Der erste Nachweis von agelasiden Schwämmen (Demospongiae) aus dem Jungpaläozoikum

Von HELFRIED MOSTLER*)

Mit 1 Abbildung und 3 Tafeln

Schwämme Demospongiae Taxonomie

Inhalt

	Zusammenfassung	341
	Abstract	341
1.	Einleitung	341
2.	Sklerenarchitektur	343
3.	Taxonomischer Teil	344
4.	Bemerkungen zum Lebensraum der fossilen und rezenten Agelasida	346
	Literatur	352

Zusammenfassung

Erstmals werden anhand von aus dem unlöslichen Rückstand isolierten verticillitiden Acanthostylen agelaside Schwämme aus dem Jungpaläozoikum (Unterkarbon und Perm) nachgewiesen. Sie schließen eng an jene Agelasida, die REITNER (1992) aus der basalen Obertrias bekanntgemacht hat, an. In der Mittel- und Obertrias sind Schwämme, deren Megaskleren aus Acanthostrongylen mit spiral angeordneten Formen ausgebildet sind, mit hoher Wahrscheinlichkeit zu den nahen Verwandten der Agelasida zu rechnen. Übergänge von verticillitider zu spiralförmiger Anordnung der Dornen erhärten diese Vermutung.

Im systematischen Teil werden 2 neue Gattungen mit 6 Arten beschrieben. Die Lebensweise der fossilen Agelasida deckt sich weitgehend mit jener der rezenten Vertreter dieses Taxons. Mit dem Nachweis der Agelasida bereits ab dem Unterkarbon kann die Ansicht von REITNER, daß es sich bei diesem Taxon um eine alte Gruppe von Schwämmen handelt, bestätigt werden.

First Evidence of Upper Paleozoic Agelaside Sponges (Demospongiae)

Abstract

For the first time Agelasid sponges from the Early Paleozoic (Lower Carboniferous and Permian) are proved, based on the presence of verticillitid acanthostyls isolated from the insoluble residues of the cherty limestones. These sponges closely resemble Agelasida from the basal Upper Triassic published by REITNER (1992). In the Middle and Upper Triassic sponges whose megascleres are built from acanthostrongyls with spirally arranged forms most probably can be considered close relatives of the Agelasida. Transitions from verticillitid to spiral arrangement of the thorns substantiate this assumption.

Two new genera with six species are described. The mode of life of fossil Agelasida is quite identical to that of recent representatives of this taxon. With the proof of Agelasida already in the Lower Carboniferous REITNER's opinion that this taxon is an old group of sponges is confirmed.

1. Einleitung

Verticillitide Acanthostyle sind für die heute lebenden Agelasida VERILL sehr typisch. Fossil wurden derart gebaute Skleren bisher vollkörperlich nicht bekannt. REITNER (1992: 220) konnte jedoch mit Hilfe von Dünnschliffen im Basalkörper eines ceratoporelliden Schwammes, aus unterkarnischen Cipitkalken stammend, Acanthostyle mit verticillitidem Dornenmuster nachweisen. Damit war der Beweis erbracht, daß agelaside Poriferen bis in die Ober-

^{*)} Anschrift des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. HELFRIED MOSTLER, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck.

trias zurückreichen, wenn auch aus vortriassischer Zeit bisher keine fossilen Belege von Agelasiden überliefert sind.

In jüngster Zeit gelang es dem Autor, aus unterkarbonen Sedimenten Irlands, der Slope-Fazies angehörend, sowie aus Karbonatgesteinen der Vorriffazies und der Slope- bis Beckenfazies von Texas aus sehr reichen Kieselschwammfaunen Acanthostyle mit quirlartig angeordneten Dornen vollkörperlich zu isolieren. Vor allem in den Sedimenten des Riffabhanges im Übergang zur Slope-Fazies sind verticillitide Acanthostyle häufig. Diese Acanthostyle lassen sich in mehrere morphologische Typen aufgliedern. So konnte WIEDENMAYER (1977: 127-132) aufzeigen, daß verschiedene Arten der Gattung Agelas DU-CHASSAING & MICHELOTTI durch unterschiedlich ausgebildete Acanthostyle gekennzeichnet sind. Demnach wäre es durchaus möglich und konsequenterweise logisch, die verschiedenen fossil überlieferten Acanthostyltypen einzelnen Arten zuzuordnen.

