

# Einige pathologische Befunde an favositiden und heliolitiden Korallen des Grazer Paläozoikums

Bernhard HUBMANN, Graz

Mit 2 Abbildungen und 5 Tafeln

## Zusammenfassung

Krankheitserscheinungen an Korallen des Grazer Paläozoikums blieben bislang unerwähnt. Nach Durchsicht des Sammlungsmaterials des Institutes für Geologie und Paläontologie der Grazer Universität und neu aufgesammelten Materials läßt sich zeigen, daß pathologische Phänomene an Tabulaten des Grazer Raumes durchaus keine Seltenheiten darstellen.

## Abstract

Pathologic phenomenons on corals of the Graz Paleozoic were not mentioned so far. Current studies on tabulate corals stored in the collections of the Institute for Geology and Paleontology at the Graz University and newly collected specimens show that pathologic symptoms are no exceptional features.

## Einleitung

In der Literatur sind Darstellungen krankhafter Veränderungen an Evertebraten bereits den Abbildungen von Publikationen aus der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts (BLAINVILLE 1827, D'ORBIGNY 1842, QUENSTEDT 1845-1849, etc.) zu entnehmen; die Auseinandersetzungen mit der Problematik bezieht sich zu dieser Zeit aber nur auf Bild-dokumentative Aspekte. Etwa ab der Mitte des vergangenen Jahrhunderts wurden die ersten Werke publiziert, die sich mit paläopathologischen Aspekten beschäftigten (DUVAL-JOUVE 1841, FRAAS 1859, WUNDT 1883, etc.).

Die Kenntnis pathologischer Erscheinungen an paläozoischen Korallen geht ebenfalls auf die zweite Hälfte des vorigen Jahrhunderts zurück.

Für die weiteren Betrachtungen ist die Erwähnung eines Einschlusses eines "Goniatiten-ähnlichen Gehäuses" innerhalb einer cystiphylliden Rugosa ("*Cystiphyllum*" *macrocystis*) durch SCHLÜTER (1889) von Bedeutung. Er deutete diesen Einschluß, der "durch Stereoplasma-Masse eingekapselt" wurde (SCHLÜTER 1889:88), innerhalb des Dissepimentariums der Koralle als Hinweis auf deren Nahrungsressourcen (Abb. 1). Diese Vorstellung ist aus mehreren Gründen kaum denkbar, vielmehr ist an eine unfreiwillige Einverleibung zu denken ("Unfall" im Sinne von CHENG 1969). Reaktionen der Korallen auf solche oder ähnliche Störfälle dokumentieren sich durch veränderte Wachstumsstrategien im Skelettbau und sind Gegenstand dieser Studie.

Paläopathologisch nicht erfaßt werden können Krankheiten der Polypen, die sich nicht im Skelett widerspiegeln, wie etwa die rezente (sehr rasch verlaufende) "Black Band Disease", "White Band Disease" oder das "Shut-Down-Syndrom" (vgl. ANTONIUS 1995).

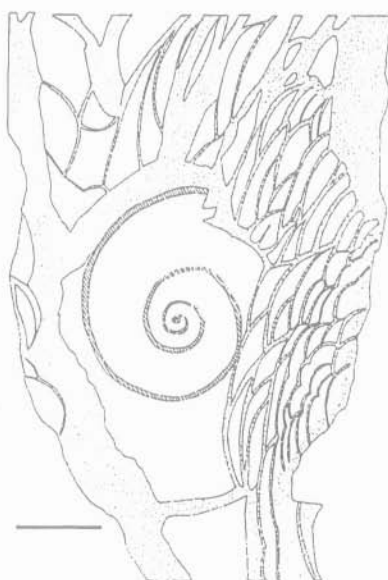


Abb.1: Einschluß eines Gastropoden in "*Cystiphyllum*" *macrocystis* SCHLÜTER 1889 (vgl. CHENG 1969). Strichlänge 5mm.

## Material und Phänomene

Die paläontologische Sammlung ('Typensammlung') des Institutes für Geologie und Paläontologie der Karl-Franzens-Universität in Graz umfaßt die meisten paläozoischen Korallentypoide Österreichs (FLÜGEL & HUBMANN 1994, HUBMANN 1995).

Von 105 Rugosa-Gattungen, 30 Tabulata-Gattungen, 2 Chaetetida-Gattungen und 5 Heliolitida-Gattungen, die bislang in Österreich bekannt wurden, entfallen 53 Rugosa-Gattungen, 21 Tabulata-Gattungen, 2 Chaetetida-Gattungen und 5 Heliolitida-Gattungen auf das Altpaläozoikum (FLÜGEL & HUBMANN 1995). Von den insgesamt 26 Gattungen der Tabulata (inklusive Heliolitida) stammen 16 Gattungen mit 31 bekannten Arten aus dem Grazer Paläozoikum. Die Durchsicht dieses Materials, und Korallen, die in Hinblick auf ihre Wachstumsstrategien neu aufgesammelt wurden, erbrachte, daß an einigen Individuen von *Favosites styriacus* PENECKE 1894, „*Favosites*“ cf. *radiciformis* FRECH (?) 1885, *Heliolites repletus*\*) sensu FLÜGEL (1956) und *Pachycanalicula barrandei* (PENECKE 1887) pathologische Phänomene beobachtbar sind.

Pathologische Bilder dieser Korallen dokumentieren Wachstumsänderungen als Ausdruck auf folgende Einflüsse:

- \* plötzlich erfolgte hohe Sedimentbelastung (u.a.: "Verjüngung" der Kolonie)
- \* mechanische (bioerosive?) Zerstörung der Kolonie und Regenerationsverhalten (coenenchymaler Korallen)
- \* Veränderungen im Skelettbau als Reflexion auf den Befall parasitisch/kommensalischer Organismen
- \* Einbau (Einschluß) von organischen "Fremdkörpern" in intertabuläre Räume der Coralliten
- \* krankhafte Wachstumsanomalien von Coralliten (coenenchymaler Korallen)

---

\* Die systematische Zuweisung bedarf einer Prüfung. Nach BONDARENKO (1992:104) ist die Art *repletus* (von LINDSTRÖM 1899 aufgestellt) nicht der Gattung *Heliolites* DANA, 1846 zuzuweisen.

Anmerkung: In FLÜGEL (1956:80) wird das Material P (=UGP) 602 unter *H. (H.) porosus repletus* angeführt. Im Inventarverzeichnis der Typensammlung dagegen ist unter dieser Code-Nummer *H. (H.) porosus barrandei* mit der Lokalitätsangabe "Steinberg" verzeichnet.

