

Astogenese von
***Catenipora micropora* (WHITFIELD 1882),**
Coelenterata, Tabulata

Astogenesis of *Catenipora micropora* (WHITFIELD, 1882),
Coelenterata, Tabulata

von

Bernhard HUBMANN

mit 8 Abbildungen
with 8 figures

Schlüsselwörter:

Silur
Tabulata
Catenipora
Astogenese
Variabilität

Keywords:

Silurian
Tabulate corals
Catenipora
Astogenesis
Variability

Adresse des Autors:

Address of the author:

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

Inhalt

Zusammenfassung, Abstract	17
Einleitung	17
Korallum-Wachstum	
1. Entstehung	18
2. "Reifer" Skelettbau	19
3. Variabilität der Skelettelemente	20
Korallum-Aufbau	
1. Trendflächenanalyse	23
Schlußfolgerungen	26
Literatur	27

Contents

Abstract, Zusammenfassung	17
Introduction	17
Strategy of corallum growth	
1. Mode of corallum formation	18
2. The "mature" corallum	19
3. Variability of skeletal elements	20
Architecture of the corallum	
1. Trend surface analysis	23
Conclusions	26
References	27

Zusammenfassung

Der Wachstumsmodus des adulten Korallums von *Catenipora micropora* wird anhand einer Kolonie aus dem Llandoveryum NE-Irans (Region Shirgesht) dargestellt.

Die Untersuchung intraspezifischer Variabilitäten der Korallitengeometrien erbrachte, daß intraserielle Variabilitäten (Variabilität in der „Ebene“) nicht signifikant unterschiedlich von interseriellen Variabilitäten (Variabilität im „Raum“) sind. Biometrische Meßdatensets umfassen durch den gesamten adulten Stockbereich gleiche Spannbreiten; ältere Abschnitte haben allerdings exakter definierte Datenverteilungen als jüngere Abschnitte.

Größe und Geometrie der ringförmig aneinandergereihten Korallitenketten (Lacunen) werden als dem Einzelpolyp übergeordnete, genetisch determinierte Koprozesse aller am Lacunenaufbau beteiligter Polypen interpretiert.

Aus der Untersuchung geht hervor, daß **eine** Schnittlage in der Wachstumsebene und **eine** Schnittlage normal auf diese innerhalb des adulten Stockes für eine taxonomische Charakterisierung ausreicht.

Abstract

The mode of growth of the adult corallum of *Catenipora micropora* from the Llandoveryan of NE-Iran (Shirgesht area) is demonstrated.

The investigation of intraspecific variabilities of corallite geometries indicates, that intraserial variabilities (variability within a „plain“) are not significant different from interserial variabilities (variability in „space“). Biometric data sets show the same variability of dimensions throughout the entire adult part. Compared with younger parts of the colony the older ones show a better defined data range. Size and geometry of the ring shaped chains of corallites (lacunae) are interpreted as genetically determined co-processes of all corallites (polyps) forming a lacuna. This process is subordinated the simple polyp.

The investigation demonstrates that **one** section parallel and **one** vertical to the growth direction of the corallum is sufficient for taxonomic characterisation.

Einleitung

Zur Gattung *Catenipora* LAMARCK, 1816 (mittleres Ordoviciun bis oberes Silur; unterstes Devon?) werden Halysitidae vereinigt, die nur einen Typus von kettenförmig aneinandergereihten Korallitenröhren besitzen. Sie unterscheiden sich dadurch von Vertretern der Gattung *Halysites*, welche (zumeist alternie-

rende) Mikro- und Makrokoraliten aufweisen. Bedingt durch den einfachen Skelettbau sind Cateniporen relativ merkmalsarm. Zum morphologischen Inventar gehören neben der Form der Korallitenquerschnitte, der Ausbildung der Septalleisten (Spinulae) und Tabulae auch die Form der Korallitenketten, resp. Lacunen, sowie die Anzahl der zu Lacunen zusammengeschlossenen Koralliten (Abb.1). Diesen Merkmalen wird taxonomische Signifikanz zuerkannt.

Wie bei vielen tabulaten Korallen liegt die Artzuordnung, bzw. der Arttrennungsmodus zu einem beträchtlichen Teil im Vergleich quantitativer Daten genannter Skelettelemente. Ein einzig und allein auf Meßdaten taxonomisch „kritischer“ Skelettelemente beruhendes Modell kann aber erst nach vollständiger Kenntnis folgender Aspekte des Korallenstockbaues entwickelt werden:

- A) Einflüsse verschiedener Ökofaktoren auf taxonomisch „kritische“ Skelettmerkmale: **ökotypische Variabilität**
- B) Auswirkungen genetischer Unterschiede (u.a. Mutationen): **interspezifische Variabilität**
- C) Größe onto/astogenetischer Variationsbreiten: **Intraspezifische Variabilität**

Damit könnten taxonomische Abgrenzungen objektiviert werden, indem (subjektiv-) individuelle Beschreibungen durch reproduzierbare Zahlen (biometrische Daten) ersetzt werden. Einzelne Skelettelemente werden aber von verschiedenen Autoren in der systematischen Taxonomie äußerst unterschiedlich gewichtet. Als Beispiel sei die unterschiedliche Bewertung der Septalspinulae herausgegriffen: Während SINCLAIR (1955) „nonseptate“ Formen zum eigenständigen Genus *Quepora* vereinigt, messen andere Autoren (z.B.: NELSON 1963:55, KLAAMANN 1966:28-30, LAUB 1979: 289-290) dem Vorhandensein oder Fehlen von Spinulae in der Systematik weniger Bedeutung bei, da sie fehlende Septalbildungen nur als Ausdruck (schliffbedingter) sporadischer Insertion und/oder des Erhaltungszustandes werten. Dem Dilemma der unterschiedlichen Bewertungen skelettmorphologischer Phänomene könnte nur durch eine Revision der gesamten Unterfamilie Cateniporinae mit strikter Wertung taxonomischer Merkmale entgangen werden. Die Schwierigkeiten solch einer Arbeit liegen auf der Hand: zum einen sind cateniforme Korallen seit BROMELL (1728:412) bekannt und wurden weltweit bereits ab dem frühen 19. Jahrhundert gemeldet. Die frühen Beschreibungen sind meist sehr unexakt, Aufsammlungen verloren gegangen oder/und Fundpunkte nicht mehr eruierbar. Zum anderen könnte eine Revision nur dann sinnvoll ansetzen, wenn intrakoloniale Variationsbreiten bekannt wären. Die vorliegende Studie soll daher, ausgehend von Untersuchungen des Koloniewachs-