Obwohl verticillitide Acanthostyle auf die Agelasida beschränkt sind, wurden in dieser Studie auch acanthindiactine Skleren mit verticillitidem Dornenmuster, aber auch solche mit anderer gesetzmäßiger Anordnung der Dornen miteinbezogen. Es handelt sich hiebei um Acanthostrongyle und Acanthoamphioxe mit in einer Reihe angeordneten Dornen, oder die Bedornung erfolgt spiralig. Die ältesten Acanthoamphioxe mit verticillitider Skulptur hat SCHRAMMEN (1924: 27) aus der Unterkreide beschrieben. Er bezeichnete diesen Sklerentypus als Spathidorhabd (Quirl = spathidos) und vermerkte, daß Nadeln mit gleicher Skulptur nur von rezenten Arten der Gattung Agelas bekannt seien. Obwohl es SCHRAMMEN auffiel, daß die Rhabde von Agelas Acanthostyle sind (er bezeichnet sie als Spathidostyle), ist er dennoch der Meinung, daß ein näherer Zusammenhang zwischen Agelas und den Kreidemonaxoniern besteht. Auf diese Problematik wird noch später ausführlich eingegangen. Acanthamphioxe mit verticillitidem Dornenmuster hat RIHA (1982: Taf. 3, Fig. 15-17), aus dem Miozän der Karpatenvorriffe stammend, abgebildet; sie sind im Gegensatz zu den kretazischen Spathidorhabden sehr gedrungen und an beiden Enden eher stumpf ausgebildet; nur eine kleine, sehr schmale Spitze würde die Bezeichnung Acanthoamphiox rechtfertigen. Von der Gesamtstruktur ähnelt diese Sklerenform eher einem Acanthostrongyl. Aus dem Oberjura und der basalen Unterkreide (Oberalmer Formation) konnte der Verfasser Spathidostrongyle nachweisen (vgl. Taf. 3, Fig. 19). Die ältesten Acanthostrongyle mit verticillitider Skulptur stammen aus der Mitteltrias (Fassan) der Südalpen, die hier ebenfalls mit abgebildet wurden (siehe Taf. 2, Fig. 17). Sie stammen aus einer reichen Spongienfauna, die den Beckenboden der Buchensteiner Schichten von Recoaro besiedelten (MOSTLER, 1994, in Druck). Somit sind Acanthostrongyle von der Mitteltrias über die Obertrias (Pötschenkalke) und den Oberjura bzw. die Unterkreide und im Tertiär nachgewiesen. FROMONT & BERGQUIST (1990: 276, Fig. 3d) bilden verticillitide Acanthostrongyle von Zyzza massalis ab, die durchaus den jurassischen Skleren ähneln.

Auffallend dagegen sind Acanthostrongyle mit spiraliger Anordnung der Dornen. Diese konnte der Autor aus der Beckenfazies der Mittel- und Obertrias (Nördliche Kalkalpen und Südalpen) aus reichen Poriferenfaunen isolieren. Spiral angeordnete Dornenmuster wurden bei Demospongien bisher nicht beobachtet, ganz im Gegensatz zu den Hexactinellida, deren große Hexaster bereits ab dem Ordovizium, bis in das Perm reichend, die MOSTLER (1986: 327) als Spirhexaster bezeichnete, spiral angeordnete Dornen entwickelten. Die Acanthostrongyle mit spiraler Dornenanordnung sind auf die Trias beschränkt; sie treten erstmals im Fassan auf. Die Schwämme mit derartig entwickelten Acanthostrongylen dürften noch im Obernor erloschen sein.

Das Hauptaugenmerk in dieser Studie gilt den Skleren der agelasiden Schwämme. Nach REITNER (1992: 218) sind die verticillitiden Acanthostyle (und nur diese) eine hervorragende Autapomorphie der Agelasida. Deshalb werden die agelasiden Acanthostyle und nicht Acanthoamphioxe und Acanthostrongyle diesem Taxon zugeordnet.

Abschließend zu den einleitenden Bemerkungen sei noch auf die systematische Zuordnung der Agelasida eingegangen. Zur Zeit herrscht, was die Systematik der Demospongien betrifft, eine große Unsicherheit. Dabei steht man erst am Anfang einer Erstellung einer einigerma-Ben zufriedenstellenden Taxonomie. Es stehen sich zur Zeit mehrere Klassifikationen, von Neontologen erstellt, gegenüber. Die zur Zeit anstehende Problematik wird am besten in der Arbeit von VAN SOEST (1991) dargelegt. Generell sind es zwei Schulen, die zu der unterschiedlichen Klassifikation beitragen. Die einen halten an einem System fest, das die sogenannte phenetische Methode bevorzugt, d.h. die Poriferen werden ausschließlich aufgrund morphologischer Ähnlichkeiten in Gruppen aufgegliedert, die anderen versuchen, sich über verschiedene Wege ein phylogenetisches Bild zu verschaffen. In letzterem steckt mehr Information als im phenetischen System. Zur Zeit versuchen wohl die meisten, die phylogenetischen Zusammenhänge zu ergründen, obwohl es auch hiebei verschiedene Gruppenbildungen gibt. Die einen sind jene, die man kurz Evolutionssystematiker nennen könnte, die anderen sind unter dem Begriff Kladisten einzuordnen.

