

Calostylis und die perforaten Hexacorallier.

Von

M. Neumayr.

In meinem vor wenigen Monaten erschienenen Buche „Die Stämme des Thierreiches“, Bd. I, habe ich zu zeigen gesucht, dass die in palaeozoischen Ablagerungen auftretenden Korallen mit poröser Skelettbildung mit den geologisch jungen Perforaten nicht näher verwandt sind und nicht mit diesen zu einer systematisch zusammengehörigen Gruppe vereinigt werden dürfen, eine Ansicht, welche schon früher von anderen, namentlich von F. RÖMER und F. FRECH geäußert worden war. Ich habe die einzelnen in Frage kommenden Formen der Reihe nach besprochen und unter ihnen auch die überaus seltsame Gattung *Calostylis* aus dem Obersilur von Gotland, welche wir durch die verdienstvollen Arbeiten LINDSTRÖM's kennen gelernt haben¹. Meine Auseinandersetzungen über diese Gattung *Calostylis* sind nun im Ganzen wie in ihren Einzelheiten von Herrn LINDSTRÖM einer herben Kritik unterzogen und als unrichtig bezeichnet worden². Würde es sich dabei nur um eine Meinungsverschiedenheit in der Deutung von Structureigenthümlichkeiten einer einzelnen Korallengattung handeln, so würde ich mich wohl nicht zu einer eigenen Erwiderung veranlasst sehen, sondern die Erörterung der Frage bis zu einer nächsten Gelegenheit aufschieben; allein

¹ LINDSTRÖM, A description of the Anthozoa Perforata from Gotland. Stockholm, Akademiens Handlingar. 1870. IX. No. 6.

² LINDSTRÖM, Einiges über die silurische Gattung *Calostylis*. Geolog. Fören. i Stockholm Förhandl. Bd. 11. Heft 2. 1889.

die Entscheidung über *Calostylis* hat weit grössere Tragweite, und geradezu namhafte principielle Bedeutung, und deshalb sehe ich mich veranlasst, die Sache sofort klar zu stellen.

Das grosse Bedenken, welches gegen die Einreihung von *Calostylis* und anderen palaeozoischen Korallen in die Abtheilung der Perforaten besteht, liegt in erster Linie nicht in den zoologischen Merkmalen, sondern in dem geologischen Vorkommen der betreffenden Formen. Es handelt sich dabei nicht nur, wie Herr LINDSTRÖM annimmt, um eine gewaltige Unterbrechung der geologischen Continuität zwischen palaeozoischen und jung mesozoischen Gattungen mit porösem Gerüste, eine Schwierigkeit, über die man sich ja jetzt durch das viel missbrauchte Schlagwort von der Lückenhaftigkeit der Überlieferung mit Leichtigkeit hinwegzusetzen weiss. Im Gegentheile tritt hier noch ein anderer weit wichtigerer Umstand hinzu und bildet den Kernpunkt der ganzen Frage, den Herr LINDSTRÖM trotz meiner Darlegung überhaupt nicht berührt.

Unter den geologisch jungen Perforaten kann man zwei scharf gegen einander abgegrenzte Gruppen unterscheiden; die eine umfasst die höchst porösen, massige Stöcke bildenden Formen mit kleinen Zellen, zu welchen die Poriten, die Madreporen und ihre Verwandten gehören; die andere Familie enthält Einzelzellen oder schlanke ästige Colonien mit grösseren Kelchen, die Eupsammiden. Beide Abtheilungen sind in typischen Vertretern erst von der Kreidezeit an vorhanden, im mittleren und oberen Jura aber treten Formen auf, die man wohl als Vorläufer der Perforaten betrachten kann, welche aber deutliche Zwischenglieder zwischen diesen und der geologisch weit älteren Familie der Thamnastraeiden darstellen. *Haplaraea* und *Diplaraea* verbinden die Thamnastraeiden mit den Eupsammiden, *Microsolena* bildet die Brücke zu den Poritiden¹; mag auch der Übergang kein ganz vollständiger sein, so sind die Convergenzerscheinungen doch so klarer

