

Paläont. Z.	33	4	211—223	Stuttgart, November 1959
-------------	----	---	---------	--------------------------

Endosacculus moltkiaie* n. g. n. sp., ein vermutlicher fossiler Ascothoracide (Entomostr.) als Cystenbildner bei der Oktokoralle *Moltkia minuta

Von Ehrhard Voigt, Hamburg

Mit Tafeln 25 und 26 und 2 Textabbildungen

	Seite
A. Einleitung	211
B. Das Material	212
I. Beschreibung der Cysten an <i>Moltkia minuta</i>	212
a) Der Wirt: Die Oktokoralle <i>Moltkia minuta</i>	212
b) Der Gast: Die Cystenbildungen an <i>Moltkia minuta</i>	213
II. Die Erzeuger der Cysten	213
a) Als Erzeuger der Cysten in Betracht kommende Organismengruppen	213
b) Die Ordo Ascothoracida als wahrscheinliche Erzeuger der Cysten	216
c) <i>Endosacculus</i> n. g.	219
d) <i>Endosacculus moltkiaie</i> n. g. n. sp.	220
e) Weitere Bemerkungen zu <i>Endosacculus</i> n. g.	220
III. Parasitismus oder Kommensalismus?	222
C. Zusammenfassung	222

A. Einleitung

Die moderne Systematik unterscheidet bei der Ordnung der Cirripedier drei Unterordnungen:

- I. Thoracica DARWIN
(sessil, aber weder bohrend noch parasitisch, mit kalkigem Exoskelett);
- II. Acrothoracica GRUVEL
(bohrend im Substrat, schalenlos);
- III. Rhizocephala F. MÜLLER
(parasitisch, schalenlos).

Eine IV. Gruppe, die Ascothoracida LACAZE-DUTHIERS (= Ascothoracica GRUVEL), die bis dahin ebenfalls bei den Cirripediern untergebracht war, wurde von WAGIN 1937 auf Grund ihres abweichenden Baues zu einer eigenen, den Cirripediern gleichrangigen Ordnung erhoben. Sie umfaßt eine infolge ihrer parasitischen oder raumparasitischen Lebensweise ganz aberrante kleine Gruppe schalenloser Crustaceen, von der bisher nur wenige lebende Formen bekannt waren. Obwohl von vornherein anzunehmen war, daß die Ascothoracida eine lange Vorgeschichte besitzen, sind fossile Vertreter bisher noch nicht bekannt geworden.

Diese Lücke der paläontologischen Überlieferung kann nunmehr mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden. Dem Verfasser gelang kürzlich der Nachweis eigentümlicher Cysten an oberkretazischen Oktokorallen (VOIGT 1958, S. 37, Taf. 5, Fig. 9), die auf Ascothoracida zurückgeführt werden müssen.

Unter dem reichen Material der Gattung *Moltkia* aus der Maastrichter Tuffkreide, die das Geologisch-Paläontologische Institut der Humboldt-Universität in Berlin aus der Sammlung VAN BINKHORST besitzt, fanden sich an 9 Stücken „Gallen“-artige Bildungen, die bei Lebzeiten der Korallen durch die Einwirkung von „Parasiten“ entstanden sind. Die „Parasiten“ können nur zu den Ascothoracida gehört haben, wie im folgenden gezeigt werden soll. Der Verfasser ist den Herren Prof. Dr. W. GROSS und Dr. K. DIEBEL in Berlin zu großem Dank verpflichtet, daß sie ihm das Material zur Bearbeitung ausgeliehen haben, ebenso den Herren Dr. THIEL, Prof. Dr. CASPERS, VON HAFNER und KOSSWIG in Hamburg sowie Prof. REMANE in Kiel für Rat und Hilfe auf zoologischem Gebiet.

B I. Beschreibung der Cysten an *Moltkia minuta* NIELSEN

a) Der Wirt: Die Oktokoralle *Moltkia minuta* NIELSEN

1918 *Moltkia minuta* NIELSEN S. 643, Taf. 8, Fig. 3—5.

1958 *Moltkia minuta* NIELSEN, FORM B, VOIGT S. 28, Taf. 5, Fig. 9.

Unter etwa 1000 Internodien dieser Art aus der Maastrichter Tuffkreide fallen 9 Exemplare dadurch besonders auf, daß sie an einer (8 Stücke) oder mehreren Stellen (1 Stück) kugelig angeschwollen sind. Diese Anschwellungen sehen aus wie Gallenbildungen an Pflanzen und zeigen stets eine sehr charakteristische Öffnung. Da jedoch der Ausdruck „Gallen“ heute auf parasitäre Einwirkungen bei Pflanzen allein beschränkt ist, sei im folgenden besser von „Cysten“ gesprochen, obwohl derartige Bildungen an Korallen ebenfalls oft als Gallen bezeichnet werden. Daß es sich bei unseren fossilen Cysten um eine von außen her verursachte Wachstumsstörung handelt, steht außer Zweifel; denn man erkennt im Anschliff sehr deutlich, daß der ursprüngliche Bau der Internodien durch sie beeinflusst wird.

Die morphogenetische Entwicklung der Internodien bei *Moltkia* wurde vom Verfasser in einer soeben erschienenen Arbeit (VOIGT 1958) untersucht. Diese Entwicklung, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen werden kann, vollzieht sich in 4 Stadien, die mit den Ziffern I—IV bezeichnet werden. Die Kalkglieder von *Moltkia minuta* NIELSEN, die von den Cysten befallen sind, befinden sich alle im Stadium III—IV, also bereits im fortgeschrittenen Alter, in dem namentlich im Stadium IV die verbindenden Hornglieder von Kalkausscheidungen überwachsen werden. Auf diese Weise können einander benachbarte Kalkglieder miteinander verschmelzen, so daß echte Verzweigungen vorgetäuscht werden, wie dies besonders bei *Moltkia isis* STEENSTRUP aus dem Danien bekannt ist. In diesem Stadium ist es auch nicht mehr möglich, die innerhalb von *Moltkia minuta* vom Verfasser unterschiedenen Formen A—D zu unterscheiden, so daß wir hier besser nur von *Moltkia minuta* schlechthin sprechen.

