. London*, Ser 2, Zool. 17, 1–140, 38 Taf., London.
- MOLLENHAUER, D. (1970): Betrachtungen über Bau und Leistung der Organismen I. – Aufsätze u. Reden *Senckenberg. naturf. Ges.* **19**, 55 S., Frankfurt am Main.
- OEKENTORP, K. (1969): Kommensalismus bei Favositiden. – *Münster. Forsch. zur Geol. u. Pal.* **12**, 165–217, 10 Abb., Taf 13–16, Münster i. W.
- OLIVER, W. A. (1975): A gastropod enclosed in a skeleton of a Devonian rugose coral. – *Journ. Paleontology* **49**, 153–159, 1 Abb., 3 Taf., Tulsa.
- OLIVER, W. A. (1983): Symbioses of Devonian corals. – *Mem. Asoc. Austral. Paleontols.* **1**, 262–274, 7 Abb., Adelaide.
- PETERS, D. S. & GUTMANN, W. F. (1971): Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. – *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* **9**, 4, 237–263, Hamburg-Berlin.
- PETERS, D. S., FRANZEN, J. L., GUTMANN, W. F. & MOLLENHAUER, D. (1974): Evolutionstheorie und Rekonstruktion des stammesgeschichtlichen Ablaufs. – *Umschau in Wissenschaft und Technik* **74**, 16, S. 501–506, Frankfurt am Main.
- PLUSQUELLEC, Y. (1968 a): Commensaux des Tabulés et Stromatoporoides du Dévonien armoricain. – *Ann. Soc. géol. Nord* **88**: 47–56, 6 Abb., Taf 5, Lille.
- PLUSQUELLEC, Y. (1968 b): De quelques commensaux Coelentères paléozoïques. – *Ann. Soc. géol. Nord* **88**, 163–172, 7 Abb., Taf 16, Lille.
- SCHÄFER, W. (1973): Phylogenetische Rekonstruktionen – Theorie und Praxis. – Aufsätze u. Reden *senckenberg. naturf. Ges.* **24**, 179 S., Frankfurt am Main.
- SCHÄFER, W. (1975): Ontogenetische und konstruktive Gesichtspunkte bei phylogenetischen Rekonstruktionen. – Aufsätze u. Reden *senckenberg. naturf. Ges.* **27**, 125 S., Frankfurt am Main.
- SCHÄFER, W. (1976a): Evoluierende Systeme I und II. – Aufsätze u. Reden *senckenberg. naturf. Ges.* **29**, 202 S., Frankfurt am Main.
- SCHÄFER, W. (1976b): Evoluierende Systeme III. – Aufsätze u. Reden *senckenberg. naturf. Ges.* **29**, 186 S., 14 Abb., Frankfurt am Main.
- SCHÄFER, W. (1980): Fossilien – Bilder und Gedanken zur Paläontologischen Wissenschaft. – 244 S., Frankfurt am Main.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1958): Würmer und Korallen als Synöken: Zur Kenntnis der Systeme *Aspidosiphon/Heteropsammia* und *Hicetes/Pleurodictyum*. – *Abh. Akad. Wiss. Lit. math.-naturwiss. Kl.* **1958**, 263–328, 14 Taf., Mainz.
- SCHLÜTER, C. (1889): Anthozoen des rheinischen Mittel-Devon. – *Abh. geol. Specialkarte Preussen 8/4*, 259–465, 16 Taf., Berlin.
- SCHMIDT-KITTLER, N. & VOGEL, K. (Hrsg.) (1991): *Constructional Morphology and Evolution*. – IX + 1–409, Berlin-Heidelberg, etc. (Springer).
- SOKOLOV, B. S. (1948): Kommensalizm u favozitid. – *Izv. Akad. Nauk SSR, (Ser biolog.)* **1**, 101–110, Moskva.
- STEL, J. H. (1976): The Paleozoic hardsubstrate trace fossil *Heliosalpinx*, *Chaetosalpinx* and *Torquaysalpinx*. – *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* **12**, 726–744, 13 Abb., Stuttgart.
- VOGEL, K. (1975): Funktionsmorphologie als Hilfsmittel paläontologischer Evolutionsforschung. – *Sitz.-Ber. wiss. Ges. J. W. Goethe Univers. Frankfurt* **13**, 16 S., Wiesbaden.