Es ist hier nicht Aufgabe, die Problematik und den Ausweg aus einer bisher unbefriedigenden Systematik zu diskutieren, sondern mit der zuvor gegebenen kurzen Darstellung soll dem Leser klargemacht werden, warum z.B. die agelasiden Schwämme den unterschiedlichsten höheren taxonomischen Einheiten, wie im folgenden dargestellt, zugeordnet werden. BERGQUIST (1978: 168) stellt die Familie Agelasidae VERILL zur Ordnung Axinellida. HART-MAN (in HARTMAN et al., 1980: 24) hat diese in eine eigene Ordnung (Agelasida) gestellt, während WIEDENMAYER (1977: 129) die Agelasidae zu den Poecilosclerida zählt. In einem Zeitraum von nur drei Jahren wurden die Agelasidae drei verschiedenen Ordnungen bzw. zwei verschiedenen Subklassen zugewiesen, was sehr deutlich die schwierige Stellung der Spongienklassifikation widerspiegelt. Ein Durchbruch gelang erst vor kurzem REITNER (1992: 215), auf dem Wege über die phylogenetische Systematik die Agelasida VERILL in den Griff zu bekommen. Nach diesem Autor sind die Agelasida ein Taxon, das sich über eine Reihe von Autapomorphien ausgezeichnet als Monophylum begründen läßt. Die Acanthostyle mit ihren in Reihen angeordneten Dornen stellen nach REITNER eine zentrale Autapomorphie der verticillitiden bzw. agelasiden Acanthostyle. Acanthostyle dieses Typs treten aber auch bei den Ceratoporelliden auf. Die Ceratoporellida HARTMAN & GO-REAU 1972 stellen nach diesen Autoren eine eigene Ordnung der Klasse Sclerospongea dar. Zu den Ceratoporellida werden die Gattungen Ceratoporella und Stromatospongia gerechnet; im Gegensatz hiezu werden diese von REITNER (1992) zu den Demospongien gezählt, und zwar den Agelasida zuzgeordnet. HARTMAN & GOREAU (1975) erwähnen, daß die Gattungen Ceratoporella und Stromatospongia nicht nur verticillitide Acanthostyle, sondern auch Acanthostrongyle aufweisen, was die Vorstellung von SCHRAMMEN (1924), daß Skleren mit quirlartig angeordneten Dornen nahe verwandte Formen der rezenten Gattung *Agelas* sind, bestärken würde. Von dieser Sicht ausgehend, müßte man dann auch jene Schwämme mit Acanthostrongylen verticillitider Natur zu den Agelasida im Sinne von REITNER rechnen.

2. Sklerenarchitektur

Aus dem Jungpaläozoikum sind ausschließlich verticillitide Acanthostrongyle überliefert; sie sind recht analog wie jene der rezenten Gattung Agelas entwickelt. Acanthostyle sind monactine Skleren mit einem stumpfen und einem spitzen Ende. Das stumpfe Ende, von dem der Achsenkanal seinen Ausgang nimmt, ist meist stark zugerundet oder nahezu breitflächig eckig, kann bedornt, aber auch dornenlos sein. In Abb. 1 sind einige Acanthostyle mit verticillitider Anordnung der Dornen rezenter und fossiler Schwämme dargestellt, um einmal die Form des sogenannten Kopfbereiches, andererseits die unterschiedlichen Abstände der Dornenreihen darzulegen. Wie bereits erwähnt, hat SCHRAMMEN (1924) für derart gebaute Acanthostyle den Begriff Spathidostyl eingeführt, den wir hier weiter verwenden wollen, weil mit einem Wort das gesagt werden kann, was man sonst mit "Acanthostyl mit verticillitider Anordnung der Dornen" umschreiben muß. Im Angelsächsischen ist dies einfacher, indem man "verticilate acanthostyle" schreibt. Nun, das Spathidostyl besteht aus einem Rhabd, das sich in einen Kopfabschnitt, in einen Mittelteil und einen stark verjüngten, spitz endenden Teil einteilen läßt. Die quirlartig angeordneten Dornen entspringen direkt dem Rhabd oder aber sie sitzen auf Wülsten auf. Im letzteren Falle sind die Dornen im Querschnitt kleiner, vor allem kürzer. Die aus dem Unterkarbon stammenden Spathidostyle sind leider schlecht erhalten,

aber doch noch als solche erkennbar; die permischen dagegen zeigen einen sehr guten Erhaltungszustand und lassen sich in 7 Typen aufgliedern.

Typus 1

Das Rhabd verjüngt sich nach beiden Seiten; dies zeichnet sich auch in der Länge der Dornen ab, die im Mittelabschnitt am längsten sind. Die Dornen der 16 Dornenreihen sind im Mittelabschnitt des Rhabds senkrecht zur Rhabdachse orientiert, aber auch im spitz endenden Teil weisen diese die gleiche Orientierung auf, während der Kopfabschnitt (dies ist jener Teil, an dem die Dornen nach oben gerichtet sind), durch 7 Dornenreihen, die zunächst schwach noch in Richtung Kopf aufragen, dann sich immer mehr der Rhabdachse anpassen, charakterisiert sind. Der Kopf selbst wird aus divergierenden Dornen aufgebaut (vgl. hiezu Taf. 1, Fig. 1).

