

#### 4. Die Gattung *Columnaria* und Beiträge zur Stammesgeschichte der *Cyathophylliden* und *Zaphrentiden*.

Von Herrn W. WEISSERMEL in Tübingen.

Wohl alle Forscher, die sich mit den Rugosen oder Pterokoralliern beschäftigten, haben ausser anderen kleineren Gruppen die beiden wichtigen und umfangreichen Familien der *Cyathophylliden* und *Zaphrentiden* unterschieden. Ueber die Begrenzung dieser Familien, über die Zurechnung der einzelnen Gattungen zu der einen oder anderen, über die Frage, ob die Anordnung der Septen oder die Entwicklung der Dissepimente dabei das ausschlaggebende sei, gehen die Ansichten noch vielfach auseinander. Bei der grossen Variabilität aller Merkmale lässt sich ein sicheres Urtheil über die Stellung einer paläozoischen Korallengattung fast nur dadurch gewinnen, dass man ihr Verhältniss zu anderen Gattungen unter strenger Berücksichtigung des geologischen Vorkommens feststellt, wie es besonders durch die Arbeiten von FRECH für das Devon angebahnt ist. Schwieriger liegen bis jetzt die Verhältnisse im Silur. Die Korallenfauna des Ober-Silur ist zwar durch eine Reihe von Arbeiten, unter denen diejenigen LINDSTRÖM's obenan stehen, ziemlich gut bekannt, doch fehlt eine Verfolgung derselben von Stufe zu Stufe; aus den beiden nächstliegenden Formationsgliedern, dem Unter-Silur und dem Unter-Devon, kennen wir nur Bruchstücke der Fauna. Wir können nach unserer bisherigen Kenntniss nur so viel sagen, dass die Korallen des Unter-Devon denen des Mittel-Devon bereits erheblich näher stehen, als denen des Ober-Silur. (So geht z. B. das wichtige und weit verbreitete *Cyathophyllum heterophyllum* M. EDW. u. H. durch beide Glieder des Devon hindurch, im Unter-Devon von Konéprus in Böhmen ist es bereits recht häufig, wie ich zusammen mit Herrn Dr. KJÄR dort constatiren konnte.) Im Unter-Silur convergiren manche der späteren Typen; von einer fortschreitenden Kenntniss untersilurischer Korallen dürfen wir daher wichtige Aufschlüsse erwarten.

Unsere Kenntniss reicht also noch nicht zu einem überall klaren Bilde aus, doch lassen sich manche phyletische Linien schon jetzt erkennen. Ich versuchte daher die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Gattungen im Silur zu verfolgen, dadurch die Unterschiede der beiden grossen Stämme der Cyathophylliden und Zaphrentiden genauer zu fixiren und deren morphologische Bedeutung dem Verständniss näher zu rücken. Indem wir die verschiedenen Factoren, aus denen sich der Charakter des Rugosenskelets zusammensetzt, in diesen Reihen sich wandeln oder constant bleiben sehen, lernen wir ihre Bedeutung näher kennen, und so glaubte ich den Versuch wagen zu können, die beiden wichtigsten dieser Factoren, die Anordnung der Septen und die Form der Dissepimente in ihrer Entstehung und Bedeutung zu erklären, wenn ich auch selbst sehr wohl weiss, dass die hier gegebene Erklärung weiterer Prüfung und vielleicht wesentlicher Modificirung bedarf.

In den Sammlungen zu Königsberg, München und Tübingen hatte ich Gelegenheit, ein qualitativ wie quantitativ gleich umfassendes Material paläozoischer Korallen kennen zu lernen. Für die Gelegenheit, dasselbe nach jeder Richtung benutzen zu können, sowie für vielfache Förderung und Anregung meiner Arbeiten bin ich Herrn Geheimrath v. ZITTEL und Herrn Professor KOKEN zu dauerndem Danke verpflichtet.

Die Errichtung der Gattung *Columnaria*<sup>1)</sup> fällt in eine Zeit, in der der äusseren Erscheinung einer Koralle grosses Gewicht beigelegt wurde. Es wurden daher in ihr verschiedene Arten zusammengefasst, die ausser den lang-säulenförmigen Einzelpolypen nicht viel gemein hatten. Die bahnbrechenden Arbeiten von MILNE EDWARDS und HAIME<sup>2)</sup> brachten auch hier grössere Klarheit. Zwei der von GOLDFUSS zu *Columnaria* gerechneten Formen wurden ausgeschieden. Die auf *C. alveolata* beschränkte Gattung wurde schärfer begrenzt und unter die Tabulaten in die Nähe von *Thecia* gestellt. Ausser der typischen Art aus dem Unter-Silur Nord-Amerikas wurde in *C. gotlandica* ein zweiter, europäischer, obersilurischer Vertreter beschrieben (l. c., p. 304, t. 14, f. 2). Die von DANA errichtete und von HALL angenommene Gattung *Favistella* wurde als mit *Columnaria* synonym erkannt. Von da ab wurde *Columnaria* lange Zeit, wenn auch meist mit

<sup>1)</sup> GOLDFUSS, Petrefacta Germaniae, I, 1826, p. 72.

<sup>2)</sup> Monographie des polypiers fossiles des terrains palaeozoiques. Arch. du Mus. d'hist. nat., V, 1851, p. 308.

Zweifeln, bei den Tabulaten angeführt. BILLINGS<sup>1)</sup> und ROMINGER<sup>2)</sup> beschrieben weitere Arten aus dem Unter-Silur von Nord-Amerika. LINDSTRÖM<sup>3)</sup> stellte als Erster die Gattung zu den Rugosen und zwar auf Grund ihrer Knospungsart.

NICHOLSON<sup>4)</sup> unterzog die typische Art einer näheren Untersuchung, deren Resultat war, dass eine neue Art, *Columnaria calicina*, von ihr abgeschieden und beide noch bei den Tabulaten belassen, jedoch als manchen Rugosen sehr nahestehend erkannt wurden. Später<sup>5)</sup> war derselbe Forscher geneigt, *Columnaria* als ältesten Vertreter der Atraciden anzusehen. Der ersten Auffassung NICHOLSON'S folgend, führte F. RÖMER<sup>6)</sup> die Gattung mit Vorbehalt unter den Tabulaten an und zwar wegen des Mangels an Poren bei den Chaetetiden. Die wahre Bedeutung von *Columnaria* wurde erst von FRECH<sup>7)</sup> klar erkannt, indem DYBOWSKI'S Gattung *Cyathophylloides* mit ihr vereinigt und der so gewonnene Formenkreis als Stammgruppe von *Amplexus* erklärt wurde. FRECH<sup>8)</sup> und SCHLÜTER<sup>9)</sup> hatten je eine hierher gehörige Art aus dem deutschen Mittel-Devon beschrieben. Als Verfasser<sup>10)</sup> die Gattung *Cyathophylloides* einer Revision unterzog und mit ihr DYBOWSKI'S *Pycnophyllum* vereinigte, behielt er vorläufig noch den DYBOWSKI'Schen Namen bei, da ihm derzeit ein typischer Vertreter der Columnarien im alten Sinne noch nicht aus eigener Anschauung bekannt war. Nachdem ich nun Gelegenheit gehabt habe, gutes und reichliches Material fast aller europäischen Arten, darunter Originale der meisten Arten DYBOWSKI'S, und besonders auch von der amerikanischen *Columnaria alveolata*, zu unter-

<sup>1)</sup> Canadian Nat. and Geology, VIII, 1858.

<sup>2)</sup> Geological Survey of Michigan, Lower Peninsula, III, (2), p. 90, 91.

<sup>3)</sup> Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1876, No. 103, p. 13.

<sup>4)</sup> On the structure and affinities of the „Tabulate Corals“ of the palaeozoic period, 1879, p. 191.

<sup>5)</sup> Manual of Palaeontology, I, 1889, p. 274.

<sup>6)</sup> Lethaea palaeozoica, 1883, p. 463.

<sup>7)</sup> Die Korallenfauna der Trias, I. Palaeontographica, XXXVII, 1890—91, p. 84.

<sup>8)</sup> Die Cyathophylliden und Zaphrentiden des deutschen Mittel-Devon. Paläont. Abhandl., III, (3), 1886, p. 93, t. 3, f. 19.

<sup>9)</sup> Anthozoen des rheinischen Mittel-Devon. Abhandl. geol. Spezialkarte von Preussen u. d. Thüringischen Staaten, VIII, (4), 1889, p. 14.

<sup>10)</sup> Die Korallen der Silurgeschiebe Ostpreussens und des östlichen Westpreussens. Diese Zeitschrift, XLVI, 1894, p. 619. Ich gebrauchte damals auch noch den älteren Namen *Densiphyllum*, da es mir entgangen war, dass DYBOWSKI selbst denselben in *Pycnophyllum* geändert hatte.

suchen<sup>1)</sup>, halte ich es für wünschenswerth, ein Bild der ganzen Gattung und ihrer Arten zu geben, ehe ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Rugosen näher betrachtet wird.