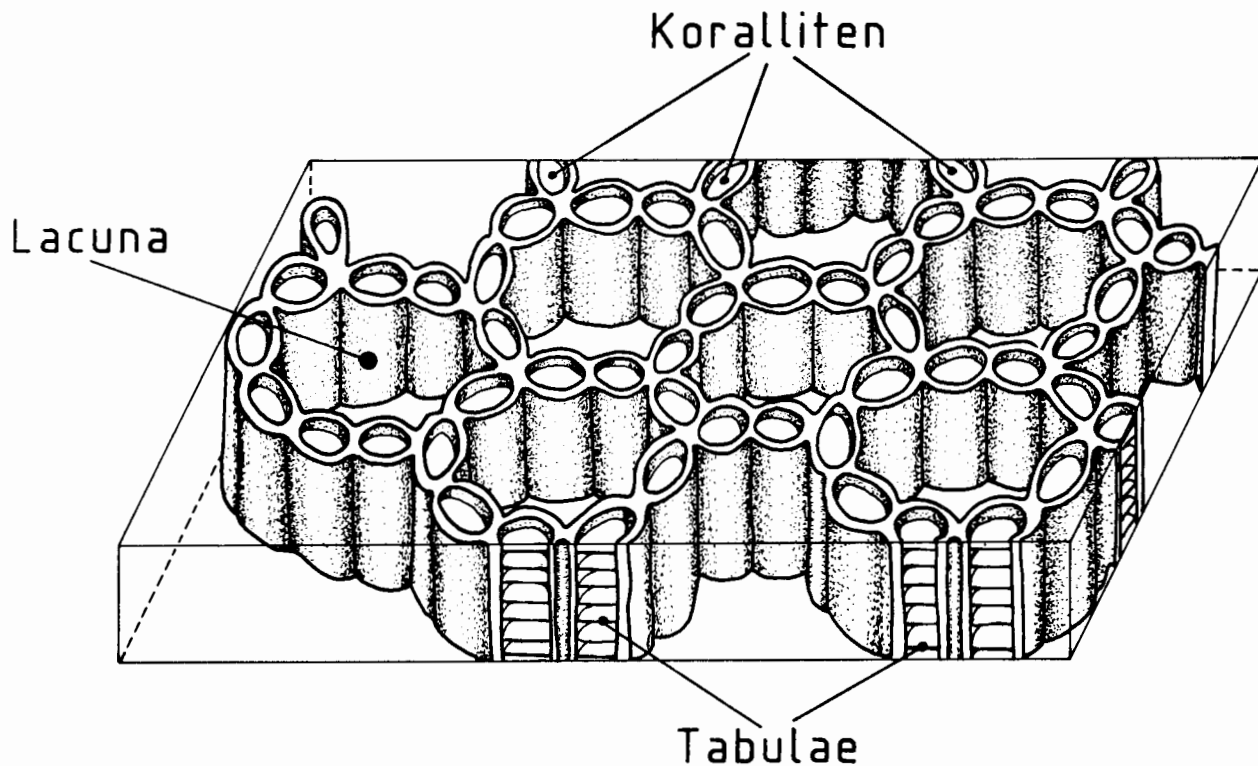


Abb. 1: Aufbau des Catenipora -Corallums mit Begriffen, die im Text verwendet werden.

Fig. 1: Architecture of a cateniporid corallum showing terms used in the text.

tumsmodus und **intraspezifischer** Variabilitäten verschiedener Skelettelemente „in Raum und Zeit“ der Astogenese eines Stockes von *Catenipora micropora* (WHITFIELD) Beiträge zum besseren Verständnis der „Biologie“ der Art erbringen. Zugleich stellt sie einen Vorschlag dar, nach welcher Arbeitsweise eine Revision der Gattung durchgeführt werden könnte. Die hier vorgelegten Ergebnisse wurden an einer Kolonie der Niur-Formation aus dem unteren Silur (Llando-verium) aus Shirghest/NE-Iran (siehe HUBMANN 1991) ermittelt.

Korallum-Wachstum

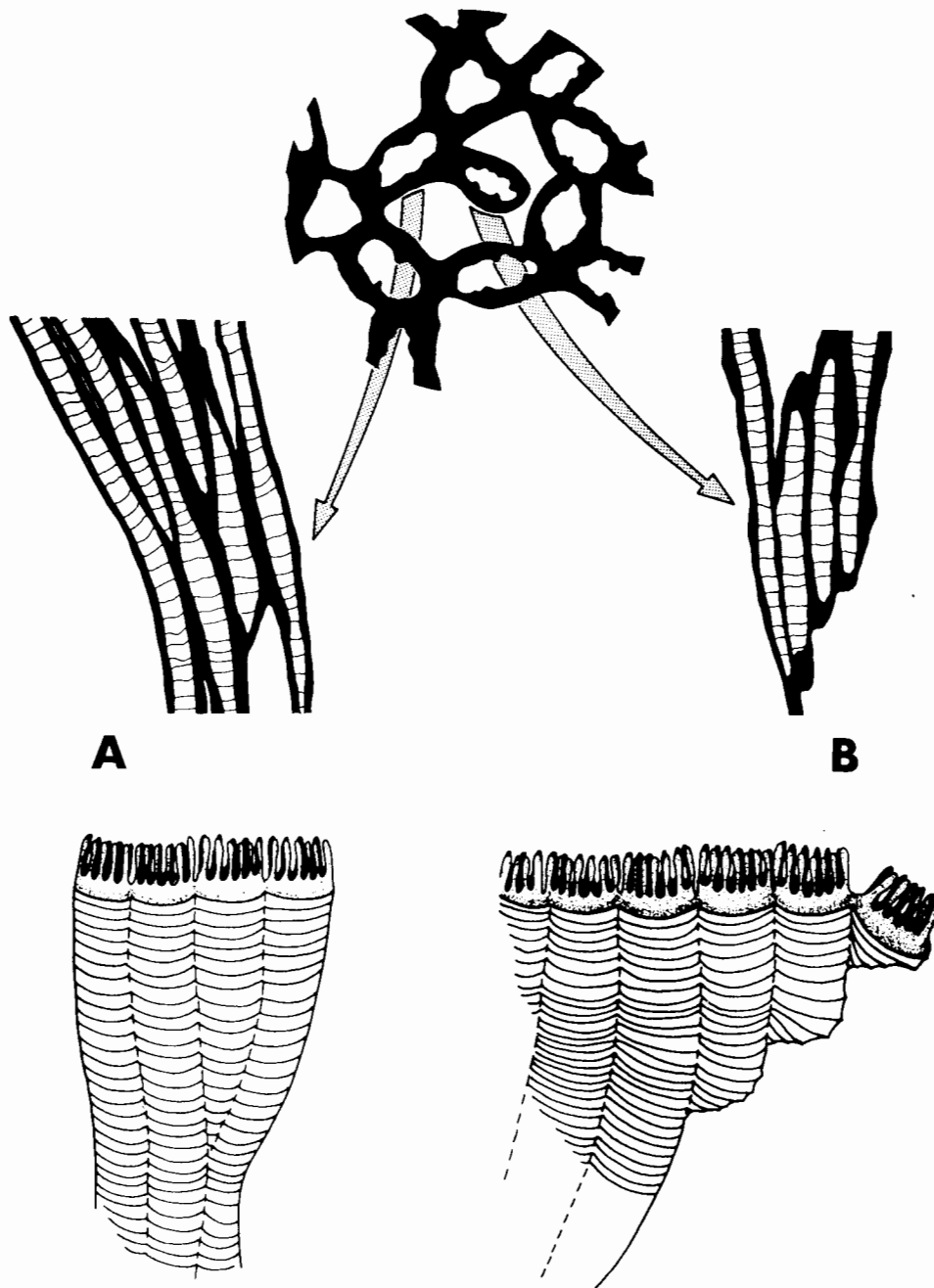
1. Entstehung

Die Koloniebildung tabulater Korallen wird allgemein in einer Kausalfolge, bestehend aus dem Festhaften einer Planula-Larve auf geeignetem Substrat, der Bildung eines Protokoralliten und der weiteren Knospung von Hysterokoralliten, welche sich zu einem Verband zusammenschließen, gesehen. Die größten intraspezifischen Unterschiede in Korallenstöcken ergeben sich im „Embryonalstadium“ der Kolonie. Ebenso treten in den initialen Wachstumsstadien von *Catenipora* ausgeprägter wirksame ontogenetisch und astogenetisch bedingte Variationen auf.

Für den Beginn der Koloniebildung werden derzeit zwei unterschiedliche initiale Entstehungsmechanismen diskutiert: ein mono- und ein polyplanulater Bildungsmodus.