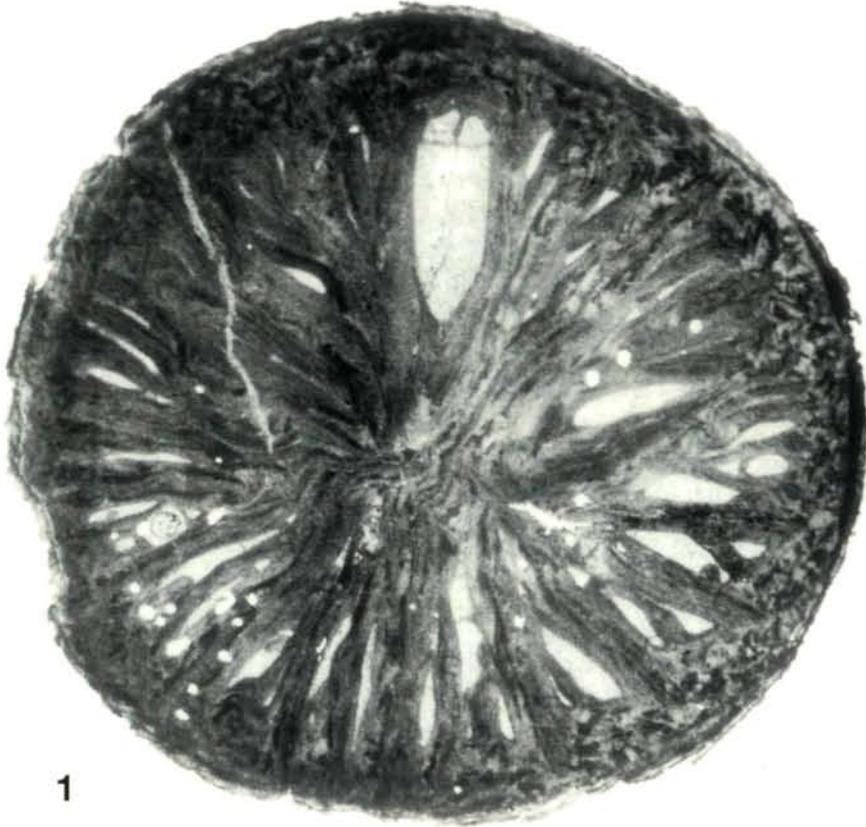
- VOGEL, K. (1989 a): Konstruktionsmorphologie: Ein Schlüssel zum Verständnis der biologischen Evolution. – Sitz.-Ber. wiss. Ges. J. W. Goethe Univers. Frankfurt **28**, 2, 22 S., Stuttgart.
- VOGEL, K. (1989 b): Konstruktionsmorphologie und Rekonstruktion der Stammesgeschichte. – In: EDLINGER, K. (Hrsg.) (1989): Form und Funktion. Ihre stammesgeschichtlichen Grundlagen. – 55–67, Wien.
- VOGEL, K. (1991): Concepts of Constructional Morphology. – In: SCHMIDT-KITTLER, N. & VOGEL, K. (1991): Constructional Morphology and Evolution. – 55–68, Heidelberg.
- VOGEL, K. & GUTMANN, W. F. (1981): The origins and evolution of brachiopod and bivalve shells; morphological prerequisites and biochemical analyses; II, Transformation series leading to brachiopods and bivalves. – The Geological Society of America; Northeastern Section, 16th annual meeting. – Abstracts with Programs. Geological Society of America **13**, 3, S. 182, Boulder.
- VOGEL, K. & GUTMANN, W. F. (1988): Protist skeletons; biomechanical preconditions and constructional utilization. – Senckenbergiana Lethaea **69**, 3–4, S. 171–188, Frankfurt am Main.
- WELLS, J. W. (1969): The Formation of Dissepiments in Zoantharian Corals. – In: CAMPBELL, K. S. W. (Hrsg.): Stratigraphy and Palaeontology, 17–26., 1 Abb., 2 Taf., Canberra.