Die von mir für *Cyathophylloides* (inclusive *Pycnophyllum*) gegebene Diagnose muss für *Columnaria* unter Berücksichtigung von *C. alveolata*, *gotlandica* und *calicina* in einigen Punkten ergänzt werden. Sie stellt sich demnach etwa wie folgt:

*Columnaria* GOLDFUSS emend. FRECH.

Synonym: *Favistella* HALL,

*Cyathophylloides* DYBOWSKI.

Untergattung: *Pycnophyllum* DYBOWSKI.

Der Polyp ist zuweilen einfach, meist stockbildend, mit deutlicher Theka versehen. Epitheka bei einigen Arten beobachtet. Die Septen sind in der Regel wohl entwickelt, beim erwachsenen Polypen stets regelmässig radial angeordnet.<sup>2)</sup> Die Septen erster Ordnung reichen meist bis zum Centrum, laufen dort frei aus, berühren sich mit den benachbarten oder schlingen sich etwas um einander. Der Septalapparat kann theilweise reducirt sein, und zwar sind entweder alle Septen (*C. gotlandica*) oder nur die Septen zweiter Ordnung (*C. devonica*) stark verkürzt. Die Böden durchsetzen den ganzen Visceralraum bis zur Theka. Sie sind verschieden gestaltet, meist in der Mitte flach mit mehr oder weniger stark abwärts gebogenen Rändern (glockenförmig), zuweilen vollkommen horizontal (*C. alveolata* zuweilen), zuweilen wellig hin und her gebogen oder mehr oder weniger unregelmässig (*C. [Pycnophyllum] tamnodes*). In der Nähe der Theka können sie sich in einzelne, nicht in gleicher Höhe stehende Dissepimentblätter auflösen. Auch kommen zuweilen kleine „accessorische Lamellen“ vor. Blasengewebe fehlt absolut. Die Theka kann durch Ablagerung von Sklerenchym, das dabei häufig den Septen folgt, auf der Innenseite stark verdickt sein (Untergattung *Pycnophyllum*). Die Vermehrung geschieht durch Tabularknospongung und zwar meist seitlich, d. h. unter Erhaltung der Mutterzelle; doch kann bei compacten Stöcken der Mutterkelch auch ganz in Knospen aufgehen.

Dass die so begrenzte Gattung zu den Rugosen gehört und

<sup>1)</sup> Es geschah das theils früher in Königsberg (cf. oben citirte Arbeit), theils in München, wo sich durch das Entgegenkommen des Herrn Professor LÖWINSON-LESSING in Dorpat mehrere der DYBOWSKISCHEN Originalstücke befinden.

<sup>2)</sup> Andeutung einer Bilateralität bilden die von NICHOLSON abgebildeten Fälle von stärkerer Entwicklung eines Septums bei *C. alveolata* (Tab. Cor., t. 10, f. 1.).

mit den Tabulaten nichts zu thun hat, bedarf keines besonderen Beweises mehr. Die auch bei compacten Stöcken stets sehr deutlich getrennten Kelchwände, die starke Entwicklung der stets in zwei Ordnungen geschiedenen Septen, die bis zur Einrollung derselben führen kann, die Sklerenchymverdickung der Theka, die bei anderen Rugosen in gleicher Weise vorkommt, und endlich besonders die Tabularknospe und die nahen Beziehungen zu *Amplexus* und *Streptelasma* lassen in dieser Richtung keinen Zweifel mehr übrig.

Die Hauptverbreitung der Gattung fällt in's Unter-Silur; doch lebt sie mit zwei Arten noch im Mittel-Devon fort. Sie umfasst im Wesentlichen folgende Arten: *C. alveolata* GOLDFUSS, *calicina* NICHOLSON, *gotlandica* M. EDW. u. H., *fasciculus* KURTORGA sp., *kassariensis* DYBOWSKI<sup>1)</sup>, *devonica* SCHLÜTER, (*Pycnophyllum*) *tannodes* DYBOWSKI<sup>2)</sup>, *rhenana* FRECH, *contorta* WEISSERMEL<sup>3)</sup>, *rhizobolon* DYBOWSKI, *Thomsoni* DYBOWSKI.

NICHOLSON hat gezeigt, dass *Favistella s'ellata* HALL mit *C. alveolata* ident und dass die von den amerikanischen Forschern mit dem GOLDFUSS'schen Namen bezeichnete, von NICHOLSON als *Columnaria? Halli* beschriebene Koralle eine von dieser durchaus verschiedene, höchst problematische Form ist. Die vollständige Verschmelzung der Zellwände, die eine Trennungslinie zwischen den Nachbarkelchen des massigen Stockes nach NICHOLSON meist nicht mehr erkennen lässt, die sehr schwache Entwicklung der Septen, die man nicht in zwei Ordnungen scheiden kann, lassen in ihr eine Tabulate vermuthen. Auch glaubte NICHOLSON Poren in ihren Wänden beobachten zu können.

Auf die von BILLINGS beschriebenen amerikanischen Arten gehe ich nicht näher ein.<sup>4)</sup> Die Selbständigkeit derselben wird zum Theil von NICHOLSON bezweifelt. Ein bestimmtes Urtheil über dieselben ist ohne Untersuchung von gutem Material nicht möglich.

Die neuerdings von STUCKENBERG<sup>5)</sup> als Columnarien beschriebenen Arten aus dem Carbon des Ural und Timan charakterisiren sich durch den Besitz einer breiten und regelmässigen Blasenzone

<sup>1)</sup> Monographie der *Zoantharia sclerodermata rugosa* aus der Silurformation Estlands, Nord-Livlands und der Insel Gotland, 1873, p. 123.

<sup>2)</sup> l. c. DYBOWSKI, Monographie etc., p. 136 und l. c. WEISSERMEL, Korallen d. Sil. Gesch., p. 622, t. 49, f. 11, 12; t. 50, f. 1.

<sup>3)</sup> Ibidem, p. 623, t. 50, f. 2.

<sup>4)</sup> Cf. darüber F. RÖMER, *Lethaea palaeozoica*, p. 465.

<sup>5)</sup> Korallen und Bryozoen der Steinkohlenablagerungen des Ural und Timan. Mém. du Comité géol., X, (3), 1895, p. 211.

als echte Cyathophyllen, wie bereits von FRECH<sup>1)</sup> im Referat über diese Arbeit ausgesprochen worden ist.

Die oben genannten 11 Arten bilden eine eng zusammengehörige Gruppe, deren Species zum Theil kaum zu trennen sind. *C. alveolata* und *calicina* stehen einander so nahe, dass sie als Varietäten aufgefasst werden könnten. Letztere unterscheidet sich von ersterer nur durch die kleineren Dimensionen der Einzelpolyphen und des ganzen Stockes sowie dadurch, dass die Einzelröhren im Verlaufe des Wachstums in der Regel frei werden; die Knospen gewinnen dadurch Raum, stärker von der Mutterzelle zu divergiren, und die Sprossung erscheint daher als „Seitensprossung“. *C. gotlandica* unterscheidet sich von *alveolata* durch die verkürzten Septen, von denen die Hauptsepten jederseits etwa  $\frac{1}{4}$  des Kelchdurchmessers einnehmen, und die glockenförmig nach oben gewölbten Böden. Sie dürfte die directe Fortsetzung der amerikanischen Art im Ober-Silur bilden. An *C. gotlandica* dürfte sich *C. devonica* anschliessen, bei der nach SCHLÜTER die Primärsepten nicht ganz bis zum Centrum reichen, die Secundärsepten bis auf schmale Leisten oder Körnerreihen rückgebildet sind. Leider ist die Art von SCHLÜTER nicht abgebildet. — *C. kassariensis* ist, im Gegensatz zu *C. gotlandica*, von *C. alveolata* hauptsächlich durch die sehr stark entwickelten und im Mittelpunkt mit einander verwachsenden Septen unterschieden. Sie vermittelt hierin zu *C. (Pycnophyllum) contorta*, bei der die Septen ziemlich stark um einander gerollt sind. Da *C. kassariensis* bisher noch nicht abgebildet worden ist, gebe ich nachstehend je einen Längs- und Querschliff von dem in München befindlichen Exemplar, das auch schon DYBOWSKI bei Aufstellung der Art vorgelegen hat. (Siehe pag. 871.)