Die von den Cysten befallenen *Moltkia*-Glieder sind zwischen 8 und 19 mm lang. Sie sind gegenüber den normalen alle etwas verunstaltet oder angeschwollen. Obwohl sämtlich abgerollt, lassen sie auf ihrer Oberfläche noch die charakteristischen parallelen, oft anastomosierenden Rippen erkennen, zwischen denen die flachen eingesenkten Kelchgruben der Koralle liegen. In einigen be-

merkt man noch deutlich die Oktomerie ihrer Anlage. Die Rippen und Kelchgruben lassen sich überall über die Cysten hinweg verfolgen. Während sie normalerweise ganz auf die massiven Achsen der Internodien beschränkt sind, wo sie ihren Ursprung nehmen und von wo sie mit zunehmendem Dickenwachstum der Internodien allmählich nach außen wachsen (VOIGT 1958, Taf. 7, Fig. 14—15; Taf. 8, Fig. 1 und 2), finden wir sie hier ebenso in der dünnen Kalkhaut der Cysten angelegt. Ihr Durchmesser beträgt etwa zwischen 0,7 und 1 mm.

Außer den 9 Maastrichter Exemplaren liegt noch ein Exemplar vor, das ich bei Ifö in der schwedischen Trümmerkreide (Campan mit *Actinocamax mamillatus* NIELS.) fand. Es ist mit 6 mm Länge allerdings etwas kleiner, aber sonst den Maastrichter Stücken ganz analog. Es zeigt, daß die Erscheinung nicht nur bis in das Campan hinab reicht, sondern daß die Vergesellschaftung beider Organismen — *Moltkia* und Crustacea — schon damals kein zeitlich und räumlich begrenzter Einzelfall gewesen ist.

b) Der Gast: Die Cystenbildungen an *Moltkia minuta* NIELSEN

1958 *Moltkia minuta* NIELSEN, Form B, VOIGT, Taf. 5, Fig. 9, S. 37 (Exemplar mit Cysten abgebildet).

Im Gegensatz zum Wirt — der Koralle — liegt vom Gast nichts weiter vor als die von ihm bewohnte Höhle bzw. Cyste im Korallenstock mit ihrer allerdings ziemlich charakteristischen Öffnung. Der Außendurchmesser der annähernd kugeligen Cysten beträgt 5 bis 6 mm, derjenige der Cystenwand zwischen 0,03 und 1,6 mm.

Sämtliche Cysten besitzen eine Öffnung, die allerdings meistens durch Abrollung vergrößert oder ausgebrochen ist (Taf. 25, Fig. 1—3), so daß der charakteristische Umriß dieser Öffnung nur noch bei wenigen Exemplaren in seinem ursprünglichen Zustand zu beobachten ist (z. B. Taf. 25, Fig. 6—8). Sie ist 2,4 bis 2,7 mm lang und am besten bei dem auf Taf. 25, Fig. 6, abgebildeten Exemplar zu beobachten. Sie hat ungefähr den Umriß einer Keule oder Flasche mit deutlich abgesetztem Flaschenhals und danach wieder etwas verbreitertem Ende. Die Öffnung zerfällt also in einen hinteren breiteren und einen vorderen zugespitzten Teil. Der Rand der Öffnung ist allseitig etwas verdünnt oder zugespitzt, sofern er nicht sekundär erweitert oder ausgebrochen ist (Taf. 25, Fig. 3 oder 7; vgl. dazu S. 214).

Bei der auf Taf. 25, Fig. 6 abgebildeten Cyste ist die Öffnung später von der Koralle überwuchert worden, so daß sie äußerlich nicht sichtbar war und erst im Anschluß der Beobachtung zugänglich wurde. Auf diese Weise ist ihr Umriß auch unversehrt erhalten geblieben. Von allen vorhandenen Stücken ist die Wand der Cyste hier am dicksten, was sich durch die weitere Inkrustierung der Cyste durch das Kalkgewebe der Koralle noch nach dem Tode ihres Bewohners erklärt.

B II. Die Erzeuger der Cysten

a) Als Erzeuger der Cysten in Betracht kommende Organismengruppen

In Ermangelung irgendwelcher bezeichnender positiver Merkmale erscheint es zunächst fast hoffnungslos, die Natur des Bewohners dieser Cysten zu ermitteln. Glücklicherweise ist der Kreis derjenigen Tiergruppen, welche solche Bildungen überhaupt erzeugen können, nicht allzu groß. Da nur sessile oder

sekundär sessil gewordene Formen in Betracht kommen, scheiden bereits von vornherein viele Klassen und Ordnungen ganz aus. Da sich weiterhin die Frage, ob die Cysten durch Anbohren des Korallenstockes oder durch Umwachsung eines Fremdkörpers durch das Coenosark bzw. coenenchymatisches Kalkgewebe der Koralle zustande gekommen sind, von selbst beantwortet, also nur die letztere Möglichkeit in Frage kommt, schränkt sich der Kreis der möglichen Urheber noch weiter ein. Bohrorganismen wie bohrende Spongien, Bryozoen, Würmer, Mollusken oder bohrende Cirripedier (Acrothoracica) und andere Krebse brauchen daher nicht berücksichtigt zu werden.

Es bleiben also nur solche Organismen übrig, die sich in einem lebenden Korallenstock einnisten und sich von dessen Weichteilen oder Hartgebilden überwuchern lassen können. Dafür aber kommen nur Würmer oder Crustaceen in Betracht. Bei der Entscheidung der Frage, ob Wurm oder Krebs, ist die Gestalt der Mündung der Cyste, durch die der Gast mit der Außenwelt in Verbindung stand, ausschlaggebend. In Korallen lebende Würmer besitzen stets eine rundliche oder ovale, niemals aber eine ausgesprochen spalt- oder schlitzförmige Öffnung wie unsere Cysten.

Bei der Deutung dieser schlitzförmigen Öffnung kommt uns die Form der länglichen spaltförmigen Bohrgruben der bohrenden Cirripedier (Acrothoracica) zu Hilfe, die derjenigen der obigen Cysten sehr ähnlich ist und nur durch die Funktion der ausgestreckten strudelnden Antennulae verständlich wird.

Acrothoracale Cirripedier kommen aber, wie gesagt, als Urheber der Cysten schon deswegen nicht in Frage, weil sie bohrende Organismen sind und ihre Löcher nur sehr schmale und enge Gruben darstellen, deren Breite die Öffnung an der Oberfläche des Substrates nicht übertrifft. Die Bohrlöcher der Acrothoracica seien daher zum Vergleich nach einer Skizze von CODEZ & ST. SEINE dargestellt (Abb. 1). Soweit bekannt, bohren Acrothoracica auch immer nur in totem bzw. abgestorbenem Substrat; Cysten werden daher von ihnen nicht erzeugt.

In unserem Falle aber geht aus dem Bau der Cysten ganz einwandfrei hervor, daß die lebende Koralle einen nahezu kugelrunden Gegenstand umwachsen hat. Das aber ist, wie unten gezeigt werden soll, nur bei der Ordo Ascothoracida möglich. Wenn auch meines Wissens noch kein völlig analoger rezenter Fall bekannt ist, der dem fossilen Befunde bei *Moltkia* ganz entspricht, d. h. im Hinblick auf die Encystierung im Kalkskelett selbst, so kommen dennoch die Ascothoracida unter den Crustaceen als spezielle Bewohner rezenter Oktokorallen in erster Linie in Frage.