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Geol. Michael Gudo, Forschungsinstitut Senckenberg, Sektion für Vergleichende und Funktionelle Anatomie, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Deutschland, e-mail: mgudo@sng.uni-frankfurt.de; Univ.-Doz. Dr. Bernhard Hubmann, Institut für Geologie und Paläontologie der Karl-Franzens-Universität Graz, Heinrichstr. 26, A-8010 Graz, Austria, e-mail: bernhard.hubmann@kfunigraz.ac.at

Tafel 1

- Fig. 1: Querschnitt einer Rugosa (Perm des Elburs, Iran; 67/DS/43B) mit Fremdkörpereinschluß im linken unteren Quadranten. Vergrößerung: 6x
- Fig. 2: Ausschnitt aus Fig. 1. Beachte marginale Lage des zweisehaligen Fremdorganismus (Ostracode?) im Interseptalraum. Vergrößerung: 17x
- Fig. 3: Detail mit Fremdkörper. Vergrößerung: 45x

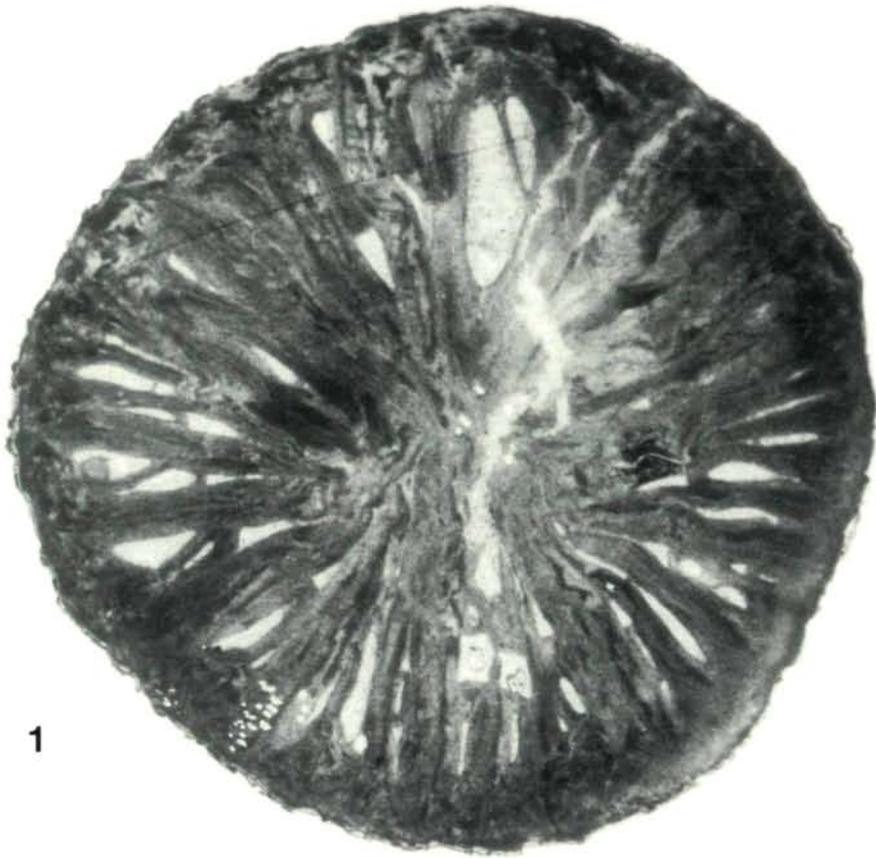


Tafel 2

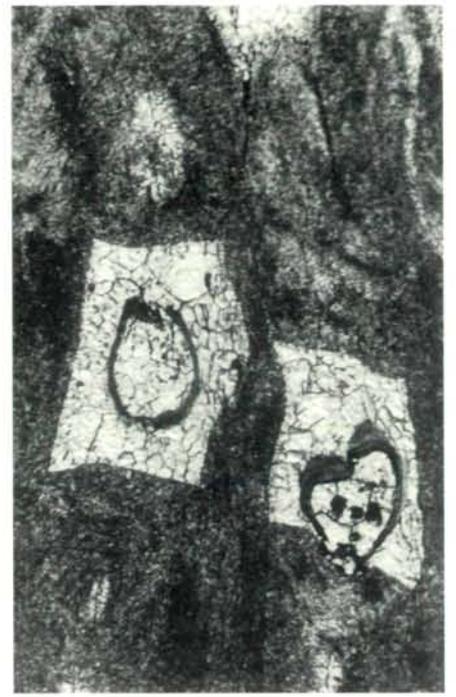
Fig. 1: Etwas tiefer gelegener Querschnitt der auf Taf. 1 abgebildeten Rugosa (Perm des Elburs, Iran; 67/DS/43B) mit Fremdkörpereinschlüssen im Bereich des Gegenseptums. Vergrößerung: 6x