¹ Nach ORTMANN und PRATZ; die näheren Literaturangaben vergl. in den Stämmen des Thierreiches. Noch einen Schritt weiter nähert sich die von Koby aufgestellte Gattung *Microsmilia* den typischen Perforaten. Vgl. Koby, Monographie des Polypiers fossiles de la Suisse. Abhandlungen der Schweizer palaeontolog. Gesellschaft. 1888. Vol. XV. S. 414.

und auffallender Art, dass ein Zweifel an einer während der Juraformation erfolgten Abzweigung der Poritiden und Eupsamiden und überhaupt der geologisch jungen Perforaten von den Thamnastraeiden nicht berechtigt ist; damit stünde das Vorkommen echter Vertreter der ersteren Gruppe in weit älteren Schichten in offenbarem Widerspruch.

Von diesem Standpunkte aus gewinnt natürlich das Auftreten palaeozoischer Perforaten eine ganz andere Bedeutung, und dasselbe muss als im höchsten Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden. In erster Linie muss genau bestimmt werden, was man unter Perforaten zu verstehen hat; von manchen Seiten scheint man überhaupt jede mit irgend welchen Löchern in den Wandungen oder in den Sternleisten versehene Koralle als eine Perforate betrachten zu wollen, so dass man sogar die Favositen und ihre Verwandten hierher brachte. Dass es sich in diesem letzteren Falle um eine Verwechselung ganz heterogener Dinge handelt, glaube ich anderwärts hinreichend nachgewiesen zu haben, und ernsthaft können nur diejenigen Korallen in Frage kommen, bei welchen die Porosität eine primäre Structureigenthümlichkeit darstellt, indem zwischen den einzelnen, Wand und Septa zusammensetzenden Skleriten Öffnungen bleiben, welche nicht von Stereoplasma überkleidet werden. Dadurch sind natürlich die Favositiden sofort ausgeschlossen, es bleiben aber noch mehrere Gattungen palaeozoischer Korallen, und unter ihnen *Calostylis*, zurück, welche die geschilderte Structureigenthümlichkeit zeigen, und es entsteht nun die Frage, ob wir diese Formen als Perforaten bezeichnen dürfen, und namentlich ob das Auftreten einer derartigen Structur für sich allein genügt, um die Zugehörigkeit zu dieser Abtheilung zu beweisen. Die Ansicht, dass dieses der Fall sei, scheint eine ziemlich verbreitete zu sein, wie theils aus unmittelbaren Aussprüchen, theils daraus hervorgeht, dass sehr aberrante Formen lediglich auf Grund dieses einen Merkmales den Perforaten zugerechnet worden sind (*Somphopora*, *Palaeacis*).

Dem gegenüber habe ich hervorgehoben, dass darin eine bedeutende Überschätzung der Bedeutung der Porosität liegt. An sich kann einer stärkeren oder schwächeren Entwicklung des Stereoplasmas, worauf ja der Unterschied zwischen po-

röser und compacter Structur wesentlich beruht; keine so grosse Tragweite zugemessen werden, zumal da es sich dabei nicht um qualitative, sondern lediglich um quantitative Verschiedenheiten handelt; auch bei den Thamnastraeiden ist ja ein Theil des Gerüstes porös. In erster Linie sind also die Perforaten nicht die mit porösem Gerüste ausgestatteten Korallen überhaupt, sondern ein ganz bestimmter Zweig der Hexacorallier, der durch besonders starke Entwicklung dieses Merkmales gekennzeichnet ist. Es geht daraus ferner hervor, dass vor Allem die Zugehörigkeit zu den Hexacoralliern nachgewiesen sein muss, ehe man an eine Einreihung bei den Perforaten denken darf, und diese Vorsicht ist im allerhöchsten Maasse geboten, wenn es sich um palaeozoische Formen handelt.

Ich habe diesen, nach meiner Ansicht allein richtigen Standpunkt hier nochmals auseinander gesetzt, da er unrichtig aufgefasst worden ist. In consequenter Durchführung desselben kam ich zu dem Ergebnisse, dass die Hexacoralliernatur bei keiner der porösen Formen aus der palaeozoischen Periode nachgewiesen sei, und ich muss auch heute dabei bleiben. Diese meine Ansicht ist bisher nur bezüglich der Gattung *Calostylis* in Zweifel gezogen worden, und ich beschränke mich daher auch auf die Besprechung dieser einen Form.