Typus 2

Schwach gebogenes Rhabd mit hohem, deutlichem Kopf, an dem die Verschweißung der Dornenreihen nicht erkennbar ist; vielmehr ist bereits eine Differenzierung in einzelne kleine, sich überlappende blattartige Strukturen erkennbar. Die Anzahl der Dornenreihen schwankt zwischen 20 und 30. Im Mittelabschnitt des Rhabds sind diese am engsten angeordnet (siehe hiezu Taf. 1, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 2).

Typus 3

Das Rhabd mit 31–36 Dornenreihen nimmt bis zum zweiten Drittel seiner Länge allmählich an Dicke zu und verjüngt sich kurz vor dem Kopf, wodurch eine halsartige Einschnürung hervorgerufen wird, sodaß ein subtylostyler Sklerenbau entsteht. Die Dornen der letzten 8–10 Reihen sind nach oben gerichtet und verschmelzen im Kopfbereich miteinander (siehe Taf. 1, Fig. 3–4, 11). Die Kopfform ist etwas unterschiedlich, was vom Verschweißungsgrad der Dornenreihen abhängt.



Acanthostyle mit verticillider Anordnung der Dornen rezenter und fossiler Schwämme.

1 = Agelas mauritiana, 2 = Agelas diaspar, 3 = Agelas conifera, 4 = Agelas clathrodes, 5= Stromatospongia micronesia, 6 = Ropalospongia fluegeli n.gen. n.sp.

Typus 4

Rhabd mit 20–28 Dornenreihen, die im oberen Teil des spitz endenden Abschnittes weit auseinanderstehen, im Mittelteil eng aneinandergereiht sind. Das spitze Ende ist durch viele kleine Dornenreihen gekennzeichnet (Taf. 1, Fig. 9, 13, 14). Besonders kennzeichnend für diesen Typus sind die noch deutlich erkennbaren stark nach oben gerichteten Dornenreihen, deren Dornen sich durch ihre subparallele Lage zur Rhabdachse überlappen, aber nicht verschweißen, wodurch kein eigentlicher Kopf entsteht (Taf. 1, Fig. 5–7; Taf. 2, Fig. 2–6).

Typus 5

Das Rhabd nimmt gleichmäßig an Breite in Richtung Kopfbereich zu. Auffallend sind die langen Dornen im oberen Bereich des sich verjüngenden Rhabdendes. Sie sind außerdem zur Spitze hin gerichtet (es sind 5–6 Reihen). Im Mittelabschnitt sind es nur drei Reihen, deren Dornen senkrecht zur Rhabdachse stehen; die Dornen der weiteren 6 Reihen sind nach oben gerichtet und der Kopf selbst besteht aus 3 verschweißten Dornenreihen (Taf. 1, Fig. 8, 10, 15).

Typus 6

Rhabd mit 25–18 Dornenreihen. Die Dornen sind im Mittelabschnitt am längsten. Charakteristisch ist ein hoher, schmaler Kopf, d.h. der Kopfabschnitt ist schmäler als der Mittelteil des Rhabds. Der Kopf ist deshalb so hoch, weil 4–5 Dornenreihen völlig mit dem Rhabd verschmolzen sind (Taf. 1, Fig. 9; Taf. 2, Fig. 1).

Typus 7

Gleichmäßig vom Kopfareal bis zum spitzen Ende sich verjüngendes Rhabd, das einen niedrigen Kopf, nur aus 2 Dornenreihen bestehend, aufweist und ab Rhabdmitte durch weit auseinanderstehende Dornenreihen gekennzeichnet ist.

Die aus dem Unterkarbon stammenden Acanthostyle sind nur einem Formtypus zuordenbar, der vor allem durch den hohen Kopfabschnitt charakterisiert ist. Besonderes Kennzeichen des Kopfareals ist dessen homogener Aufbau, aus dem keine Verschmelzung von etwaigen Dornenreihen zu erkennen ist. Durch dieses Merkmal unterscheiden sich die unterkarbonen Acanthostyle wesentlich von jenen des Perms. Auffallend sind die senkrecht zur Rhabdachse entwickelten Dornenreihen, ein Merkmal, das ebenfalls nicht an den permischen Acanthostylen beobachtet werden konnte.