Die monoplanulate Stockbildung folgt oben erwähnten Mechanismen. Charakteristisch ist die genetische Identität der Individuen (Polypen), welche durch den asexuellen Zuwachs vorgegeben wird.

Die polyplanulate Stockbildung von Cateniporen (LEE & NOBLE 1990) wird auf mehrere Planula-Larven, die nahezu synchron das Substrat besiedeln, zurückgeführt. Diese bilden eigenständige Protokoralliten, an denen (asexuell) Hysterokoralliten knospen. Auf diese Art entstehen anfänglich nur wenige Koralliten umfassende Ketten („incipient colonies“), welche sich durch interkoloniale Fusion zu Lacunen zusammenschließen. Die Frage ob nun „incipient colonies“ allogenetisch oder isogenetisch sind ist zur Zeit unbeantwortet (LEE & NOBLE 1990:185). Planula-Larven entstehen hauptsächlich sexuell, womit ein „allogenetisches Modell“ unterstützt wird. Es gibt bei rezenten Anthozoa aber auch die Form asexueller Planula-Produktion und somit - bei aktualistischem Vergleich - die Möglichkeit der Isogenetik von „incipient colonies“. Jedenfalls dürfte anzunehmen sein, daß im Falle der Allo-genetik nur genetisch ähnliche Planula-Larven Kolonien

**Abb. 2:**

Bimodale Sproßungsarten von Cateniporakoralliten im Querschnitt, Längsschnitt und in Weichkörper-Rekonstruktion
A ... interstitiale Sproßung
B ... periphere Sproßung

Fig. 2:

Interstitial (A) and peripheral (B) increase of cateniporid corallites in cross and longitudinal section

inizieren, die miteinander fusionieren können, da andernfalls Immunkräfte die Fusionsbereitschaft unterbinden würden.

Die Art der Kolonieentstehung (monoplanulat versus polyplanulat) hat signifikanten Einfluß auf frühe (nepiastische) Astogenesestadien. Dieser Einfluß zeigt sich vor allem im Zuwachsmodus von Hysterokoralliten und in der Bildung und Ausbildung der ersten Lacunen.

Bei polyplanulater Koloniebildung entstehen die ersten Lacunen durch interkoloniale Fusion der „incipient colonies“. In folgenden Wachstumsstadien treten diese zu Gunsten intrakolonialer Fusionen zurück. Aus ephibiastischen Stadien polyplanulater Kolonien sind nur noch intrakoloniale Fusionen bekannt, während in monoplanulaten Kolonien ausschließlich dieser Fusions-

typus schon ab dem initialen Koloniebildungsstadium beobachtbar ist.

Im Reifestadium, vermutlich sogar schon ab dem neastischen Astogenesestadium, welches relativ „früh“ einsetzt, sind daher keine morphologischen Unterschiede zwischen Stöcken der jeweiligen Koloniebildungsformen erkennbar (LEE & NOBLE 1990). Es erschien daher vorteilhaft die Untersuchung des Skelettbau von *Catenipora micropora* auf reife (adulte) Stockabschnitte zu fokussieren.

2. „Reifer“ Skelettbau

Der charakteristische Zusammenschluß von Koralliten zu Lacunen und somit die Möglichkeit der flächenhaften horizontalen Skelettentwicklung erfolgt durch

ein Wechselspiel von zwei Sprossungsarten (Abb. 2) der Koralliten (BUEHLER 1955, HAMADA 1957, STASINSKA 1967, 1980, WEBBY 1975): Innerhalb benachbarter Autokoralliten schalten sich neue Hysterokoralliten durch interstitiale Knospung (= Zwischenknospung sensu KOCH 1883) ein und vergrößern somit die Längenausdehnung von Lacunenseiten („ranks“). Neue Lacunenseiten entstehen durch periphere Sprossung. Beide Sprossungsarten sind dadurch charakterisiert, daß neu gewachsene Koralliten äußerst rasch den artspezifischen Durchmesser erreichen (u.a.: BUEHLER 1955:11). Damit wird sehr schneller horizontaler Größenzuwachs in bezug auf die Vertikalausdehnung der Kolonie erreicht.

Horizontales Skelettwachstum geht über den gesamten Stock hinweg isochron vor sich. Lacunenseiten werden intermural (durch interstitiale Hysterokorallitenknospung) bis zu einer bestimmten Ausdehnung vergrößert. Ist die vermutlich artspezifisch determinierte „kritische Größe“ erreicht, sproßt von einer Lacunenseite eine Korallitenreihe in die Lacuna vor, welche diese durch Fusion mit der Gegenseite abteilt. Nach diesem Modus entstehen aus einer Mutterlacuna zwei Tochterlacunen. An *Catenipora micropora* können auch drei oder mehrere Tochterlacunen fast zugleich entstehen, wenn die abteilende Korallitenreihe sich gabelt (Abb. 3B). Neu entstandene Tochterlacunen expandieren ebenfalls nach den beschriebenen Prinzipien. Dadurch divergieren während des Stockwachstums Koralliten zentrifugal auseinander. Dementsprechend haben ältere Koralliten marginale Positionen im Korallum, während jüngere Koralliten in den zentraleren Stockbereichen zu finden sind (Abb. 3).

Zufolge unterschiedlicher Wachstumsgeschwindigkeiten von Lacunenseiten und Neigungsänderungen einzelner Korallitenverbände kommt es zu geringen Rotationsbewegungen der Korallitenketten (Abb. 4).

3. Variabilität der Skelettelemente

Zur Variabilitätsuntersuchung von *C. micropora* wurden folgende Parameter herangezogen: Korallitenquerschnitte, davon lange Achse (L) und kurze Achse (l); Tabulae-Abstände, Lacunenflächen (= Fläche innerhalb der Korallitenketten) und Lacunenachsen, davon ebenfalls die langen Achsen (L') und die kurzen Achsen (l').

In Hinblick auf die Untersuchung, ob l/L -, bzw. l'/L' -Indices für die Koralliten und Lacunen innerhalb der untersuchten Querschnitte konstant bleiben, und/oder ob bei jeweils steigender Achsenlänge (L, L' bzw. l, l') diese Verhältnisse zu- oder abnehmen, wurden Verhältniswerte entsprechender Datensets ermittelt.

Um die Variabilität „in der Zeit“ des Korallenstock-

Wachstums zu erfassen („interserielle Variabilität“) wurden Daten einzelner Serienschritte betreffend Streuung, Schwankungsbreite, Datenhäufigkeitsverteilung, etc. („intraserielle Variabilität“) untereinander verglichen.

In Abständen von 3 mm wurden durch eine Stockhälfte in 8 Niveaus Querschnitte, durch die andere Hälfte ebenfalls Serienschritte im Längsschnitt des adulten Stockbereiches untersucht. Insgesamt kamen 19 Schnitte der etwa 120 x 100 x 75 mm großen Kolonie zur Untersuchung.