Um einen strengen Beweis für die Hexacoralliernatur zu führen, muss man radiäre Anordnung der Septa nach sechszähligen Cyclen nachweisen, denn wenn auch bekanntlich die erste Anlage der Mesenterialfalten eine bilaterale ist, so bilden sich doch die ersten zwölf verkalkten Septa gleichzeitig und strahlig. Speciell sind die Eupsammiden, zu welchen Herr LINDSTRÖM *Calostylis* stellt, durch sehr bestimmt sechstrahligen Bau ausgezeichnet. Von einer solchen Anordnung ist bei *Calostylis* überhaupt gar nichts zu sehen, die sehr zahlreichen Septen sind ganz unregelmässig gestellt, und Cyclen können überhaupt nicht unterschieden werden. Alles, was für eine solche Ansicht angeführt wird, ist, dass bei einzelnen jungen Exemplaren 24 Septa gezählt werden können. Da aber diese Septa von gleicher Grösse sind, so lassen sich sechszählige Cyclen nicht nachweisen; da überdiess die Zahl 24 ebensogut auch bei Tetracoralliern vorkommen kann, und

ferner bei jungen Exemplaren von *Calostylis* auch ganz andere Zahlen z. B. 32 und 43 vorkommen, welche nicht in sechszählige Entwicklung passen, so lässt sich daraus absolut gar nichts für die Zugehörigkeit zu den Hexacoralliern folgern. An dem kleinsten der von LINDSTRÖM abgebildeten Exemplare lässt sich sogar, die Richtigkeit der Zeichnung vorausgesetzt, eine Vereinigung der Septa zu vier Gruppen beobachten, was gegen die Hexacoralliernatur spricht.

Herr LINDSTRÖM sucht seine Ansicht dadurch zu stützen, dass er die Septalentwicklung von *Calostylis* mit derjenigen der Eupsammidengattung *Endopsammia* vergleicht, eine Parallele, die allerdings ziemlich unglücklich gewählt ist; *Endopsammia* hat nicht vierundzwanzig Septa, sondern 48, d. h. die Zahl, welche nach dem sog. MILNE EDWARDS'schen Wachsthumsgesetze für 4 Cyclen gefordert wird; die Anordnung ist eine derartige, dass 24 stärkere mit eben so viel sehr schwachen Septen abwechseln; es sind also die drei ersten Cyclen kräftig, der vierte nur rudimentär entwickelt; bei jungen *Calostylis* fehlt jede Andeutung der 24 rudimentären Septa, aber trotzdem glaubt Herr LINDSTRÖM durch einen schwer verständlichen Irrthum¹, dass auch die 24 kräftigen Septa der jungen *Calostylis* vier unvollständig entwickelte Cyclen darstellen. In seiner neuen Schrift verbessert Herr LINDSTRÖM diesen Fehler, indem er sagt, dass man bei *Calostylis* mit 24 Septen nur 3 Cyclen annehmen dürfe, aber durch sein Bestreben *Calostylis* und *Endopsammia* als übereinstimmend festzuhalten, geräth er in einen neuen Irrthum, indem er auch bei letzterer Gattung nur 3 Cyclen gelten lassen will, obwohl hier 48 Septa in deutlicher Weise vorhanden sind.

Aber selbst, wenn man von der Existenz der 24 kleinen Septa bei *Endopsammia* absehen wollte, was allerdings nicht

¹ Dieser mir anfangs ganz unverständliche Ausspruch, sowie die oben erwähnte Gruppierung der Septen zu vier Bündeln führten mich zu einem sehr bedauerlichen Missverständnisse, indem ich, wie vor mir F. FRECH, den betreffenden Passus so verstehen zu können glaubte, dass vierzählige Anordnung vorhanden sei. Herr LINDSTRÖM ist durchaus berechtigt mir diesen Irrthum vorzuwerfen; am Wesen der Sache wird aber dadurch nichts geändert. — Auch sonst weist Herr LINDSTRÖM auf eine Reihe angeblicher Einzel-Irrthümer von meiner Seite hin; ich gehe nicht weiter auf diese Dinge ein, die wenig persönliches und gar kein sachliches Interesse haben.