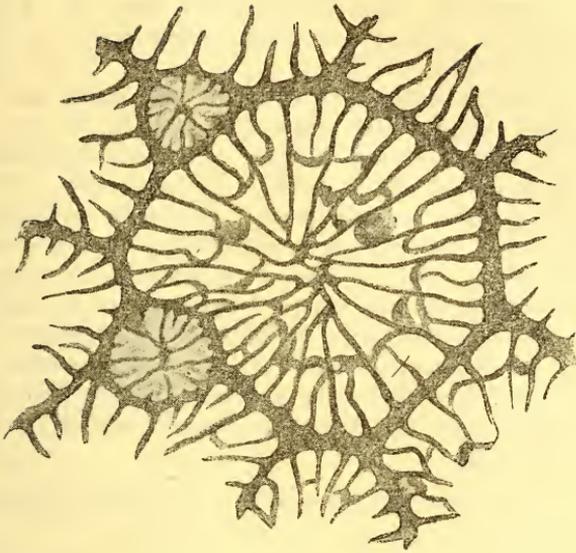
Es sind dies (mit theilweiser Ausnahme von *C. calicina*) die Arten mit festem „asträoidischem“ Stock. Von den bündelförmigen Arten ist wohl *C. fasciculus* mit *alveolata* am nächsten verwandt. Sie unterscheidet sich von ihr, ausser durch die Stockform und die viel schlankeren Röhren, hauptsächlich durch die am Rande stark abwärts gebogenen (glockenförmigen) Böden, durch die sie wieder *C. gotlandica* sehr genähert wird. Eine solche Abwärtsbiegung kommt auch bei *C. alveolata*, wenn auch in schwächerem Maasse, vor. *C. calicina* zeigt ebenso wie *fasciculus* zuweilen Neigung zu bündelförmiger Verwachsung der Septen<sup>2)</sup> — *C. (Pycnophyllum) tumnodes* ist von *fasciculus* durch grössere Dimensionen, unregelmässige Böden, durch die Sklerenchym-

<sup>1)</sup> N. Jahrb. f. Min., 1897, II, p. 397.

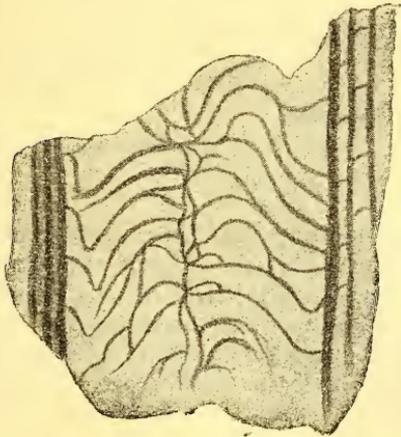
<sup>2)</sup> Cf. NICHOLSON, Tab. Cor., t. 10, f. 2.

Textfigur 1.

a.



b.

*Columnaria kassariensis* DYB.

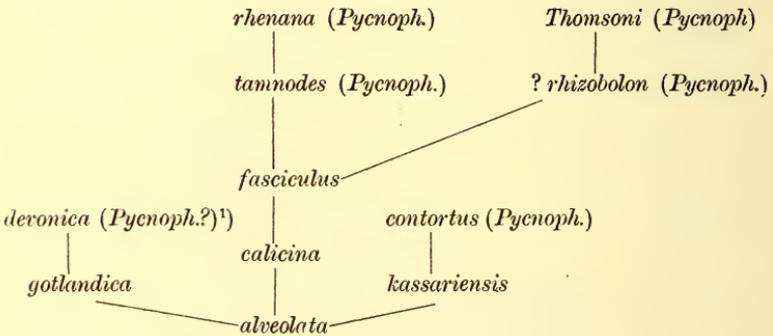
Unter-Silur (Raiküllsche Schicht), Estland.

a: Querschliff. b: Längsschliff.

verdickung der Theka und durch Neigung zur Einrollung der Septen verschieden. Doch sind diese Merkmale zuweilen wenig entwickelt, sodass die Trennung schwierig werden kann. *C. (P.) rhenana* unterscheidet sich von *tamnodes* fast nur durch die gerade bleibenden Septen; sie könnte daher wohl ein directer Nachkomme jener sein.

Diese 9 Arten stehen also einander sehr nahe und bilden eine natürliche Gruppe. Die beiden Einzelformen, *C. (P.) rhizobolon* und *C. (P.) Thomsoni* nehmen eine etwas isolirtere Stellung ein, doch scheint sich letzteres in der Anordnung der Septen nahe an *C. fasciculus* anzuschliessen. DUBOWSKI hat leider von ersterer gar keine, von letzterer nur eine ziemlich schematische Abbildung gegeben, und es lässt sich daher leider nicht feststellen, ob beide nicht etwa nähere Beziehungen zu *Ptychophyllum* als zu den echten Columnarien haben. Von *C. rhizobolon* konnte ich früher in Königsberg DUBOWSKI'sche Originalstücke untersuchen, doch war deren Erhaltung in dieser Richtung nicht günstig.

Die Beziehungen der Arten zu einander stellen sich demnach etwa wie folgt:



Es sei hervorgehoben, dass diese Uebersicht nur die morphologischen Beziehungen erläutern, nicht etwa einen Stammbaum darstellen soll. Um phylogenetische Reihen kann es sich natürlich nur bei verschiedenem Alter handeln, also bei *alveolata* — *gotlandica* — *devonica* und bei *tamnodes* — *rhenana*.

Ein Vergleich der Arten soll durch nachstehende Tabelle erleichtert werden:

¹) Theka nach SCHLÜTER kräftig, „vielleicht durch Stereoplasma verdickt“.

Species.	Vorkommen.	Stockform.	Theka.	Septen erster Ordnung.	Septen zweiter Ordnung.	Böden.
<i>C. atveolata</i> GOLDF.	Unter-Silur, Nord-Amerika.	massig.		annähernd bis zur Mitte reichend, dort zuweilen bündelförmig verwaschend.	stark verkürzt,	meist vollkommen horizontal, zuweilen am Rande etwas abwärts gebogen.
— <i>calicina</i> NICH.	Unter-Silur, Nord-Amerika.	zuerst massig, dann locker.		ebenso, zuweilen einzelne stärker entwickelt als die anderen.	ebenso.	ebenso.
— <i>gotlandica</i> E. H.	Ober-Silur, Gotland.	massig.		verkürzt, = $\frac{1}{2}$ Kelchradius.	ganz kurz.	in der Mitte horizontal, an den Rändern etwas abwärts gebogen.
— <i>kassariensis</i> DYB.	Ober-Silur, (Zone 5, Räküllische Schicht).	massig.		bis zum Centrum reichend, dort mit einander verwaschend.	kurz bis mittellang, zuweilen mit den Septen erster Ordnung verwachsend.	„glockenförmig“, jedoch sehr unregelmässig.
— <i>fasciculus</i> KUR. sp.	Unter-Silur, Estland.	lang bündelförmig.		bis annähernd zur Mitte reichend, zuweilen bündelförmig verwaschend.	mässig lang.	„glockenförmig“, d. h. in der Mitte flach, an den Rändern stark abwärts gebogen.
( <i>P.</i> ) <i>tannodes</i> DYB.	Unter-Silur, Estland.	bündelförmig.		bis zum Centrum reichend, dort meist etwas um einander geschlungen.	kurz, häufig im Sklerenchymring verborgen.	wellenförmig auf- und abgebogen oder unregelmässig.
— <i>rhenana</i> FRECH	Rheinisches Mittel-Devon.	bündelförmig.		bis zur Mitte reichend, dort frei auslaufend,	ziemlich lang, = $\frac{1}{2}$ Kelchradius.	ziemlich regelmässig horizontal.
— <i>devonica</i> SCHLÜTER	Mittel-Devon, Eifel.	massig.		nicht ganz bis zum Centrum reichend.	reducirt zu feinen Leisten oder Reihen von Körnern oder Dornen.	horizontal oder leicht glockenförmig.
— <i>contorta</i> WEISSERMEL	Unter- oder Ober-Silur-Geschiebe.	massig.		bis zum Centrum reichend, dort stark um einander geschlungen.	kurz, meist im Sklerenchymring verborgen.	in der Mitte horizontal, an den Rändern stark abwärts gebogen.
— <i>rhizobolon</i> DYB.	Unter-Silur, Estland.	Einzelform.	Durch <i>Stereoplasma</i> verdickt (Unter-gattung <i>Pycnophyllum</i> DYB.).	sehr zahlreich (bis 160 nach DYBOWSKI), sonst unbekannt.	nach DYBOWSKI),	flach.
— <i>Thomsoni</i> DYB.	Unter-Silur, Estland.	Einzelform.		bis zum Centrum reichend, dort einfach an einander gelegt.	im Sklerenchymring verborgen.	flach, leicht convex oder wellig.

*Columnaria* bildet ein Glied einer phylogenetischen Reihe, die im Unter-Silur beginnt und sich nach FRECH bis in die Trias verfolgen lässt.