Echte thoracale Cirripedier sind zwar ebenfalls als Entöken, Symbionten oder Kommensalen bei lebenden Riffkorallen in größerer Zahl bekannt (Zusammenstellung bei KRÜGER 1940) und auch aus dem Jungtertiär nachgewiesen (ABEL 1928). Auch bei diesen umwächst der Wirt das Cirriped, und der Befall macht sich daher äußerlich als eine „Gallenbildung“ bemerkbar. Die Weichteile und Hartgebilde der Koralle hüllen es gänzlich ein, und nur ein länglicher ovaler Schlitz bleibt oben für den Durchtritt der Cirren frei. Insofern besteht also rein äußerlich zwischen der Öffnung unserer fossilen Gallen und der Gehäuseöffnung der rezenten „parasitischen“ Cirripedier eine ziemliche Übereinstimmung. Sie nötigt zu dem Schluß, daß nur ein mit seinen Antennulae strudelnder kleiner Krebs als Bewohner der Cysten in Betracht gezogen werden kann.

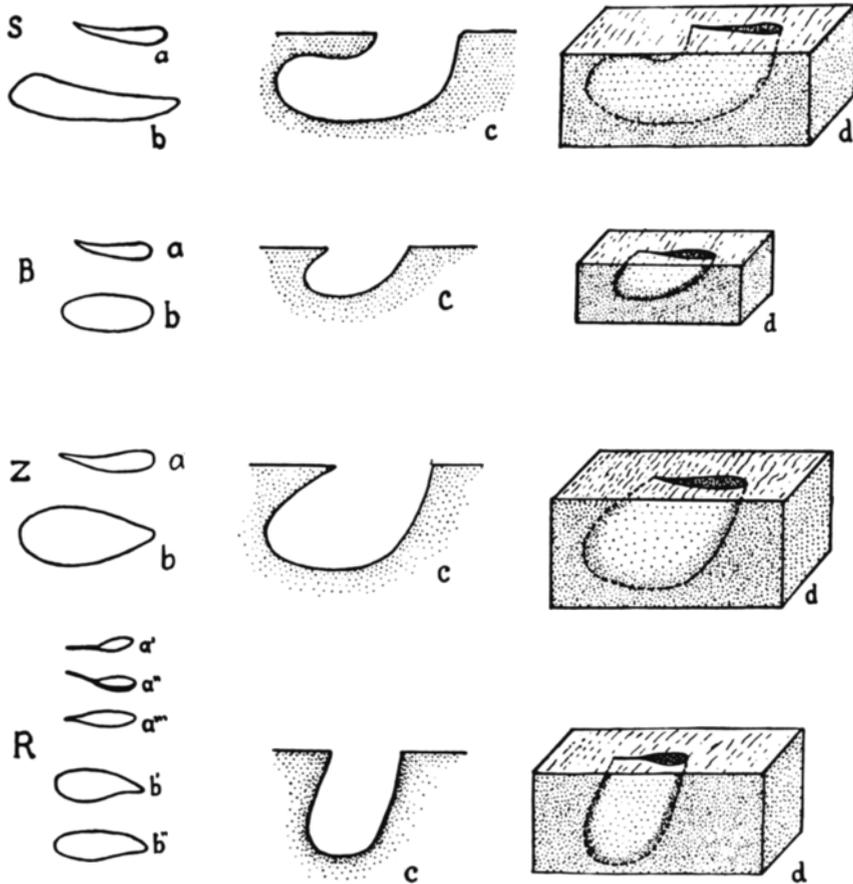


Abb. 1. a Öffnung, b Tangentialschnitt, c Längsschnitt, d Raumbild verschiedener acrothoracaler Cirripedier (vergrößert). Das spitze Vorderende der Kammern zeigt stets nach links.

S = *Simonizapfes elongata* CODEZ; Jura.

B = *Brachyzapfes elliptica* CODEZ; Untere Kreide.

Z = *Zapfella pattei* SAINT-SEINE; Tertiär.

R = *Rogerella mathieui* SAINT-SEINE; Obere Kreide.

(Nach CODEZ & DE SAINT-SEINE 1958.)

Alle thoracalen Cirripedier behalten jedoch im Gegensatz zu den bohrenden athoracalen auch als Raumparasiten ihr kalkiges, stets aus zahlreichen Platten bestehendes Gehäuse bei. Zwar können geringfügige Plattenreduktionen, z. B. bei dem in der Oktokoralle *Vellogorgia mauritiensis* lebenden *Smillium hypocrites* BARNARD (KRÜGER 1940, S. 383) vorkommen, doch ist, soweit das aus der Literatur zu ersehen ist, ein völliges Verschwinden der Platten nirgends bekannt.

Die Angabe bei DACQUÉ (1921, Abb. 227 [bis] B S. 274), wonach ein rezenter Rifffkorallenstock schalenlose Cirripedier einkapseln soll, erscheint da-

her zweifelhaft. Möglicherweise handelt es sich hier aber um einen bislang unbekanntem, in Hexakorallen lebenden cystenbildenden Angehörigen der Ascothoracida; dieser würde dann zu unserer fossilen Art ein echtes rezentes Gegenstück darstellen.

Die von DACQUÉ zitierte *Palaeocreusia* CLARKE (CLARKE 1908, S. 162, und 1921, S. 62, Fig. 51), die in devonischen Favositen aus New York ähnliche Kapseln bildet und die noch von ABEL 1928 als parasitischer Cirripedier aufgefaßt wurde, gehört nach KRÜGER (1940, S. 486) nicht zu den Cirripediern, zumal nach WITHERS die ältesten einwandfreien Cirripedier erst im Karbon vorkommen. Auch hier könnte man an einen paläozoischen Ascothoraciden denken; doch ist im Vergleich zu unserer Form die Öffnung der Kapsel zu rundlich, falls sie nicht sekundär erweitert worden ist.

Jedenfalls ist die Tatsache, daß die thoracalen Cirripedier auch bei den in Korallen lebenden Formen keine Schalenreduktion erleiden, für die Deutung unserer fossilen Cysten insofern entscheidend, als daraus ganz eindeutig hervorgeht, daß thoracale Cirripedier als Urheber ebenfalls nicht in Betracht kommen; denn diese hätten in den Cysten Reste ihres kalzitischen Kalkskelettes hinterlassen müssen. Die Cysten sind jedoch nur mit feiner Tuffkreide ausgefüllt gewesen, die durch die Öffnung inzwischen herausgefallen ist.