zulässig ist, so wäre damit noch in keiner Weise eine Übereinstimmung gegeben, denn obwohl die 24 grösseren Septa von *Endopsammia* annähernd gleich sind, so lassen sich doch 6 primäre, 6 secundäre und 12 tertiäre Septa durch Stärke und Art der Gruppierung recht deutlich unterscheiden, wie das von MILNE EDWARDS und HAIME bei der Beschreibung ausdrücklich hervorgehoben wird¹ und auch aus der Abbildung klar hervorgeht. Mit einem Worte, *Endopsammia* zeigt uns, dass bei den Eupsammiden, selbst in ihren abweichendsten Formen der sechsstrahlige Bau unverkennbar hervortritt, während bei *Calostylis* nie auch nur die leiseste Spur davon zu sehen ist, wenn auch gelegentlich einmal die Zahl 24 vorkommt. Ich bin also vollständig zu dem Ausspruch berechtigt, dass sechsstrahliger Bau bei *Calostylis* nicht nachweisbar, und daher der einzige entscheidende Beweis für die Hexacoralliernatur der Gattung nicht beigebracht ist.

Natürlich ist damit auch noch kein Beweis gegen die Verwandtschaft mit den Hexacoralliern gegeben, da ja unter den ganz unzweifelhaften Vertretern dieser Abtheilung auch Formen vorkommen, welche den sechsstrahligen Bau nicht deutlich erkennen lassen; allein diese Formen finden sich gerade nicht bei den Eupsammiden, sondern in der grössten Verbreitung bei den geologisch ältesten Angehörigen der Astraeiden und der Thamnastraeiden. Jedenfalls aber, da sich aus der Anordnung der Septen absolut kein Schluss weder für die Zugehörigkeit von *Calostylis* zu den Hexacoralliern, noch für die zu den Tetracoralliern ergibt, wird man versuchen können und müssen nach secundären Merkmalen wenigstens eine Vermuthung über die Verwandtschaftsverhältnisse von *Calostylis* zu begründen, und wir werden daher die

¹ MILNE EDWARDS et HAIME, Recherches sur les polypiers, 3. mémoire. Ann. Sci. Nat. 1848. Sér. III. Vol. 10. S. 91. Tab. I. Fig. 5. „Les cloisons du quatrième cycle presque rudimentaires; les tertiaires moins élevées, mais presque aussi larges que les primaires; et plus larges que les secondaires, dont elles se rapprochent beaucoup près de la columelle. Quoique très petites, celles du quatrième ordre se recourbent vers les tertiaires.“ — Ob allerdings *Endopsammia* sich in ihrer ursprünglichen Fassung als Gattung wird halten lassen, ist fraglich; nach der Abbildung der einzigen Art scheint es, dass man es mit einem Jugendexemplare mit noch nicht voll entwickeltem Septalapparat zu thun habe.

Ansichten über diesen Gegenstand etwas näher zu prüfen haben.

In der äusseren Erscheinung ist die Ähnlichkeit von *Calostylis* mit manchen palaeozoischen Tetracoralliern unverkennbar, wie das von F. RÖMER sehr ausdrücklich betont und auch von Herrn LINDSTRÖM in seinen älteren Arbeiten hervorgehoben wurde. Dass eine oder die andere der diesen Habitus bedingenden Eigenthümlichkeiten vereinzelt bei irgend einer der ursprünglichsten Hexacorallierformen auftritt (Verjüngungen bei *Oppelismilia* oder *Montlivaultia*), ändert an dieser Thatsache gar nichts. Neuerdings schwächt allerdings Herr LINDSTRÖM seine frühere Angaben ab, indem er *Calostylis* als durchaus eigenthümlich bezeichnet; allein ich glaube nicht, dass ein Kenner Exemplare dieser Gattung bei flüchtigem Anblicke nach dem Habitus für irgend etwas anderes als für eine Rugose halten könnte; dass aber jemand nach der äusseren Erscheinung auf den Gedanken verfallen sollte, sie für eine Eupsammidenform zu halten, ist geradezu undenkbar.