## Reaktionen

### (A) Wachstum unter "Sedimentstreß"

Viele Profile des flachmarinen Grazer (Mittel)Devons sind durch Wechsellagerungen von Kalk-Mergel-Abfolgen charakterisiert. Auffallend ist, daß bei weitestgehendem Rückgang oder totalem Fehlen anderer Organismen neben Brachiopoden tabulate Korallen in den Mergel-Lagen auftreten (können). Massive Tabulata (insbesondere *Favosites*) dieser Fazies weisen globuläre Coralla auf (HUBMANN 1993:424). Dieser Wuchsformtypus scheint für autökologisch weniger ideale Habitate signifikant zu sein (z.B.: LECOMPTE 1970:45, TSIEN 1984:26.12).

Zu intensive Suspensionsanlieferung, die das Ausmaß der "Selbstreinigungs"-Möglichkeiten (u.a.: HUBBARD 1973, HUBBARD & POCOCK 1972) der Kolonie durch Tentakeltätigkeit überstiegen haben, führten naturgemäß zum Tode (Taf. 1, Fig. 2). Konnten nur Teile (Taf. 1, Fig. 3), oder im dramatischsten Fall nur ein/wenige Individuum/Individuen (Polyp/Polypen) (Taf. 1, Fig. 4) den Impakt überleben, so war es den Favositen durch ihr großes Regenerationsvermögen (DUBATOLOV 1975) möglich, die Kolonie wiederherzustellen.

Ein weiterer Gradient der Selbstreinigung der Kolonie(oberfläche) von Favositen muß die Partikelgröße des Sedimentes dargestellt haben: an zahlreichen Beispielen läßt sich zeigen, daß Coralliten von Kolonien aus feinklastischen (mergeligen) Profilabschnitten sedimentfreie Tabularräume aufweisen (Taf. 1, Fig. 1). Im Gegensatz dazu können Coralliten von Kolonien aus größeren (bio)klastischen Bänken teilweise bis vollständig von Sediment erfüllte Intertabularräume (Korngrößen um 0,08-0,14 mm; Pellets!) aufweisen (Taf. 2, Fig. 1,2). Einmal in den Körperhohlraum eingedrungen, konnten diese Sedimentpartikel nicht mehr entfernt werden. Sie wurden basal, über der Fußplatte "angereichert" und durch Einbau des nächstfolgenden Tabulums abgeschottet.

### (B) Kolonie-Regeneration

Ein Fall von Regeneration einer coenenchymalen Korallenkolonie ist durch ein Exemplar von *Pachycanalicula barrandei* (Abb. 2) dokumentiert: Über ein (?)bioerosives Relief greift ohne Zwischenschaltung von Sediment das neugebildete Skelett über (Taf. 3, Fig. 1,2).

Der Korallenstock (UGP 3006) zeigt im Längsschnitt eine ausgeprägte, hochauflösende Wachstumsstreifung (Taf. 3, Fig. 3), wobei sich zumindest bis zu 40 Hell/Dunkelbänderungen pro Millimeter auflösen lassen. Ein Vergleich mit

Coralla, die als Jahresrhythmen ("density banding") zu deutende Hell-Dunkel-Zuwächse aufweisen (z.B.: Dünnschliff UGP 578; Taf. 2, Fig. 4), legt nahe, daß der jährliche, vertikale Skelettwuchs in der Größenordnung um 4 - 5 mm liegt. Rechnet man dies auf die oben erwähnte Hell/Dunkel-Feinrhythmik um, - unter der Annahme von 395-405 Tagen für ein Jahr im Mitteldevon (vgl. WELLS 1963, PANNELLA 1972, CREER 1974 u.a.) - dann entspricht jeweils eine Lage maximal zwei Tagen. Dieser Wert ist natürlich spekulativ (Diskussion siehe u.a.: ETTER 1994: 69-70). Er erlaubt aber in einer groben Hochrechnung die Abschätzung der Regenerationsgeschwindigkeit der zerstörten Koloniesoberfläche. Diese liegt demnach in einem Zeitintervall von wenigen Tagen: danach ist von dem traumatischen Ereignis im Skelett nichts mehr nachweisbar.

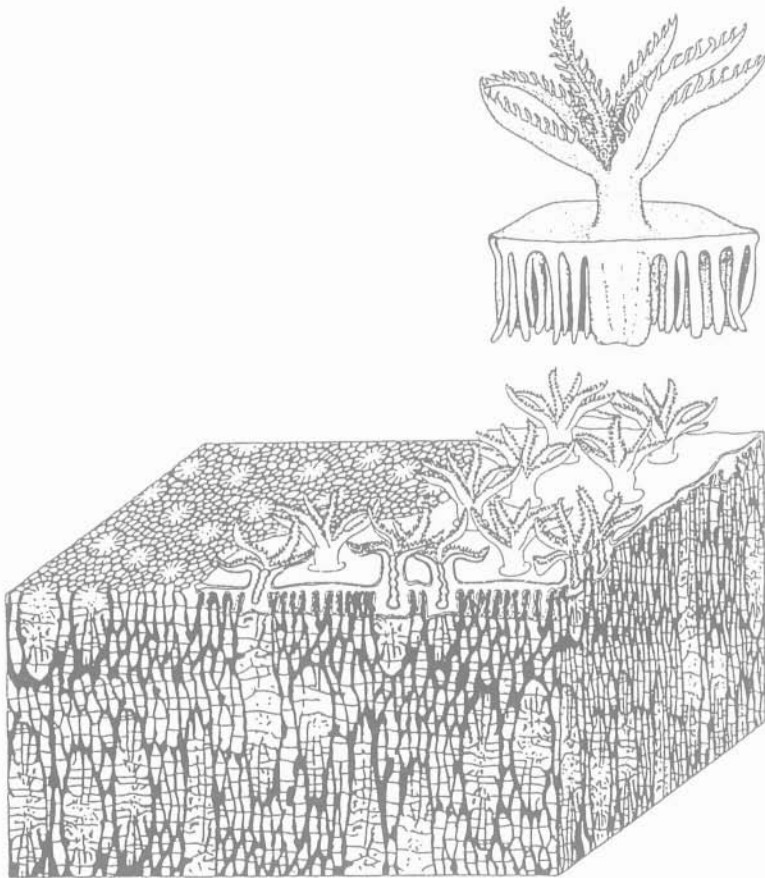


Abb.2: Dreidimensionales Rekonstruktionsbild von *Pachycanalicula barrandei* (PENECKE 1887) mit mutmaßlicher Weichkörperrekonstruktion. Vergrößerung: 5x

### (C) Arrangement mit synöken Organismen

Epökie von Stomatoporen an Korallen und "*Caunopora*"-Verwachsungen syringoporider Tabulata in Stomatoporen-Coenosteen gehören zum "normalen Inventar" mitteldevonischer Ablagerungen des Grazer Raumes (HUBMANN 1993:421-422). Es sollen hier aber nur solche Fälle des räumlichen Zusammenlebens artverschiedener Organismen beleuchtet werden, die für die Korallen einen physiologischen Streß dargestellt haben. Dazu gehören kommensalische/parasitische Organismen, die sich innerhalb der Coralliten (d.h. im Weichkörper der Polypen) breitgemacht haben.