Aus der Mittel- und Obertrias der Südalpen als auch der Nördlichen Kalkalpen wurden aus der distalen Slope-Fazies wie auch aus der Beckenfazies reiche Kieselschwammfaunen nachgewiesen (vgl. MOSTLER, 1976). Daraus konnten, wenn auch selten, Spathidostrongyle isoliert werden. Die Rhabde sind C-förmig gebogen, weisen jedoch z.T. Übergangsstadien zu Rhabden auf, deren Dornenanordnung spiralig verläuft, sodaß sie in diese Formengruppe mit eingereiht werden müssen. Diese nur auf die Mittel- und Obertrias beschränkten Sklerenformen lassen sich in zwei Typen untergliedern.

Typus 1

Schlanke, C- oder S-förmig gebogene Rhabde mit 15–16 (meistens 16) zählbaren Spiralabschnitten, an denen die Dornen aneinandergereiht sind.

Typus 2

Dickwüchsige Rhabde, meist schwach C-förmig gebogen, selten völlig gerade verlaufend, mit 12–16 (meist 12) spiralig angeordneten Dornenreihen. Die aus dem Oberjura der Oberalmer Schichten stammenden Acanthostrongyle sind stark C-förmig gebogen und zeigen sehr deutlich die verticillitide Dornenanordnung (meist 19 Dornenreihen) und damit starke Anklänge an die rezent auftretenden Acanthostrongyle von *Zyzza massalis*.

Zum Vergleich sind noch einige der selten auftretenden, nicht sicher einordenbaren Skleren in den Fototafeln mit abgebildet. Sehr wichtig sind jedoch die Acanthostyle mit verticillitiden Dornenreihen von rezenten agelasiden Schwämmen, die in dankenswerter Weise von Herrn Doz. Dr. J. REITNER (Freie Universität Berlin) zur Verfügung gestellt wurden.

3. Taxonomischer Teil

Die Spathidostyle aus dem Unterkarbon von Irland sind die bisher ältesten, aber aufgrund der nicht vollständigen Erhaltung taxonomisch nicht näher erfaßbar. Gerade weil das spitze Ende dieser Skleren fehlt, wurde von einer taxonomischen Zuordnung Abstand genommen, wenn auch, wie zuvor beschrieben, feststeht, daß es sich um einen eigenen Typus handeln muß.

Die aus dem Perm stammenden vielen Spathidostyle lassen sich zwar in 7 Typen untergliedern; selbst unter Berücksichtigung, daß bei rezenten Agelasiden schon geringe Unterschiede, die auf die Anzahl der Dornenreihen und auf die Art des Kopfareals beschränkt sind, wie dies WIE-DENMAYER (1977) nachgewiesen hat, ist der Verfasser der Meinung, daß die 7 Typen nicht unbedingt 7 Arten entsprechen müssen, sondern durch morphologische Übergänge miteinander verbunden sind, so daß man maximal 4 Arten aufzustellen vermag, die im folgenden beschrieben werden.

Agelasida VERILL

Ropalospongia n.gen.

Typusart: Ropalospongia fluegeli n.sp.

- Derivatio nominis (ropalos = gr. Keule): Nach der keulenförmigen Gestalt bezeichnet.
- Diagnose: Demospongien mit Acanthostylen, deren Dornen in Reihen angeordnet sind. Typisch für sie sind die hohe Ringzahl (12–36) und ein ausgeprägtes Kopfende.

Zugewiesene Arten: Ropalospongia flügeli n.sp. Ropalospongia foliata n.sp. Ropalospongia multispinosa n.sp. Ropalospongia reitneri n.sp.

Ropalospongia fluegeli n.sp.

(Taf. 1, Fig. 8, 10, 15)

- Derivatio nominis: Nach Prof. Dr. Erik FLÜGEL, Universität Erlangen, der sich besonders um die Karbonatgesteine und die Paläontologie des Perms verdient gemacht hat.
- Holotypus: Taf. 1, Fig. 8, 10.
- Stratum typicum: Road Canyon Formation, Glass Mountains, Texas.
- Locus typicus: Typuslokalität von Roadian.
- Diagnose: Spongien mit Spathidostylen, deren gerade gestrecktes Rhabd massiv gebaut ist, vom spitzen zum

stumpfen Ende allmählich an Dicke zunimmt und mit 17–21 Dornenreihen ausgestattet ist. Der Kopfbereich setzt sich aus 4–6 nach oben gerichteten Dornenreihen zusammen, der eigentliche Kopf selbst besteht aus 3–4 verschmolzenen, sich überlappenden Dornenreihen.

Beschreibung: Vgl. hiezu Beschreibung des Typus 5.

Stratigraphische Verbreitung: Bisher auf das Oberperm beschränkt.

Ropalospongia foliata n.sp.

(Taf. 1, Fig. 1, 5–7, 9, 13, 14; Taf. 2, Fig. 1–6; Taf. 3, Fig. 9–11)

Derivatio nominis: Nach den blattartigen Strukturen des Kopfareals (foliatus = blattförmig).

Holotypus: Taf. 2, Fig. 2, 6.