Zunächst steht sie in enger Verbindung mit einem anderen, gleichfalls vorwiegend untersilurischen Formenkreise, der die Gattungen *Streptelasma* HALL und *Ptychophyllum* M. EDW. u. H. umfasst. Die nahe Verwandtschaft der zu den beiden letzteren Gattungen gerechneten Arten wurde zuerst von LINDSTRÖM erkannt, und zwar vereinigte dieser Forscher sie zu einer Gattung.<sup>1)</sup> Es war das ein grosser Fortschritt, da bis dahin *Streptelasma* zwar immer zu den Zaphrentiden, *Ptychophyllum* aber von vielen Forschern zu den Cyathophylliden gestellt worden war. Doch möchte ich es für empfehlenswerth halten, beide Gattungen getrennt beizubehalten, da *Streptelasma profundum* OWEN sp. (= *corniculum* HALL)<sup>2)</sup> und *europaeum* F. RÖMER keinen Stereoplasmaring besitzen, wie ihn die echten Ptychophyllen, wenn auch in verschiedenem Grade, zeigen. Ist das Auftreten dieses Stereoplasma- oder Gebrämringes auch kein Merkmal von grosser Wichtigkeit — es entsteht, wie LINDSTRÖM hervorhebt, bei *Ptychophyllum patellatum* v. SCHL. erst im Verlaufe der individuellen Entwicklung — so glaube ich doch, dass die Formen, die diesen Ring besitzen, einen Seitenzweig der dünnwandigen Streptelasma bilden, der in das Ober-Silur fortsetzt, während diese sich an der Grenze von Unter- zu Ober-Silur zu *Zaphrentis* fortentwickeln. Doch ist die Einziehung oder Beibehaltung eines Namens natürlich nur eine formelle Frage von untergeordneter Bedeutung, nachdem einmal die Verwandtschaft der fraglichen Formen erkannt worden ist.

*Streptelasma* in diesem Sinne und unter der von NICHOLSON und ETHERIDGE<sup>3)</sup> gegebenen Begrenzung würden nur *Str. europaeum* F. RÖMER und *profundum* OWEN sp. (= *corniculum* HALL) umfassen. *Ptychophyllum craigense* M' COY<sup>4)</sup> würde zu den

<sup>1)</sup> Obersilurische Korallen von Tshau-Tiën, in v. RICHTHOFEN, China, IV, p. 66.

<sup>2)</sup> Diese wichtige und bisher nur unvollständig bekannte Art hat eine eingehende und erschöpfende Behandlung durch eine soeben erschienene Arbeit von F. W. SARDESON erfahren (American Geologist, XX, (5), 1897, p. 277, t. 16 u 17). Beziehungen zu *Zaphrentis* werden dabei in solchem Maasse festgestellt, dass SARDESON eine spätere Vereinigung von *Streptelasma* und *Zaphrentis* für wahrscheinlich hält. Wenn eine solche Zusammenziehung auch wohl zu weit gehen würde, so darf doch der phyletische Zusammenhang beider Gattungen als gesichert gelten.

<sup>3)</sup> A Monograph of the silurian fauna of the Girvan district in Ayrshire, I, 1878, p. 67.

<sup>4)</sup> Fragmenta Silurica, 1880, p. 35, t. 1, f. 14—20 und Girvan district, p. 24, t. 5, f. 4.

echten Ptychophyllen vermitteln, deren Vertreter *Pt. Linnarssoni* LINDSTRÖM<sup>1)</sup>, *Pt. patellatum* v. SCHLOTHEIM sp., *Pt. truncatum* M. EDW. u. H., *Pt. Richthofeni* LINDSTRÖM und *Pt. cyathiforme* LINDSTRÖM<sup>2)</sup> bilden würden. Eine stockbildende Untergattung von *Streptelasma* ist *Palaeophyllum* BILLINGS<sup>3)</sup>.

Von den so begrenzten beiden Gattungen unterscheiden sich die Columnarien durch die Stockbildung und das Fehlen einer Pseudocolumella. Doch besitzt auch *Columnaria* in der Untergattung *Pycnophyllum* solitäre Formen (*P. rhizobolon* DYB., *P. Thomsoni* DYB.); andererseits bildet *Streptelasma* in der Untergattung *Palaeophyllum* bouquetförmige Stöcke. Das Vorhandensein einer Pseudocolumella ist von kaum grösserer Bedeutung als die Stockform. Eine solche entsteht durch Einrollung und Verwachsung der Septen bei verschiedenen Gattungen, ohne die sonstigen Merkmale wesentlich zu verändern; sie bildet auch keine scharfe Grenze zwischen *Columnaria* und *Streptelasma*—*Ptychophyllum*, da sie einerseits bei letzteren sehr schwach entwickelt sein kann, andererseits bei *Columnaria* Uebergänge von frei endigenden Septen zu gerollten und verwachsenden vorkommen (*Pycn. tamnodes* und *contortum*). Nahe Verwandtschaft dieser Formenkreise kann also wohl als gesichert gelten. Sie dürften von Einzelformen abstammen, die indifferente bogige Dissepimente, ähnlich manchen Ptychophyllen, und keine oder nur eine schwach angedeutete Pseudocolumella haben.

Durch diese Beziehungen zu *Streptelasma* und *Ptychophyllum* schliesst sich *Columnaria* an die Zaphrentiden an und nicht, wie man bei der radialen Anordnung ihrer Septen glauben könnte, an die Cyathophylliden.

Besser noch als die ascendenten kennen wir die descendenten Beziehungen von *Columnaria*. Sie findet eine directe Fortsetzung in *Amplexus*. Formen wie *Amplexus borussicus* WEISSERMEL, *hercynicus* A. RÖMER, *irregularis* KAYSER u. a. sind von ihr nur durch die rückgebildeten Septen und die vollständigere Ausbildung der Böden unterschieden, zwei Merkmale, die das Product desselben Umwandlungsvorganges sind. LINDSTRÖM<sup>4)</sup> hat sehr treffend von einem Kampf der Septen mit den Dissepimenten gesprochen, in dem die Ausbildung des einen

<sup>1)</sup> Fragmenta Silurica, p. 34, t. 1, 12, 13.

<sup>2)</sup> l. c. Korallen von Tshau-Tiën, p. 65, t. 6, f. 2 u. 4 und p. 67, t. 6, f. 4; t. 7, f. 1, 6, 7.

<sup>3)</sup> cf. Girvan district, p. 72.

<sup>4)</sup> Beschreibung einiger obersilurischer Korallen aus der Insel Gotland. Bihang till K. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1896, XXI, Afd. IV, No. 7, p. 41, 42.

dieser beiden Skeletelemente auf Kosten des anderen vor sich geht. Sind die Septen sehr vollständig entwickelt, etwa im Mittelpunkte gerollt und zu einer Pseudocolumella verwachsen, so kann es im mittleren Theile der Koralle nicht zur Bildung zusammenhängender Böden kommen, diese werden mehr oder weniger in ihrer Bedeutung zurückgedrängt; wenn andererseits die Septen rückgebildet werden, so schliessen sich die Dissepimente naturgemäss in dem frei werdenden Raume zu breiten Böden zusammen. Diese Vorgänge können wir im Bereiche der Rugosen überall beobachten. Eine Ableitung von *Amplexus* aus *Columnaria* liegt also sehr nahe; sie wird zur Gewissheit durch verbindende Formen. Bei *Columnaria* erreichen die Septen nicht immer das Centrum, und wenn solche Formen (*C. gotlandica*) nicht zufällig feste asträoidische Stöcke bilden würden, so könnte man sie bereits zu *Amplexus* rechnen. Andererseits zeigen manche, und zwar besonders einige der ältesten (obersilurischen) *Amplexus*-Arten relativ lange Septen (*A. appendiculatus* LINDSTRÖM<sup>1)</sup> aus dem Ober-Silur von China) — im Devon z. B. *A. intermittens* HALL<sup>2)</sup> — so dass sie vollkommen in der Mitte zwischen beiden Gattungen stehen.

Die Entwicklungsreihe *Columnaria* — *Amplexus* setzt sich nach FRECH<sup>3)</sup> in *Pinacophyllum* bis in die Trias fort. Die Uebereinstimmung dieser Gattung mit den paläozoischen ist in der That bedeutend, und kann ich mich nach Untersuchung der Originale FRECH's dieser Auffassung nur anschliessen.

Eine andere Gattung, zu der man *Columnaria* in Beziehung gesetzt hat, ist *Stauria*. Das Characteristicum der bekannten *St. astraeiformis*, der einzigen Art der Gattung, das sie von *Columnaria* ebenso wie von allen anderen Rugosen scheidet, ist die kreuzförmige Verwachsung der 4 Hauptsepten. Ausserdem unterscheidet sie sich aber durch den Besitz einer sehr regelmässig entwickelten schmalen Zone grosser Blasen. Will man *Stauria* von *Columnaria* ableiten, so muss man annehmen, dass diese Blasenzone eine Neubildung darstellt. Nun finden wir aber unter den silurischen Vertretern von *Cyathophyllum* Formen, die eine ganz ähnliche Zone grosser Blasen besitzen (Gruppe der *C. Middendorfi* DUBOWSKI = *Donacophyllum* DUB.), eine Gruppe, die sich wieder an die des *C. caespitosum* (silurischer Vertreter: *C. dragmoides* DUB.) anschliesst. Die Aehnlichkeit in den Dissepimenten von *Stauria* und „*Donacophyllum*“ ist so gross, dass

<sup>1)</sup> Silur. Korallen von Tshau-Tiën, p. 62.

<sup>2)</sup> Illustrations of devonian fossils. Geol. Survey of New-York, 1876, t. 32, f. 8—15.