Als Beispiele an Grazer Tabulaten können helicoidale (?serpulide Wurm-) Spuren von *Helicosalpinx asturiana* in „*Favosites*“ cf. *radiciformis* und intrapolypare Parasiten in Coralliten von "*Heliolites repletus*" angeführt werden.

Als Reaktion auf den "Befall" von *Helicosalpinx* (Taf. 2, Fig. 3) versucht *Favosites* cf. *radiciformis* den Fremdorganismus in eine marginale Position in Bezug auf den Polypen zu bekommen (HUBMANN 1991). *Helicosalpinx* weist eine Wand auf, deren Aufbau zwar von dem der Koralle unterschiedlich ist, vermutlich aber von der Koralle selbst sekretiert wurde (OEKENTORP 1969:200, HUBMANN 1991:44). Damit war es dem Wirtsorganismus möglich, sich gegenüber dem synöken Individuum (Kommensalismus: OEKENTORP 1969; Parasitismus: STEL 1976, 1978) abzuschotten.

In einer Kolonie von "*Heliolites repletus*" (UGP 602) treten rund  $\frac{1}{3}$  des Corallitenquerschnittes einnehmende Organismen (Taf. 4, Fig. 1) auf. Diese zeigen mit ihrem 'trichomalen' Internaufbau eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit den von IVEN (1980:165, Abb.27i) in *Heliolites porosus bergeri* des Rheinischen Schiefergebirges (unteres Givetium) dargestellten Parasiten. Erstaunlich ist, daß trotz der intensiven Platznahme keine im Skelett des Wirtsorganismus dokumentierten Veränderungen feststellbar sind. Veränderungen im skelettalen Bau durch einen Fremdorganismus, der die normale Ausbildung eines Coralliten aus dem coenenchymalen Gewebe vollständig blockierte, ist in einem Querschnitt durch das Corallum von *Pachycanalicula barrandei* (UGP 578) dokumentiert (Taf. 4, Fig. 2). Mangels weiterer Schnittlagen, insbesondere solcher in Wachstumsrichtung, muß von einer Diskussion der systematischen Stellung dieser Fremdorganismen Abstand genommen werden.

### (D) Inkorporierte Organismen

Sowohl in cerioiden (*Favosites styriacus*) als auch in coenenchymalen Korallen (*Pachycanalicula barrandei*) können innerhalb der Coralliten Ostracodencarapaces auftreten (Taf. 4, Fig. 3,4).

Analoge Phänomene beschrieb kürzlich HLADIL (1994) an *Favosites goldfussi* und *Heliolites 'intermedius'* aus der Tschechischen Republik (Eifelium/Givetium-Übergangsbereich nahe Koneprusy).

Die "verschluckten" Ostracoden weisen durchwegs sparitische Füllungen auf, (mikritische) Sedimentpartikel sind nicht inkorporiert (vergl. Taf. 4, Fig. 3,4). Das legt den Schluß nahe, daß die Ostracoden wohl lebend die Polypen, möglicherweise sogar in vivo das Innere der Polypen erreicht haben.

### (E) Wachstumsanomalien

In einem Querschnitt durch einen Stock von "*Heliolites repletus*" (UGP 602) zeigen drei Coralliten Wachstumsanomalien, ebenso das unmittelbar angrenzende Coenenchym (Taf. 5, Fig. 1-4). Die betroffenen Skelettareale sind gegenüber dem übrigen Corallum deutlich dunkler. Die coenenchymalen Tubuli im betroffenen Bereich weichen sowohl in ihrer geometrischen Konzeption (unregelmäßige Begrenzungen mit z.T. dornenartigen Auswüchsen) als auch in ihrer verstärkten Wandbildung vom Normalbau ab. Den Coralliten im Durchmesser den "gesunden" gegenüber gleich, fehlt eine Wand: mit einem diffusen Rand (aufgelöste ursprüngliche Theca?) wird der Übergang in die Tubuli markiert.

Die Verursacher dieser Phänomene sind nicht dokumentiert.

## Überlegungen zur Physiologie der Favositida und Heliolitida

Die Eingliederung der Tabulata, zumindest aber einige ihrer Ordnungen, bzw. Familien in die Klasse der Zoantharia, ist nicht unumstritten. Daß diese Diskussion nun schon seit einigen Jahrzehnten anhält (KIRKPATRICK 1912, HARTMAN & GOREAU 1975, FLÜGEL 1976, STEL 1978, KAZMIERCZACK 1984, 1989, 1991, 1993, 1994, u.a.) liegt in zwei Tatsachen begründet. Zum einen faßten MILNE-EDWARDS & HAIME (1849) Tabulata sehr phänologisch variativer Formen zur Subordnung Zoantharia (man denke an die Unterschiede zwischen *Aulopora*, *Cladochonus*, *Cleistopora*, *Favosites*, *Halysites*, *Heliolites*, *Syringopora*, *Thamnopora*) zusammen, die lediglich durch die Charakteristika der Koloniebildung, der Ausbildung von Tabulae und eines rudimentären Septalapparates Gemeinsamkeiten aufweisen. Zum anderen sind, wie bei vielen fossilen Organismengruppen, die keine direkten Nachkommen haben, die Weichkörper tabulater Korallen - von einer einzigen Ausnahme abgesehen (COPPER 1985, COPPER & PLUSQUELLEC 1993) - unbekannt.

Gleichgültig, ob man in den Tabulata das Skelett von Korallen oder "Sclerospongien" sehen mag, kommt den Untersuchungen von Reaktionen auf oben beleuchtete Störfaktoren eine bedeutende Rolle zu. Sie liefern (indirekt) Beiträge zum physiologischen Verständnis des "Tabulaten-Tieres".