Fig. 2: Ausschnitt aus Fig. 1. Beachte die ebenfalls marginale Lage der Fremdorganismen. Vergrößerung: 17x

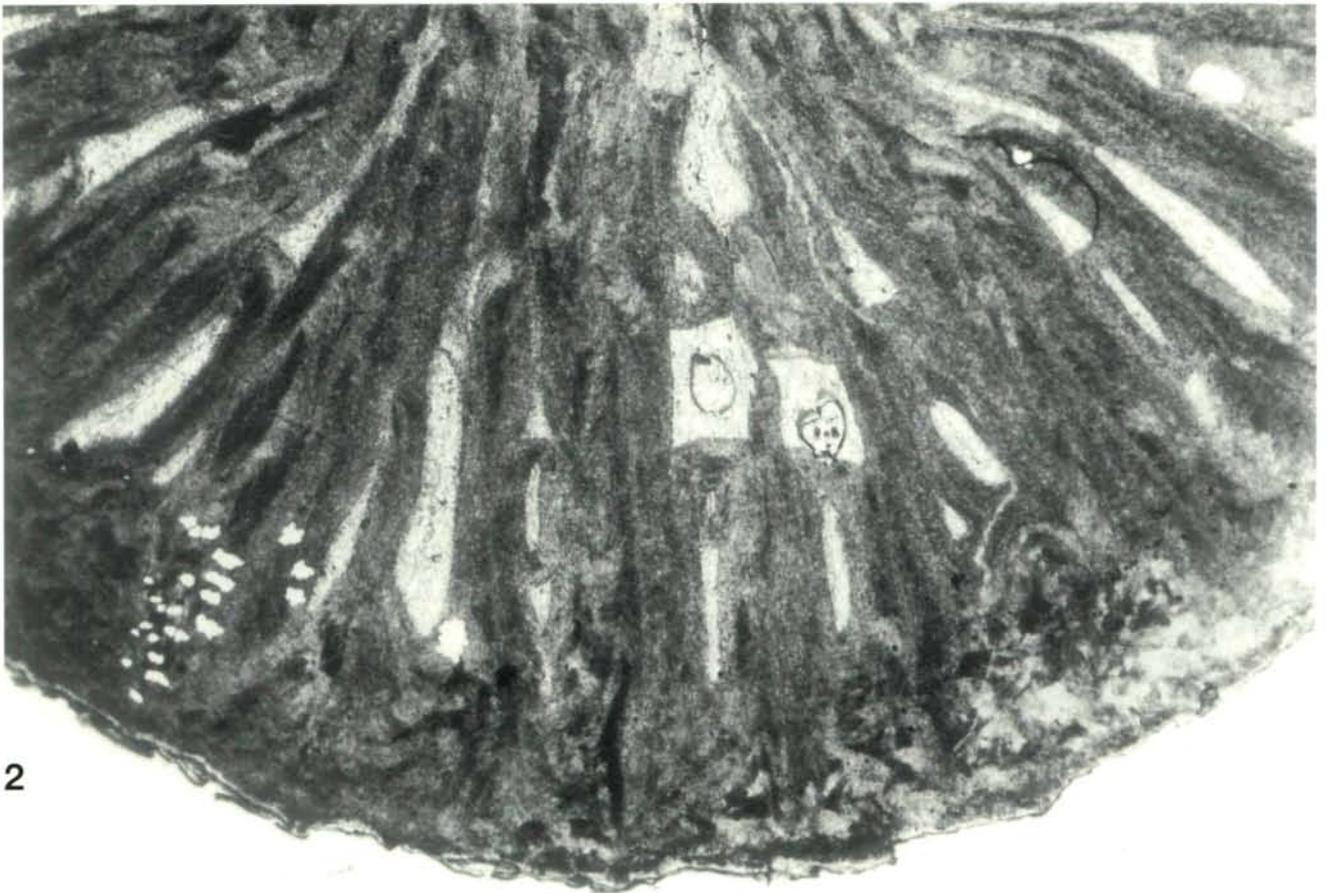
Fig. 3: Detail mit Fremdkörper. Vergrößerung: 31x