Da die innere Wand der Cysten eine glattwandige Hohlkugel darstellt, mit Ausnahme der Basis, wo die Cyste dem Korallenstock aufsitzt, muß das Kalkgewebe der Koralle einen nahezu sphaeroidischen Körper inkrustiert haben, dessen äußerer Abdruck heute in der Hohlkugel der Cysten vorliegt (Taf. 25, Fig. 4—6). Dieser Befund spricht auch gegen Copepoden, Isopoden und Dekapoden unter den Crustaceen, die als Urheber von „Gallen“ bei Korallen genannt werden (BAYER 1956, S. F. 177). Unter den zahlreichen parasitischen Copepoden gibt es zwar auch solche, die in Oktokorallen schmarotzen (z. B. *Lamippe* oder *Ophioika*). Auch sie bewirken zwar lokale Cysten oder Anschwellungen des fleischigen Gewebes, sind aber selbst meist zu kleinen wurmartigen Gestalten degeneriert und können keine kugeligen Hohlräume im Kalkskelett erzeugen. In der Rinde von *Plexauridae* finden sich auch gelegentlich Vertreter der Isopodenfamilie *Sphaeromidae*, und kleine dekapode Brachyuren wie *Hapalocarcinus* und *Cryptochirus* bilden „Gallen“ in Hexakorallen, die ihre Gäste umwachsen (vgl. BALSS 1956, S. 1410 ff.). Diese sind jedoch niemals kugelig, auch sind die Korallenpolypen auf der Innenseite der Cysten zum Teil noch vorhanden. Die Gestalt der Cysten und namentlich ihre Öffnung ist von derjenigen der Cysten bei *Moltkia* völlig verschieden.

II b) Die Ordo Ascothoracida als wahrscheinliche Erzeuger der Cysten

Daß nur Entomostraca unter den Crustaceen als Urheber der Cysten in Frage kommen, dürfte aus unseren bisherigen Ausführungen eindeutig hervorgehen. Die oben behandelten Crustaceengruppen scheiden also, soweit es sich nach den rezenten Formen beurteilen läßt, als Erzeuger unserer fossilen Cysten aus. Die in engere Wahl zu ziehende Gruppe muß folgende Bedingungen erfüllen:

1. Sessilität bzw. Aufgabe der freien Beweglichkeit spätestens nach dem Jugendstadium;
2. Keine bohrende Lebensweise, sondern in encystierten Kapseln hausend;
3. Besitz eines zu einer kugeligen Kapsel verwachsenen Mantels;
4. Besitz einer länglichen schlitzförmigen Öffnung wie bei den Acrothoracica;
5. Fehlen jeglicher Kalkschalen.

Alle diese Merkmale finden wir allein bei der bereits mehrfach erwähnten Ordnung der Ascothoracida vereinigt, die demnach allein als Erzeuger der Cysten bei *Moltkia* in Betracht kommt und mit der wir uns noch etwas zu beschäftigen haben.

Die Ascothoracida sind eine sehr kleine Gruppe durch Parasitismus oder Kommensalismus degenerierter beziehungsweise spezialisierter Entomostraca. Bis 1940 (KRÜGER 1940) waren nur 4 Familien mit 8 Genera und etwa 20 Arten bekannt. 1947 nennt WAGIN (1947) 23 Arten. Ihre Beziehungen zu den Cirripediern scheinen viel geringer zu sein als früher angenommen wurde. Obwohl durch ihre Lebensweise außerordentlich spezialisiert, erscheinen sie doch den Cirripediern gegenüber primitiv. So haben sie noch die typische Nauplius-Larve, zweiklappigen Mantel ohne Ventralnaht, normalen Kopfabschnitt, zweiästige Ruderbeine, normal entwickeltes Abdomen mit Furca und keine Zementdrüsen. Andere Merkmale haben sie mit den Cirripediern gemeinsam, einige auch mit den Copepoden (KRÜGER 1940, S. 43), so daß für Cirripedier, Copepoden und Ascothoracida gemeinsame Vorfahren angenommen werden dürfen.

Die jeglicher Kalkschalen entbehrenden Ascothoracida leben heute entweder in Korallen oder Echinodermen. Die Echinodermenbewohner sind meist hoch spezialisierte Endoparasiten.

Zu ihnen gehört der namensgebende *Ascothorax*, der in Ophiuren schmarotzt, sich aber ebenso wie *Synagoga* wenigstens noch ein krebsartiges Aussehen bewahrt hat (Taf. 26, Fig. 3 und 5) gegenüber den höchst eigenartig gestalteten Echinodermen-bewohnenden Dendrogasteridae, die somit ebenfalls für unsere Betrachtung ausscheiden.

Die drei noch verbleibenden Familien der Synagogidae (Genera *Synagoga* und *Ascothorax*), Lauridae (Genera *Laura* und *Baccalaureus*) und Petrarciidae (Genus *Petrarca*) sind mit Ausnahme des schon genannten *Ascothorax* Bewohner von Korallen, speziell von Oktokorallen, in deren fleischigem Gewebe sie mit ihrem kugeligen oder sackförmigen Mantel eingebettet leben. Nach WAGIN (1947, S. 214) sitzen die Weibchen, welche die eigentlichen Gallen bilden, unter dem Sarcolemm (Epithel) der Korallen.

Mit Ausnahme von *Synagoga mira*, die ihren Platz in der Koralle noch verlassen und frei umherschwimmen kann, sind die übrigen Formen völlig sessil geworden. Bei *Laura* sind die zarten verästelten Auswüchse des Mantels sogar innig mit dem Gewebe des Wirtes verbunden, was vielleicht sogar auf eine Ernährung durch diese Kanälchen schließen läßt.

Betrachtet man die auf Taf. 26 unten zum Vergleich abgebildeten Gattungen *Synagoga* (Fig. 3), *Petrarca* (Fig. 4) und *Ascothorax* (Fig. 5) mit ihrem sackförmigen oder fast kugelig aufgeblähten Mantel, so kann man sich durchaus vorstellen, daß derartige Formen die Urheber der kugeligen Cysten unserer

Moltkia gewesen sind. Die Tiere hätten sich dann als Larven zunächst im fleischigen Gewebe der Korallen angesiedelt und wären von da bis zu der kalkigen Achse der Internodien vorgedrungen.¹ Beim weiteren Dickenwachstum der kalkigen Achsenglieder wäre dann die kugelige Kapsel, die der Eindringling mit seinem Mantel in der Koralle bildete, allseitig bis auf die Öffnung für die Antennulae vom Kalkgewebe der Koralle inkrustiert worden. Das setzt allerdings voraus, daß der Parasit sein Wachstum zur Zeit der Inkrustierung durch das Kalkgewebe der Koralle bereits abgeschlossen hatte, denn man kann sich nicht vorstellen, daß sich das Tier nach Bildung der kalkigen Cyste, welche ja nur den Abdruck der kugeligen Mantelkapsel darstellt, noch weiter vergrößert hat.