Die Existenz von Fremdkörpern (Sedimentpartikel, Pellets, Organismen) in tabulären Zwischenräumen der Coralliten gibt Denkanstöße betreffend das Management mit "aphysiologischem" Material. Das betrifft im besonderen die Beantwortung der Frage nach dem Vorgang der Abschottung des Fremdmaterials aus dem Gastralraum des Polypen. Damit verbunden sind Überlegungen, wie es zum Emporheben des Weichkörpers und zur anschließenden Tabulum-Bildung (WELLS 1969) kommt. Drei diesbezügliche Anschauungen stehen sich gegenüber: nach HILL (1936) soll durch Zugspannungen, die während des Septenwachstums entstehen, der Polypenkörper sporadisch (bzw. episodisch) angehoben worden sein. Die kontinuierlich erfolgende basale Skelettabscheidung produziert danach auf Niveaus, die Stillstandspositionen entsprechen, Tabulae. Demgegenüber vertrat WEDEKIND (1937) die Auffassung, daß der Weichkörper in der Corallitenröhre durch zeitweise zustandekommende atmosphärische oder hydrostatische Drucke vom Basalskelett gelöst und angehoben wurde. Ohne auf einen "Hebungsmechanismus" zurückgreifen zu müssen, versucht MATTHEI (1914) durch Einfaltung der Rumpfwand, die zur blindenartigen Abschnürung des Weichkörpers führt, die Tabulum-Bildung zu erklären.

Alle drei Vorstellungen blieben nicht ohne Diskussion (z.B. WELLS 1963, SCHOUPPÉ & STACUL 1966, WELLS 1966, 1969, SCHOUPPÉ & OEKENTORP 1974, WEYER 1972, 1973, FLÜGEL 1975 etc.). Die erste der genannten Vorstellungen ist auf die vorliegenden Fälle nicht anwendbar, da einige Coralliten nicht einmal Ansätze von Septalspinulae aufweisen. Die letztgenannte Vorstellung dagegen könnte gut die inkorporierten Fremdkörper erklären (vgl. auch WEYER 1972), andernfalls müßten wohl diese "mitgeschleppt" werden und, bei entsprechender Konzentration sich letal für die Polypen auswirken.

HLADIL (1994) sprach sich jüngst bei der Deutung "verschluckter Ostracoden" für eine kombinierte Alternative aus der HILL'schen Vorstellung (Emporheben des Polypen und der Sekretion von Skeletthorizontalelementen von der alten Basalscheibe) und einem "kontrollierten Öffnungsvorgang" der Fußscheibe aus. Damit sollen, besonders durch das letztgenannte Postulat, sowohl die "sklerenchymatische Anlagerung" an die Ostracodengehäuse als auch die dachartig ausgebildeten Tabulae über den Einschlüssen erklärbar werden.

Die vorliegenden Exemplare mit Fremdkörper-Einschlüssen machen diese Annahme nicht zwingend notwendig. Die Deponierung unliebsamer Ballaststoffe durch eine "kontrollierte Öffnung" der Fußscheibe kann kaum die Art und Struktur der Pellets-angereicherten Abschnitte der Korallen erklären. Die mit Pellets teilweise dicht gepackten Intertabularräume suggerieren vielmehr einen



Mechanismus des Irisblenden-artigen Modus des Tabulum-Einbaues: damit wird der Fremdkörper-freie "Randsaum" (vgl. Taf. 2, Fig. 1,2) erklärbar.

## Fundorthinweise zum beschriebenen Material

*Favosites* sp. mit kugeligem Corallum: Barrandeikalk, St. Pankrazen: Straßenprofil (HUBMANN 1993, HUBMANN & HASENHÜTTL 1995); UGP 3024

*Favosites* cf. *styriacus* mit Wachstumsreaktionen auf Sedimentbelastung: Barrandeikalk, Grabenwarterkogel Osthang nahe St. Pankrazen; UGP 3025

„*Favosites*“ cf. *radiciformis* mit *Helicosalpinx asturiana* (hier auch: "Verjüngung" der Kolonie): Barrandeikalk, St. Pankrazen: Straßenprofil (HUBMANN 1991); UGP 3005

*Favosites styriacus* mit eingeschlossenen Pellets: Barrandeikalk, Grabenwarterkogel Osthang nahe St. Pankrazen; UGP 3026

*Favosites styriacus* mit "verschluckten" Ostracoden: Barrandeikalk, Grabenwarterkogel Osthang nahe St. Pankrazen; UGP 3027

*Pachy canalicula barrandei* mit Regenerationserscheinungen: Barrandeikalk, Gaisbergsattel, UGP 3006

*Pachy canalicula barrandei* mit "density banding": Barrandeikalk, Mühlberg Südhang, (FLÜGEL 1956); UGP 578

*Pachy canalicula barrandei* mit "verschluckten" Ostracoden: Barrandeikalk, Forstweg Attems/ Frauenkogel bei Thal; UGP 3028

"*Heliolites repletus*" mit trichomalen Parasiten und Wachstumsanomalien der Coralliten: ? Tyrnauergraben (FLÜGEL 1956); UGP 602

## Dank

Die Arbeit wurde im Rahmen des Projektes 5247 des Jubiläumsfonds der Österreichischen Nationalbank durchgeführt. Für Aufsammlungen sei den Herren H. HÍDEN und G. MÁRZENDORFER gedankt.

## Literatur

- ANTONIUS, A.: Pathologic syndroms on reef corals: a review. - Publ. Serv. Géol. Lux., 29, 161-169, 2 Abb., Luxembourg 1995.
- BLAINVILLE, M.H.D.: Mémoires sur les Bélemnites. - Suppl., 136 S., 5 Taf., Paris (F.G. Levrault) 1827.
- BONDARENKO, O.B.: Sistema Geliolitoidej. - Moskovskoe obscestva ispytatelej prirody, 205 S., 40 Abb., 48 Taf., Moskva 1992.
- CHENG, Y.M.: Über einen Goniatiten-Fund in einer devonischen Koralle. - Münster. Forsch. Geol. Paläont., 14, 49-56, 3 Abb., Münster 1969.
- COPPER, P.: Fossilized polyps in 430-Mry-old Favosites corals. - Nature, 316, 6024, 142-144, 1 Abb., London 1985.
- COPPER, P. & Y. PLUSQUELLEC: Ultrastructure of the walls, tabulae and "polyps" in Early Silurian Favosites from Anticosti Island, Canada. - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 164, 301-308, 5 Abb., Frankfurt am Main 1993.
- CREER, K.M.: On a Tentative Correlation between Changes in the Geomagnetic Polarity Bias and Reversal Frequency and the Earth's Rotation through Phanerozoic Time. - In: ROSENBERG, G.D. & S.K. RUNCORN (Hrsg.): Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation, 293-317, 9 Abb., 4 Tab., London, etc. (Wiley) 1974.
- DANA, J.G.: "Zoophytes". - In: United States exploring expedition during the years 1838-1842 under the command of Charles WILKES, V.S.N.- X + 1-740, 61 Taf. (Atlas), Washington 1846-1849.
- D'ORBIGNY, A.: Paléontologie française. Description des mollusques et rayonnés fossiles: Terrains Jurassiques. - 1, Céphalopodes. - 624 S., 234 Taf. (Atlas), Paris 1842.
- DUBATOLOV, W. N.: Nekotorye biologiceskie osobennos koralloj Tabulata y Heliolitoidea. - Drevnie Cnidaria I (Sokolov, B. S., Hrsg.). Nauka, 71-80, 4 Abb., Novosibirsk 1975.
- DUVAL-JOUVE, J.: Bélemnites des Terrains crétacés inférieurs des environs de Castellane (Basse-Alpes). - Acad. Sciences, 30, Paris 1841.
- ETTER, W.: Palökologie. - 294 S., Basel-Boston-Berlin (Birkhäuser) 1994.
- FLÜGEL, H.: Revision der ostalpinen Heliolitina. - Mitt. Mus. Bergb. Graz, 17, 55-102, 4 Abb., 4 Taf., Graz 1956.
- FLÜGEL, H.W.: Skelettentwicklung, Ontogenie und Funktionsmorphologie rugoser Korallen. - Paläont. Z., 49, 407-431, 10 Abb., Stuttgart 1975.
- FLÜGEL, H.W.: Ein Spongienmodell für die Favositidae. - Lethaia, 9, 405-419, 3 Abb., Oslo 1976.
- FLÜGEL, H.W. & B. HUBMANN: Anthozoa palaeozoica: Rugosa. - Catalogus Fossilium Austriae, Heft IVc/1a, 1-141, 3 Fig., 3 Tab., Wien (Österreichische Akademie der Wissenschaften) 1994.
- FLÜGEL, H.W. & B. HUBMANN: Paläozoische Korallen Österreichs: eine Bestandsaufnahme im Rahmen des "Catalogus Fossilium Austriae". - Vortragskurzf. ÖPG/IGP-KFUG, S. 8, Graz 1995.

