

2. Sind die Tabulaten die Vorläufer der Alcyonarien?

Von Herrn W. WEISSERMEL in Tübingen.

Nachdem früher verschiedene Forscher einzelne Gruppen der paläozoischen „Tabulaten“ zu den Alcyonariern gestellt hatten, hat neuerdings FR. W. SARDESON¹⁾ sie in ihrer Gesamtheit (einschliesslich der Monticuliporiden und Chaetetiden) für echte Alcyonarien erklärt und in den einzelnen Tabulaten-Gruppen die Stammformen je einer lebenden Familie zu erkennen geglaubt.

Wie bereits an anderer Stelle angedeutet²⁾, kann ich mich dieser Auffassung nicht anschliessen, und zwar kann ich phylogenetische Beziehungen zwischen Tabulaten und Alcyonarien überhaupt nicht für wahrscheinlich halten, da die Hartgebilde und, soweit man aus diesen schliessen kann, auch die Weichtheile beider erhebliche Unterschiede zeigen, die bestehende Uebereinstimmung dagegen sich meist auf Form und allgemeinen Aufbau des Stockes beschränkt und sehr wohl als Convergenz-Erscheinung zu erklären ist. Wir kennen die Tabulaten und die Bedeutung ihrer einzelnen Skelettheile noch nicht genau genug, um über die systematische Stellung dieser ebenso interessanten wie schwierigen Gruppe bereits ein abschliessendes Urtheil zu fällen. Was wir aber bisher von ihnen wissen, macht es wenig wahrscheinlich, dass sie geschlossen die Vorfahren der lebenden Alcyonarien wären.

SARDESON geht bei Begründung seiner mit viel Geist durchgeführten Hypothese von der Voraussetzung aus, dass die Tabulaten in ihren Weichtheilen ähnlichen Bau besaßen wie die Alcyonarien. Er schliesst dies aus der Aehnlichkeit von *Heliolites* mit der lebenden *Heliopora* und benutzt letztere als Grundlage, um die Organisation von *Heliolites* und, von dieser Gattung weiter schliessend, der anderen Tabulaten kennen zu lernen. Er nimmt

¹⁾ Ueber die Beziehungen der fossilen Tabulaten zu den Alcyonarien. N. Jahrb. f. Min., Beil.-Bd. X, 1896, p. 249.

²⁾ Diese Zeitschrift, 1897, p. 383.

an, dass wie bei *Heliopora* die Polypen von *Heliolites* dimorph gewesen seien, dass ihre Septen keine echten Septen, sondern Pseudosepten, das heisst von den Mesenterialfalten unabhängig gewesen seien, dass die Kelche durch Furchen wie bei *Heliopora* mit einander in Verbindung standen. — Für diese Annahmen fehlt jedoch der Beweis, und sie stehen zum Theil in Widerspruch mit den Verhältnissen des Heliolitiden-Skelets.

Letzteres gilt besonders für die Auffassung der Heliolitiden-Septen als Pseudosepten. Dem widerspricht die starke Entwicklung derselben bei manchen Formen, wo sie zur Bildung einer Pseudocolumella führen kann (*Heliolites* [*Stelliporella*] *lamellata* WENTZEL, *parvistella* F. RÖMER). Wenn die Septen bis zur Mitte der Polypenröhre reichen und sich dort verflechten, so wird der ganze Visceralraum dadurch in Fächer getheilt, und es ist wohl nicht gut denkbar, dass diese Theilung unabhängig von den Mesenterialfächern vor sich gegangen sein sollte. Der Deutung als Pseudosepten widerspricht ferner der wichtige Umstand, dass sie bei manchen Heliolitiden — ich habe dies besonders bei *Plasmopora petaliformis* LONSDALE und *P. girvanensis* NICHOLSON und ETHERIDGE beobachtet — durch die Kelchwand hindurch in das Cöenchym fortsetzen und die senkrechten Elemente dieser Zwischenmasse bilden, ein Punkt, der weiter unten ausführlicher besprochen werden soll.

Wenn man mit SARDESON in den Septen zufällige Bildungen sieht, die in der Kelchwand durch Anlagerung einer „Siphonoporenwand“ entstehen, so ist die herrschende Zwölfzahl höchst auffallend. Dagegen ist diese Zahl naturgemäss, wenn man annimmt, dass die Septen 12 Mesenterialfalten und Tentakeln entsprachen. Die Zahl der von einem Kelche ausgehenden senkrechten Cöenchymlamellen („Siphonoporenwände“) entspricht keineswegs der Zahl der Septen, sondern ist fast immer grösser. Bei *H. interstinctus* von Gotland konnte ich bis zu 19 von einem Kelche ausgehende „Siphonoporenwände“ constatiren. Bei *H. bohemicus* WENTZEL von Beraun in Böhmen zählte ich sogar deren 24 um einen Kelch; allerdings lässt sich bei dieser Art die Zahl der Septen nicht sicher constatiren, da dieselben rudimentär sind. Wenn also die Septen weder in ihrer Zahl von den Cöenchymröhrenwänden abhängig sind, noch, wie später gezeigt werden soll, in ihrer Lage denselben stets entsprechen, so kann man wohl nicht glauben, dass sie unwesentliche Fortsetzungen dieser seien, sondern muss in ihnen selbständige morphologische Bildungen sehen.

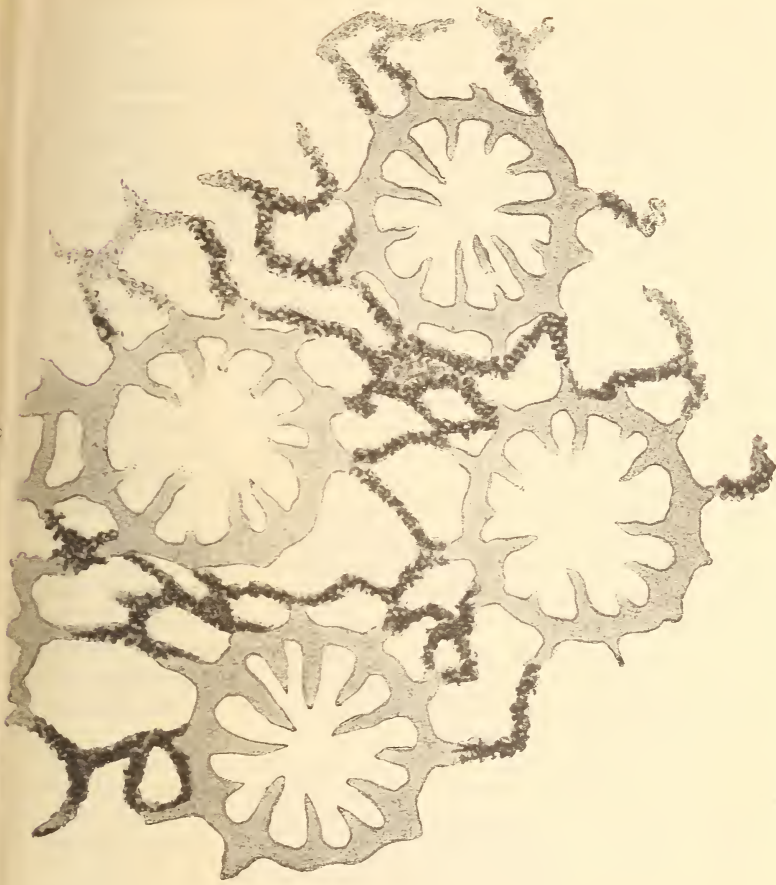
Die Annahme, dass die Heliolitiden dimorph gewesen seien, ist durchaus nicht so unbestritten, wie man nach SARDESON'S Aus-

führungen glauben sollte. Ueber die Deutung des Heliolitiden-Cönenchym streiten zur Zeit noch zwei verschiedene Theorien, die von MOSELEY begründete und von NICHOLSON fortgeführte Dimorphismus-Theorie und diejenige LINDSTRÖM's, nach der das Cönenchym von umgeschlagenen Kelchrändern, einer „Gebrämscheibe“, gebildet zu denken ist. SARDESON hat die erstere Auffassung acceptirt, ohne die letztere zu erwähnen, obgleich sie von einem so hervorragenden Forscher wie LINDSTRÖM¹⁾ aufgestellt und durch gute Gründe gestützt worden, nachher auch von verschiedenen Seiten angenommen ist. Für LINDSTRÖM's Auffassung spricht ausser den von ihrem Begründer geltend gemachten Umständen die oben angeführte Thatsache, dass die Septen mancher Plasmoporen durch die Wand in das Cönenchym fortsetzen und die senkrechten Elemente desselben bilden, während die horizontalen von exothekalen Dissepimenten (Böden, Blasen) geliefert werden. Besonders deutlich konnte ich dies an Dünnschliffen von *Plasmopora girvanensis* NICH. u. ETH. vom Felsen Kozel bei Beraun in Böhmen beobachten (s. Textfigur 1).²⁾ Die Septen setzen in diesen an mehreren Stellen durch die Wand hindurch in das Cönenchym fort und bilden dort die senkrechten Lamellen. Diese zeigen überall denselben Bau und dieselbe gelbliche Farbe wie die dornförmigen Septen innerhalb der Kelche und die Kelchwand; sie unterscheiden sich beim flüchtigsten Blick scharf von den dunkel gefärbten, blasigen Horizontalelementen des Cönenchym, die wieder vollständig mit den Böden in Bau und Farbe übereinstimmen. Es dürfte dies wohl nur dahin zu deuten sein, dass alle senkrechten Elemente des Cönenchym, wie es sich ja theilweise direct beobachten lässt, Fortsetzungen resp. Verzweigungen der Septen über die Kelchwand hinaus sind, während die horizontalen Elemente den endothekalen Dissepimenten homolog sind, dass also das ganze Cönenchym das Product einer extrathekalen Ausbreitung der Weichtheile darstellt. Dieselbe Auffassung des Cönenchym, die sich uns bei *Plasmopora* aufdrängt, müssen wir aber auch auf die nahe verwandte Gattung *Heliolites* übertragen. Denkt man sich die exothekalen Fortsetzungen der Septen stark verzweigt und seitlich in regelmässiger Weise mit einander verfliegend, so erhalten wir das Cönenchym von *Heliolites*. Mit Recht machte WENTZEL³⁾ auf die Analogie aufmerksam, die bei