Stratum typicum: Road Canyon Formation, Glass Mountains, Texas.

Locus typicus: Typuslokalität von Roadian.

- Diagnose: Spongien mit streng gerade verlaufenden verticillitiden Acanthostylen, die durch im Kopfareal nicht verschmolzene Dornenreihen charakterisiert sind.
- Beschreibung: Siehe Beschreibungen von Typus 1, 4 und 6.

Ropalospongia multispinosa n.sp.

(Taf. 1, Fig. 2-4, 11; Taf. 3, Fig. 8)

Derivationominis: Nach den vielen Dornenreihen und damit der hohen Dornenzahl benannt.

Holotypus: Taf. 1, Fig. 3, 11.

Stratum typicum: Road Canyon Formation, Glass Mountains, Texas.

Locus typicus: Typuslokalität von Roadian.

- Diagnose: Spongien mit sehr vielen verticillitid angeordneten Dornenreihen und deutlich abgesetztem Kopf, der aus mehreren verschmolzenen Dornenreihen besteht.
- Beschreibung: Siehe Typus 2 und 3.

Ropalospongia reitneri n.sp.

(Taf. 3, Fig. 2)

Derivatio nominis: zu Ehren von Herrn Doz. Dr. Joachim REITNER, Freie Universität Berlin, der die ersten Agelasida aus der Trias beschrieben hat.

Holotypus: Taf. 3, Fig. 2.

- Stratum typicum: Road Canyon Formation, Glass Mountains, Texas.
- Locus typicus: Typuslokalität von Roadian.
- Diagnose: Spongien mit verticillitiden Acanthostylen, die durch einen niedrigen Kopf und ab der Mitte des Rhabds durch weit auseinanderstehende Dornen charakterisiert sind.
- Beschreibung: Siehe Beschreibung von Typus 7.

Fluegelispongites n.gen.

Typusart: *Fluegelispongites trettoensis* n.sp.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. ERIK FLÜGEL, Paläontologisches Institut der Universität Erlangen, der sich ganz besonders um die Mikrofazies der Trias verdient gemacht hat.

- Diagnose: Spongien mit schlanken C- bis S-förmig gebogenen Acanthostrongylen, deren Dornen spiralförmig angeordnet sind.
- Zugewiesene Arten: Fluegelispongites trettoensis n.sp. Fluegelispongites ventriosus n.sp.

Fluegelispongites trettoensis n.sp. (Taf. 2, Fig. 7–10)

- Derivatio nominis: Nach dem häufigen Vorkommen in den Vicentinischen Alpen, in der Nähe der Ortschaft Tretto.
- Holotypus: Taf. 2, Fig. 9, 10.
- Stratum typicum: Buchensteiner Schichten, Mitteltrias.
- Locus typicus: Tretto in den Vicentinischen Alpen.
- Beschreibung: Entspricht der Beschreibung von Acanthostylen mit spiral angeordneten Dornenreihen (Typus 1).

Fluegelispongites ventriosus n.sp.

(Taf. 2, Fig. 11-16, 18; Taf. 3, Fig. 14, 16)

- Derivatio nominis: Nach den massiven Skleren benannt (ventriosus = dickwüchsig).
- Diagnose: Spongien mit gerade bis schwach C-förmig gebogenen Acanthostrongylen, mit sehr engen Dornenspiralen.
- Holotypus: Taf. 2, Fig. 12.

Stratum typicum: Pötschenkalke, mittleres Obernor.

Locus typicus: Pötschenpaß.

Beschreibung: Vgl. hiezu die Beschreibung von Typus 2 dieser Sklerenart.

•

Die hier kurz beschriebenen Skleren der Agelasida und deren systematische Einordnung sollten im Hinblick auf ihr Alter noch einmal diskutiert werden. Es handelt sich um die bisher ältesten fossil nachgewiesenen Formen. 1992 hat REITNER die ersten tief-obertriassischen und bis dahin ältesten agelasiden Schwämme nachweisen können. Es handelt sich um Ceratoporella breviacanthostyla REITNER. Er vermerkt (1992: 231), daß die Spongien mit ceratoporelliden Basalskeletten des Oberperms auch mit zu den Agelasiden zu stellen wären. Diese Vermutung kann nun durch den Nachweis verticillitider Acanthostyle vom Oberperm von Texas bestätigt werden. In der Diskussion der verwandtschaftlichen Beziehung coralliner Taxa des Taxons Agelasida weist dieser Autor (REITNER, 1992: 230) nochmals darauf hin, daß alle Agelasida, auch die Basalskelett tragenden Formen, durch verticillitide Acanthostyle charakterisiert sind und über die verticillitiden Acanthostyle und deren Einbettung in Sponginfasern gut definiert sind. Über Prolin-Derivate sind sie mit dem Taxon Axinellida/ Halichondrida verbunden. Da sich schon im Ordovizium halichondride Taxa finden, muß die Abspaltung der Adelphotaxa schon im frühen Paläozoikum erfolgt sein. Für REITNER stellt sich nun das Problem, daß im Paläozoikum bisher keine verticillitiden Acanthostyle gefunden wurden, und er meint daher, daß diese eine spätere Neuerwerbung dieses Taxons sein müßten. Der Autor dieser Studie neigt eher zur Ansicht, daß das Fehlen von derart gebauten

Acanthostylen eine Informationslücke darstellt, weil nun agelaside Acanthostyle bereits aus dem Unterkarbon gefunden wurden. Bei reichen altpaläozoischen Kieselschwammfaunen sind Funde von verticillitiden Acanthostylen durchaus zu erwarten.