- FRAAS, O.: [Kleinere Paläontologische Mittheilungen.] Ueber das Verwachsen zweier Belemniten. - Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 15, 127-128, Taf. 2, Württemberg 1859.
- FRECH, F.: Die Korallenfauna des Oberdevons in Deutschland. - Z. dt. geol. Ges., 37, 21-130, 11 Taf., Berlin 1885.
- HARTMAN, W. & T.F. GOREAU: A Pacific tabulate sponge, living representative of a new order of sclerosponges. - Postilla, 167, 3-14, New Haven 1975.
- HILL, D.: The British Silurian Rugose Corals with Acanthine Septa. - Phil. Transact., r. Soc. London, (B), 226, 189-217, 35 Abb., Taf. 29, 30, London 1936.
- HLADIL, J.: Ostracodes swallowed by Paleozoic corals ?- Lethaia, 26, 313-317, 4 Abb., Oslo 1994.
- HUBBARD, J.A.E.B.: Sediment-shifting experiments: A guide to functional behavior in colonial corals. - In: BOARDMAN, R.S., A.H. CHEETHAM & W.A. OLIVER (Hrsg.): Animal Colonies. - 31-42, 5 Abb., Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross) 1973.
- HUBBARD, J.A.E.B. & Y.P. POCOCK: Sediment rejection by recent scleractinian corals: a key to palaeo-environmental reconstruction. - Geol. Rdsch., 61, 598-626, 10 Abb., 1 Tab., Stuttgart 1972.
- HUBMANN, B.: Alveolitidae, Heliolitidae und *Helicosalpinx* aus den Barrandeikalken (Eifelium) des Grazer Devons. - Jb. Geol. B.-A., 134/1, 37-51, 5 Abb., 3 Taf., Wien 1991.
- HUBMANN, B.: Ablagerungsraum, Mikrofazies und Paläoökologie der Barrandeikalk-Formation (Eifelium) des Grazer Paläozoikums. - Jb. Geol. B.-A., 136/2, 393-461, 37 Abb., 5 Tab., 2 Taf., Wien 1993.
- HUBMANN, B.: Anthozoa palaeozoica: Tabulata (inklusive Chaetetida und Heliolitida). - Catalogus Fossilium Austriae, Heft IVc/1b, 111 S., 4 Abb., Wien (Österreichische Akademie der Wissenschaften) 1995.
- HUBMANN, B. & C. HASENHÜTTL: Zur Entwicklung der hohen Deckengruppe des Grazer Paläozoikums. Exkursionspunkte zu ausgewählten Profilen. - Exkursions-Führer 2. Tagung ÖPG, 1-43, 13 Abb., Graz 1995.
- IVEN, Ch.: Alveolitiden und Heliolitiden aus dem Mittel- und Oberdevon des Bergischen Landes (Rheinisches Schiefergebirge). - Palaeontogr., Abt. A, 167/4-6, 121-179, 29 Abb., 4 Tab., Taf. 1-15, Stuttgart 1980.
- KAZMIERCZACK, J.: Favositid tabulates: evidence for poriferan affinity. - Science, 225, 835-837, Washington 1984.
- KAZMIERCZACK, J.: Halysitid tabulates: sponges in coral's clothing. - Lethaia, 22, 195-205, Oslo 1989.
- KAZMIERCZACK, J.: Further Evidence for Poriferan Affinities of Favositids. - In: REITNER, J. & H. KEUPP (Hrsg.): Fossil and Recent Sponges, 212-223, Berlin (Springer) 1991.
- KAZMIERCZACK, J.: Sclerite-bearing alveolitid favositids from the Devonian of central Poland. - Paläont. Z., 67, 27-44, 7 Abb., Stuttgart 1993.