¹⁾ Korallen von Tsau-Tiën, v. RICHTHOFEN's China, IV, p. 57—60.

²⁾ Die Figuren sind, ebenso wie diejenigen meines letzten Aufsatzes in dieser Zeitschrift (Ueber die Gattung *Columnaria* etc.) von Herrn stud. med. MODEL-Tübingen mit grosser Sorgfalt ausgeführt worden; ich nehme mit Vergnügen Gelegenheit, demselben hier meinen besten Dank für seine Mühe auszusprechen.

³⁾ Zur Kenntniss der *Zoantharia tabulata*. Denkschr. kgl. Akad. Wien, math.-naturw. Classe, LXII, 1895, p. 487.



Thasopora girvanensis NICH. u. ERU., Ober-Silur, Kozel-Felsen bei Beram in Böhmen. (Original im paläontol. Museum in München.) Die Septen setzen vielfach durch die Kelchwand in das Cöenchym fort.

*Heliolites lamellatus*¹⁾ das Cöenchym mit der Pseudocolumella zeigt. Die Septen verflechten sich in letzterer zu einem röhri- gen

¹⁾ Für die mit Pseudocolumella versehenen *Heliolites*-Arten (*H. lamellatus*, *parvistella*) eine eigene Gattung zu errichten, scheint mir nicht nothwendig, da sie in allen anderen Merkmalen mit ihren Verwandten übereinstimmen. *H. lamellatus* ist wohl sicherlich dieselbe Form, die bereits von NICHOLSON und ETHERIDGE unter ausführlicher Beschreibung und Abbildung von *H. interstinctus* getrennt, jedoch nicht benannt worden war (Monograph of the fossils of the Girvan district in Ayrshire, III, 1880, p. 255, t. 10, f. 2). Diese interessante Form kommt also gleichzeitig in Böhmen (Kozel), Schottland und, wie ich hinzufügen kann, im Geschiebe-Ober-Silur vor. Ich constatirte sie als

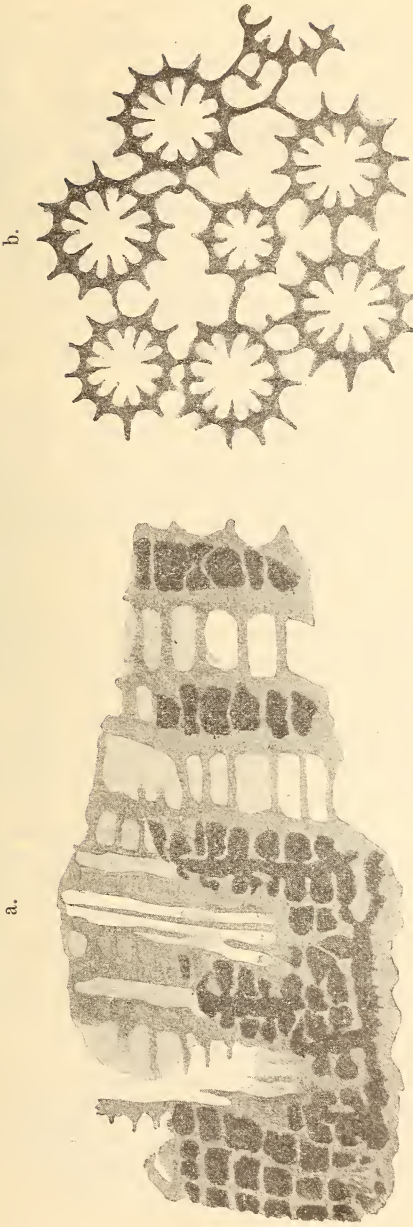
Gewebe, das, wie ich nach eigener Untersuchung böhmischer Exemplare bestätigen kann, im Schliff nur sehr schwer von dem Cönenchym zu unterscheiden ist. Es drängt sich bei dieser Form unwillkürlich der Gedanke auf, dass, wie die Pseudocolumella, so auch das ganz ebenso gebaute Cönenchym durch Verzweigung und Verwachsung der Septen entstanden ist. Dass eine exothekale Fortsetzung der Septen thatsächlich ein Helioliten-ähnliches Cönenchym erzeugen kann, zeigen Beispiele unter den Hexakorallen, so besonders aus der Gattung *Cyathophora*, die in in ihren extremen Formen, so der auf pag. 59 abgebildeten *Cyathophora heliolitiformis* n. sp., sehr Heliolitiden-ähnlich werden kann. Bei dieser demnächst von mir an anderer Stelle ausführlich zu beschreibenden Art aus dem weissen Jura Rumäniens — gesammelt von Herrn Dr. POMPECKJ — setzen die 12 Septen in sehr regelmässiger Weise über die Kelchwand hinaus fort und bilden im Verein mit exothekalen Traversen ein Cönenchym, das dem von *Plasmopora* sehr ähnlich ist und stellenweise, wenn die Costä der Nachbarkelche sich verzweigen und mit einander verwachsen, Röhrenbildung ähnlich wie bei *Heliolites* zeigt. Dazu kommt, dass die Septen, 12 an der Zahl wie bei *Heliolites*, in den Kelchröhren nur mässig lang sind; in Folge dessen ist die Entwicklung der Traversen eine sehr starke und regelmässige, und so resultirt eine Form, die man für einen Heliolitiden halten möchte, wenn nicht die in zwei Ordnungen geschiedenen Septen und die klareren Beziehungen derselben zu dem Cönenchym sie unterschieden und andere, weniger extreme Arten sie mit anderen Hexakorallen verbinden würden.

Sehr charakteristisch für das Cönenchym von *Heliopora* sind die Kanäle, welche dasselbe oberflächlich durchziehen und die „Siphonoporen“ in Verbindung mit den „Autoporen“ setzen. SARDESON nimmt die Existenz solcher Kanäle auch für die Heliolitiden und, von diesen aus weiter schliessend, für die Favositiden an. Der Nachweis hierfür dürfte aber sehr schwer zu erbringen sein. Die einzige Andeutung dieser Kanäle bei den Heliolitiden würden die Furchen bilden, die SARDESON an den Kelchrändern bei *Heliolites porosus*¹⁾ und bei *Plasmopora* beobachtet hat. Ist

Diluvialgeschiebe von Graudenz in einem dem Beyrichien-Kalk zugehörigen Gestein in der Sammlung des Herrn Premier-Lieutenant SCHMIDT-Graudenz. Auch bei einem eifler *Heliolites*-Stock der Tübinger Sammlung fand ich Pseudocolumella-Bildung, wenn auch nicht so stark wie bei *H. lamellatus*.

¹⁾ Im Interesse einheitlicher Nomenclatur schliesse ich mich dem von NEUMAYR und LINDSTRÖM vertretenen richtigeren Gebrauch, *Favosites* und *Heliolites* als Masculina zu gebrauchen, an.

Textfigur 2.

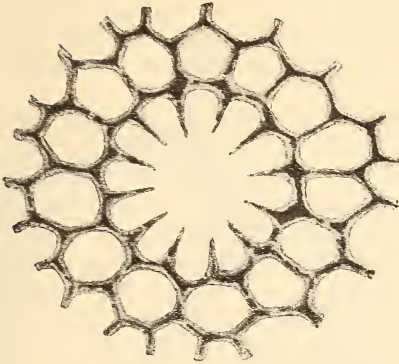


Cyathophora heliolithiformis n. sp., Weisser Jura, Topalu bei Hársova an der Donau, Dobrogea. (Original im paläontol. Museum in München.) a. Längsschliff. b. Querschliff (in der Mitte eine halb erwachsene Knospe mit nur 8 erkennbaren Septen).

das Cöenchym das Produkt einer exothekalen Ausbreitung der Weichtheile, einer Gebrämscheibe, so ergibt sich eine andere Erklärung für diese gefurchten Kelchränder. Wenn die Septen durch seitliche Verwachsung die Kelchwand bilden, wie es sich bei den oben genannten Plasmoporen direct beobachten lässt, und dann als senkrechte Elemente in das Cöenchym fortsetzen, so ist es nicht auffallend, dass die Verwachsungsstellen oberflächlich durch Furchen markirt sind, dass jedem Septum auf dem Kelchrande eine Erhebung, jedem Interseptalraum eine Einkerbung entspricht. In dem Cöenchym selbst findet sich keine Radialfurchung; will man sich dasselbe von Canälen durchzogen denken, so müssen diese auf die Weichtheile beschränkt gewesen sein und keine Spuren in den Harttheilen hinterlassen haben, eine Annahme, zu der keine Veranlassung vorliegt.