Als ein Merkmal, in welchem *Calostylis* mit den Eupsammiden übereinstimmen soll, führt Herr LINDSTRÖM die Knospung aus den Seitenwänden des Kelches an; eine Übereinstimmung in dieser Richtung besteht jedoch nicht; wie aus den Arbeiten von TH. STUDER hervorgeht, ist die sogenannte Seitenknospung der geologisch jüngeren Korallen in Wahrheit eine Knospung aus dem Kelchrande, und nur dadurch, dass die Zelle über die Abzweigungsstelle der Knospe in die Höhe wächst, scheint diese aus der Kelchwand hervorgegangen zu sein. Dass die Knospenbildung an den Seiten von *Calostylis* damit durchaus gar nichts zu thun hat, braucht kaum gesagt zu werden; es genügt hiezu die Beschreibung der Knospungserscheinungen von *Calostylis* bei LINDSTRÖM zu lesen. In jener Zeit, vor fast zwanzig Jahren, konnte man allerdings an eine derartige Parallele sehr wohl denken, auf dem heutigen Stande unserer Kenntniss ist das nicht mehr möglich, und Herr LINDSTRÖM hat das auch gewiss nicht übersehen, da er in seiner neuen Schrift der Übereinstimmung in den Knospungserscheinungen nicht mehr erwähnt. Jedenfalls sehe ich mich zur bestimmtesten Wiederholung meiner Auffassung berechtigt,

dass die Knospungserscheinungen von *Calostylis* nur bei den Tetracoralliern ihr Analogon finden¹.

Auf die Ähnlichkeit der Epithek von *Calostylis* mit derjenigen der Eupsammiden darf nicht der mindeste Werth gelegt werden; unter dem Namen der Epithek versteht man so verschiedenartige Dinge, dass man sich bei Benützung dieses Merkmales für weitergehende Vergleiche den grössten Irrthümern aussetzen würde.

Eine sehr wesentliche Abweichung zeigt *Calostylis* den Eupsammiden gegenüber in dem Fehlen einer Kelchwand. Der Zusammenhalt des Kelches wird lediglich dadurch bewirkt, dass die Septa einander sehr nahe liegen und die beiderseitigen Skleriten mit einander verwachsen; es geschieht das in unregelmässiger Weise, so dass die einzelnen Verwachsungspunkte und -Linien mit Synaptikeln und unregelmässigen Dissepimenten verglichen werden konnten. Darin weicht *Calostylis* von den Tetracoralliern entschieden ab, aber auch unter den Hexacoralliern ist durchaus nichts vorhanden, was sich nach der Beschreibung von LINDSTRÖM mit den Endothekalgebilden von *Calostylis* auch nur mit einiger Präcision vergleichen liesse. Am allerwenigsten ist das bei den Eupsammiden der Fall, welche in der Regel gar keine Endothek besitzen; dass bei vereinzelt Eupsammiden Spuren von Synaptikeln auftreten, kann wohl nicht im Ernste als eine Annäherung an *Calostylis* betrachtet werden.

Als eine andere Ähnlichkeit zwischen der zuletzt genannten Gattung und den Eupsammiden nennt LINDSTRÖM die Neigung der Septen mit einander zu verwachsen; wenn man aber die zwar oft sehr complicirte, aber überaus regelmässige und gesetzmässige Bündelbildung der Eupsammiden mit den ganz regellosen Verwachsungen bei *Calostylis* vergleicht, so reducirt sich die Ähnlichkeit auf ein sehr bescheidenes Maass; ja man wird die Verwachsung der Septa bei *Calostylis* weit eher mit analogen Erscheinungen bei *Zaphrentis*, *Streptelasma* u. s. w. vergleichen können. Übrigens muss ausdrücklich anerkannt und hervorgehoben werden, dass auch LIND-

¹ Worin die Ähnlichkeit mit der jurassischen *Thecoseris plicata* KÖNIG bestehen soll, ist mir nicht ganz klar.