Wenn diese Vorstellung richtig ist, muß der Erzeuger der Cyste zunächst im Weichteilgewebe der Koralle herangewachsen sein, sofern man nicht etwa annehmen will, daß er die Koralle erst im ausgewachsenen Zustand befallen hat. Letzteres ist wohl sehr unwahrscheinlich, weil man dann ein auf das Larvenstadium folgendes freilebendes Jugendstadium voraussetzen muß, nach dessen Beendigung das Tier erst zur völligen Sessilität und Einkapselung gelangt ist. Sehen wir also von dieser zweiten Möglichkeit ab, so bleibt die einfachste Annahme diejenige, daß der Parasit sich zunächst im Weichteilgewebe, vielleicht im gastrodermalen Kanalsystem, festsetzte, dort heranwuchs und schließlich von dem sich verdickenden Kalkcoenenchym (Coenosteum) in einer Cyste eingekapselt wurde.

Damit ergäbe sich auch die Möglichkeit, unsere fossilen Befunde mit der Ökologie der rezenten korallenbewohnenden Ascothoracida in Einklang zu bringen; denn trotz aller Übereinstimmung und der großen Wahrscheinlichkeit, daß es sich hier um fossile Ascothoracida handelt, darf nicht übersehen werden, daß die rezenten Ascothoracida — soweit bekannt — „Gallen“-Bildungen nur in den Weichteilen und nicht im Skelett der Korallen erzeugen. Man kann jedoch ohne besondere Schwierigkeiten — wie oben dargelegt — beides voneinander ableiten.

Keines der bekannten lebenden Ascothoraciden-Genera paßt nun vollständig zu unseren fossilen Befunden. Das erscheint erklärlich, wenn man bedenkt, daß die wenigen rezenten Gattungen offensichtlich nur Überreste einer früher viel zahlreicher vertretenen Tiergruppe darstellen.

In der folgenden Tabelle sind die 5 für einen Vergleich überhaupt nur in Frage kommenden rezenten Gattungen aufgezählt, wobei links die übereinstimmenden und rechts die abweichenden Merkmale aufgeführt sind, sofern man in unserem Falle überhaupt von „Übereinstimmung“ sprechen darf; denn ein Vergleich der allein vorliegenden fossilen Cysten mit der Morphologie der rezenten Vertreter ist ja schlechterdings unmöglich.

¹ In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß sogar die kalkschaligen Thoracica unter den Cirripediern (z. B. *Creusia* und *Pyrgoma*) bei der Einnistung in Hexakorallen tief in das Kalkgewebe der Korallen eindringen und sogar die Septen zerstören können (KRÜGER 1940, S. 385). Selbst auf Fischen sitzende Balaniden können durch das Weichteilgewebe des Kopfes bis auf die Kiefer- und Operculum-Knochen hindurch in das Knochengewebe gelangen und in diesem bis 3 mm tiefe Aushöhlungen verursachen, ohne eine eigentliche Bohrtätigkeit auszuüben. (Nach HIRO bei KRÜGER 1940, S. 369.)

Rezente Ascothoracida	Übereinstimmende Merkmale	Abweichende Merkmale
<i>Synagoga</i> NORMAN	Äußere Ähnlichkeit des kugeligen Mantels, der einen großen Spalt nach außen besitzt. Ektoparasit an Oktokorallen.	Deutlich zweiklappige Schale, die den Körper nicht vollständig bedeckt. Kann seinen Wirt noch verlassen.
<i>Ascothorax</i> DJAKONOW	Weibchen mit völlig kugeliger, verwachsener Schale.	Kleine Öffnung des Mantels nach außen. Lebt in Krinoiden und Ophiuriden.
<i>Laura</i> LACAZE-DUTHIERS	Körper völlig vom Mantel eingeschlossen. Endoparasit in Korallen.	Mantel länglich-sackförmig, kleine Mantelöffnung.
<i>Baccalaureus</i> BROCH	Endoparasit in Korallen.	Mantel mit Mittelsack und seitlich aufgewickelten Spiralen.
<i>Petrarca</i> FOWLER	Mantel umschließt den ganzen Körper; Thorax mit Kopf verschmolzen; große ventrale Spalte nach außen.	Zweiklappiger Mantel, mit kleinen Chitindornen besetzt. Endoparasit in Hexakorallen.

Wenn wir also versuchen, unsere fossilen Cysten bei den Ascothoraciden unterzubringen, so ist das bei keiner der oben aufgeführten Gattungen möglich, obwohl gewissermaßen die Summe der Merkmale aller Genera durchaus zutrifft. Dasselbe gilt auch für die bei den Ascothoracida bisher unterschiedenen 4 Familien.

Es bleibt daher nichts anderes übrig, als für unsere fossilen Cysten eine neue Gattung aufzustellen, für die der Name *Endosacculus moltkiae* n. g. n. sp. vorgeschlagen wird.

II c) *Endosacculus* n. g.²

Derivatio nominis: Sacculus = Säckchen; endo = innen. Nach der Lage der Cysten im Kalkskelett der Koralle.

Diagnose: Sphäroidische blasenförmige Anschwellungen in den Internodien von Oktokorallen mit ventraler, länglicher, spaltförmiger Öffnung. Diese Öffnung hat einen keulen- oder flaschenförmigen Umriß mit einem vorderen (? cephalen) schmäleren und einem größeren hinteren erweiterten Teil. Sie liegt inmitten einer Abflachung oder ganz schwachen Eindellung der Blase. Der Innenrand der Öffnung zeigt einen undeutlichen schwachen Rand. Inneres der Hohlkugel glatt.

Genotypus: *Endosacculus moltkiae* n. g. n. sp. Obere Kreide.

² Nach einem Beschluß des XV. Internationalen Zoologen-Kongresses in London (cf. O. KRAUS, Zoologische Nomenklatur; Bericht über Entscheidungen und Festlegungen des XV. Internationalen Zoologen-Kongresses in London 1958, Beilage zu Senckenbergiana Lethaea 1958, S. 1) können Erzeugnisse von Tieren wie fossile Lebensspuren, tierische Bauten, Fährten, Freßbilder, Gallen usw. schon seit 1. Januar 1931 nicht mehr valid benannt werden. Die Beschreibung derartiger Gebilde hat nur den Status einer Indikation; seit 1931 reicht aber eine Indikation für sich allein nicht aus, einen Namen verfügbar zu machen. — Demnach dürften unsere fossilen Cysten keinen eigenen Namen erhalten. Die Paläontologie kann jedoch bei derartigen Gebilden, deren Urheber als „Körperfossil“ niemals erhalten ist, auf eine Benennung unter keinen Umständen verzichten.