- KAZMIERCZACK, J.: Confirmation of the poriferan status of favositid tabulates. - Acta Palaeont. Polonica, 39/3, 233-245, 4 Abb., Warszawa 1994.
- KIRKPATRIK, R.: *Merlia normanni* and its relation to certain Palaeozoic fossils. - Nature, 89, 502-503, London 1912.
- LECOMPTE, M.: Die Riffe im Devon der Ardennen und ihre Bildungsbedingungen. - Geol. et Palaeontol., 4, 25-71, 20 Abb., 3 Tab., 3 Taf., Marburg 1970.
- LINDSTRÖM, G.: Remarks on the Heliolitidae. - K. Svensk. Vet. Akad. Handl., 32/2, 1-140, 12 Taf., Stockholm 1899.
- MATTHEI, G.: A revision of the recent colonial Astracidae possessing distinct corallites. - Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, Zool., 17, 1-140, 38 Taf., London 1914.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J.: Mémoire sur les polypiers appartenant aux groupes naturels des Zoanthaires perforés et des Zoanthaires tabulés. - C. R. Acad. Sci. Paris, 29, 257-263, Paris 1849.
- OEKENTORP, K.: Kommensialismus bei Favositiden. - Münster. Forsch. Geol. Paläont., 12, 165-217, 10 Abb., Taf. 13-16, Münster 1969.
- PANNELLA, G.: Palaeontological evidence on the Earth's rotational history since the Early Precambrian. - Astrophys. Space Sci., 16, 212-237, 4 Abb., 2 Tab., 6 Taf., Dordrecht 1972.
- PENECKE, K.A.: Ueber die Fauna und das Alter einiger paläozoischer Korallriffe der Ostalpen. - Zeitschr. deutsch. geol. Ges., 39, 267-276, Taf. 20, Berlin 1887.
- PENECKE, K.A.V.: Das Grazer Devon. - Jb. Geol. R.-A., 43, 567-616, Taf. 7-12, Wien 1894.
- QUENSTEDT, F.A.: Petrefactenkunde Deutschlands. - Die Cephalopoden. - 580 S., 36 Taf., Tübingen 1845 - 1849.
- SCHLÜTER, C.: Anthozoen des rheinischen Mittel-Devon. - Abh. geol. Specialkarte Preussen, 8/4, 259-465, 16 Taf., Berlin 1889.
- SCHOUPPE, A. & K. OEKENTORP: Morphogenese und Bau der Tabulata unter besonderer Berücksichtigung der Favositida. - Palaeontogr. A, 145, 79-194, 35 Abb., Taf. 9-18, Stuttgart 1974.
- SCHOUPPE, A. & P. STACUL: Morphogenese und Bau des Skelettes der Pterocorallia. - Palaeontogr. Suppl. 11, 186 S., 132 Abb., 8 Tab., 6 Taf., Stuttgart 1966.
- STEL, J. H.: The Paleozoic hardsubstrate trace fossil *Helicosalpinx*, *Chaetosalpinx* and *Torquaysalpinx*. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1976/12, 726-744, 13 Abb., Stuttgart 1976.
- STEL, J. H.: The Paleozoic hardsubstrate trace fossil *Helicosalpinx*, *Chaetosalpinx* and *Torquaysalpinx*. - In: STEL, J. H.: Studies of the palaeobiology of favositids. - Diss. Rijksuniv. Groningen, 175-194, 11 Abb., Groningen 1978.

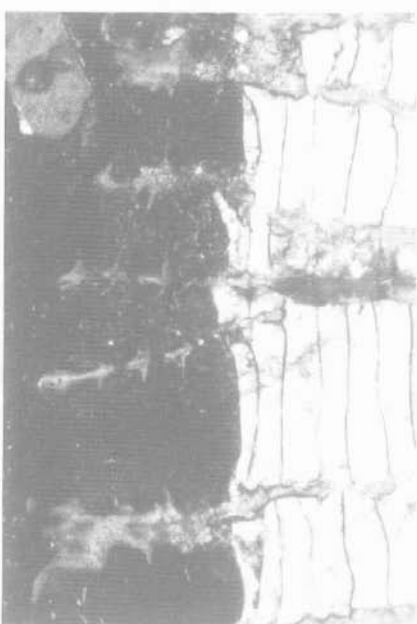
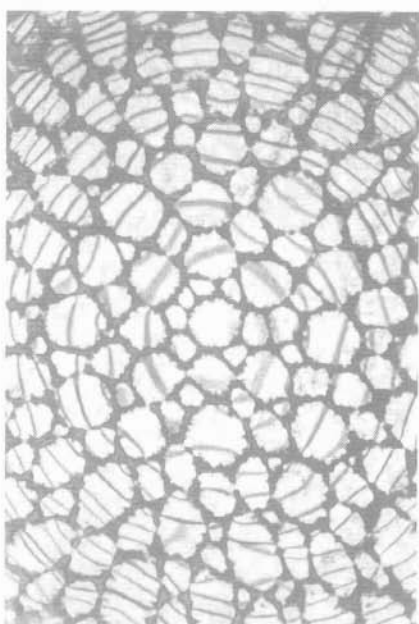
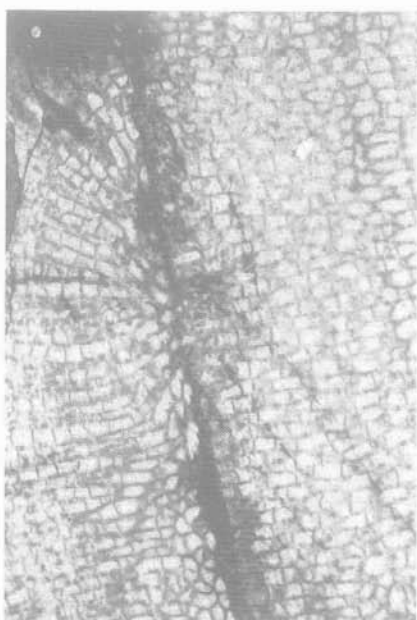
- STEL, J. H.: Growth and reproduction in the tabulate *Favosites forbesi* from the Silurian of Gotland. - In: STEL, J. H.: Studies of the palaeobiology of favositids. - Diss. Rijksuniv. Groningen, 160-174, 8 Abb., Groningen 1978.
- TSIEN, H.H.: Constructeurs de recifs devoniens: stromatoporoids, coraux tabuleux et rugeux et microorganismes. - In: GEISTER, J. & R. HERB (Hrsg.): Geologie et paleoecologie des recifs, 3ème Cycle Rom. Sci. Terre, 26, 1-21, 28 Abb., Bern 1984.
- WEDEKIND, R.: Einführung in die Grundlagen der historischen Geologie. 2. Mikrobiostratigraphie. Die Korallen- und Foraminiferenzeit. - 136 S., 35 Abb., 16 Taf., Stuttgart 1937.
- WELLS, J.W.: Coral growth and geochronometry. - Nature, 197, N. 4871, 948-950, 2 Abb., London 1963.
- WELLS, J.W.: On the Formation of Dissepiments in Zoantharian Corals. - Spec. Paper Geol. Soc. America, 87, S. 184, New York 1966.
- WELLS, J.W.: The Formation of Dissepiments in Zoantharian Corals. - In: CAMPBELL, K.S.W. (Hrsg.): Stratigraphy and Palaeontology. - 17-26, 1 Abb., 2 Taf., Canberra 1969.
- WEYER, D.: Zur Morphologie der Rugosa (Pterocorallia). - Geologie, 21, 710-737, 7 Abb., 2 Taf., Berlin 1972.
- WEYER, D.: Über den Ursprung der Calostylidae ZITTEL 1879 (Anthozoa Rugosa, Ordoviz, Silur). - Freiburger Forsch., C, 283, 23-87, 2 Abb., 15 Taf., Berlin 1973.
- WUNDT, G.: Ueber die Vertretung der Zone des *Ammonites transversarius* im schwäbischen weissen Jura. - Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 39, 148-165, 2 Abb., 1 Tab., Württemberg 1883.