4. Bemerkungen zum Lebensraum der fossilen und rezenten Agelasida

Die bisher ältesten Vertreter der Agelasida stammen aus dem Unterkarbon von Irland (Tynagh Mine); sie treten in der Slope-Fazies, die ortsweise vom distalen Riff- bis Flachwasserschutt erreicht wird, auf. Die verticillitiden Acanthostyle, die charakteristisch für die agelasiden Schwämme sind, entstammen einer sehr reichen Kieselschwammfauna, die ihrerseits mit Bryozoen-, Echinodermaten-Ostracodenfaunen vergesellschaftet ist. Das Alter dieser Faunenassoziation wurde mit Hilfe von Conodonten datiert und ist demnach in den Zeitraum zwischen höherem Tournais und basalem Visé einzuordnen.

Die aus dem höheren Unterperm und Oberperm von Texas stammenden Vertreter der Agelasida (das Alter wurde z.T. mit Radiolarien und im Vorriffbereich mittels Conodonten nachgewiesen) entstammen vorwiegend der Vorriffazies; nur selten wurden sie innerhalb der Slope-Fazies, die direkt an die Vorriffazies anschließt, gefunden. In beiden Fällen handelt es sich um reiche Schwammfaunen, die mit Brachiopoden, Echiniden und Bryozoenfaunen vergesellschaftet sind.

Die von REITNER (1992) beschriebene *Ceratoporella brevi*acanthostyla, die er dem Monophyllum Agelasida zuordnet, stammt aus einem tief-obertriassischen Cipitkalkblock der Cassianer Schichten und gehört einer Faunenassoziation an, die den tieferen Riffabhang besiedelte. Bis 1992 war dies der älteste nachgewiesene agelaside Schwamm. Mittlerweile ist es gelungen, auch aus der Mitteltrias der Vicentinischen Alpen Vertreter der Agelasida nachzuweisen; sie stammen aus einer noch vom Riff tangierten Bekkenfazies (Buchensteiner Formation mit Riffdetritus-Schuttlagen). Aber auch in der höheren Obertrias ließen sich agelaside Schwämme, die in dieser Studie vorgestellt wurden, nachweisen, die einer Beckenfazies (Pötschenformation) angehören, die auch mit einer vermittelnden Fazies (Pedatakalkformation) an die Vorriffareale anschließt. Aufgrund der Faunenzusammensetzung konnte die Wassertiefe der hier angeführten Faziesbereiche einigermaßen gut abgeschätzt werden. Sie liegt zwischen 100 und 250 m Wassertiefe. Zieht man die paläoklimatologischen Daten mit zu Rate, so handelt es sich um Meeresräume im tropischen bis subtropischen Bereich.

Vergleicht man hiezu den Lebensraum und auch die bathymetrische Verteilung der rezenten Agelasida, so wird nach HARTMAN (in HARTMAN et al., 1980: 29) der Lebensraum dieser Schwämme summarisch als subtidal bezeichnet und als eine weltweite Verbreitung in der tropischen/subtropischen Region angeführt. Hinsichtlich der Verbreitung der fossilen Agelasida dürfte sich im Vergleich zu den rezenten vom Unterkarbon bis heute kaum etwas verändert haben. Was die Wassertiefen betrifft, so konnten einzelne Arten der Gattung Agelas auf jeden Fall bis auf eine Wassertiefe von 172 m nachgewiesen werden (VAN SOEST & STENTOFT, 1988). Nach WIEDENMAYER (1977: 206) treten eine Reihe von Arten der Gattung Agelas innerhalb der äußeren Plattform von Florida im sogenannten Montastrea-Tiefwasserhabitat auf. Ceratoporella nicholsoni (nach REITNER, 1992 zu den Agelasida zu rechnen) wird von HARTMAN & GOREAU (1970) vom äußeren Abschnitt des Riff-Slopes gemeldet. Daraus wird klar ersichtlich, daß die Agelasida noch mehr an Riffe gebunden sind, als es sich aus geologischer Vergangenheit nachweisen läßt; hier sollte man gleich festhalten, daß dies wahrscheinlich mit der schlechten fossilen Überlieferung von Riffgesteinen, was die Kieselschwämme anbelangt, in Verbindung stehen mag und daher ein falscher Eindruck entsteht. Völlig analog ist das Verhalten der fossilen Agelasida mit jenem der rezenten, was die Vorriffbereiche und den anschlie-Benden Slope betrifft, sodaß man zusammenfassend festhalten sollte, daß sowohl, was die Verbreitung der Agelasida, als auch was ihren Lebensraum betrifft, sich vom Unterkarbon bis heute, grob gesehen, kaum etwas verändert hat.