II d) *Endosacculus moltkia* n. g. n. sp.

Taf. 25, Fig. 1—9; Taf. 26, Fig. 1 und 2

Derivatio nominis: Benannt nach dem Wirt, der Oktokorallengattung *Moltkia*.

Diagnose: Etwa 3—5 mm messende Hohlkugeln in den Internodien der Oktokorallengattung *Moltkia* mit 2,4—2,7 mm langer Öffnung. Im übrigen vorerst Diagnose wie für die Gattung.

Holotypus: Das auf Taf. 25, Fig. 8, abgebildete Internodium von *Moltkia minuta* NIELSEN mit deutlich erhaltener Öffnung. Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Humboldt-Universität Berlin (Coll. VAN BINKHORST).

Locus typicus: Maastricht (Holland). Näherer Fundort nicht angegeben (9 Exemplare).

Stratum typicum: Maastrichter Tuffkreide des oberen Maastrichtiens.

Weiteres Vorkommen: Campanien (Schichten mit *Actinocamax mamillatus*) von Ifö (Schonen) (1 Exemplar, Sammlung des Geologischen Staatsinstituts Hamburg).

II e) Weitere Bemerkungen zu *Endosacculus* n. g.

Vorausgesetzt, daß unsere Deutung von *Endosacculus* als Ascothoracida richtig ist, so bleibt noch übrig, einiges zur Morphologie und Orientierung dieses Fossils zu sagen. Obwohl gar keine Anhaltspunkte für eine Rekonstruktion des Tieres selbst bestehen, lassen sich dennoch einige Analogieschlüsse ziehen.

Da das Innere der Hohlkugel — von einigen Strukturen der befallenen Koralle selbst abgesehen — glatt und keine Naht oder Symmetrie mehr zu erkennen ist, darf man annehmen, daß der chitinöse Mantel von *Endosacculus* zu einem kugelig-glatten Gebilde verwachsen war, ähnlich wie bei *Ascothorax*. Dies folgt notwendigerweise daraus, daß die Koralle den Mantel außen herum vollständig encystiert hat und die Innenfläche der Hohlkugel heute somit den Abdruck des Mantels darstellt. Da am Boden der Hohlkugel bei dem Exemplar Taf. 26, Fig. 5 und 6 noch das Relief des Stadiums II der *Moltkia* (vgl. VOIGT 1958, S. 33) durchschimmert, dürfte hier der Mantel zuerst angeheftet gewesen sein. Die Hohlkugel ist zwar größtenteils glattwandig, läßt aber dennoch einige kleine Grübchen erkennen. Ob diese auf ein Relief des Mantels (? Chitinhöcker, Fortsätze oder dergleichen) schließen lassen, wie sie z. B. bei *Petrarca* bekannt sind (Taf. 26, Fig. 4), oder ob es sich nur um eine ungleichmäßige Kalkablagerung des kalkigen Coenenchyms handelt, ist nicht sicher auszumachen. Da diese Löcher aber ziemlich unregelmäßig sind, ist letzteres wohl wahrscheinlicher.

Die Symmetrieverhältnisse ergeben sich aus der Lage der länglichen Öffnung der Cysten. Da diese grundsätzlich der Öffnung der Bohrgruben bei den acrothoracalen Cirripediern gleichen (vgl. Textabb. 1), können die bei diesen herrschenden Verhältnisse zur Orientierung dienen. So bezeichnet bei den acrothoracalen Cirripediern das zugespitzte Ende der Grube die Lage des Kopfes und der Antennen; es entspricht also dem Vorderende des Tieres. Bei *Petrarca* innerhalb der Ascothoracida liegen auch entsprechend der Textabb. 2 (aus KRÜGER 1940 nach FOWLER) in der Mantelspalte oben die Antennulae und unten beiderseits die 4 Thoraxbeinpaare und das Abdomen. Hier öffnet sich also der Mantel-

sack nach außen. Eine analoge Orientierung vorausgesetzt, entspräche also das verschmälerte Ende an der Öffnung unserer Cysten der Lage der Antennulae und des Mundkegels. Die Situation ist dann also dieselbe wie bei den Acrothoracica.

Die Nahrungsaufnahme erfolgte durch die Öffnung der Cyste, wobei die Antennulae strudelnde Bewegungen ausgeführt haben dürften, ähnlich wie bei den acrothoracalen Cirripediern.

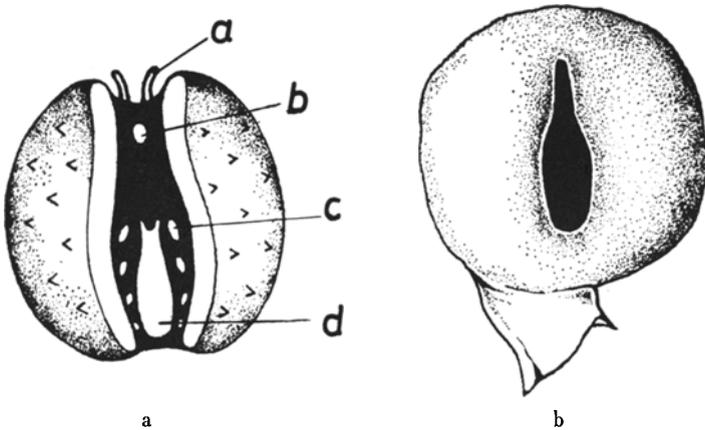


Abb. 2. a) *Petrarca bathyadactidis* FOWLER, ventral; umgezeichnet nach KRÜGER (aus FOWLER 1889). a Antennulae, b Mundkegel, c Thoraxbeinpaare, d Abdomen mit rudimentärer Furca. b) *Endosacculus moltkiaie* n. g. n. sp. Rekonstruktion einer unversehrten Cyste mit Öffnung, gleichsinnig orientiert mit *Petrarca*.

Dabei war die Cyste ringsum vom fleischigen Coenenchym der Koralle umgeben, und die Kelche standen dicht um die Öffnung herum (z. B. Taf. 25, Fig. 1, 2, 7 und 8), wie die Kelchgruben, zum Teil noch mit ihrer deutlichen Octomerie erhalten, zeigen. Die Kelche selbst waren also wesentlich kleiner als die Bewohner der Cysten.