Adresse des Autors:

Univ.-Doz.Dr.Bernhard HUBMANN, Institut für Geologie und Paläontologie der Karl-Franzens-Universität Graz, Heinrichstraße 26, A-8010 Graz

## Tafel 1

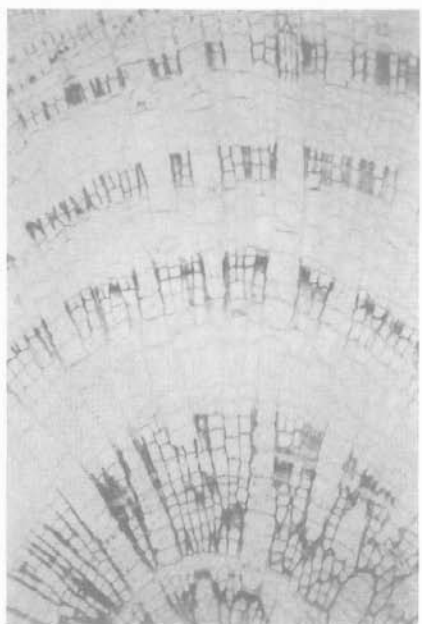
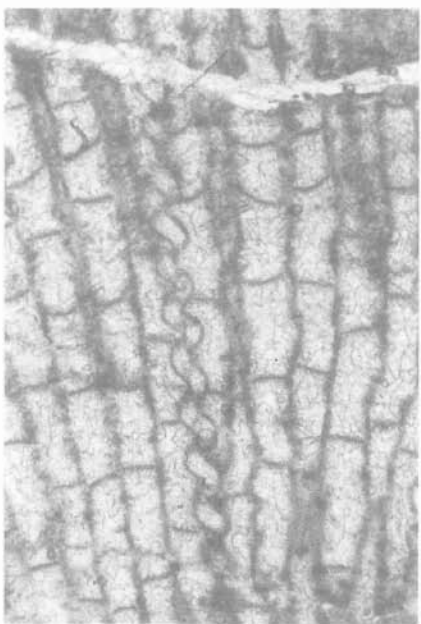
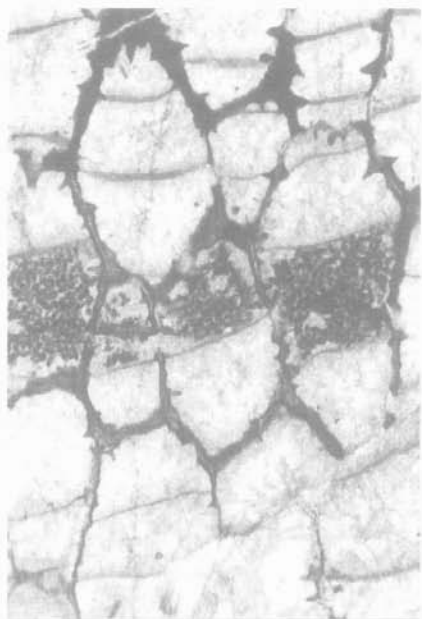
- Fig. 1: Globuläre Kolonie von *Favosites* sp. (UGP 3024); Zentrale Schnittlage durch das Corallum. Vergr.: 3,0 x; (unten links)
- Fig. 2: Durch Sediment verfüllte Korallitenröhren von *Favosites* sp. (UGP 3024) an der Kolonieoberfläche. Die Kolonie ging durch zu hohen Sedimenteintrag in das Habitat zu Grunde; man beachte die sedimentfreien Intertabularräume. Vergr.: 9,3 x; (unten rechts)
- Fig. 3: Kolonie-Regeneration von *Favosites* cf. *styriacus* (UGP 3025) durch periphere Sprossung. Vergr.: 9,3 x; (oben links)
- Fig. 4: Wiederherstellung einer Kolonie von „*Favosites*“ cf. *radiciformis* (UGP 3005) nach Wachstumsunterbrechung. Vergr.: 3,5 x; (oben rechts)



## Tafel 2

- Fig. 1: *Favosites styriacus* (UGP 3026). Drei mit (fecal) pellets gefüllte Coralliten im Querschnitt. Beachte die Fremdkörper-freien "Randsäume" (vgl. Text). Vergr.: 14,9 x; (oben links)
- Fig. 2: *Favosites styriacus* (UGP 3026). Drei mit (fecal) pellets gefüllte Coralliten im Längsschnitt. Man beachte die lückenlose Abschottung der Fremdkörper durch die Tabulae. Vergr.: 12,1x; (oben rechts)
- Fig. 3: Längsschnitt durch „*Favosites*“ cf. *radiciformis*. In Bildmitte der helicoidale Parasit (?) *Helicosalpinx asturiana* (UGP 3005). Vergr.: 16,7 x; (unten links)
- Fig. 4: Längsschnitt durch globuläres Corallum von *Pachycanalicula barrandei* (UGP 578) mit zyklomorphem "density banding". Vergr.: 2,4 x; (unten rechts)