STRÖM diesem Charakter keinerlei entscheidenden Werth beilegt, sondern darauf aufmerksam macht, dass solche Verwachsungen auch ausserhalb der Gruppe der Perforaten vorkommen und somit für diese nicht ausschliesslich bezeichnend sind.

Nach eingehendem Vergleiche sind wir zu den folgenden Ergebnissen gekommen: Der sechsstrahlige Bau ist bei *Calostylis* nicht nachgewiesen und nicht nachweisbar, ein entscheidender Beweis für die Zugehörigkeit zu den Hexacoralliern demnach nicht vorhanden; von secundären Merkmalen ist weder in der Stellung der Septa zu einander, noch in der Entwicklung von Endothekalgebilden, noch in den Knospungserscheinungen, noch in der Bildung der Epithek irgend eine ins Gewicht fallende Ähnlichkeit mit den Eupsammiden oder überhaupt mit Hexacoralliern vorhanden. Die Übereinstimmung beschränkt sich auf die Porosität der Septa, und auch darin stehen die Eupsammiden weit weniger nahe als die Poritiden, an die aber aus anderen Rücksichten nicht gedacht werden kann. Da also kein anderer Grund als die Porosität, beziehungsweise das Fehlen oder die sehr schwache Entwicklung des Stereoplasma für die Einreihung bei den Perforaten spricht, so muss nach dem, was oben über den Werth dieses Merkmales und über die Beziehungen der Perforaten zu den oberjurassischen Thamnastraeiden gesagt wurde, eine derartige Auffassung als eine in hohem Grade unwahrscheinliche betrachtet werden. Hier, wie bei den anderen sogenannten Perforaten der palaeozoischen Zeit wird man sich mit dem Gedanken vertraut machen müssen, dass die Porosität als Merkmal ebenso überschätzt worden ist, wie etwa das Auftreten von Querböden und manches andere bei den Korallen; poröse Typen können in den verschiedensten Abtheilungen vorkommen. Wenn man auf Grund dieses einen Merkmales *Calostylis*, *Somphopora* u. s. w. zu den Perforaten rechnen will, so ist das ebenso unberechtigt, als wenn man *Pocillopora* oder *Millepora* wegen ihrer Querböden in dieselbe Abtheilung wie *Favosites* oder *Chaetetes* stellt; eines wie das andere beruht auf einseitiger Berücksichtigung eines einzelnen Merkmales.

Eine auffallende Bestätigung erhält diese Auffassung

durch die schönen Untersuchungen von G. J. HINDE¹ über *Archaeocyathus*, nach welchen diese Gattung und ihre Verwandten eine selbständige Familie der Zoantharia sclerodermata bilden, aber in der porösen Structur mit den Perforaten übereinstimmen. Trotz dieser Ähnlichkeit in der Structur wird es aber niemand wagen wollen, etwa die Archaeocyathiden mit den Eupsammiden und Poritiden zu einer Gruppe zu vereinigen und sie für Hexacorallier und echte Perforaten zu erklären, da sie abgesehen von der Porosität mit diesen keinerlei Ähnlichkeit zeigen.

Erweist sich somit die Annahme, dass *Calostylis* zu den Perforaten gehöre, als nicht haltbar, so tritt nun die Frage nach der wahren Bedeutung dieser Form an uns heran. Ich habe es als wahrscheinlich bezeichnet, dass sie einer durch poröses Gerüste charakterisirten Parallelreihe zu den Tetracoralliern angehöre, welche zu diesen in demselben Verhältnisse stehe, wie die perforaten Hexacorallier zu den eporosen; diese Deutung ist mir auch heute noch wahrscheinlich, aber jetzt wie früher muss ich ausdrücklich hervorheben, dass ein strenger Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht nicht vorhanden ist.

¹ G. J. HINDE, On *Archaeocyathus* BILL. and on other Genera, allied to or associated with it, from the Cambrian Strata of North America, Spain, Sardinia and Scotland. (Quart. Journ. Geol. Soc. London 1889. pag. 125.)