Um Verfälschungen von Datensets durch Schnittlageneffekte ausschalten zu können, wurde strikte versucht Querschnitte normal auf die Wachstumsrichtung zu bekommen. Als sensibler Marker für Abweichungen von idealen Schnittlagen erwiesen sich Korallitenwände. Wandstärken (0,2 mm) von *C. micropora* sind für den gesamten Stock als (nahezu) konstant zu betrachten. Änderungen ihrer Dimensionen von der üblichen Stärke alarmierten mögliche Abweichungen von optimalen Querschnittslagen.

a) intraserielle Variabilität

Korallitenquerschnitte

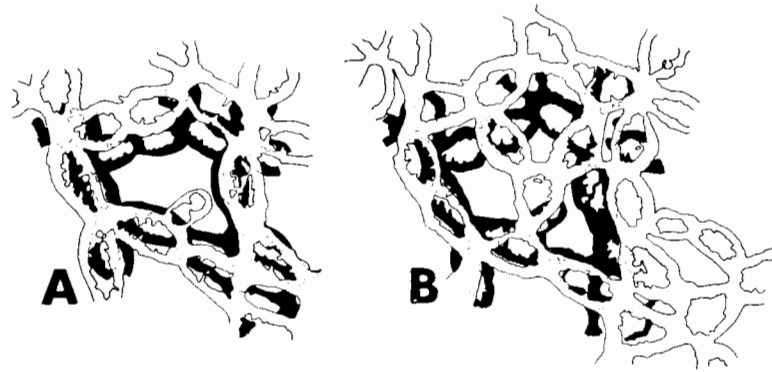
Die langen Achsen der elliptischen Korallitenquerschnitte messen 0,583 mm bis 1,458 mm (Minimalwert im Serienschritt 6, Maximalwert im Schnitt 7), kurze Korallitenquerschnittachsen liegen im Intervall von 0,292 mm und 0,833 mm (Abb. 5). Der Mittelwert aus insgesamt 1200 Messungen beträgt für lange Achsen 0,982 mm, für die kurze Achsen 0,481 mm. Verhältnisse der Querschnittsachsen (l/L -Index) zueinander liegen um 1:2; bei 1200 Messungen (Streuung zwischen 0,470 und 0,527) beträgt der Mittelwert 0,497. Bezogen auf die jeweiligen Mittelwerte sind die Standardabweichungen der Meßdaten für die langen und kurzen Korallitenquerschnittsachsen etwa gleich groß: sie liegt bei jeweils 150 Meßwerten in 8 Serienschritten zwischen 0,054 und 0,080 für die kurzen Achsen und zwischen 0,114 und 0,142 für die langen Achsen.

Weitgehend signifikante Korrelation besteht zwischen den kurzen Korallitenachsen und den Größenverhältnissen aus kurzen zu langen Korallitenquerschnittsachsen (l/L -Indices). Die Beziehungen langer Korallitenquerschnittsachsen zu den l/L -Indices zeigen, daß die Abnahme der l/L -Indices bei zunehmenden langen Achsen langsamer vor sich gehen. Koralliten mit rundlichen Querschnitten haben geringere Durchmesser als dies bei gelängt-elliptischen der Fall ist.

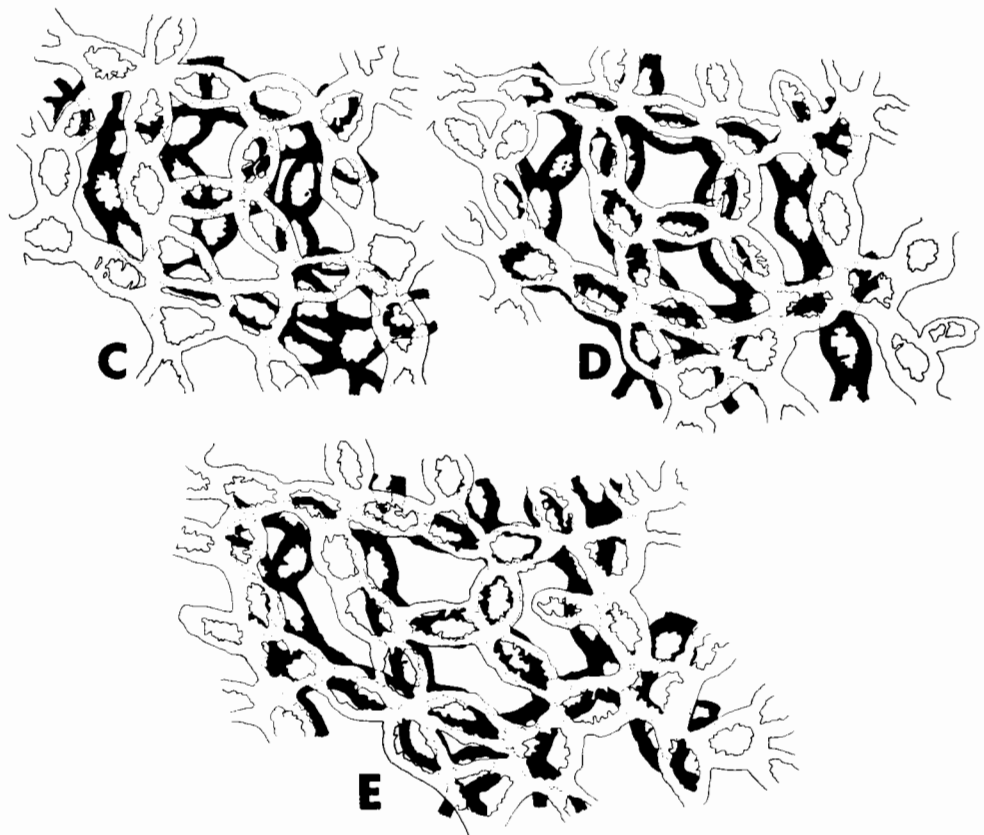
Die l/L -Indices schwanken zwischen 0,470 und 0,527, der Mittelwert (1200 Messungen) beträgt 0,497. Entsprechend der relativ geringen Streubreite (Standard-

Abb. 3:

Entwicklung einer Lacuna von *Catenipora micropora* in 3mm Intervallen. In Schwarz gehaltene Lacunengeometrien geben die jeweils darunterliegenden (älteren) Schnittniveaus an: in A werden Schnitt 1 und 2, in B Schnitt 2 und 3, etc. zur Darstellung gebracht.

**Fig. 3:**

Development of a lacuna of *Catenipora micropora* in intervals of 3mm. Geometries of lacunae coloured in black are referred to the previous sections.



abweichungen für die Serienschritte zwischen 0,076 und 0,104) sind stark gelängte Korallitenquerschnitte (Maximum mit $I/L = 0,29$ im Schnitt 5) und kreisförmige Querschnitte (Maximum mit $I/L = 0,94$ im Schnitt 8) untergeordnet vertreten.

Tabulae-Abstände

Tabulae von *Catenipora micropora* sind horizontal-eben, leicht konkav, selten auch gewellt. Ihr durchschnittlicher Abstand beträgt bei 500 Messungen 1,0 mm. Der Minimalwert beträgt 0,33 mm, der Maximalwert 1,88 mm, beide Werte wurden im Schnitt 2 ermittelt.

In ontogenetisch älteren Stadien sind die Abstände nahezu konstant knapp über dem oben angegebenen Durchschnittswert, während sie in jüngeren Wachstumsstadien nur etwa ein Drittel jenes Wertes erreichen.

Lacunen

Drei bis 15 perlschnurartig aneinandergereihte Koralliten bilden rundlich-polygonale Lacunen. Mit einem

Häufigkeitswert von 73,53 % beträgt die Zahl von Koralliten pro Lacuna 6-8, der Mittelwert von 1598 untersuchten Lacunen beträgt 7,31 Koralliten pro Lacuna.