SARDESON hat bei *Heliolites porosus* die interessante und wichtige Beobachtung gemacht, dass bei dieser Form eine Abhängigkeit zwischen dem Auftreten der Septen und der senkrechten Cöenchymlamellen („Siphonoporenwände“) vorhanden ist. Eine solche tritt in der Weise auf, dass die Septen entweder — wie bei den genannten Plasmoporen — direct durch die als seitliche Ausbreitung des Septums erscheinende Kelchwand in das Cöenchym als „Siphonoporenwand“ fortsetzen, oder zunächst durch Gabelung die Wand bilden, von deren ausspringenden Winkeln senkrechte Cöenchymlamellen („Siphonoporenwände“) ausgehen (cf. Textfigur 3.) SARDESON schliesst daraus, dass die „Pseudosepten“ ebenso wie die Siphonoporenwände ihre Lage zwischen den hypötetischen Kanälen haben. Er glaubt zu erkennen, dass die Septen als Fortsetzungen der Siphonoporenwände entstehen, wenn diese die Kelchwand treffen. Wäre dies thatsächlich der Fall, so wäre die regelmässige Zwölfzahl gar nicht zu erklären. Die Zahl der Septen müsste ebenso unregelmässig schwanken wie die der die „Autoporen“ umgebenden „Siphonoporen“. Da nun auch andere wichtige Gründe, wie oben dargethan, dafür sprechen, dass die Septen echte Septen sind, ist der umgekehrte Schluss wohl der natürlichere, dass nämlich nicht die Septen Fortsetzungen der Siphonoporenwände, sondern umgekehrt diese Fortsetzungen der ersteren sind, oder mit anderen Worten, dass die senkrechten Skeletelemente des Cöenchyms exothekale Fortsetzungen und Verzweigungen der Septen darstellen, ein Schluss, der uns wieder zur Auffassung des Cöenchyms im Sinne LINDSTRÖM's drängt und im Einklang steht mit dem oben geschilderten Verhalten der Plasmoporen, bei denen

Textfigur 3.



Heliolites porosus GOLDF., Gerolstein, Eifel. (Geol. Institut in Tübingen.) Die senkrechten Cönenchym lamellen (Cönenchymröhrenwände) stehen meist interseptal, theilweise jedoch als directe Verlängerung der Septen. In der Mitte der Harttheile ein dunkler Primärstreif, der jedoch stellenweise durch die Erhaltung verwischt ist.

die Septen in das Cönenchym fortsetzen, nachdem sie durch Verdickung oder Verzweigung die Kelchwand gebildet haben.¹⁾

Als nebensächlicher Umstand spricht für die Theorie LINDSTRÖM's die strenge Abhängigkeit, die das Cönenchym der Heliolitiden zu den Kelchen zeigt. Bei *Heliopora coerulea* können grössere Theile des Stockes nur von Cönenchym ohne Kelche eingenommen werden. Bei dem sehr umfangreichen Material von *Heliolites* und Verwandten, das mir durch die Hände gegangen ist, habe ich Aehnliches nie beobachtet, sondern das Cönenchym stets in strengster Abhängigkeit von den Kelchen gefunden. Die Entwicklung des Cönenchym's im Verhältniss zur Grösse der Kelche ist verhältnissmässig constant, so dass dies bisher ein Haupthilfsmittel zur Scheidung der Arten in dieser Gruppe bildete. Es ist diese Abhängigkeit sehr begreiflich, wenn man sich das Cönenchym als Ablagerung eines Gebrämringes denkt, der

¹⁾ Es ist nicht recht einzusehen, weshalb nach WENTZEL's Auffassung das Cönenchym bei *Heliolites* und bei *Plasmopora* morphologisch verschieden, im letzteren Falle ein „Costalcönenchym“, im ersten der Theka anderer Korallen homolog sein soll. Das Cönenchym stellt in beiden Fällen eine exothekale Fortsetzung des Skelets dar, und der Unterschied bei *Heliolites* und *Plasmopora* ist nur der, dass bei ersterer Gattung die senkrechten, bei letzterer die wagerechten Skeletelemente im Cönenchym vorherrschend zur Ausbildung kommen.

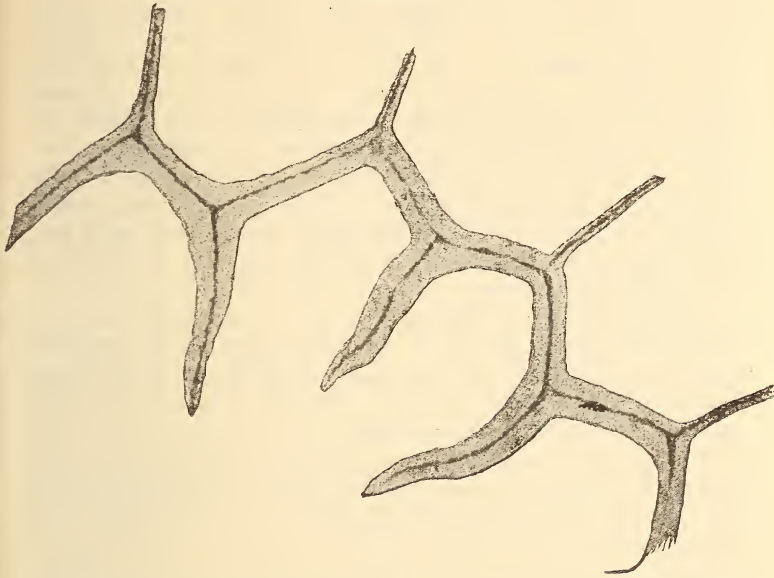
ohne besondere Veranlassung sich nicht über ein gewisses Maass ausdehnte, sie wird aber schwer verständlich, wenn man sich die Zwischenmasse mit Siphonozoidien bevölkert und von Kanälen durchzogen denkt, die jede beliebige Ausdehnung derselben gestattete.

Wir finden also bei *Heliolites* weder die Pseudosepten, noch die Verbindungskanäle, noch den Dimorphismus von *Heliopora* wieder; an Stelle der Pseudosepten sind echte Septen vorhanden, die Existenz von Kanälen lässt sich nicht nachweisen. das Cönenchym erweist sich als das Produkt nicht eines Dimorphismus, sondern einer exothekalen Ausbreitung des Thieres, und endlich ist die Mikrostructur der Hartgebilde eine verschiedene.

Nach den von MOSELEY gegebenen und von WENTZEL und SARDESON copirten Abbildungen besteht das Skelet von *Heliopora* aus einzelnen senkrechten Balken, die wiederum aus feinen, von einer idealen Axe schräg nach oben ausstrahlenden Kalkfasern zusammengesetzt werden, ein Bau, der grosse Aehnlichkeit mit der trabekulären Structur der Hexakorallen zeigt. Dieser Bau bedingt auch die oberflächliche Beschaffenheit des Stockes. Die Balken treten an der Oberfläche knopfförmig hervor, und die Einsenkungen zwischen diesen Hervorragungen bilden das besprochene Kanalsystem. Bei *Heliolites* finden wir nichts davon. Die Oberfläche des Cönenchymis ist glatt, und keine regelmässigen Erhöhungen deuten auf trabekulären Bau hin. Ich habe eine ganze Reihe von *Heliolites*-Arten (*H. porosus* GOLDF., *interstinctus* L., *bohemicus* WENTZEL [= *megastoma* M' COY], *decipiens* M' COY, *micropora* EICHW., *lamellatus* WENTZEL) von möglichst verschiedenen Fundorten (Eifel, Gotland, England, Geschiebe, Böhmen, Estland) und verschiedener Erhaltung mikroskopisch untersucht. Nur an einigen Stellen bei *H. porosus* konnte ich Andeutung einer leichten Faserstreifung senkrecht zur Grenzfläche der Harttheile entdecken, doch erschien es mir zweifelhaft, ob diese nicht etwa auf Rechnung des Erhaltungszustandes zu setzen ist. Dagegen konnte ich bei *H. porosus* ebenso wie bei *H. interstinctus* (s. Textfigur 3 u. 4) in der Mitte der Harttheile eine dunklere Partie, einen „Primärstreif“ beobachten, der theils nur als dunkle Linie, theils körperlich als dunkle Lamelle erschien. Dieser Primärstreif zeigte sich sehr deutlich in den Septen und der Kelchwand, etwas weniger deutlich, jedoch an günstigen Stellen immer noch gut erkennbar, auch in den senkrechten Lamellen des Cönenchymis.¹⁾ Irgend welche weitere Structur konnte ich mit

¹⁾ Die Grenzlinie, welche in SARDESON's Figur 10 (p. 267) Kelch und Cönenchym trennt, dürfte wohl ein solcher Primärstreif sein. Dass

Textfigur 4.