<sup>3)</sup> Die Korallenfauna der Trias, I, p. 84.

beide mit einander verwechselt werden konnten.<sup>1)</sup> Es ist daher wohl natürlicher, *Stauria* als einen von der Gruppe des *C. Middendorffii* oder des *C. caespitosum* ausgehenden Seitenzweig von *Cyathophyllum* zu denken, als sie von *Columnaria* abzuleiten. Im ersteren Falle ist nur die kreuzförmige Verwachsung der Septen (und die daraus resultirende Septalknospung) anzunehmen nöthig, im letzteren ausserdem noch die Neubildung einer stark differencirten, sehr regelmässig gebildeten Blasenzone.

Wir haben in *Amplexus* die geologische Fortsetzung von *Columnaria* kennen gelernt. Betrachten wir aber die zu *Amplexus* gerechneten Arten näher, so finden wir darunter auch solche, welche durch den Besitz einer deutlichen Septalgrube, die allerdings fast nur noch in einem Eindrucke der Böden zu erkennen ist, und sonstigen Zeichen einer ursprünglichen Bilateralität (fiederförmige Anordnung der Rugä auf der Aussenseite) soweit von *Columnaria* abweichen, dass sie nicht wohl von ihr abstammen können. Dagegen kann man sich dieselben ungezwungen aus *Zaphrentis* durch Reduction der Septen entstanden denken. Bei Revision von *Amplexus* erkannten NICHOLSON und THOMSON<sup>2)</sup>, dass zu diesem Genus bis dahin manche Formen gerechnet wurden, die zu anderen Gattungen nähere Beziehungen hatten, und schieden im Besonderen *Z. cylindrica-gigantea* als ein echtes *Cyathophyllum* aus, das durch Reduction der Septen *Amplexus*-ähnlich geworden sei. In der That erweist sich diese bekannte Form durch den Besitz einer breiten Blasenzone als echtes *Cyathophyllum*, und zwar weisen der Besitz einer schwachen Septalgrube, sowie die breiten und ziemlich regelmässigen Böden auf eine Abstammung von der Gruppe des *C. aquisgranense* FRECH hin. Wie hier ein *Cyathophyllum*, so sind in anderen Fällen *Zaphrentis*-Arten durch Reduction der Septen *Amplexus* ähnlich geworden, und zwar in weit höherem Grade, da das unterscheidende Merkmal der Blasenzone hier wegfällt. Eine solche Form ist besonders *Amplexus (Zaphrentis) ligeriensis* BARROIS<sup>3)</sup>, eine Art, die von ihrem Entdecker zu *Zaphrentis*, von FRECH<sup>4)</sup> zu

<sup>1)</sup> Cf. Korallen der Silurgeschiebe, p. 612.

<sup>2)</sup> Contributions to the study of the chief generic types of the palaeozoic corals. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1875, (4), XVI, p. 424.

<sup>3)</sup> Faune du calcaire d'Erbray.

<sup>4)</sup> Die Karnischen Alpen, p. 255. — Mit *Aspasmophyllum* stimmt die von BARROIS beschriebene Art in dem Besitz einer äusseren dichten Kalkzone überein, doch zeigt diese bei beiden einen verschiedenen Bau. Bei *Aspasmophyllum philocrinum* F. RÖMER besteht sie nach FRECH (l. c. Cyathophylliden u. Zaphrentiden, p. 102) aus den Septen und einem stets deutlich von diesen unterschiedenen Stereoplasma, bei *Z. ligeriensis* dagegen allein aus den stark verbreiterten Septen, wie

*Aspasmophyllum* gestellt wurde. Dasselbe dürfte aber auch bei einer Reihe anderer *Amplexus*-Arten der Fall sein, so z. B. *A. cornuformis*.

Es dürfte sich empfehlen, diese Arten von den echten, von *Columnaria* abstammenden *Amplexus*-Species zu trennen und, etwa als Untergattung *Pseudamplexus*, mit *Zaphrentis* zu vereinigen. Ihnen den Rang einer selbständigen Gattung einzuräumen, dürfte nicht angehen, da die Reduction der Septen sich bei *Zaphrentis* mehrfach wiederholt haben dürfte, sodass die einzelnen *Pseudamplexus*-Arten von verschiedenen *Zaphrentis*-Arten abstammen würden. Um nun die polyphyletische Gattung zu vermeiden, die gemeinsame Entwicklungstendenz der betreffenden Arten aber doch auszudrücken, dürfte es sich empfehlen, sie als Untergattung von *Zaphrentis* zusammen zu fassen.

Bei *Cyathophyllum* kennen wir zwei Fälle von Septenreduction. Im Ober-Silur zweigt wahrscheinlich von der Gruppe des *C. caespitosum* ein kleiner, durch schwach entwickelte Septen und wenige Reihen grosser Blasen charakterisierter Formenkreis ab, die oben erwähnte Gruppe des *C. Middendorffi* DVB. (= *Dona-cophyllum* DVB.)<sup>1)</sup>, während *C. cylindricum* M. EDW. u. H. sp., wie erwähnt, ein Product desselben Vorganges bei der Gruppe des *C. aquisgranense* darstellen dürfte. In letzterem Falle tritt ausser der Reduction der Septen noch eine Verstärkung der bei *C. aquisgranense* angedeuteten Bilateralität ein. Die betreffenden Formen werden daher von FRECH<sup>2)</sup> zu *Hallia* gestellt. Doch möchte ich dieselben lieber als eigene Gattung (*Caninia*) oder Untergattung an *Cyathophyllum* anschliessen, da sie wohl nicht eine Fortsetzung der devonischen Hallien, sondern der genannten oberdevonischen Cyathophyllen-Gruppe darstellen dürften.

Die Entwicklung der echten Gattung *Amplexus* aus *Columnaria* dürfte an der Grenze des Unter- zum Ober-Silur vor sich gegangen sein. Sie tritt im Ober-Silur vereinzelt, jedoch weit verbreitet auf. (*A. appendiculatus*, *distans*, *viduus* in China. *A. borussicus* im Geschiebe - Ober-Silur). Die erste *Pseudamplexus*-Form, die wir bisher kennen, ist der erwähnte *Pseudamplexus ligeriensis* aus dem Unter-Devon (Hercyn) Frankreichs (Erbray), der karnischen Alpen und Böhmens (Konêprus). *Columnaria* lebt neben *Amplexus* bis in's Mittel-Devon fort (*C. [Pyc-nophyllum] rhenana* und *devonica*).

ich an Dünnschliffen von böhmischen Exemplaren dieser Art (von Konêprus) constatiren konnte. Ich glaube die Art daher nicht zu *Aspasmophyllum* stellen zu können.

<sup>1)</sup> Cf. Korallen der Silurgeschiebe, p. 587.

<sup>2)</sup> N. Jahrb. f. Min., 1897, II, p. 397.

*Zaphrentis* ist der directe Nachkomme und geologische Nachfolger des mit dem Unter-Silur verschwindenden *Streptelasma*. Das charakteristische Merkmal von *Zaphrentis* besteht, wie besonders von NICHOLSON und THOMSON festgestellt ist, in der starken, von verwachsenen Septen gebildeten Septalgrube. Es ist dies das einzige Merkmal, das sie sicher von *Streptelasma* trennt, und man kann die geologische Entwicklung desselben gut verfolgen. Schon *Streptelasma profundum* (= *corniculum*) besitzt eine Septalgrube, doch ist diese noch verhältnissmässig schwach entwickelt, und die benachbarten Septen sind noch nicht mit einander verwachsen. Von den ältesten, obersilurischen *Zaphrentis*-Arten zeigen einige, *Z. conulus* LINDSTRÖM<sup>1)</sup>, *complanata* LDSTR.<sup>2)</sup>, gleichfalls die Grube nur mässig entwickelt und die Nachbarsepten nicht oder nur unvollständig verwachsen, bei anderen, *Z. vortex* LDSTR.<sup>3)</sup>, *obesa* LDSTR.<sup>4)</sup>, ist die Grube schon stark ausgebildet und die Verwachsung der Septen vollständig. Die Entstehung von *Zaphrentis* aus *Streptelasma* kann also wohl nicht zweifelhaft sein.

Der Stammbaum der besprochenen Zaphrentiden stellt sich demnach dar wie auf pag. 880.