Lange Lacunenachsen schwanken zwischen 0,92 und 5,92 mm (Mittelwert von 320 Untersuchungen: $2,619 \pm 0,849$ mm), kurze Achsen schwanken zwischen 0,25 und 2,92 mm (Mittelwert: $1,46 \pm 0,471$ mm). Die Streubreiten beider Achsendimensionen sind innerhalb der untersuchten Schnittebenen äußerst groß (Standardabweichungen zwischen 0,691 und 1,086, bzw. 0,439 und 0,515).

b) interserielle Variabilität**Korallitenquerschnitte**

Die Schwankungsbreiten der Dimensionen langer Korallitenachsen sind in allen Serienschrittebenen nahezu identisch. Ebenso unterliegen Mittelwerte langer Korallitenachsen bezogen auf den benachbarten Schnitt (1/2, 2/3, 3/4, etc.) nur geringen Schwankungen: ent-

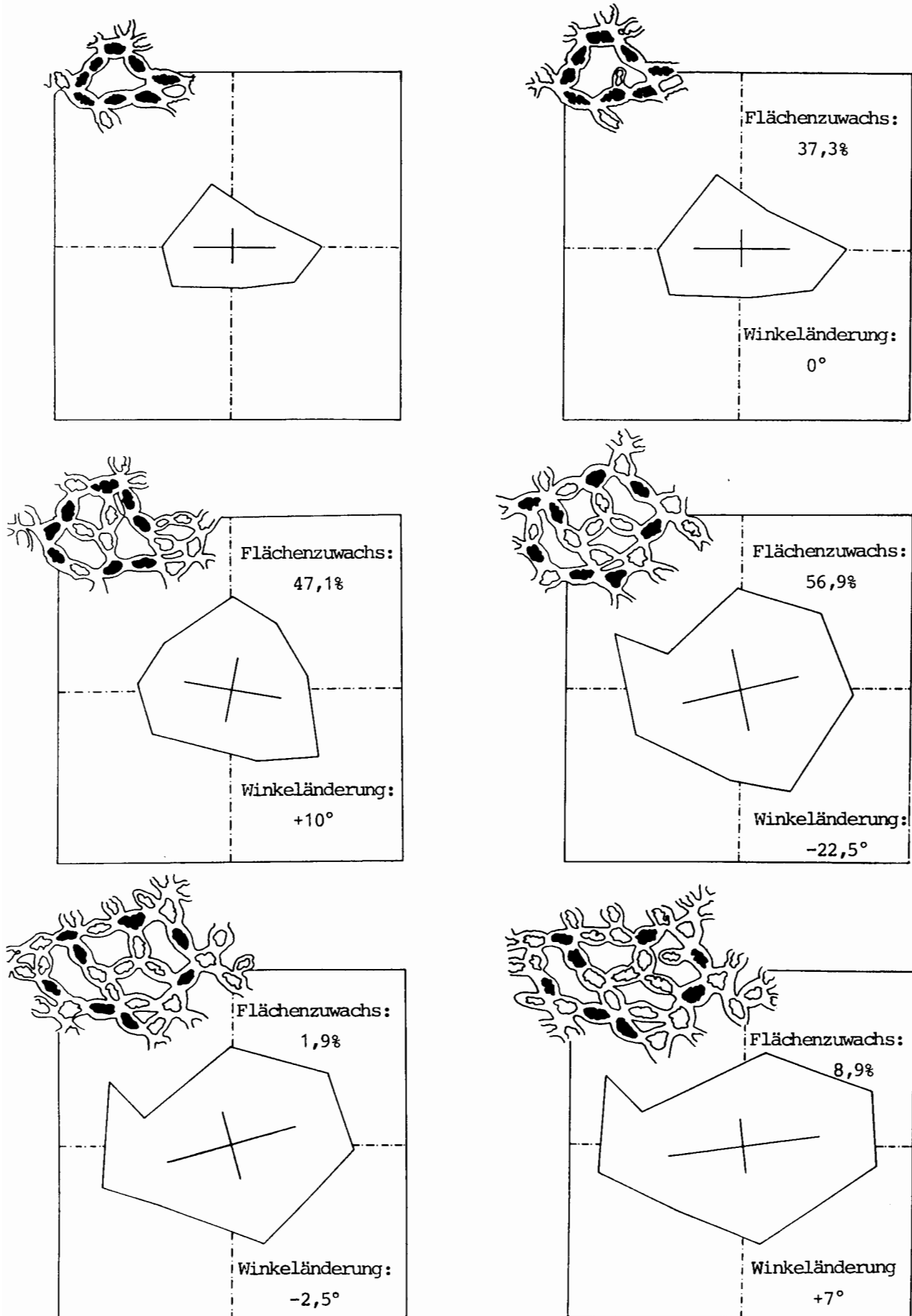


Abb. 4: Darstellung von ursprünglich zu einer Lacuna gehörenden Koralliten (schwarz) im Laufe der Astogenese. Flächenzuwächse auf Korallitenquerschnittsmittelpunkte der vorhergehenden Schnittniveaus bezogen. Änderungen der Achsen der Lacunengeometrien in Winkelbeträgen auf jeweils vorherige Schnittebene bezogen.

Fig. 4: Diverging corallites (black coloured) during astogenesis.