Strukturbild von *Heliolites interstinctus* L., Ober-Silur, Gotland. (Geol. Institut in Tübingen.) Septen, Kelchwand und Cöenchymröhrenwände zeigen in der Mitte einen dunklen Primärstreif, sonst structurlos.

Sicherheit nirgends beobachten. Will man *Heliopora* von *Heliolites* ableiten, so muss man annehmen, dass nachträglich durch Ausbildung bestimmter Krystallisationscentren der trabekuläre Bau entstanden sei. Die Möglichkeit eines solchen Vorganges ist zwar an sich nicht gänzlich von der Hand zu weisen, doch ist er in diesem Falle, bei der verschiedenen morphologischen Bedeutung, die Septen und Cöenchym bei *Heliolites* und *Heliopora* haben, wenig wahrscheinlich.

Die Uebereinstimmung der silurisch-devonischen und der känozoischen Gattung reducirt sich also auf die äussere Erscheinung des Stockes: beide haben runde Kelche, sehr vollkommen entwickelte Böden, ein röhrig gebautes Cöenchym (dies trifft nur für *Heliolites* zu, nicht für die nahe verwandte Gattung *Plasmopora*), dieses ist der Träger der Fortpflanzung. Es sind das alles äusserliche Merkmale, welche die Bedeutung der morpholo-

derselbe in die Septen fortsetzt, scheint von SARDESON übersehen oder durch den Erhaltungszustand des Schriffes verdunkelt zu sein.

gischen und histologischen Unterschiede nicht aufwiegen. und die, wie das Beispiel von *Cyathophora* zeigt, bei verschiedenen Gruppen in ähnlicher Weise zur Ausbildung kommen können. Gerade bei Korallen spielen Parallelvorgänge eine grosse Rolle. Gleichsinnig gerichtete Umbildungsvorgänge haben nicht nur in einer Gruppe zu verschiedenen Zeiten stattgefunden und fast gleiche Formen erzeugt, sondern auch aus verschiedenen Gruppen zu verschiedenen Zeiten sehr ähnliche Formen entstehen lassen. Die Uebereinstimmung von *Heliolites* mit *Heliopora* ist kaum grösser als die mit *Cyathophora heliolitiformis*, und doch wird wohl Niemand daran denken, diese Form als einen directen Nachkommen der Heliolitiden anzusehen.

Hat *Heliolites* zu *Heliopora* und den übrigen Alcyonariern keine Beziehungen, so haben wir schon einen Grund weniger, solche für *Favosites* und die übrigen Tabulaten anzunehmen. SARDESON hält die Favositiden für nahe Verwandte der der Heliolitiden, indem er sie als Nachkommen dimorpher Formen auffasst. Er bezieht sich dabei auf die Zwischenknospung der Favositen, die er als eine umgewandelte Cönenchymknospung deutet; auch glaubt er bei *Favosites Forbesi* M. E. u. H. Reste eines Dimorphismus zu erkennen. Es lag nahe, aus der Zwischenknospung, bei der die jungen Röhren anscheinend frei zwischen den älteren Kelchen entstehen, auf das Vorhandensein eines rudimentären Cönenchym zu schliessen, so lange diese eigenthümliche Vermehrungsweise noch nicht näher bekannt war. Es hat sich aber gezeigt¹⁾, dass die Knospen thatsächlich nicht zwischen den Röhren entstehen, sondern aus je einer bestimmten Mutterzelle hervorgehen, dass wir es mit einer durch die enge Zusammendrängung der Röhren umgewandelten Seitensprossung zu thun haben, die sofort wieder in ihrer ursprünglichen Gestalt auftritt, wenn die Stockform wieder locker wird. Damit fällt jede Veranlassung, den Favositen ein rudimentäres Cönenchym zuzuschreiben; im Gegentheil, wir werden durch die Knospungs-Verhältnisse auf solche Formen als ihre Vorfahren hingewiesen, bei denen lockere Stockform echte Seitensprossung gestattete. — Wenn wir bei Arten mit kugelförmigem Stock wie *Favosites Forbesi* stets Röhren von sehr verschiedener Grösse finden, so ist das kein Anzeichen eines schwindenden Dimorphismus, sondern lediglich die Folge der reichlichen Knospung, welche Ursache oder Wirkung — je nachdem man es auffassen will — der Kugelform ist. Bei der sich stets vergrössernden Kugeloberfläche wird eine ständige Vermehrung der Röhren nöthig, während bei ebener

¹⁾ Cf. diese Zeitschrift, 1897, p. 376 ff.

Stockform dieser Vorgang im wesentlichen auf die Jugendstadien oder die randlichen Theile der Colonie beschränkt ist. Daraus folgt, dass wir bei kugeligen Stöcken in allen Altersstadien reichlich kleine Röhren zwischen den erwachsenen eingesprengt finden müssen.

Während das verwandtschaftliche Verhältniss der Favositiden zu den Heliolitiden noch festzustellen bleibt, weisen die Knospungs-Verhältnisse sowie wechselseitige Convergenzen auf einen gemeinsamen Ursprung mit den Syringoporiden hin. Wenn wir also bei diesen directe Beziehungen zu den Alcyonarien finden, so dürfen wir solche auch für die Favositiden erwarten.

Syringopora ist die zweite Tabulaten-Form, der man bereits mehrfach Verwandtschaft zu den Alcyonarien zugeschrieben hat. Wie *Heliolites* in *Heliopora*, so hat *Syringopora* in *Tubipora* einen lebenden Doppelgänger, und zwar ist die morphologische Uebereinstimmung in letzterem Falle eine noch grössere als in dem ersteren. Wir finden bei beiden denselben Aufbau aus mehr oder weniger parallelen, dünnen Röhren, nicht besonders regelmässige Böden, die allerdings bei *Tubipora* weit seltener sind, und analoge Horizontal-Verbindungen zwischen den Röhren, einmal in Gestalt von Querröhren, im anderen Falle in horizontalen Ausbreitungen, die den ganzen Stock durchsetzen. Das Fehlen der Septen bei *Tubipora* ist nicht von grosser Bedeutung, dieselben könnten rückgebildet sein. Andererseits ist aber auch die Bedeutung der verbindenden Merkmale keine grosse, sie treten auch bei anderen Korallengruppen auf, wo lange, dünne Röhren und bündelförmiger Stock vorkommen. Die Verfestigung des Stockes erfordert in allen diesen Fällen eine seitliche Verbindung der Röhren mit den benachbarten; diese wird in verschiedener Weise hergestellt: Durch seitliche Auswüchse (*Lithostrotion*, *Cystiphyllum cylindricum*), ringförmige Anschwellungen (*Cyathophyllum articulatum*, *Chonostegites*), Ausbreitungen des Kelchrandes (*Endophyllum contortiseptatum*), Hin- und Herknickung (*Syringopora cancellata*, *Columnaria fasciculus*), Querröhren (meiste Arten von *Syringopora*) oder periodisch umgeschlagene und seitlich verwachsende Kelchränder (*Syringophyllum*, *Tubipora*). So können bei ganz verschiedenen Gruppen sehr ähnliche Stöcke entstehen; die bündelförmigen Lithostrotien z. B. oder *Columnaria fasciculus* können sehr Syringoporen-ähnlich werden. Gehört die Form, die ihren lockeren Stock durch solche Querverbindungen stützt, zu einer Gruppe, in der eine Communication der Weichtheile benachbarter Polypen angestrebt wird, so übernehmen diese Querverbindungen naturgemäss auch diese Function. — Das Vorhandensein von Böden bei *Tubipora* ist von geringer Bedeutung.

Thiere, denen ihr Gehäuse zu lang wird, schliessen den Wohnraum stets durch Scheidewände hinter sich ab, mögen es nun Korallen, Cephalopoden, Gastropoden oder Röhrenwürmer sein.