Wenn wir in der radial gebauten *Columnaria* einen Angehörigen des Zaphrentiden-Stammes kennen gelernt haben, so haben wir damit gesehen, dass nicht alle Mitglieder dieser natürlichen Familie das charakteristische Merkmal der Bilateralität besitzen. Andererseits finden wir eine gewisse Bilateralität als Neuerwerbung auch bei dem zweiten Hauptstamme der Rugosen, den Cyathophylliden, und zwar in der Gattung *Hallia* M. EDW. u. H. und *H. emend.* FRECH<sup>5)</sup>, die durch symmetrische Anordnung der Septen zu mehreren (1 bis 4) Hauptsepten ausgezeichnet ist und mehrere (1 bis 4) schwache Septalgruben besitzt, die jedoch im Gegensatz zu *Zaphrentis* nicht durch Verwachsung der Septen gebildet werden. Wir können die Entstehung von *Hallia* aus *Cyathophyllum* direct beobachten, und zwar findet sie im Unter-Silur statt. Im Ober-Silur findet sich neben einander die mässig bilaterale *H. mitrata* v. SCHL. sp. und das ganz schwach bilaterale *C. pseudoceratites* M' COY sp. Beide sind bei sehr weit-

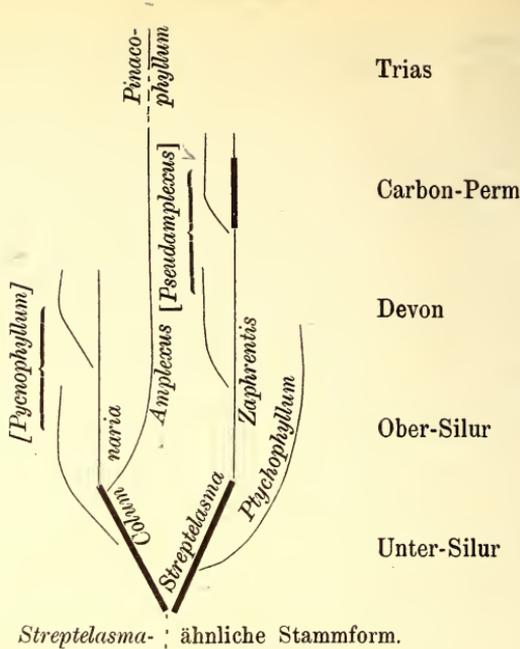
<sup>1)</sup> Korallen der Silurgeschiebe, p. 630. — LINDSTRÖM, Beschreibung einiger obersilurischer Korallen aus der Insel Gotland, l. c., p. 32.

<sup>2)</sup> LINDSTRÖM, Silurische Korallen aus Nord-Russland und Sibirien. Ibidem, 1882, VI, No. 18, p. 17.

<sup>3)</sup> Kor. d. Silurgesch., p. 631. — LINDSTRÖM, l. c., Kor. aus Gotland, p. 34.

<sup>4)</sup> Sil. Kor. a. Nord-Russland, p. 9, 16.

<sup>5)</sup> Cyathophylliden und Zaphrentiden, p. 81.



gehender Variabilität oft schwer von einander zu trennen, unterscheiden sich jedoch schliesslich immer dadurch, dass bei *H. mitrata* die Einschubung neuer Septen, und folglich die Fiederstellung derselben, das ganze Wachsthum über anhält, bei *C. pseudoceratiles* dagegen auf ein Jugendstadium beschränkt ist, während sie später, wenn die auffallend constante Zahl 38 bei den Septen erreicht ist, aufhört und der Bau radial wird bis auf das Vorhandensein eines verkürzten Hauptseptums, das in einer schwachen Einsenkung liegt. Im Unter-Silur sind nach LINDSTRÖM<sup>1)</sup> beide Arten nicht zu trennen, sondern verschimmen zu einer einzigen, colossal variablen Art, die LINDSTRÖM als *Cyathophyllum mitratum* bezeichnet. Wenn diese Art auch nicht ausführlich behandelt ist, so scheint doch so viel sicher zu sein, dass wir hier die Gattung *Hallia* durch Persistentwerden der Jugend-Bilateralität aus *Cyathophyllum* entstehen sehen. Weiter als *H. mitrata* ist auf dem Wege der bilateralen Entwicklung

<sup>1)</sup> Förteckning på svenska undersiluriska koraller. Öfvers. af K. Vet. Akad. Förhandl., 1873, No. 4, p. 26. — Die untersilurische Art dürfte neu zu benennen sein, da nach FRECH der SCHLOTHEIM'sche Name *Hippurites mitratus* auf obersilurische Exemplare hin aufgestellt worden ist.

im Ober-Silur *H. quadrisulcata* FRECH<sup>1)</sup> fortgeschritten. Die zahlreichen und meist stark bilateralen Hallien des Devon bilden eine weitere Fortsetzung dieses Zweiges.

Wie eine Rückbildung der Septen unter den Cyathophylliden mehrfach stattgefunden hat, so hat sich auch ein anderer Vorgang, die Bildung einer Innenwand und darauf folgende Rückbildung der Aussenwand, mehrfach wiederholt. Die so entstandenen Formen wurden im ersten Stadium (Bildung der Innenwand) als *Acervularia*, im zweiten (Rückbildung der Aussenwand) als *Phillipsastraea* bezeichnet. Nach FRECH<sup>2)</sup> gehen im Mittel- und Ober-Devon die einzelnen thekalosen Arten aus einzelnen mit Theka versehenen hervor. Diese wieder zweigen nach demselben Forscher von der Gruppe des *Cyathophyllum hexagonum* ab<sup>3)</sup>, und zwar dürfte dies schon bei Beginn des Unter-Devon geschehen sein, da der Hercynkalk von Erbray bereits zwei „Acervularien“ vom Habitus der mittel- und oberdevonischen geliefert hat (*A. namnetensis* BARROIS und *venetensis* BARROIS). Die silurischen Acervularien wären demnach eine andere, ältere Abzweigung vom *Cyathophyllum*-Stamme, und zwar dürften sie bei der ziemlich primitiven Form ihrer Blasenzone von einem ziemlich frühen, uns noch nicht sicher bekannten Entwicklungsstadium dieses Stammes sich herleiten. Vielleicht wird dieser durch das untersilurische *Cyathophyllum dalecarlicum* LINDSTRÖM repräsentiert<sup>4)</sup>. Der von LINDSTRÖM abgebildete Längsschnitt dieser Art zeigt nicht unerhebliche Aehnlichkeit mit dem von *Acervularia mixta* LINDSTRÖM<sup>5)</sup>, einer Form, die die Innenwand der Acervularien nur angedeutet zeigt. Nach Bildung der Innenwand ist bei beiden Zweigen in gleicher Weise eine Rückbildung der Theka eingetreten, und so sind im Devon die zahlreichen thekalosen Phillipsastraeen, im Silur *Acervularia* (*Phillipsastraea*) *silurica* LAHUSEN und wahrscheinlich auch *Cyrtophyllum densum* LINDSTRÖM<sup>6)</sup> entstanden.<sup>7)</sup>

<sup>1)</sup> Cyathophylliden u. Zaphrentiden, p. 85, t. 8, f. 10.

<sup>2)</sup> Die Korallenfauna des Ober-Devons in Deutschland. Diese Zeitschrift, XXXVII, 1885, p. 45.

<sup>3)</sup> N. Jahrb. f. Min., 1896, I, p. 344.

<sup>4)</sup> Fragmenta Silurica, p. 34, t. 2, f. 8.

<sup>5)</sup> Kor. a. Nord-Russland, p. 22, f. 6, 7.

<sup>6)</sup> Ibidem, p. 17.

<sup>7)</sup> Ich bin demnach geneigt, mich dem von mir früher nicht ganz acceptirten Standpunkt FRECH's anzuschließen und den Namen *Phillipsastraea* auf die devonische, *Acervularia* auf die silurische Abzweigung zu beschränken, um polyphyletische Gattungen zu vermeiden. Doch ist es bei der weitgehenden Analogie der Entwicklung in beiden Zweigen nur schwer möglich, *Acervularia* und *Phillipsastraea* in

Im Unter-Silur sehen wir noch eine andere Gattung von *Cyathophyllum* abzweigen, das durch Reduction der Septen an der Theka ausgezeichnete *Endophyllum*. Die von mir als *E. contortiseptatum* var. *praeursor*<sup>1)</sup> beschriebene Form zeigt die Merkmale des obersilurischen *E. contortiseptatum* ДУВ., besonders die periphere Reduction der Septen im Entstehen begriffen und steht andererseits der Gruppe des *Cyathophyllum articulatum* HISINGER nahe.

LINDSTRÖM identificirte *Endophyllum contortiseptatum* mit *Ptychophyllum stellare* L.<sup>2)</sup>. Doch kann die Form, welche der schwedische Forscher dabei im Auge hatte, wohl nicht dieselbe sein, wie die von ДУБОВСКИ und mir unter diesem Namen beschriebene, da diese sich durch eine breite, wohl entwickelte Blasenzone, deren äussere Blasenlage Septen und Theka trennt, als eine echte *Cyathophyllide* charakterisirt.