1



3

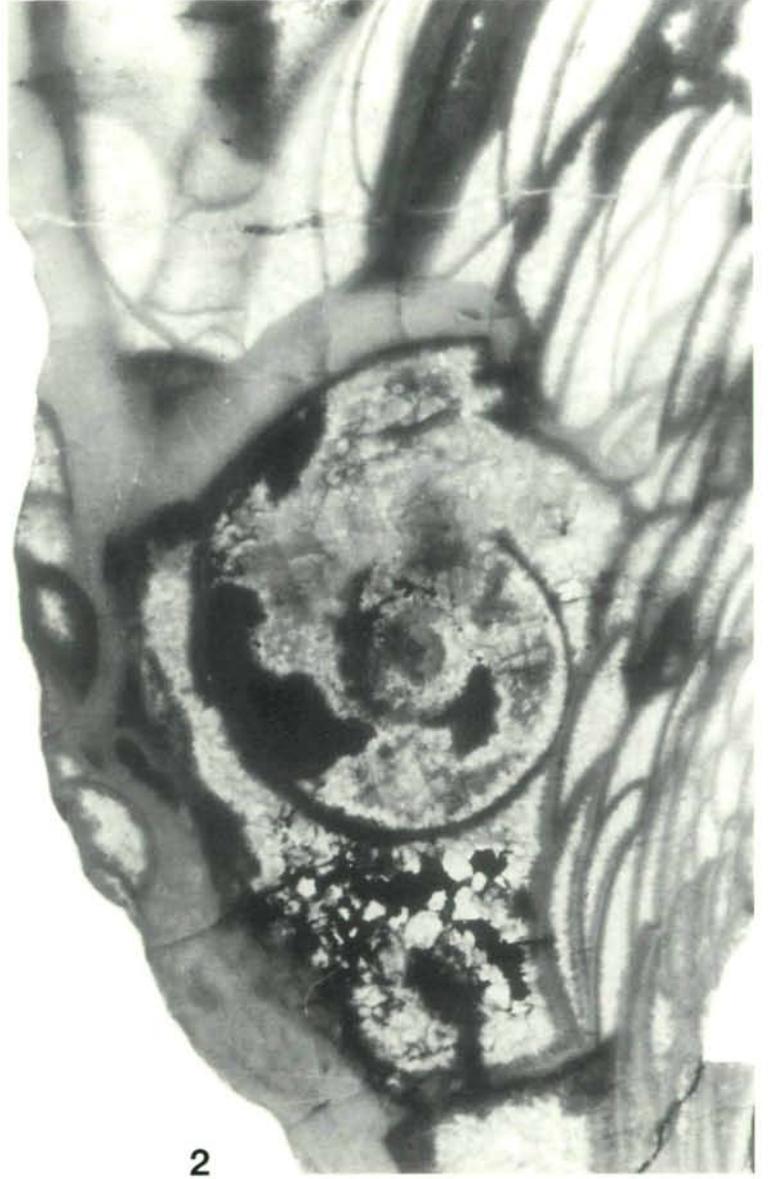


2

Tafel 3

Fig. 1: Längsschnitt durch „*Cystiphyllum*“ *macrocystis* SCHLÜTER, 1889. Beachte nahezu zentrale Inkorporation des „goniatitenähnlichen“ Gehäuses und die distale ‘sklerenchymatisch’ verstärkte Abschottung. Vergrößerung: 1,4x