Den sexuellen Dimorphismus der Ascothoracida hat WAGIN (1947, S. 236 ff.) zusammenfassend dargestellt. Bei der primitiven Gattung *Synagoga* sind beide Geschlechter noch recht ähnlich, und bei den Lauridae sind die Männchen noch freie Ektoparasiten. Bei *Ascothorax* und den Dendrogasteridae parasitieren bereits beide Geschlechter, und die Männchen sind Zwergmännchen. Sie leben teils außerhalb, teils innerhalb der Mantelhöhle des Weibchens. Nach den rezenten Ascothoraciden zu urteilen, ist anzunehmen, daß die Cysten bei *Endosacculus* von den Weibchen erzeugt wurden. WAGIN hält den Parasitismus an Korallen für älter als denjenigen an Echinodermen und glaubt, daß die Ascothoracida primär eine stenotrophe räuberische Lebensweise geführt haben oder zeitweise parasitisch lebten, wie das heute noch bei *Synagoga mira* und den Männchen der Lauridae der Fall ist. Lauridae und Synagogidae bezeichnen zwei voneinander unabhängige divergente Zweige, die aus gemeinsamen hypothetischen Ahnen, den „Proascothoracida“ WAGIN, hervorgegangen sind. Der erstere hätte sich dann zu Korallenbewohnern, die zweite zu Echinodermenparasiten entwickelt.

B III. Parasitismus oder Kommensalismus?

Trotz der starken Deformation des Korallenskelettes durch die Cystenbildung scheint der Wirt durch den Befall nicht besonders geschädigt worden zu sein. Das Wachstum des Stockes ging weiter und neue Korallenkelche bildeten sich auf der Cyste selbst. Im Gegensatz zu den sonstigen endoparasitischen Ascothoracida handelt es sich hier zwar um einen bis zum Skelett vordringenden Befall, aber nicht um einen echten Endoparasiten, der seine Nahrung aus den Geweben des Wirtes bezieht oder selbst im Gastralraum lebt.

Man wird hier also allenfalls von Raumparasitismus, wenn nicht besser von Kommensalismus oder Synökie sprechen dürfen. Das Verhältnis des Gastes zum Wirt dürfte in unserem Falle ganz ähnlich liegen wie bei den in lebenden Korallen zahlreich auftretenden thorakalen Cirripediern (besonders die Genera *Balanus* [*Conopea*] *Armatobalanus*, *Pyrgoma*, *Creusia* und andere [cf. KRÜGER 1940, S. 375]).

Auch auf verschiedenen Oktokorallen (*Heliopora*, *Isis*, *Acanthogorgia*, *Anthoplexaura*, *Rhipidogorgia*, *Leptogorgia*, *Euplexaura*, *Melitodes*, *Echinogorgia* und anderen) sind thorakale Cirripedier nicht selten (hier besonders *Membranobalanus*, *Tetraclita*, *Balanus* [*Conopea*] und *Acasta*).

Viele *Creusia*- und *Pyrgoma*-Arten dringen so tief in das Gewebe der Korallen ein, daß sogar im Innern des Kelches bis zur Basis des Cirripeds alle Septen zerstört werden. In diesen Fällen schädigen die Cirripedier ihren Wirt durchaus, und es ist dann nach KRÜGER (1940, S. 373) gerechtfertigt, sie nicht nur als Synöken, sondern auch als Parasiten zu bezeichnen.

Die Analogien zu unseren fossilen Cysten sind also auffällig genug. Der Unterschied gegenüber unserem *Endosacculus* besteht jedoch darin, daß bei den thorakalen Cirripediern stets noch die Kalkplatten in den „Gallen“ vorhanden sind.

Zum Schluß sei noch bemerkt, daß sich Cysten wie die hier beschriebenen bisher nur bei der Art *Moltkia minuta* gefunden haben und daß somit *Endosacculus* als artkonstanter Bewohner dieser Oktokorallen zu gelten hat.

C. Zusammenfassung

In den Internodien der Oktokoralle *Moltkia minuta* NIELSEN aus der Mastrichter Tuffkreide finden sich Cysten, die aller Wahrscheinlichkeit nach auf die bisher fossil unbekannteste Crustaceenordnung Ascothoracida zurückzuführen sind. Ihre Erzeuger werden als *Endosacculus moltkia* n. g. n. sp. beschrieben. Die Familienzugehörigkeit innerhalb der Ascothoracida bleibt ungewiß. Es handelt sich nicht um echten Parasitismus, sondern eher um Synökie oder Kommensalismus.

Schriftenverzeichnis

- ABEL, O.: Parasitische Balanen auf Stockkorallen aus dem mediterranen Miozänmeer. — *Palaeobiologica* 1, S. 13—38, 2 Taf., 1928.
- BALSS, H.: Decapoda in H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. — 5. Bd., I. Abt., 7. Buch Decapoda, 11. Liefg., Leipzig 1956.
- BAYER, F. M.: „Octocorallia“ in R. C. MOORE's „Treatise on Invertebrate Paleontology“, Part F Coelenterata. — S. 166—231, 1956.

- CLARKE, J. M.: The beginning of dependent life. — New York State Museum 61, Rep. 1907, 1, S. 146—196, Taf. 1—13, Albany 1908.
 — Organic origin and significance. — New York State Mus. Bull. Nr. 221, 222, S. 5—109, Albany 1921.
- CODEZ, J., & SAINT-SEINE, R. DE: Révision des Cirripèdes Acrothoraciques fossiles. — Bull. Soc. géol. de France, 6. Ser., 7, S. 699—719, Taf. 37—39, 1957 (1958).
- DACQUÉ, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. — S. 1—777, 345 Fig., Berlin 1921.
- KRÜGER, P.: Cirripedia in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. — 5, 1. Abt., 3. Buch, Teil III, S. 1—112, Leipzig 1940.
 — Ascothoracida in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. — 5, 1. Abt., 3. Buch, Teil IV, S. 1—46, Leipzig 1940.
- NIELSEN, K. BR.: Slaegten „*Moltkia*“ og andre octocoraller i Sveriges Kridttidsafjlejringer. — Geol. Fören. i Stockh. Förhandl., S. 461—468, Taf. 8, 1918.
- NORMAN, A. M.: *Synagoga mira*, a Crustacean of the Order Ascothoracica. — Transactions of the Linnean Society of London, II. Ser., 11, Zoology, S. 161—166, Taf. 33—35, 1913.
- OKADA, M. Yo. K.: Contribution à l'étude des Cirripèdes Ascothoraciques. II. Note sur l'organisation de *Synagoga*. — Bull. Mus. Nat. d'Histoire Naturelle, Paris, 32, S. 69—73, 1926.
- VOIGT, E.: Untersuchungen an Oktokorallen aus der oberen Kreide. — Mitt. Geol. Staatsinstitut Hamburg, 27, S. 5—49, Taf. 1—13, 1958.
- WAGIN, V. L.: *Ascothorax ophiocentis* and the position of Ascothoracida WAGIN in the System of the Entomostraca. — Acta zoologica 27, S. 155—267, Stockholm 1946.
- WITHERS, H. T.: Catalogue of fossil Cirripedia in the Department of Geology. — Vol. II, Cretaceous, S. 1—433, Taf. 1—50, British Museum, London 1935.