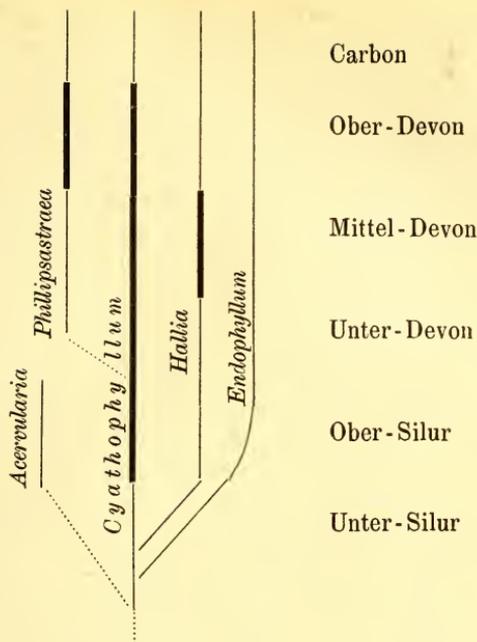
Es ergibt sich für die besprochenen *Cyathophylliden* - Gattungen folgender Stammbaum. (Siehe nebenstehend.)

Vergleichen wir nun die beiden Entwicklungsstämme der *Cyathophylliden* und *Zaphrentiden*, so sehen wir an den Beispielen von *Columnaria* und *Hallia*, dass Bilateralität und Radialität nicht je einem der beiden Stämme ausschliesslich zukommen, wenn auch die Mehrzahl der *Cyathophylliden* radial, der *Zaphrentiden* bilateral gebaut ist. Sehr bemerkenswerth ist, dass die radial-werdenden *Zaphrentiden* Stockbildner, die bilateral-werdenden *Cyathophylliden* Einzelformen sind, ein Punkt, auf den zum Schluss näher eingegangen werden soll. Constanter als die Anordnung der Septen ist in beiden Stämmen die Entwicklung der Dissepimente. Eine äussere Blasenzone, die von einer inneren, mit mehr oder weniger deutlichen Böden versehenen, scharf ge-

diesem Sinne durch scharfe Merkmale zu begrenzen und von einander zu trennen. Der wichtigste Unterschied dürfte der sein, dass bei *Phillipsastraea* die Entwicklung der Innenwand nicht bis zur Bildung einer so fest geschlossenen Röhre fortschreitet, wie es bei *Acerularia luxurians* der Fall ist.

<sup>1)</sup> Kor. d. Silurgeschiebe, p. 603, t. 48, f. 2, 3. — Das untersilurische Alter dieser Form, das von LINDSTRÖM bezweifelt wurde (Öfversigt af K. Vet. Ak. Förhandl., 1895, No. 9, p. 630) dürfte erwiesen werden durch das einschliessende Gestein, das in diesem Falle ausnahmsweise ein ziemlich sicheres Wiedererkennen gestattet. Herr Akademiker FR. v. SCHMIDT sprach ein ihm übersandtes Stück desselben mit darin enthaltenem Stock der in Rede stehenden Koralle als der Borkholmschen Schicht entstammend an, und Herr Prof. KÖKEN bestätigte, dass er dieselbe Form in der Borkholmschen Schicht gesehen hat.

<sup>2)</sup> On the „*Corallia baltica*“ of Linnaeus. Öfvers. of K. Vet. Akad. Förhandl., 1895, No. 9, p. 630.



schieden ist, besitzen nur die Cyathophylloiden. Bei den Zaphrentiden kommen ausser den mehr oder weniger stark ausgebildeten Böden höchstens einzelne unregelmässige Dissepimentblätter vor.<sup>1)</sup>

Die Constanz der Dissepimentbildung ist eine auffallende Erscheinung. Man kann sich kaum denken, dass das Korallenthier wesentlich anders organisirt sein musste, um den unbewohnten Raum hinter sich durch Böden allein oder durch Böden und Blasen abzuscheiden, und man sollte daher eine Constanz gerade bei diesem Merkmale nicht erwarten. Sie ist jedoch anscheinend eine Thatsache, von der Ausnahmen noch nicht sicher constatirt sind. Es ist mir kein gesicherter Fall bekannt, in dem eine unzweifelhafte Zaphrentide nachträglich eine Blasenzone bildet oder

<sup>1)</sup> Um Missverständnissen vorzubeugen, sei hier eingeschaltet, dass ich unter „Dissepimente“ alle horizontalen Endothekergebilde verstehe, im Gegensatz zu den senkrechten, von den Mesenterialfalten (parietes v. KOCH) gebildeten Septen. Manche Forscher beschränken die Bezeichnung „Dissepimente“ auf die blasigen Endothekergebilde, im Gegensatz zu den Böden oder tabulae. Doch würde uns in diesem Falle eine gemeinsame Bezeichnung für diese Skeletelemente fehlen, deren gemeinsame Eigenthümlichkeit es ist, dass sie von dem aboralen Theile des Thieres (pes v. KOCH) ausgeschieden werden und den bewohnten Theil der Skeletzelle von dem unbewohnten scheiden.

eine Cyathophyllide die Bildung einer solchen aufgegeben hätte. Wir müssen also versuchen, diese Erscheinung zu erklären.

Vielleicht liegt gerade in der geringen biologischen Bedeutung der Dissepimentform ein Grund für die gleichbleibende Entwicklung derselben in den beiden Stämmen. Andere, sonst wichtigere Merkmale, Anordnung der Septen, Bildung einer Innenwand, einer Pseudocolumella, die äussere Form des Stockes u. s. w. wurden durch die wechselnden äusseren Lebensbedingungen beeinflusst. Die Art, wie die Koralle den bewohnten Raum hinter sich abschloss, wurde von dem Wechsel der biologischen Verhältnisse nicht berührt, sie blieb bei jedem Stamme, wie sie einmal geworden war. Eine Entwickelungsreihe, die keine Blasengewebszone bei ihrem ersten Entstehen angenommen hatte, bekam keinen Anstoss, eine solche später zu bilden; ebenso hatte eine Cyathophyllide keine Veranlassung, das einmal angenommene Blasen-gewebe wieder aufzugeben. So kommt es, dass die verschiedene Form der Dissepimente, wenn auch für die Organisation des Thieres ziemlich belanglos, so doch ein gutes Hilfsmittel zur Verfolgung der grossen phyletischen Stämme ist.

Wenn weder wesentliche Organisations - Unterschiede noch biologische Einflüsse sich in der Dissepimentform widerspiegeln, so muss man sich fragen, wie kam es, dass überhaupt eine Differencirung dieser Gebilde in Böden und Blasen eintrat? Der Beantwortung dieser Frage und überhaupt dem morphologischen Verständnisse der Dissepimente sind wir wesentlich näher gerückt durch die neueren Untersuchungen G. v. Koch's.<sup>1)</sup> Nach diesem Forscher, dem wir überhaupt sehr wichtige Aufschlüsse über das Verhältniss zwischen Weich- und Harttheilen bei lebenden und fossilen Korallen verdanken, entstehen die Dissepimentblasen nicht ausschliesslich auf der Unterseite des Thieres, sondern das Thier schnürt einen kleinen Theil der Weichtheile durch Bildung einer Falte ab, diese Falte verkalkt und bildet die Dissepimentblase. v. Koch schliesst dies daraus, dass er auf der Unterseite solcher frisch gebildeten Blasen einen Belag von organischer Substanz gefunden, sowie aus den noch unfertigen oder durch eine Narbe verschlossenen Blasen, welche er beobachtet hat.

Wurden die Blasen auch bei den Rugosen in dieser Weise gebildet, so dürfte der Unterschied zwischen ihnen und den Böden grösser sein, als man a priori erwarten sollte. Bei Formen wie *Amplexus*, wo die Böden äusserst vollständig und ihre Abstände ziemlich gross sind, wird man wohl kaum annehmen können, dass

---

<sup>1)</sup> Das Skelett der Steinkorallen. Festschrift für KARL GEGENBAUR, 1896, p. 261, 262.

das Thier eine so grosse Menge von Weichtheilen auf einmal abgeschnürt habe, wie sie diesem Abstände entsprechen würde. Ganz unmöglich erscheint dies bei Formen mit sehr weit abstehenden Böden, wie z. B. *Amplexus (Coelophyllum) paucitabulatum* SCHLÜTER. Man kann in diesem Falle nur annehmen, dass das Thier ruckweise, wie ein Cephalopode, vorwärts gewachsen sei und in den Wachsthumspausen hinter sich die Böden ausgeschieden habe. Dasselbe dürfte wohl für alle einigermaassen vollständigen Böden zutreffen. Bei den Cyathophylliden mit wohl entwickelten Böden in der centralen Zone müssen wir also annehmen, dass ein äusserer Ring des Thieres sich langsam in dem Gehäuse in die Höhe zog und in der von v. KOCH angenommenen Weise Blasen hinter sich bildete, während der mittlere Theil eine Zeit lang hinter dem peripheren zurückblieb, um dann ein Stück ruckweise vorzuwachsen und einen Boden hinter sich abzuschneiden. In der That sehen wir bei solchen Formen, wenn der Längsschnitt den vom Thiere bewohnten Theil durchschneidet, dass die Blasenzone gegenüber der Bodenzone in die Höhe gezogen erscheint, wie wir es nach der obigen Annahme erwarten dürfen.