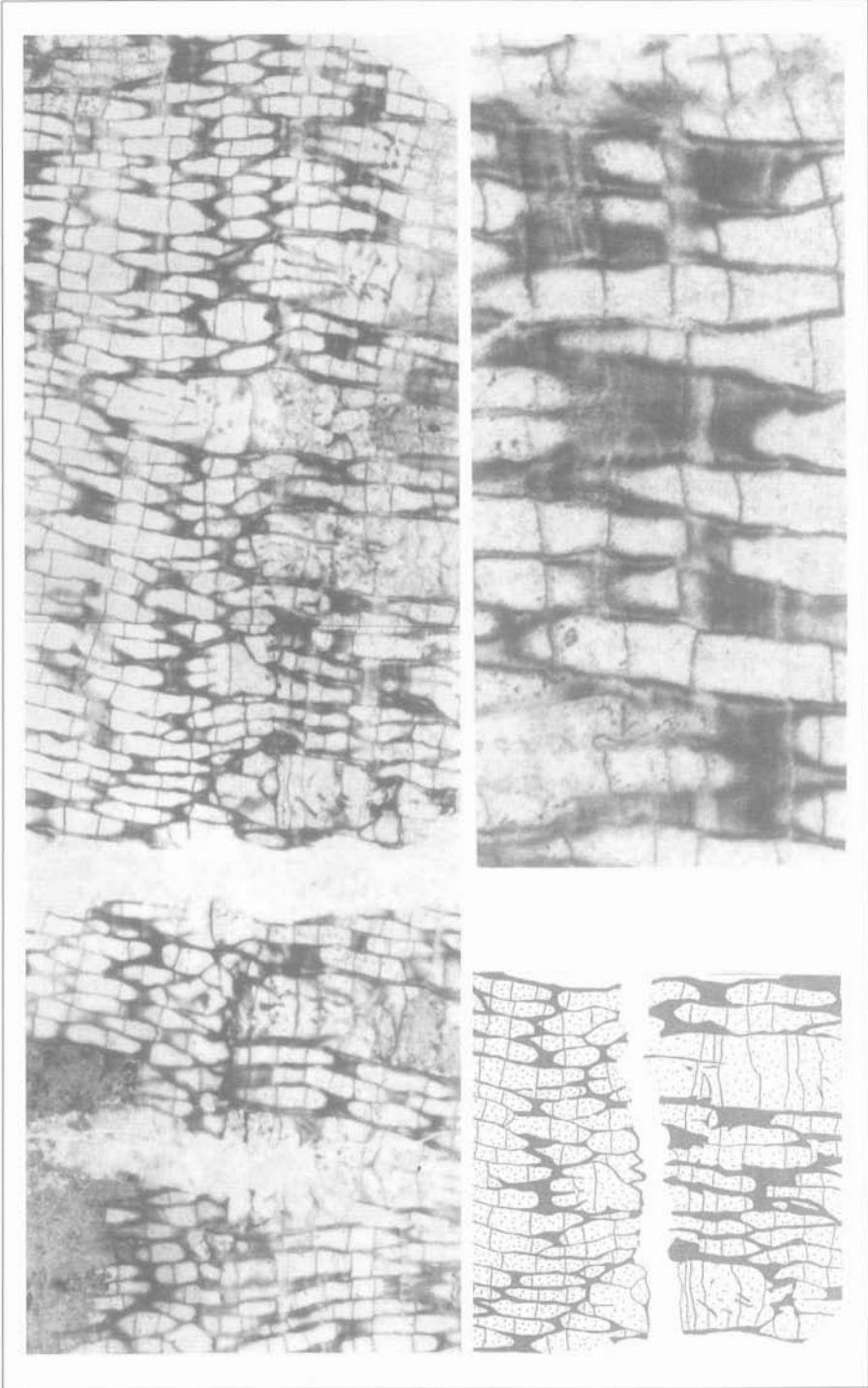


### Tafel 3

Fig. 1: Längsschnitt durch eine plattige Kolonie von *Pachycanalicula barrandei* (UGP 3006) mit Regeneration über bioerosivem (?) Relief; Vergr.: 5,8 x; (links); vgl. Detailzeichnung.

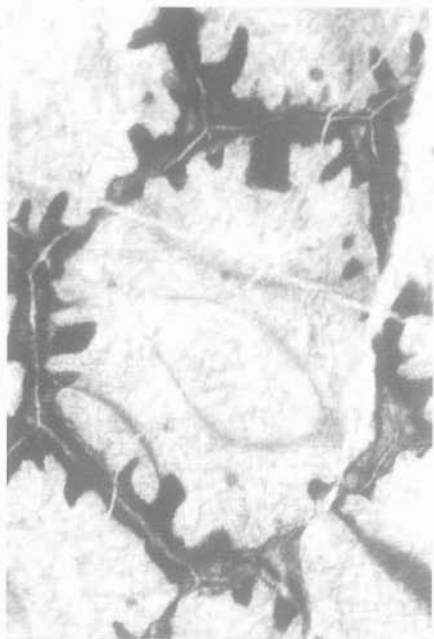
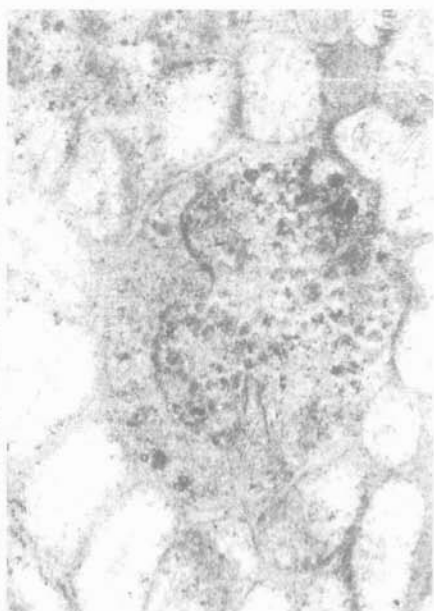
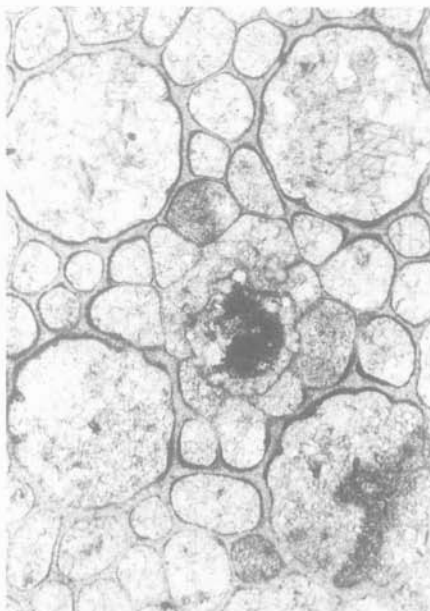
Fig. 2: Detailzeichnung von Fig. 1; (unten rechts)

Fig. 3: Hochauflösende Hell-Dunkel-Streifung vertikaler Skelettelemente (Detail aus Fig 1). Vergr.: 11,3 x, (oben rechts)



## Tafel 4

- Fig. 1: „*Heliolites repletus*“ (UGP 602) mit trichomalen Parasit im Corallit.  
Vergr.: 32,1 x; (unten links)
- Fig. 2: *Pachycanalicula barrandei* (UGP 578) mit parasitärem Organismus  
(Zentrum der Abbildung), der die normale Ausbildung eines Koralliten  
aus dem coenchymalen Gewebe vollständig blockierte. Vergr.: 19,1 x;  
(unten rechts)
- Fig. 3: *Favosites styriacus* (UGP 3027) mit "verschlucktem"  
Ostracodencarapax. Vergr.: 27,9 x; (oben links)
- Fig. 4: *Pachycanalicula barrandei* (UGP 3028) mit inkorporiertem Ostracoden.  
Vergr.: 31,9 x; (oben rechts)



## Tafel 5

Corallitenquerschnitte aus einer Kolonie von "*Heliolites repletus*" (UGP 602).  
Vergrößerungen jeweils 29,7 x

Fig. 1: Corallitenquerschnitt in "Normalausbildung"; (unten links)

Fig. 2-4: pathologische Corallitenquerschnitte

Fig. 2 (unten rechts)

Fig. 3 (oben links)

Fig. 4 (oben rechts)