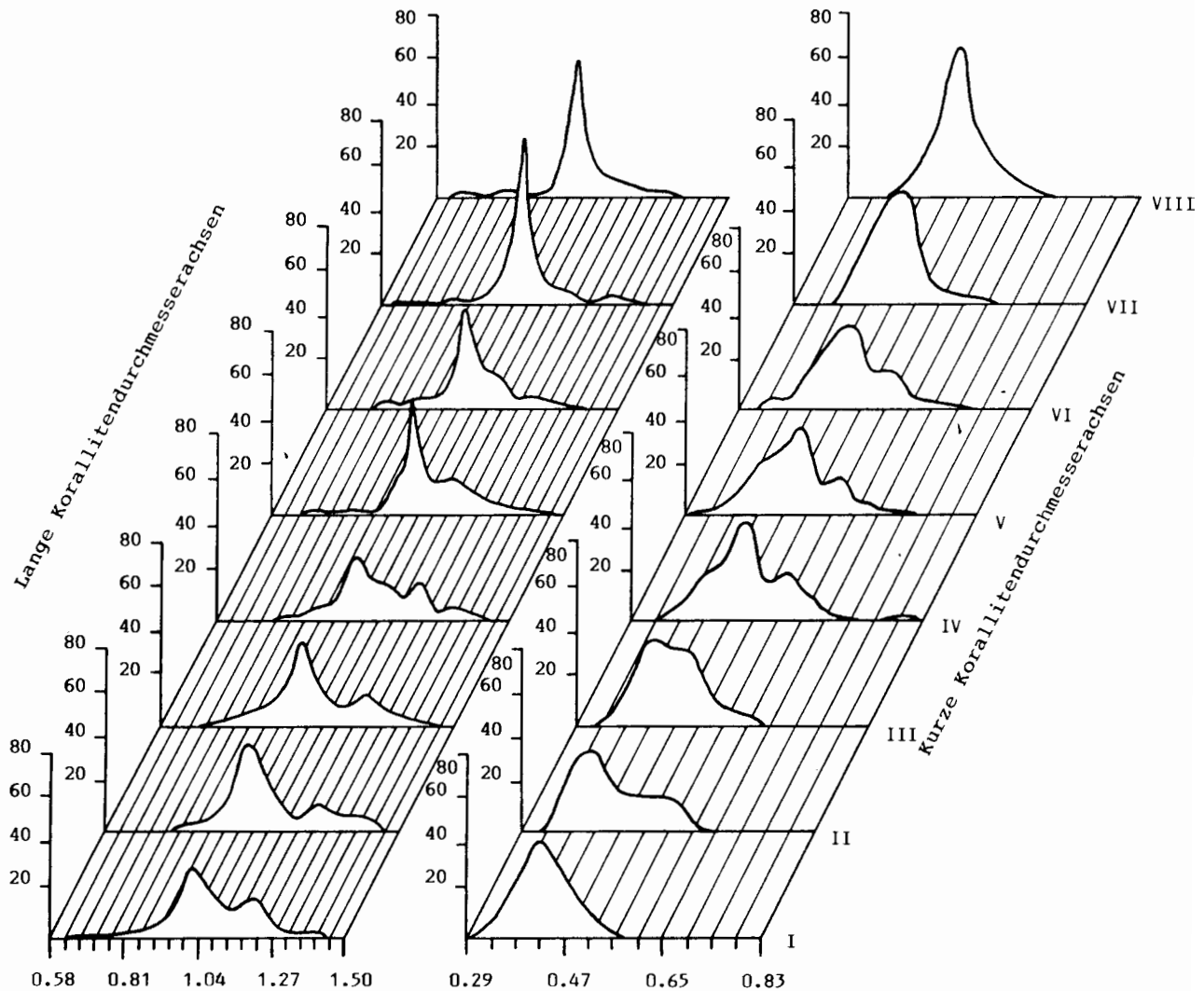


Abb. 5: Häufigkeitsverteilungen von Meßwerten langer und kurzer Korallitenquerschnittsachsen innerhalb der 8 Schnittniveaus des adulten Stockabschnittes von *Catenipora micropora*.

Fig. 5: Frequency distribution of dimensions of long and short diameters of corallites within 8 sections of *Catenipora micropora*.

sprechende mittlere Dimensionsänderungen ergeben prozentuale Differenzen im Intervall +3,1 und -1,8%. Die maximale Abweichung vom Gesamtmittelwert langer Korallitenachsen im adulten Stock beträgt unter Berücksichtigung der Meßgenauigkeit nur 2,78%. Auf den astogenetisch jüngsten untersuchten Schnitt bezogen ist allerdings bis 7,3%iger Zuwachs der Dimensionen von langen Korallitenachsen zu verzeichnen (Abb. 6).

Kurze Korallitenquerschnittsachsen unterliegen im Vergleich zu langen Achsen auffallend größeren Schwankungen. Die Untersuchung von Mittelwerten kurzer Achsen einzelner Schnittlagen untereinander läßt prozentuale Dimensionsänderungen im Intervall von +9,7 bis -3,1% erkennen. Auf den astogenetisch jüngsten Schnitt bezogen beträgt die Zunahme der kurzen Korallitenquerschnittsachsenmittelwerte bis 18,5% (Abb. 6).

Lacunen

Durchschnittswerte langer Lacunenachsen benachbarter Serienschritte schwanken zwischen +18,8 und -5,1%. Auf Schnitt 1 bezogen steigen die Mittelwerte der langen Achsen um 5,1 bis 22,7% an. Ähnliche Größenzuwächse gelten auch für die Dimensionenmittelwerte der kurzen Achsen (Zunahme um 3,9 bis 23,0%). Benachbarte Schnittniveaus weisen untereinander Schwankungen zwischen +23,0 und -10,5% auf (Abb. 6).

Streubreiten von l'/L' -Indices sind innerhalb der Schnittniveaus nahezu gleichbleibend. Im Vergleich der l'/L' -Indexmittelwerte mit benachbarten Schnittlagen lassen sich allerdings prozentuale Änderungen im Intervall +8,4 bis -13,6% und bezogen auf den astogenetisch jüngsten der untersuchten Schnitte „Zuwachsraten“ von -3,2 bis +14,7% erkennen (Abb. 6).

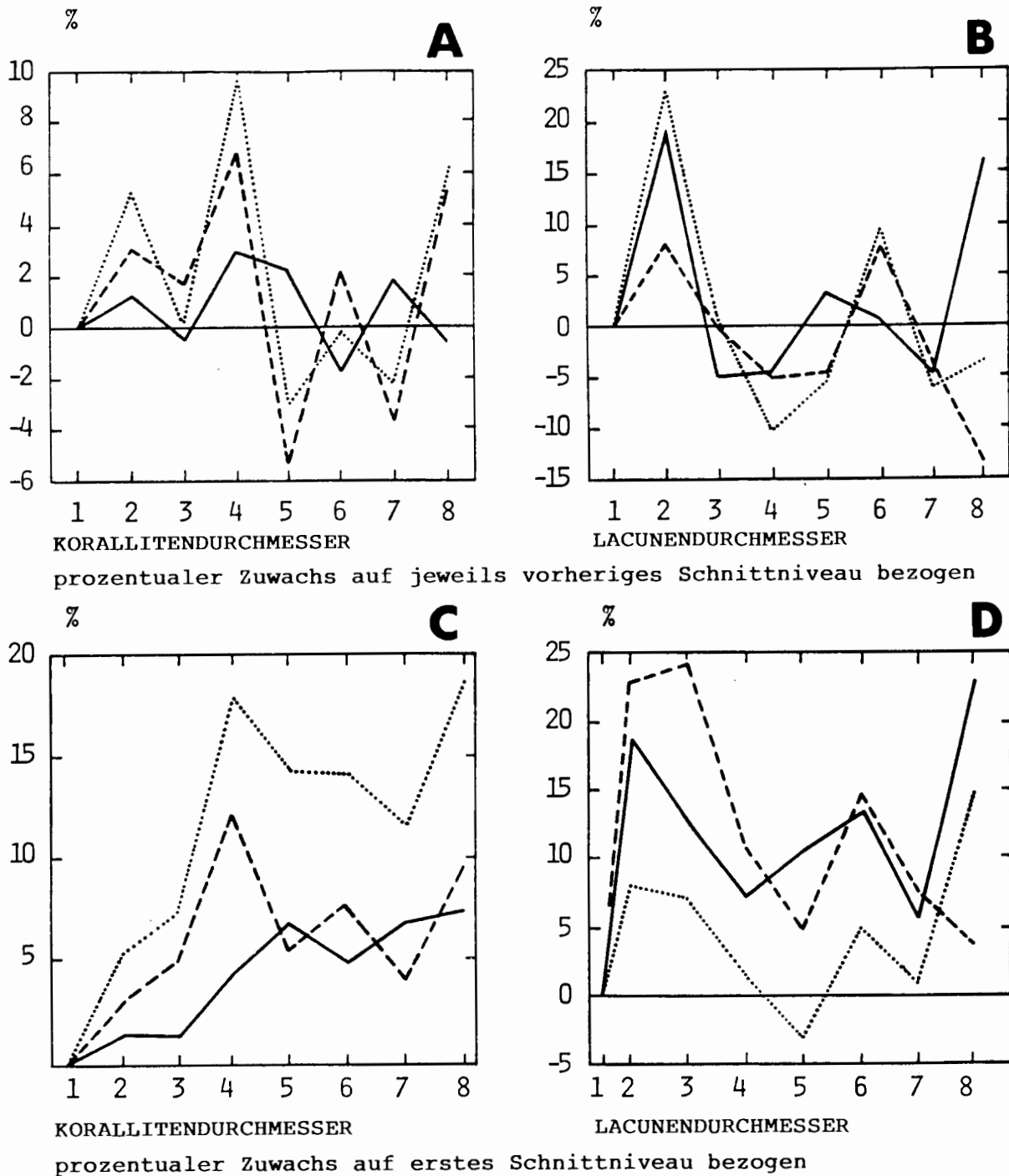


Abb. 6: Prozentuale Zuwachsraten innerhalb der Schnittniveaus von *Catenipora micropora*

A,C ... Korallitendurchmesser;

B,D ... Lacunendurchmesser; Abszissen: Serienfoliennummern; Ordinaten: prozentuale Zuwächse