Tafelerklärungen

Die Originale befinden sich, mit Ausnahme des Exemplares Taf. 25, Fig. 9, in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Humboldt-Universität in Berlin.

Tafel 25

- Fig. 1—9. Cystenbildungen des vermutlichen Ascothoraciden *Endosacculus moltkiaie* n. g. n. sp. an der Oktokoralle *Moltkia minuta* NIELSEN.
 Fig. 1—8 aus der Tuffkreide von Maastricht, Fig. 9 aus der schwedischen Trümmerkreide von Ifö (Schonen).
- Fig. 1, 2. Cysten mit großer ausgebrochener Öffnung und einzelnen Kelchgruben auf der Wand der Cyste, $\times 5$.
- Fig. 3. Cyste mit besser erhaltener, jedoch ebenfalls etwas beschädigter Öffnung, $\times 5$.
- Fig. 4, 5. Aufgebrochene dünnwandige Cyste in verschiedener Beleuchtung. Fig. 5 zeigt am Grunde der Hohlkugel das Relief des Entwicklungsstadiums II der *Moltkia*, $\times 5$.
- Fig. 6. Längsschnitt durch eine Cyste, in deren Mitte die unversehrte, aber außen von der Koralle überwucherte Öffnung gelegen ist, $\times 5$.
- Fig. 7. Cyste mit mäßig gut erhaltener Öffnung, $\times 5$.
- Fig. 8. Cyste mit gut erhaltener keulenförmiger Öffnung. Holotypus, $\times 5$.
- Fig. 9. Cyste an einem kleinen Internodium aus der schwedischen Trümmerkreide (Schichten mit *Actinocamax mamillatus*) von Ifö (Schonen). Sammlung des Geologischen Staatsinstituts Hamburg. $\times 5$. T. K. Nr. 426.

Tafel 26

- Fig. 1, 2. Großes Internodium von *Moltkia minuta* NIELSEN mit 3 Cysten von *Endosacculus moltkiaie* n. g. n. sp. am oberen Ende; aus der Maastrichter Tuffkreide. Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Humboldt-Universität Berlin. $\times 5$.
- Fig. 3—5. Beispiele rezenter Ascothoracida zum Vergleich mit *Endosacculus moltkiaie* n. g. n. sp. (vergrößert).
- Fig. 3. *Synagoga mira* NORMAN (aus BROCH 1927 nach KRÜGER 1940).
- Fig. 4. *Petrarca bathyadactidis* FOWLER (aus FOWLER 1889 nach KRÜGER 1940). Man sieht oben die Antennulae, dann den Mundkegel. Die feinen Fäden beiderseits sind Anhänge unbekannter Funktion. Zwischen den 4 Thoraxbeinpaaren liegt das Abdomen mit der rudimentären Furca.
- Fig. 5. *Ascothorax ophiocentis* DJAKONOW ♂ (aus STEPHENSEN 1935 nach KRÜGER 1940).



1



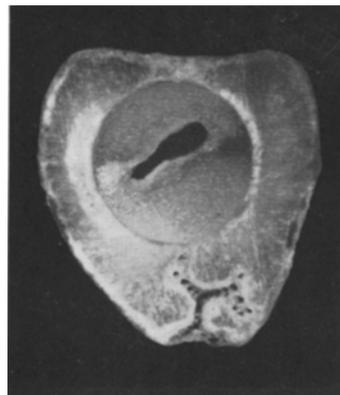
2



3



4



5



6



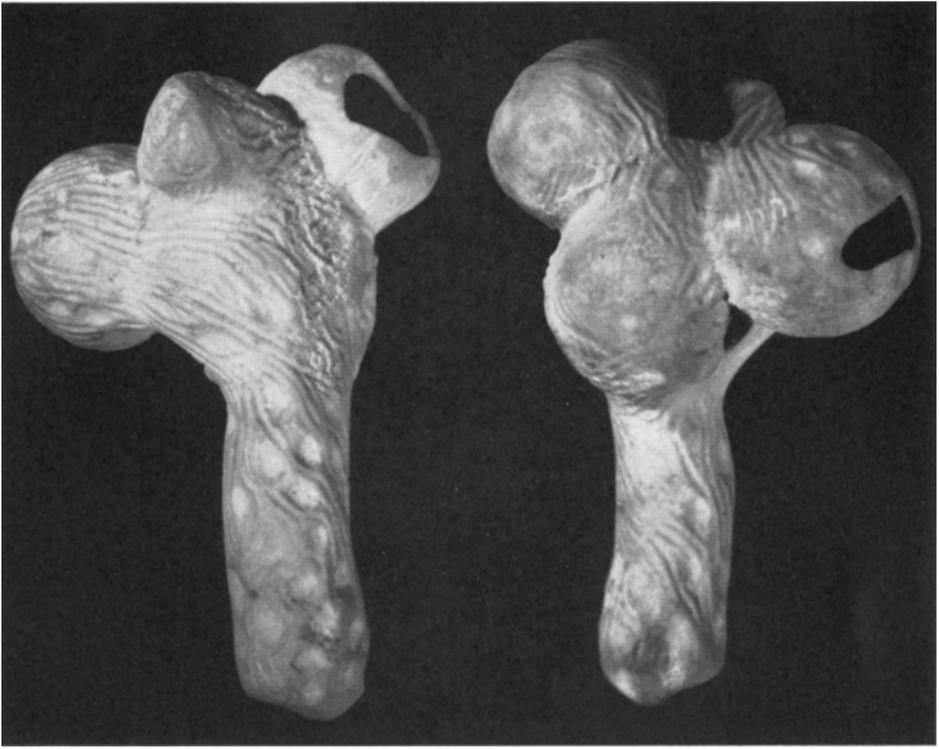
7



8

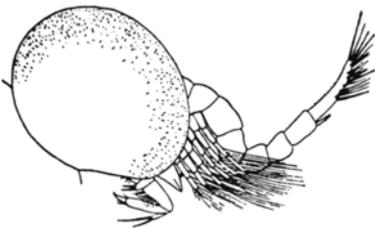


9



1

2



3



4



5