Aus der äusseren Aehnlichkeit von *Syringopora* und *Tubipora* dürfen wir also nicht ohne Weiteres auf Verwandtschaft schliessen, sondern wir müssen den Werth derselben an der inneren Structur der Hartgebilde prüfen. und diese Prüfung hat bisher noch keine Uebereinstimmung zu ergeben vermocht. Das Kalkskelet der lebenden Orgelkoralle besteht aus dicht an einander gelagerten Spiculä, zwischen denen ein — nach HICKSON mit dem Alter sich verengerndes — Kanalsystem übrig bleibt, das das Innere der Röhren mit der Aussenwelt verbindet. Bei *Syringopora* findet sich nichts davon. Bei *S. bifurcata* D'ORB. von Gotland habe ich genau dieselbe Structur beobachtet, die NICHOLSON für *S. reticulata* GOLDF. aus dem Kohlenkalk beschrieben und abgebildet hat.¹⁾ Wie der nebenstehend (s. Textfigur 5) abgebildete Querschliff zeigt, setzt sich jede Röhre aus 3 Zonen zusammen, der structurlosen Epitheka, der eigentlichen Theka, von der die Septaldornen ausgehen, und einer später angelagerten Schicht von feinlagigem Sklerenchym. Die Septaldornen durchragen diese in der Regel, wie es von NICHOLSON beobachtet ist; sie können jedoch auch nur schwach angedeutet sein und von der feinlagigen inneren Schicht überzogen werden. Die eigentliche Theka erscheint bei geringer Vergrösserung gegenüber dem stets deutlich concentrisch gelagerten Sklerenchym structurlos. An günstig erhaltenen Stellen zeigt sie jedoch bei stärkerer Vergrösserung und besonders im polarisirten Licht gleichfalls eine ganz feine concentrische Lagen- oder Faserstructur, ein Umstand, der sich mit einer ursprünglichen Entstehung aus Kalkspiculä wie bei *Tubipora* wohl kaum vereinigen lässt.

v. KOCH hat den Stand der Frage dahin präcisirt, dass es nur noch des Beweises einer ursprünglichen Entstehung des Skeletes aus verschmolzenen Spiculä bedürfe, um *Syringopora* in Zusammenhang mit *Tubipora* zu bringen.²⁾ Es ist das unzweifelhaft richtig; so lange aber dieser Beweis nicht erbracht ist, hat auch das, was NEUMAYR³⁾ über diese Frage sagte, Giltigkeit, dass nämlich äusserer Aehnlichkeit vollständige Verschiedenheit der inneren Structur gegenübersteht.

Die äussere Stockform ist aber den inneren Merkmalen gegenüber das Unwesentliche. Sie ist das Product der äusseren

¹⁾ Proceed. Royal Soc. Edinburgh, 1880—81, p. 225, f. 3.

²⁾ Palaeontographica, XXIX, 1882—83, p. 348.

³⁾ Stämme des Thierreiches, p. 314.



Querschnitt einer Röhre von *Syringopora bifurcata* D'ORB., Ober-Silur, Gotland. (Geol. Institut in Tübingen.) a. Epithel, nur stellenweise erhalten, sonst — wahrscheinlich vor dem Versteinerungsprocess — zerstört. b. Eigentliche Theka, stellenweise feinschichtige feinschichtige Schicht, feinschichtig. c. Innere Sklerenchymenschicht, feinschichtig. d. Einschließendes Gestein.

Lebensbedingungen und wechselt mit diesen. Veränderte Lebensverhältnisse ändern zuerst die äussere Form des Thieres, resp. der Colonie. Erst dann folgt eine weitere Anpassung durch innere Umbildung nach. Es ist daher wenig wahrscheinlich, dass eine von *Syringopora* ausgehende phyletische Reihe ihre Stockform vom Silur bis zur Jetztzeit fast unverändert beibehalten, dabei aber den histologischen Bau ihres Skelets vollkommen um-

gestaltet haben sollte. Was wir bis jetzt über den histologischen Bau von *Syringopora* wissen, lässt diese Annahme wenig wahrscheinlich erscheinen und berechtigt uns nicht, uns über die vorhandenen Unterschiede der paläozoischen und der recenten Gattung hinwegzusetzen und durch ihre Vereinigung auch die Favositiden zu den Alcyonariern zu ziehen.

Von den normalen knolligen, kugeligen oder plattenförmigen Favositiden will SARDESON die baumförmigen schärfer als bisher gesondert wissen. Er sieht in denselben die Anfangsglieder einer Entwicklungsreihe, deren lebende resp. jung-mesozoische Vertreter *Corallium*, *Moltkia* und *Isis* darstellen sollen. Die Tendenz dieser Reihe wäre, das Skelet in eine innere kalkige oder endlich hornige Axe des baumförmigen Stockes umzuwandeln. Er schliesst dies aus den weit auseinander gerückten Kelchen der paläozoischen Gattungen und dem gelegentlichen Auftreten becherförmiger Kelche an den Zweigenden von *Corallium*. In der That müssen bei *Trachypora* und *Pachypora*¹⁾ die Weichtheile mehr ausserhalb als innerhalb des Skeletes gelegen haben. Eine Zurückziehung derselben in die Röhren ist wohl kaum noch denkbar. Man könnte darin das Bestreben sehen, das Skelet zu einem innerlichen (in Bezug auf die ganze Colonie) zu machen, wie es bei *Corallium* und Verwandten so vollkommen der Fall ist. Bei genauerer Vergleichung beider Typen zeigt sich aber, dass beide auf verschiedenem Wege diesem Ziele zustreben. Bei den genannten Favositiden sind die Röhren zuerst dünnwandig, erst relativ spät dehnt sich der Kelchrand aus und lagert feingeschichtete Kalkmasse (*Trachypora* und *Pachypora*) oder structurloses Stereoplasma (*Striatopora*) ab. Es kann dabei anscheinend zu vollständigem Zuwachsen der Röhren kommen, wobei wir uns die Weichtheile auf dem Skelet sitzend denken müssen. Es bleibt dabei, auch wenn wir die Wandverdickung allgemein bis zu gänzlicher Ausfüllung des Lumens fortgeschritten denken, immer noch eine centrale zellige Axe übrig, gebildet aus den dünnwandigen Anfangsstadien der Röhren mit den Böden. Wenn wir

¹⁾ Durch die neuerdings von LINDSTRÖM gegebene ausführliche Beschreibung und die zahlreichen schönen Abbildungen (Bihang K. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1896, Afd. IV, No. 7, p. 23, f. 53—64) sind die früher von vielen Seiten geäusserten Zweifel an der Selbständigkeit der Gattung zerstreut. Das Gattungsmerkmal ist demnach das feinlagige Sklerenchym, wie es bei *Favosites* nicht, in ähnlicher Weise aber bei *Trachypora* vorkommt. Früher existirte nur die erste kurze Diagnose von *Pachypora* in lateinischer Sprache (Öfversigt K. Vet. Akad. Förhandl., 1873, p. 14; Ann. a. Mag. Nat. Hist., 1876, p. 11) und diese war allgemein, so von F. RÖMER, FRECH, NEUMAYR und mir, missverstanden worden.

bei *Corallium* eine solche zellige Axe oder überhaupt einen ursprünglichen Aufbau aus seitlich vom Thier gebildeten Röhren im Innern der festen Kalkaxe oder an den Enden der Zweige finden würden, so könnten wir vielleicht schliessen, dass wir eine Weiterentwicklung des *Trachypora-Pachypora*-Stadiums vor uns hätten. Wir finden aber nichts davon. Nach den schönen und erschöpfenden Untersuchungen LACAZE-DUTHIERS' ¹⁾ entsteht das Kalkskelet von *Corallium* an der Spitze der Zweige in Gestalt einer aus den charakteristischen Kalkkörpern aufgebauten Lamelle oder mehrerer solcher Lamellen, die in einer Mittellinie zusammengewachsen sind. Durch weitere Ablagerung von Kalk zwischen diesen Lamellen werden die Zwischenräume ausgefüllt, die Axe gerundet und verdickt. Ein Querschliff zeigt in der Mitte eines älteren Zweiges immer noch den unregelmässig winkelig begrenzten Querschnitt der ursprünglichen Zweigspitze. ²⁾ Auf der Oberfläche der fertigen Kalkaxen verlaufen Längsfurchen, entsprechend den Gefässkanälen, welche die weiche Rinde durchziehen. Die Lage der Einzelthiere wird stellenweise markirt durch glatte Stellen, an denen diese Furchen nicht oder nur schwach ausgeprägt sind, weil nämlich unterhalb der Thiere die Kanäle nicht oder nur schwach entwickelt sind. Von ursprünglichen Kelchen oder einer Entstehung des Skelets aus einzelnen Röhren ist also nicht die Rede.

Ausser diesem normalen Entwicklungsgang hat LACAZE-DUTHIERS noch einen seltenen Ausnahmefall beschrieben und abgebildet (p. 106, 107, t. 20, f. 114), in dem er an der Spitze eines Zweiges ziemlich tiefe Einsenkungen beobachtet hat. Auf dieses Exemplar, dessen Abbildung er in f. 34 (p. 312) copirt hat, hat SARDESON die Theorie einer Skelettbildung aus ursprünglich becherförmigen Einzelkelchen basirt. Er dürfte dabei übersehen haben, dass dieser Fall von seinem Entdecker ausdrücklich als eine äusserst seltene Ausnahme bezeichnet und diesen Kelch-Einsenkungen eine ganz andere Bedeutung beigelegt wird, als SARDESON ihnen zuschreibt. „Dans des échantillons, que l'on m'a affirmé venir des côtes d'Espagne, j'ai rencontré des depressions ou même de petites cavités (pl. 20, f. 114i) extrêmement marqués. Je n'en ai jamais vu de semblables pendant les trois années que j'ai passées en Algérie où cependant j'ai eu l'occasion d'étudier beaucoup de corail.“ (p. 106) „Les calices du polypiers dans les coraux d'Espagne, d'un rouge très vif, sang de boeuf, que j'ai sous les yeux en faisant cette description

¹⁾ Histoire naturelle du Corail, Paris 1864, p. 102—124.