A,B ... prozentualer Zuwachs auf jeweils vorheriges Schnittniveau bezogen

C,D ... prozentualer Zuwachs auf erstes Schnittniveau bezogen

durchgezogen ... lange Achsen von Korallitenquerschnitten, bzw. Lacunen; punktiert ... kurze Achsen von Korallitenquerschnitten, bzw. Lacunen; strichliert ... Verhältnisse kurzer zu langer Achsen von Korallitenquerschnitten, bzw. Lacunen

Fig. 6: Percentual increase of skeletal parameters within the 8 sections of *Catenipora micropora*

A, C ... diameters of corallites

B, D ... diameters of lacunae; abscissas: number of peels

A, B ... percentual increase of parameters referred to the previous section

continuous lines ... long axis of corallite diameters and of lacunae diameters respectively; dotted lines ... short axis of corallite diameters and of lacunae diameters respectively; dashed lines ... relation between axis of diameters

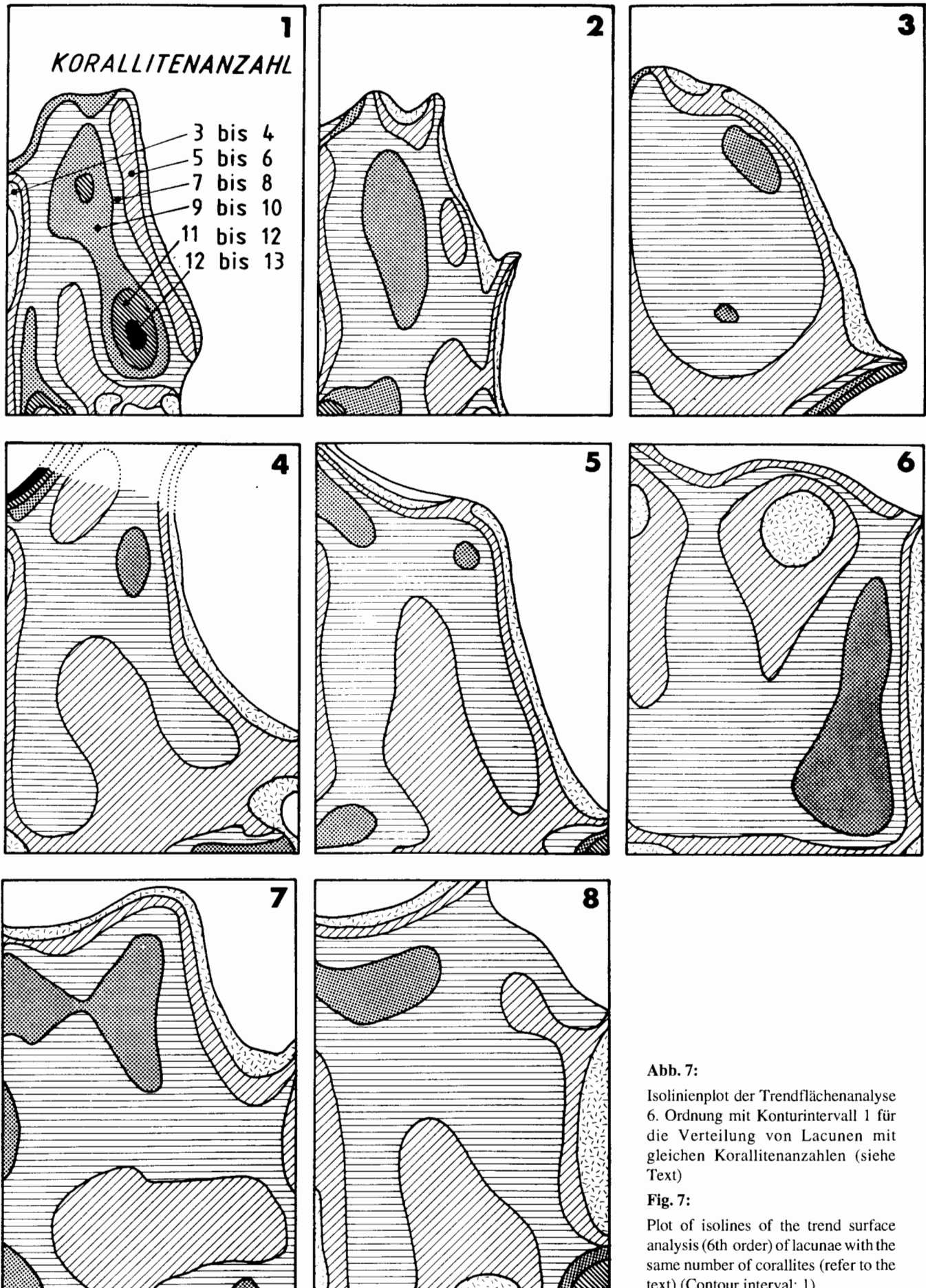


Abb. 7:
Isolinienplot der Trendflächenanalyse 6. Ordnung mit Konturintervall 1 für die Verteilung von Lacunen mit gleichen Korallitenanzahlen (siehe Text)

Fig. 7:
Plot of isolines of the trend surface analysis (6th order) of lacunae with the same number of corallites (refer to the text) (Contour interval: 1).

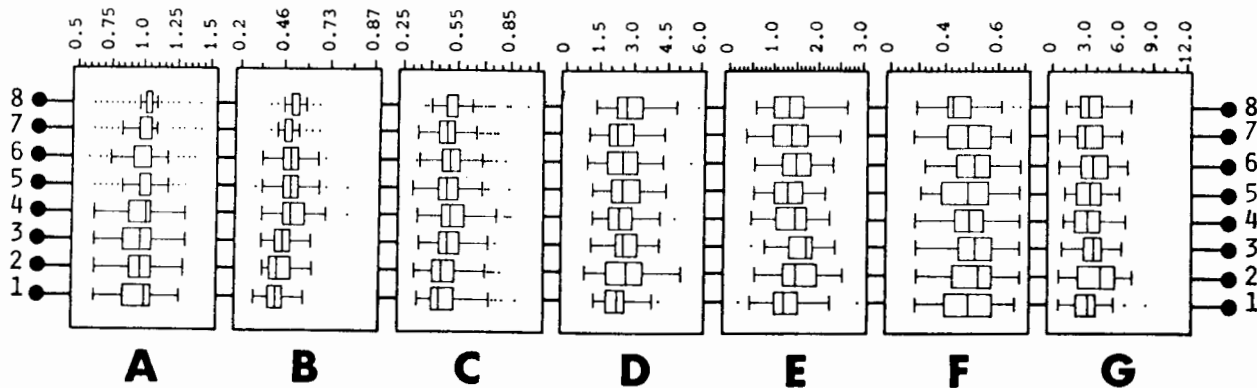


Abb. 8: Box-and-whisker-plots von Meßdaten folgender Skelettparameter in den Schnittniveaus 1 bis 8 von *Catenipora micropora*:

A ... lange Korallitenachsen; B ... kurze Korallitenachsen; C ... Verhältnisse kurzer zu langer Korallitenachsen;
D ... lange Lacunenachsen; E ... kurze Lacunenachsen; F ... Verhältnisse kurzer zu langer Lacunenachsen; G ...
Lacunenflächen.

Fig. 8: Box-and-whisker-plots of dimensions of skeletal parameters listed below:

A ... long axis of corallite diameters; B ... short axis of corallite diameters; C ... relation between short and long axis of corallite diameters; D ... long axis of lacunae; E ... short axis of lacunae; F ... relation between short and long axis of lacunae; G ...
areas of lacunae.

Prozentuelle Änderungen von Mittelwerten planimetrisch ermittelter Lacunenflächen (Fläche innerhalb der Korallitenpalisade) benachbarter Schnitte schwanken zwischen +30,2 und -14,4%.