Fig. 2: Detail des Fremdkörpereinschlusses. Vergrößerung: 3,4x

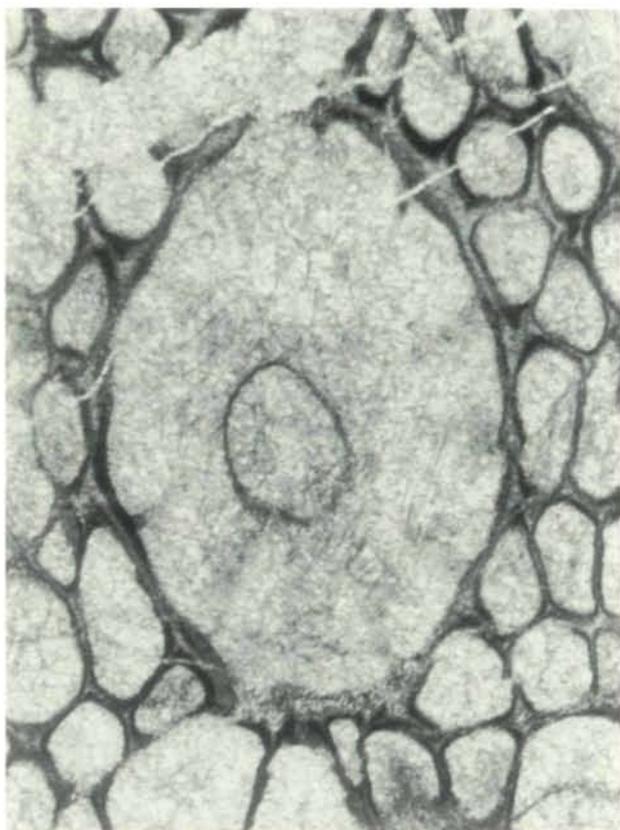


Tafel 4

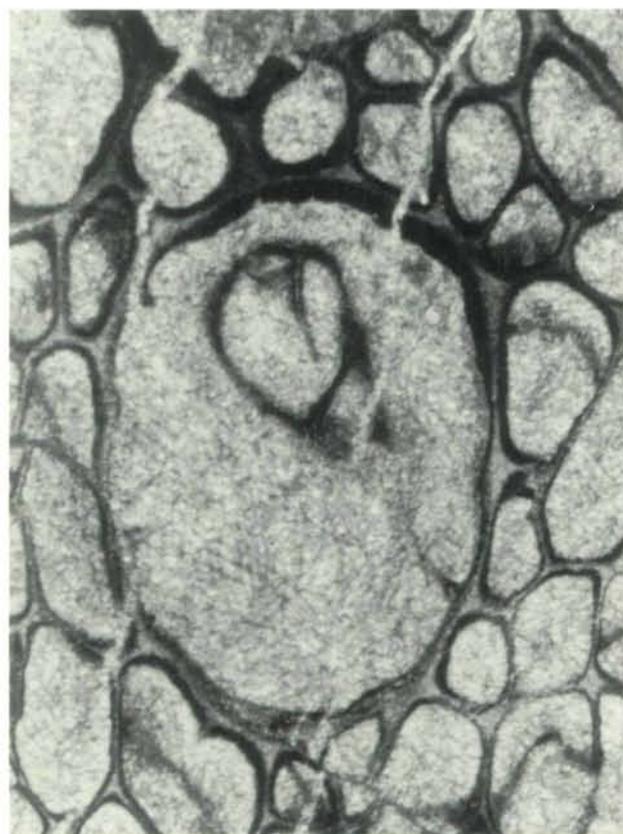
- Fig. 1: Ostracodeneinschluß in *Favosites styriacus* PENECKE, 1894. Querschnitt durch das Corallum. (Mitteldevon, Grazer Paläozoikum) Vergrößerung: 28x
- Fig. 2: Ostracodeneinschluß (?) in *Pachycanalicula barrandei* PENECKE, 1887. Querschnitt durch das Corallum. (Mitteldevon, Grazer Paläozoikum) Vergrößerung: 56x
- Fig. 3: Ostracodeneinschluß in *Pachycanalicula barrandei* PENECKE, 1887. Querschnitt durch das Corallum. (Mitteldevon, Grazer Paläozoikum) Vergrößerung: 56x
- Fig. 2: Ostracodeneinschluß in *Pachycanalicula barrandei* PENECKE, 1887. Längsschnitt durch das Corallum. (Mitteldevon, Grazer Paläozoikum) Vergrößerung: 31x



1



2



3



4