²⁾ LACAZE-DUTHIERS, t. 7, f. 37.

(pl. 20, f. 114), sont très accusés, car ils ont presque un millimètre de profondeur. Jamais je n'en ai rencontré d'aussi profonds. . . ." (p. 107). Nach den weiteren Ausführungen des französischen Forschers sind diese Kelche weiter nichts als die letzten, noch nicht ganz ausgefüllten Reste der Zwischenräume, welche die zuerst gebildeten, winkelig verwachsenen Lamellen zwischen sich lassen. Sie entsprechen in ihrer Lage und Grösse allerdings den Einzelpolypen, ihre Bedeutung und Entstehung ist aber dieselbe, wie die der glatten Flecken, die auf der fertigen Axe häufig die Lage der Thiere markiren. Die Kalkausscheidung folgt vorwiegend den Gefässen der Weichtheilrinde, und da diese unterhalb der Polypen nicht oder nur schwach entwickelt sind, geht die Kalkausscheidung an diesen Stellen langsamer vor sich, dieselben bleiben also gegen die umliegenden, dem Sarkosom entsprechenden Partien etwas zurück.

Fassen wir diesen von dem französischen Zoologen in so klarer Weise geschilderten Entwicklungsgang nochmals im Ganzen in's Auge, so ergibt sich, dass das Skelet von *Corallium* niemals ein seitliches, röhrenförmiges ist, sondern angelegt wird als Kalklamelle unterhalb der Thiere und des diese verbindenden Sarkosoms, dass der Sitz der Polypen oft markirt wird durch glatte Stellen auf der Kalkaxe, dass an die Stelle dieser glatten Flecken in seltenen Ausnahmefällen kleine becherförmige Einsenkungen treten können, entstehend dadurch, dass das Skelet unterhalb des Sarkosoms zuerst etwas schneller wächst als unter den Polypen. Es ist nicht recht einzusehen, wie SARDESON aus diesem Thatbestand ein *Trachypora*-ähnliches Jugendstadium construiren konnte.

Auch der histologische Bau von *Corallium* lässt sich mit einer Abstammung von *Trachypora* und *Pachypora* nicht in Einklang bringen. Das Kalkskelet der Edelkoralle entsteht aus isolirten Kalkkörpern, die secundär durch Kalkmasse verbunden werden. Will man *Corallium* von den genannten Favositiden ableiten, so muss man annehmen, dass das Skelet in dieser Entwicklungsreihe sich zunächst in einzelne Kalkkörper aufgelöst habe und dann durch Verkittung dieser wieder festgeworden sei, ein Schluss, zu dem man sich wohl schwer verstehen wird. Viel wahrscheinlicher ist es, dass der individuelle Entwicklungsgang in diesem Falle dem phylogenetischen entspricht, dass die Vorfahren von *Corallium* ursprünglich weichhäutig waren, dass ihre Weichtheile zunächst einzelne Kalkkörper ausschieden und diese dann durch feste Kalkmasse verkitteten.

Dasselbe gilt auch für die individuelle Entstehung der Harttheile bei *Tubipora*. Ist dieselbe eine palingenetische, so stammt

auch diese eigenthümliche Gattung von weichhäutigen Vorfahren ab, die zunächst Kalkkörper ausschieden und diese dann zu einem festen Skelet verbanden.

Der Umbildungsprocess, den nach SARDESON die einzelnen Gruppen vom Tabulaten- zum Alcyonariier-Stadium durchgemacht haben, besteht in einer Zerschlitung der Harttheile, durch die diese endlich in einzelne Kalkkörper aufgelöst werden. Das einzige Beispiel einer Tabulate, an der SARDESON eine solche beginnende Zerschlitung zu erkennen glaubt, ist seine *Thecia Swindereana*.¹⁾ Jedenfalls aber kann man aus einer einzigen Form, die ein nadelförmiges Sklerenchym zwischen den Kelchen besitzt, nicht eine gemeinsame Tendenz für eine ganze Gruppe deduciren, die durch die ganze geologische Geschichte vom Silur bis zur Gegenwart beibehalten und fortgeführt worden wäre.

In den Monticuliporiden endlich sieht SARDESON die Vorfahren der Pennatuliden. Er wird zu dieser Annahme nicht durch besondere sachliche Gründe veranlasst, hält sie jedoch für wahrscheinlich, weil sonst in seinem System die Pennatuliden ohne Vorfahren, die Monticuliporiden ohne Nachkommen sein würden. „Die eigentlichen Tabulaten betrachte ich als Vorläufer der Ordnungen *Tubiporacea*, *Gorgonacea* und *Alcyonacea*, aber keine jener Tabulaten-Gruppen lässt sich mit der vierten Ordnung, den *Pennatulacea*, in Verbindung bringen. Unter diesen Umständen kann man vermuthen, dass die Monticuliporiden vielleicht die Vorläufer der Pennatulaceen sind“ (p. 347). Diese Argumentation ist nicht sehr überzeugend, und sie wird es noch weniger, wenn man bedenkt, dass die Korallennatur der Monticuliporiden zunächst noch des Beweises bedarf, dass diese Gruppe von mehreren Forschern, besonders LINDSTRÖM und ULRICH, mit guten Gründen für einen Seitenzweig der Bryozoen angesehen wird.

Die hauptsächlichsten Gründe, welche für eine Entfernung der Monticuliporiden von den Korallen sprechen, sind:

1. Die Metamorphose, welche LINDSTRÖM bei ihnen beobachtet hat. Die bekannte *Monticulipora petropolitana* PANDER geht nach diesem Forscher aus einem als *Ceramopora* beschriebenen Jugendstadium hervor, das — aus liegenden, divergirenden Röhren mit einem glatten Raum in der Mitte gebildet — der

¹⁾ Es sei hier nochmals hervorgehoben, dass die *Thecia Swindereana* von NICHOLSON, SARDESON und wahrscheinlich auch von MILNE EDWARDS u. HAIME nicht dieselbe ist, wie die von F. RÖMER und mir unter diesem Namen behandelte Form. (Cf. Corallen d. Silur-Geschiebe, p. 669.)

lebenden Bryozoen-Gattung *Discoporella* sehr nahe steht.¹⁾ Eine wesentlich complicirtere Metamorphose wird für *Monticulipora ostiolata* HALL sp. beschrieben. Die Colonie dieser Art beginnt nach LINDSTRÖM gleichfalls mit einem „*Discoporella*-Stadium“, geht dann durch reichliche Bildung kleiner Röhren und einzelner Längsfalten in den grösseren in eine *Fistulipora* über, tritt durch Verschluss dieser kleinen Zwischenröhren in ein „*Thecostegites*-Stadium“ und bildet sich endlich zu einer echten *Monticulipora* mit sehr regelmässigen Monticulae um. LINDSTRÖM fasst das Resultat seiner Beobachtungen zusammen in die Worte: „Die Entwicklung der paläozoischen Species aus Polyzoarien, die eine so entschiedene Verwandtschaft mit den recenten *Discoporellae* und anderen haben, verbunden mit dem vollständigen Fehlen aller Septen, treibt uns mit logischer Nothwendigkeit zu dem obigen Schlusse über ihre systematische Stellung. Sie müssen zu den Bryozoen gestellt werden, eben so wie die Cirripedier von den Mollusken zu den Crustaceen versetzt wurden, als ihre Entwicklung bekannt wurde“ (p. 9). — NICHOLSON²⁾ gelang es nicht bei seinen umfassenden Untersuchungen verschiedener Monticuliporiden die Beobachtungen LINDSTRÖM's zu wiederholen. Ohne dieselben anzuzweifeln, glaubte er ihnen doch eine entscheidende Bedeutung nicht beilegen zu müssen. — WAAGEN und WENTZEL³⁾ bezweifelten die Richtigkeit der LINDSTRÖM'schen Beobachtungen und glaubten, dass es sich um Incrustationen einer Art durch eine andere handelt. Leider sind keine Abbildungen dieser Metamorphose gegeben worden. Doch kann an der Richtigkeit der von einem Forscher wie LINDSTRÖM ausführlich geschilderten Beobachtungen wohl nicht gezweifelt werden, so lange sie nicht durch anderweitige positive Beobachtungen widerlegt sind.

2. Das vollkommene Fehlen von Septen bei den Monticuliporiden giebt sehr zu denken. NEUMAYR wies darauf hin, dass auch unter den Favositiden septenlose Formen vorkommen; doch sind dies Ausnahmen, während die Septenlosigkeit bei den Monticuliporiden nicht nur die Regel, sondern meines Wissens ausnahmslos vorhanden ist. Die in den Röhren mancher Monticuliporen (z. B. *M. pavonia* D'ORB.) vorkommenden Zacken können wohl kaum als Andeutung von Septen aufgefasst werden, da sie stets nur einzeln auftreten. Sie dürften sich bei Auffassung der

¹⁾ On the affinities of the Anthozoa Tabulata. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1876, (4), XVIII, p. 5—9.