Korallum-Aufbau

1. Trendflächenanalyse

Um die Verteilung von Korallitenanzahl pro Lacuna im Korallum erfassen zu können, wurden die Serienschnitte einer Trendflächenanalyse unterzogen. Diese Methode bedient sich eines Gleichungssystemes, bei welchem eine abhängige Variable (z) eine Funktion von zwei unabhängigen (x und y) ist. Ziel ist die Anpassung von Trendflächen an das vorgegebene Datenmaterial, wobei geringste Abweichungen von Quadratsummen der Distanzen zwischen Meßpunkten und den ermittelten Flächen angestrebt werden (Eine umfassende Darstellung dieser Methode bringt, z.B. DAVIS 1986:405-438).

Zur Erstellung der Trendflächen wurde den unabhängigen Variablen x und y die Koordinaten von Lacunenmittelpunkten zugewiesen. Die abhängige Variable z wurde mit der Anzahl der Koralliten der jeweils betrachteten Lacuna am entsprechenden Lacunenmittelpunkt x/y belegt. Für alle Schnittniveaus wurden Trendflächenanalysen bis zur 6. Ordnung errechnet. Die graphische Darstellung als Isolinienplot mit dem Konturintervall 1 bringt die Abb. 7.

Lacunae mit 6 bis 8 Koralliten kommen in allen Schnittenebenen eindeutig gehäuft (zwischen 54 und 80%) vor; sie sind als Repräsentanten einer „stabilen Phase“ des vertikalen Stockwachstums aufzufassen. Im Gegensatz dazu stellen Stockareale mit Lacunen unter 6 Koralliten potentielle interstitiale Zuwachsbereiche dar. Bereiche mit über 8 Koralliten pro Lacuna werden nicht mehr interstitial erweitert, sondern sind Orte potentieller peripherer Knospungsvorgänge, die zu Lacunen-Abteilungen führen. Lacunen mit erhöhter Korallitenanzahl konzentrieren sich auf einzelne Areale nahe der Stockmitte, Lacunen mit geringerer Korallitenanzahl nehmen mehr oder weniger marginale Positionen im Stockverband ein.

Schlußfolgerungen

Bau und Form der Lacunen der untersuchten Kolonie von *Catenipora micropora*, besonders aber auch die Anzahl der Koralliten pro Lacuna dürften nur im geringeren Ausmaß Ausdruck ökologischer Reflexionen (Hydrodynamik, Bathymetrie, Schwebstoffbelastung, Nahrungsangebot, etc.) als vielmehr genetischer Determination sein. Für diese Vorstellung sprechen die Häufungen von Lacunen mit 6 bis 8 Koralliten (54 bis 80% innerhalb der adulten Schnittniveaus). Lacunen mit dieser Korallitenanzahl stellen eine stabile Phase dar. Lacunen mit geringerer Korallitenanzahl befinden sich in einer interstitialen Zuwachphase, solche mit höhe-

rer Korallitenanzahl stehen vor einer (potentiellen) „Teilungs“phase.

Die aus adulten Schnittniveaus des Korallums ermittelten biometrischen Datenverteilungen der Skelettparameter wurden einer Varianzanalyse unterzogen. Dabei läßt sich nachweisen, daß bei genügender Meßdatensmenge nur geringe oder keine statistisch relevanten Unterschiede in den einzelnen Schnittniveaus feststellbar sind. Bei (statistisch) genügender (Meß-)Datenanzahl kann in **jedem** beliebig gewählten Schnittniveau im adulten Bereich des Korallums die volle Spannweite der taxonomisch „kritischen“ Skelettelemente ermittelt werden (vergleiche Abb. 8). Dies liegt wohl in der für Cateniporinae charakteristischen Astogenese mit der bimodalen Korallitenknospung begründet.

Astogenetisch „reifere“ Stockabschnitte haben zwar exakter definierte Dimensionsdatenverteilungen der Skelettelemente als in jüngeren Wachstumsstadien, die Spannweiten der Meßdaten bleiben aber im gesamten adulten Stockbereich transparent (Abb. 8). Lediglich die Datenverteilungen werden in den reiferen Stockabschnitten stärker um die Datenmittelwerte konzentriert. Arithmetische Mittelwerte biometrischer Daten sind teils erheblichen Schwankungen unterworfen und in ihrer Aussagekraft eingeschränkt. Es sind daher prinzipiell Meßdaten mit Angaben von Spannweiten und/oder Häufigkeitsverteilungen (box-and-whisker-plots) zur biometrischen Charakterisierung vorzuziehen.

Literatur

- BROMELL, M. von (1728): Lithographia Svecanae ... Specim II ... De Lapidibus Corallinis. — Acta Liter. Sveciae, **2**, 363–370, 408–415, Stockholm.
- BUEHLER, E.J. (1955): The Morphology and Taxonomy of the Halysitidae. — Bull. Peabody Mus. natur. Hist., **8**, 79 S., 3 Abb., 12 Taf., New Haven.
- DAVIS, J.C. (1986): Statistics and data analysis in geology. — 2nd Ed., 646 S., New York (Wiley & Sons).
- HAMADA, T. (1957): On the Classification of the Halysitidae, I. — Univ. Tokyo, J. Fac. Sci., sec. 2, **10/3**, 393–405, Tokyo.
- HUBMANN, B. (1991): Halysitidae aus dem tiefen Silur Eirans (Niur-Formation). — Jb. Geol. B.-A., **134/4**, 711–733, 14 Abb., 1 Tab., 4 Taf., Wien.
- KLAAMANN, E.R. (1966): Inkommunikatnyi tabuljaty Estonii. — 121 S., 31 Abb., 22 Taf., Tallinn.
- KOCH, G. von (1883): Die ungeschlechtliche Vermehrung der Palaeozoischen Korallen. — Palaeontographica, **29**, 325–348, Taf 41–43, Cassel.
- LAMARCK, J.B.P.A. de M. de (1816): Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. 2. — 568 S., Paris.
- LAUB, R.S. (1979) The corals of the Brassfield Formation (Mid-Llandovery; Lower Silurian) in the Cincinnati arch region. — Bull. Amer. Paleont., **75**, 457 S., 11 Abb., 42 Taf., Ithaca.
- LEE, D.-J. & NOBLE, P.A. (1990): Colony development and formation in halysitid corals. — Lethaia, **23**, 179–193, 8 Abb., 3 Tab., Oslo.
- NELSON, S.J. (1963): Ordovician Paleontology of the Northern Hudson Bay Lowland. — Mem. geol. Soc. Amer., **90**, 152 S., 5 Abb., 37 Taf., New York.
- SINCLAIR, W.G. (1955): Some Ordovician Halysitoid Corals. — Trans. roy. Soc. Canada, (3) **49/4**, 95–103, Ottawa.
- STASINSKA, A. (1967): Tabulata from Norway, Sweden and from the Erratic Boulders of Poland. — Palaeont. Polonica, **18**, 9–112, 14 Abb., 38 Taf..
- STASINSKA, A. (1980): Aggregated character of the colony in Catenipora and Halysites. — Acta palaeont. Polonica, **25/3–4**, 493–496, 1 Abb., Warszawa.
- WEBBY, B.D. (1975): Patterns of increase in coenosteoid halysitid corals. — Alcheringa, **1**, 31–36, 5 Abb., Sydney.
- WHITFIELD, R.P. (1882): Descriptions of New Species of Fossils from the Paleozoic Formation of Wisconsin. Part III. Paleontology. — Ann. Rept. geol. Surv. Wisconsin, Survey of 1873–1879, **4**, 161–363, 27 Taf., Madison.