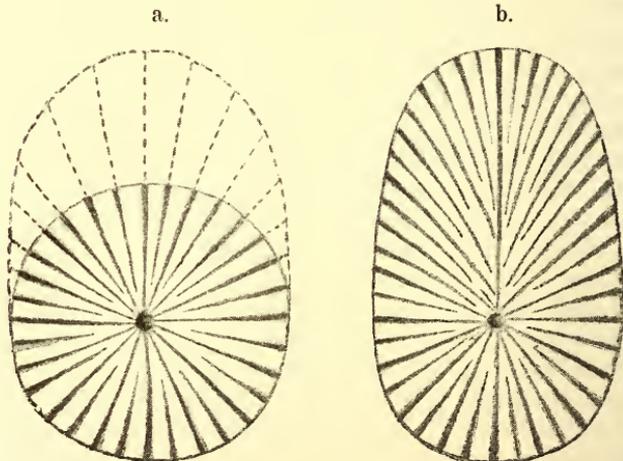
Ist die Bildung der Blasen und Böden in diesem Sinne eine verschiedene, so erklärt es sich leicht, dass ein Uebergang von Blasenbildung zu Bodenbildung und umgekehrt nur schwer stattfinden konnte.

Wollen wir nun die beiden Stämme oder Familien der Cyathophylliden und Zaphrentiden kurz charakterisiren, nachdem wir ihre Unterschiede und die Bedeutung derselben etwas näher betrachtet haben, so können wir im Allgemeinen die Zaphrentiden bezeichnen als: in der Regel bilaterale Einzelkorallen mit „diaphragmatophoren“ Dissepimenten (Böden allein), die Cyathophylliden als: in der Regel radiale, stockbildende Korallen mit „pleonophoren“ Dissepimenten (Böden und Blasengewebe in zwei gesonderten Zonen). Zur Ergänzung der Diagnose muss hinzugefügt werden, dass aus den typischen Zaphrentiden stockbildende, radiale Formen, aus den echten Cyathophylliden bilaterale Einzelformen hervorgehen können, dass die letzteren jedoch durch das Fehlen einer echten, durch verwachsene Septen gebildeten Septalgrube (fossula) von den Zaphrentiden zu unterscheiden sind.

Wenn hier ein gewisser Zusammenhang zwischen radialem Bau und Stockbildung einerseits und Bilateralität und Einzelwachsthum andererseits in die Erscheinung tritt, so dürfte dies in biologischen Momenten seinen Grund haben. Das Korallen-Individuum, das in einem grösseren Stock lebte, das seine Nahrung einem bestimmten Wasserkreise entnahm, hatte das Bestreben,

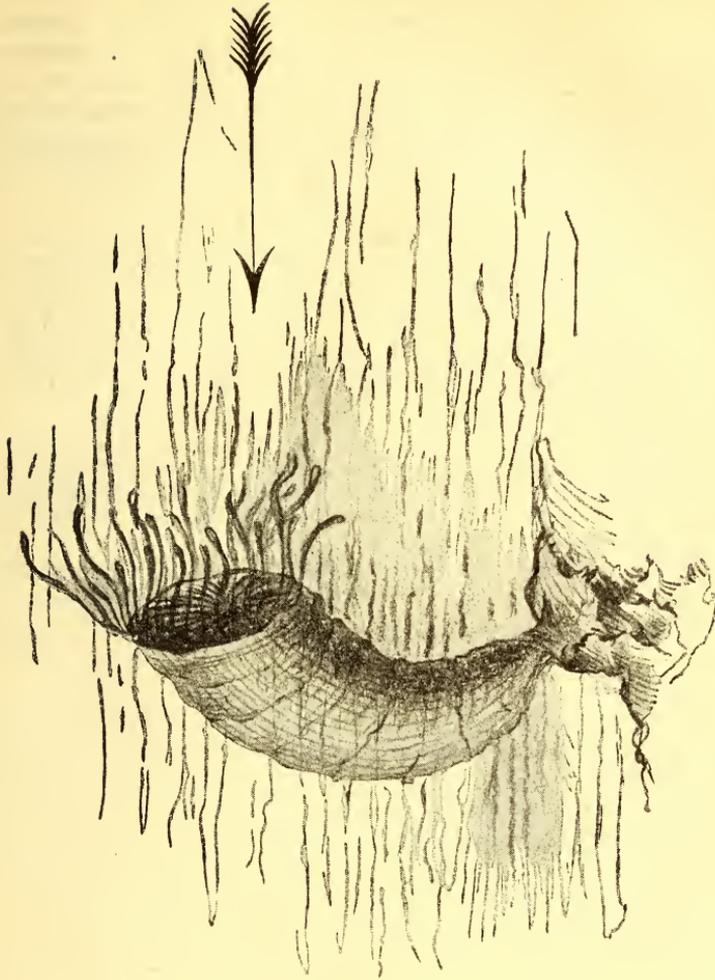
seinen Tentakelkranz allseitig bis zu dem Nahrungskreise der Nachbarpolypen auszudehnen, sich nach allen Seiten gleichmässig auszubilden. Es wurde radial. Anders dasjenige Individuum, das, als Einzelkelch lebend, seine Tentakel und seine Nahrungsaufnehmende Fläche nach derjenigen Seite richten konnte, von der die Nahrungszufuhr kam. Kam diese gleichmässig von allen Seiten, so breitete sich die Koralle möglichst aus und vergrößerte so die aufnehmende Fläche (*Cyathophyllum helianthoides*, *Ptychophyllum patellatum*, *Omphyma turbinatum*, *Palaeocyclus porpita*). Kam die Nahrung aber von einer bestimmten Seite, entweder durch Meeresströmungen oder durch Wellenschlag herbeigetragen (wenn z. B. die Koralle den äusseren Steilabfall eines Rifffes zwischen den riffbildenden Stöcken bewohnte), so richtete der Kelch die Tentakel und die Nahrungsaufnehmende Fläche dieser Richtung entgegen (cf. Textfigur 2). Daraus resultiert die bei Einzelkorallen so häufige hornförmige Gestalt. Zugleich wird die obere Hälfte des schräg zur Nahrungszufuhr gerichteten Kelches reichlicher ernährt als die untere, sie bildet sich stärker aus, und die radiale Anordnung der Septen wird dadurch gestört. Wenn bei einem runden Kelche die eine Hälfte stärker ausgebildet wird als die andere, also elliptisch wird, so müssen die Septen, die in dieser Hälfte in gleicher Zahl wie in der anderen vorhanden sind, entweder weiter aus einander rücken (Textfigur 3 a), oder ihre Zahl muss vermehrt werden (Textfigur 3 b).

Textfigur 3.



Schema der Entstehung bilateraler Septenanordnung durch stärkere Entwicklung einer Kelchhälfte.

Textfigur 2.



Schematische Darstellung des Einflusses der Ernährungsrichtung (←—→) auf Wachstum und ungleichseitige Kelchentwicklung bei einer Einzelkoralle.

Das letztere tritt in diesem Falle in Folge der reichlicheren Ernährung ein, zugleich um diese Nahrung durch vermehrte Zahl der Tentakel noch besser auszunutzen. Durch die Einschiebung neuer Septen wird (oder richtiger: bleibt) die Anordnung dieser Scheidewände in der ganzen oberen Kelchhälfte fiederstellig (Textfigur 3 b); das mittelste Septum füllt entweder den Raum bis zum früheren Kelchcentrum aus und wird dadurch länger als die übrigen, oder es verkürzt sich; es wird in beiden Fällen zum

Hauptseptum.<sup>1)</sup> Die Bilateralität der einen Kelchhälfte kann sich auch auf die andere übertragen. So wird die Koralle dauernd bilateral. Bis dahin ist der Vorgang bei den einzeln lebenden Cyathophylliden und Zaphrentiden derselbe. Charakteristisch für die letzteren ist es, dass im weiteren Verlaufe der Entwicklung die dem Hauptseptum benachbarten Septen zu einer Septalgrube verwachsen, eine Erscheinung, deren physiologische Bedeutung wir noch nicht kennen.

Wenn ich im Vorstehenden das Vorherrschen der Bilateralität bei Einzelkorallen aus der Anpassung an eine bestimmte Richtung der Nahrungszufuhr zu erklären versuchte, so verdanke ich die Anregung dazu einer Arbeit JAEKEL'S<sup>2)</sup>, in der bei gewissen Crinoiden (*Holopus*) eine ähnliche Einwirkung des ernährenden Wellenschlages auf ungleichseitige Entwicklung des Organismus dargethan wird.

---

<sup>1)</sup> Selbstverständlich bildet dieser Vorgang nur eine Fortsetzung der ursprünglichen bilateralen Anlage der Septen; das Hauptseptum ist dasselbe, das diese Rolle auf dem ersten kegelförmigen Anfang der Koralle spielte.

<sup>2)</sup> Ueber Holopocriniden mit besonderer Berücksichtigung der Stramberger Formen. Diese Zeitschr., 1891, XLIII, p. 595.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Weissermel W.

Artikel/Article: [Die Gattung Columnaria und Beiträge zur Stammesgeschichte der Cyathophylliden und Zaphrentiden. 865-888](#)