²⁾ On the structure and affinities of the genus *Monticulipora* and its sub-genera, 1881, p. 56—62.

³⁾ Salt-Range fossils, I. Productus-limestone. Memoirs geol. Survey India, Ser. VIII, p. 854—867.

Monticuliporiden als Bryozoen als Ansätze eines funiculus oder eines Retractor-Muskels deuten lassen. Einzelne Arten können auch bei Korallengattungen die Septen vollständig rückbilden; wenn aber eine ganze grosse Thierabtheilung keinen Vertreter hat, bei dem solche Stützorgane für die Mesenterialfalten zu finden sind, so liegt der Schluss sehr nahe, dass Mesenterialfalten bei dieser Gruppe nicht vorhanden waren, dass wir es also nicht mit Anthozoen zu thun haben.

3. Neuerdings hat LINDSTRÖM nachdrücklich auf die Bedeutung der Maculae aufmerksam gemacht.¹⁾ Es sagt über diese Bildungen: „Ihre morphologische wie physiologische Bedeutung ist bei Weitem noch nicht klargestellt, aber sie sind für die Bryozoen so ausschliesslich charakteristisch, dass nur ihr Vorhandensein allein für sich genügt, um gewisse angezweifelte, paläozoische Fossilgruppen, wie *Monticulipora*, *Stellipora* etc. entschieden unter die Bryozoen einzureihen.“

Auch manche nebensächlichen Eigenthümlichkeiten der Monticuliporen entbehren eines Analogons unter den Korallen, so die eigenthümlichen, blasenförmig zur Wand zurückkehrenden Böden von *Prasopora* und *Peronopora*.

Für die Korallennatur der Monticuliporiden haben WAAGEN und WENTZEL besonders die Fortpflanzungs-Verhältnisse derselben geltend gemacht. Sie weisen darauf hin, dass Theilung, wie sie bei den Monticuliporen verbreitet ist, bei so hoch organisirten Formen wie die Bryozoen nicht vorkommen könne, dass der Vorgang der Knospung bei diesen auf die Jugendstadien des knospenden Individuums beschränkt sei, was bei den Monticuliporen nicht zutreffe, und dass auch dieser Vorgang bei beiden Gruppen in verschiedener Weise verlaufe. Ferner wird der verschiedene Bau der Wand bei *Monticulipora* und den Bryozoen betont. Bei diesen seien die Wände stets faserig gebaut und von Capillarkanälen und grösseren Oeffnungen durchbrochen, die es ermöglichen, dass die in „latenter Vitalität“ befindliche Mehrzahl der Individuen von einigen Nahrung aufnehmenden ernährt würden. Bei *Monticulipora* und Verwandten fehlt eine solche Verbindung.

Ohne in dieser schwierigen Frage ein bestimmtes Urtheil aussprechen zu wollen, glaubte ich doch die Gründe, welche für und wider die Bryozoenatur der fraglichen Formen sprechen, zusammenstellen zu sollen, da aus ihnen so viel mit Sicherheit hervorgehen dürfte, dass man in einer derartig strittigen Fossilgruppe nicht ohne weiteres die Vorfahren einer Alcyonarien-Familie, wie die Pennatuliden, sehen kann.

¹⁾ Bihang K. Svensk. Vet. Akad. Handl., XXI, 1896, No. 7, p. 12,

Ob und in wie weit Beziehungen der Tabulaten zu Hexakorallen wahrscheinlich sind, soll hier nicht erörtert werden. Nach dem, was wir bis jetzt über den histologischen Bau der Favositiden wissen, ist es, wie NEUMAYR¹⁾ in beredten Worten ausgeführt hat, wenig wahrscheinlich, dass die Poren dieser Gruppe denen der Perforaten homolog wären, da sie nicht, wie bei diesen, die Folge und der Ausdruck der Mikrostructur sind.

Es dürfte also auch heute, nachdem der Kreis der vorliegenden Beobachtungen wesentlich erweitert ist und vielfach neue Gesichtspunkte in die Erörterung hineingetragen sind, der Standpunkt Geltung haben, den NEUMAYR im Jahre 1889 dahin zusammenfasste: „Alle Versuche, die paläozoischen Tabulaten an eine bestimmte Gruppe lebender Korallen anzuknüpfen, müssen als gescheitert, als wenigstens nach dem heutigen Stande unseres Wissens ungenügend begründet und theilweise als den thatsächlichen Verhältnissen widersprechend vorläufig zurückgewiesen werden.“ Ausnehmen möchte ich nur die Monticuliporiden, die thatsächlich nähere Beziehungen zu den Bryozoen als zu den Korallen zu haben scheinen, wenn auch bei ihnen nicht alle Schwierigkeiten gehoben sind.

Die übrigen Tabulaten scheinen nach dem bisherigen Stande unserer Kenntniss eine zusammengehörige erloschene Gruppe zu bilden. Sie besitzen ein wichtiges gemeinsames Merkmal in dem compacten Bau der Wand und der Septen, die nicht durch Ausbildung bestimmter Krystallisationscentren ein trabekuläres Gefüge erhalten.

Man könnte hier einwerfen, das Alter der Tabulaten lasse einen Schluss auf ihre Mikrostructur nicht zu. Die vielfachen verändernden Einwirkungen, welchen die paläozoischen Gesteine in der Regel ausgesetzt gewesen sind, hätten diese verwischt. Sicherlich trifft dies für viele Fälle zu, für alle jedoch nicht. Wenn die Rugosen vielfach ihre Mikrostructur so schön erhalten haben, wie es die Abbildungen von FRECH²⁾ und v. KOCH³⁾ zeigen, ist nicht einzusehen, warum die Tabulaten derselben Schichten eine solche, wenn vorhanden, nicht auch zeigen sollten. In der That bietet ja auch *Syringopora* ein Beispiel erhaltener Structur.

¹⁾ Stämme des Thierreichs, p. 314.

²⁾ Die Korallenfauna des Ober-Devons in Deutschland. Diese Zeitschrift, 1885, p. 21, und: Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Ibidem, p. 928.

³⁾ Mittheilungen über die Structur von *Pholidophyllum Loveni* E. u. H. und *Cyathophyllum* sp.? von Konjepsrus. Palaeontographica, XXVIII, 1882, p. 213.

Das Anfangsstadium aller Tabulaten ist ein einfacher liegender Kegel. Aus diesem ersten Polypen gehen durch mehr oder weniger reichliche Knospung und durch verschieden starke Divergenz der schnell emporwachsenden Röhren und eventuell durch Concentration der Knospung an bestimmten Theilen der Colonie die mannichfaltigen Stockformen hervor.¹⁾ Eine einfach kegelförmige Zelle ist aber auch bei den Rugosen die Grundlage der Stockbildung. Solche einfachen kegelförmigen Polypen mit noch schwach entwickeltem Septalapparat dürften die gemeinsamen Stammformen der beiden grossen paläozoischen Gruppen bilden. Die Tabulaten erhalten ihr charakteristisches Gepräge durch das extreme Längenwachsthum der Polypenröhren bei verhältnissmässig beschränktem Durchmesser. Die Folge des verhältnissmässig geringen Röhrendurchmessers ist die in der Regel (jedoch durchaus nicht immer) schwache Entwicklung der Septen und die Vollständigkeit der Böden, die einfach oder mit geringeren Complicationen von Wand zu Wand gebaut werden. Die Folge des beschränkten Nahrungskreises, auf den das einzelne Individuum angewiesen war, war eine gewisse Unselbständigkeit desselben. Diese wurde paralysirt bei den Favositiden und den mit ihnen nahe verwandten Syringoporiden durch das Auftreten der Poren, welche eine Vertheilung der Nahrungssäfte durch den ganzen Stock ermöglichten, bei den Heliolitiden durch eine Vergrösserung der Nahrung-aufnehmenden Fläche. Diese wurde erzielt, indem die auseinander rückenden Thiere sich seitlich über den Kelchrand hinaus zu einer Gebrämscheibe ausdehnten, welche ein den verschiedenen Kelchen scheinbar gemeinsames Gewebe, das Cöenchym, ablagerte. Es liegt in dieser Vergrösserung der Nahrungsfläche des Individuums eine Convergenz zum Typus der Rugosen und der Hexakorallier. Aehnliche Merkmale wie bei den Tabulaten finden wir bei allen Korallen, deren Polypen lange, schmale Röhren bilden, so bei manchen Alcyonariern und manchen Perforaten.

Ob die Tabulaten in ihrer Gesamtheit erloschen sind, oder ob sich unter ihnen doch die Vorläufer jüngerer Formenkreise verbergen, das muss Detailuntersuchung ihrer einzelnen Gruppen lehren. Wir sind über die morphologische Bedeutung der einzelnen Theile des Tabulaten-Skelets noch nicht genug im Klaren, um das Problem ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen schon jetzt überall definitiv zu lösen. Für *Heliolites* und Verwandte

¹⁾ Cf. LINDSTRÖM l. c., Affinities of the Anth. Tab., p. 13, ferner die bemerkenswerthen Aufsätze BEECHER's: The development of a palaeozoic poriferous Coral, und: Symmetrical cell development in the Favositidae, Transact. Connecticut Academy, VIII, 1891, p. 207 u. 216.

kann wohl LINDSTRÖM's Theorie und mithin die morphologische Verschiedenheit von *Heliopora* für ziemlich gesichert gelten¹⁾; doch muss auch hier noch sorgfältige Durcharbeitung der ganzen Gruppe uns über Zusammenhang von Septen, Kelchwand und Cöenchym vollständige Klarheit bringen. Genaue Untersuchung und Vergleichung der Syringoporen muss die Bedeutung ihrer Septaldornen, ob echte oder Pseudosepten, sicher erkennen lassen. Genaues Studium der Favositiden muss den morphologischen Werth der Septaldornen und der Poren prüfen. Dann werden sich die Beziehungen dieser Gruppen zu einander und eventuell zu jüngeren klar ergeben. So reizvoll es ist, diese ebenso interessante wie schwierige paläozoische Gruppe in Beziehung zu jüngeren zu setzen, so sehr muss man sich dabei in acht nehmen, um nicht den Boden der Beobachtung zu verlassen und sich auf das Gebiet der Speculation zu begeben.

Was immer wieder dazu reizt, die Tabulaten gerade zu den Alcyonariern ganz oder theilweise in Beziehung zu setzen, sind die mehrfachen Aehnlichkeiten und Analogieen in der äusseren Form und dem Aufbau des Stockes in seinen grossen Zügen (*Heliolites-Heliopora*, *Syringopora-Tubipora*, baumförmige Alcyonarien — baumförmige Tabulaten). Die Unterschiede der inneren Organisation, die sich aber bei diesen Versuchen immer wieder herausgestellt haben, drängen zu dem Schluss, dass diese Analogieen in Form und Aufbau des Stockes das Product gleicher Lebensbedingungen sind, dass, wo solche Analogieen vorhanden sind, die betreffenden Tabulaten in den paläozoischen Meeren dieselbe Stelle eingenommen haben, wie die entsprechenden Alcyonarien in denen der Jetztzeit. Ich stimme mit SARDESON vollständig überein in der Werthschätzung des biologischen Moments in Bezug auf die Herausbildung bestimmter Stockform und, in weiterer Anpassung an diese, mancher inneren Eigenthümlichkeiten. Die verschieden reichliche Ernährung, die daraus fol-

¹⁾ Allerdings ist der Dimorphismus von *Heliopora* nicht absolut sicher erwiesen, sondern nur, nach MOSELEY „by means improbable“. Es bliebe also, wenn man in *Heliopora* einen Nachkommen von *Heliolites* sehen will, noch die Möglichkeit, auch auf die lebende Gattung die Theorie LINDSTRÖM's auszudehnen. Doch bedürfte dies zunächst noch des Beweises, und auch ein solcher würde wenig an dem Verhältniss der beiden Gattungen ändern. Ein Gebrämring kommt auch bei anderen Gruppen vor, wie LINDSTRÖM ausgeführt hat, so den Perforaten und Rugosen (*Ptychophyllum*), und es bleiben zwischen *Heliolites* und *Heliopora* immer noch gewichtige Unterschiede bestehen, so die verschiedene Natur der Septen, der Mangel der bei *Heliolites* nicht nachweisbaren Cöenchymkanäle und vor Allem die verschiedene Mikrostructur.

gende mehr oder weniger reichliche Knospung, die Richtung, aus der die Nahrungszufuhr stattfand, und das Bestreben, die Nahrungszufuhr möglichst gut auszunutzen, das sind die Factoren, welche vorwiegend das Korallenskelet umformen. Wie das Knochengerrüst der Wirbelthiere bedingt wird durch die mechanischen Aufgaben, welche der Nahrungserwerb ihm stellt, so wird der Aufbau des festsitzenden Korallenstockes beherrscht von der Anpassung an bestmöglichste Ernährung unter den gegebenen Umständen. Weil nun die Alcyonarien in den heutigen Meeren vielfach dieselbe Stelle einnehmen, die die Tabulaten in den paläozoischen inne hatten, weil auf sie gleiche oder ähnliche biologische Einflüsse einwirken, deshalb zeigt der Aufbau ihrer Stöcke manche Parallelerscheinungen mit denen der Tabulaten.

Es fehlt in der geologischen Geschichte nicht an Beispielen dafür, dass verschiedene mit einander nicht direct verwandte Thierabtheilungen nach einander denselben Platz in der Natur eingenommen haben. Die Brachiopoden haben ihre Wohnsitze in den Litoralzonen der Meere an die im Mesozoicum aufblühenden Conchiferen abtreten müssen. Die Flugsaurier sind aus dem Luftmeere durch die besser organisirten Vögel verdrängt worden. Immer hat in solchen Fällen die Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen gewisse gleiche oder ähnliche Umformungen erzeugt, so bei Flugsauriern und Vögeln z. B. die Pneumaticität der Knochen. Lebensbedingungen, die extreme Dickschaligkeit und Ungleichklappigkeit befördern, haben aus den Brachiopoden und aus den Zweischalern je einen aberranten Seitenzweig in gleicher Richtung hervorgehen lassen. der im ersteren Falle in *Richthofenia*, im letzteren in den Rudisten gipfelt.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Tabulaten und Alcyonarien. Den gleichen biologischen Impulsen folgend, entwickelten sich bei beiden Stämmen knollige, baumförmige, bündelförmige Stöcke. Die Anpassung an die gleiche Stockform erzeugte bei den gleichgestalteten Tabulaten und Oktokoralliern gewisse gleichsinnige Umformungen, ohne dass man daraus einen Zusammenhang beider Stämme folgern darf, ohne dass die knolligen Alcyonarien von den knolligen Tabulaten u. s. w. sich ableiten lassen. Die durch diese Convergenz-Erscheinungen erzeugte Aehnlichkeit kann eine recht weitgehende sein. Lockere Stöcke aus dünnen Röhren bedürfen einer inneren Verfestigung, die durch Querröhren oder horizontale Ausbreitungen hergestellt wird. Es ist vortheilhaft für die Ernährung einer jungen Knospe, dass diese sich schnell vom Mutterpolypen entfernt: die Knospung rückt auf diese Querverbindungen hinüber. So entstand in paläozoischer Zeit *Syringopora*, in jüngerer *Tubipora*.

Die bei genauerer Vergleichung sich überall ergebende Verschiedenheit im histologischen Bau und im morphologischen Werth der einzelnen Skeletelemente und das Auftreten der vorhandenen Aehnlichkeitspunkte auch bei manchen Rugosen und Hexakoraliern drückt die äussere Aehnlichkeit, die theilweise zwischen Tabulaten und Alcyonariern vorhanden ist, zum Range einer Converganz-Erscheinung herab und lässt eine Ableitung der einzelnen Alcyonarie-Gruppen aus entsprechenden Tabulaten-Gruppen nicht möglich erscheinen. Sollten unter den Tabulaten thatsächlich Vorläufer der Alcyonarie vorhanden sein, so könnte es nur eine einzelne kleinere Gruppe sein, die sich umgeformt und unter Unterdrückung der anderen die alte Formenmannichfaltigkeit wieder neu erzeugt hätte.

Fassen wir die wichtigsten Punkte der vorstehenden Ausführungen, in denen die Frage natürlich keineswegs erschöpft, sondern der Stand derselben nur skizzirt werden konnte, nochmals zusammen, so können wir sagen: Eine Ableitung der einzelnen Alcyonarie-Familien von einzelnen Tabulaten-Gruppen stösst überall auf grosse Schwierigkeiten. Die grösste und bei allen wiederkehrende ist der verschiedene histologische Bau. *Heliolites* lässt den Bau aus radial zu einer Axe gestellten Kalkfasern, wie ihn *Heliopora* zeigt, nicht erkennen, und bei keiner tabulaten Koralle ist bisher ein Aufbau aus einzelnen Kalkspiculä nachgewiesen, wie ihn die Kalkgerüste der übrigen Alcyonarie zeigen. Wir können aber nicht glauben, dass die Tabulaten ihre Stockform seit der paläozoischen Zeit fast unverändert beibehalten, dabei aber ihre Histologie total umgestaltet haben sollten. Die ontogenetische Entstehung des Alcyonarie-Kalkskelets, soweit ein solches vorhanden ist, durch Bildung von Spiculä und spätere Verschmelzung derselben, weist auf eine Abstammung von weichhäutigen Vorfahren hin, nicht auf solche mit compact gebautem Röhrenskelet, wie es die Tabulaten besitzen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [50](#)

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

Artikel/Article: [Sind die Tabulaten die Vorläufer der Alcyonarien?
54-78](#)