Tafel 1

Verticillitide Acanthostyle aus dem Perm von Texas

 Fig. 1,5-7,9,13,14:
 Ropalospongia foliata n.gen. n.sp.

 V: 1 = 250 ×, 5 = 140 ×, 6 = 150 ×, 7 = 170 ×, 9 = 145 ×, 13 und 14 = 500 ×.

 Fig. 2-4,11,12,14:
 Ropalospongia multispinosa n.gen. n.sp.

 Holotypus = Fig. 3,11,12,14 (alle Vergrößerungen von Fig. 3).

 V: 2 = 90 ×, 3 = 100 ×, 4 = 110 ×, 11, 12 und 24 = 300 ×.

 Fig. 8,10,15:
 Ropalospongia fluegeli n.gen. n.sp.

 Holotypus = Fig. 8,10.

 V: 8 = 150 ×, 10 = 400 ×, 15 = 600 ×.

Δ R. Λ

Fig. 1–6:	Ropalospongia foliata n.gen. n.sp. Holotypus = Fig. 2,5. V: $1,2,5 = 150 \times, 3 = 170 \times, 4 = 180 \times, 6 = 450 \times$
Fig. 7–10:	Fluegelispongites trettoensis n.gen. n.sp. Holotypus = Fig. 9,10. V: $7 = 350 \times$, $8 = 260 \times$, $9 = 300 \times$, $10 = 1000 \times$.
Fig. 11–16,18:	Fluegelispongites ventriosus n.gen. n.sp. Holotypus = Fig. 12. V: $11,12,13,14 = 300 \times, 12,16 = 280 \times, 15 = 380 \times$).
Fig. 17:	Acanthostrongyl: Übergangsform von verticillitider Dornenanordnung zu solcher mit spiralförmiger Natur. $V = 250 \times$.
Fig. 19:	Acanthostrongyl mit weit auseinanderstehenden verticillitiden Dornenreihen. Aus dem Oberjura der Oberalmer Formation.



Tafel 3

Fig.	1:	Verticillitide Acanthostyle von <i>Ceratoporella nicholsoni</i> (rezent). Aufnahme von Doz. Dr. J. REITNER. $V = 180 \times$.
Fig.	2:	<i>Ropalospongia reitneri</i> n.gen. n.sp. V = 150×.
Fig.	3:	Verticillitide Acanthostyle eines agelasiden rezenten Schwammes. Aufnahme von Doz. Dr. J. REITNER. $V = 120 \times .$
Fig.	4- 5:	Acanthostyle mit hohem Kopf und vielen, in Reihen angeordneten Dornen. Unterkarbon von Irland. $V = 150 \times$.
Fig.	6:	Acanthostyl mit eher ungeordneter Dornenverteilung. Im Kopfareal quirlartig angeordnete Dornen. Unterkarbon von Irland. $V = 100 \times$.
Fig.	7:	Bruchstück eines ? verticillitiden Acanthostyls. Unterperm von Texas. V= 300×.
Fig.	8:	<i>Ropalospongia multispinosa</i> n.gen. n.sp. V = 160×.
Fig.	9–11:	<i>Ropalospongia foliata</i> n.gen. n.sp. V: $9 = 150 \times$, $10-11 = 200 \times$.
Fig.	12:	Ungewöhnlich ausgebildetes Acanthostrongyl, ab der Mitte des Rhabds stark bestachelt. In dem zur Spitze hin entwickelten Teil ist das Rhabd schwach bedornt. Unterperm von Texas. $V = 200 \times .$
Fig.	13:	Gebogenes Acanthostrongyl mit unregelmäßig angeordneten Dornen. Unterperm von Texas. V = 180×.
Fig.	14:	Fluegelispongites ventriosus. Mitteltrias von Recoaro. $V = 250 \times$.
Fig.	15:	Gebogenes Acanthostrongyl, dicht mit Dornen, unregelmäßig angeordnet, besetzt V = $170 \times .$
Fig.	16:	<i>Fluegelispongites ventriosus.</i> Aus dem Pötschenkalk. V = 200×.



Literatur

- BERGQUIST, P.R. (1978): Sponges. 268 S., Hutchinson, Univ. California Press.
- FROMONT, J.P. & BERGQUIST, P.R. (1990): Structural characters and their use in sponge taxonomy. When is a sigma not a sigma?. – In: RÜTZLER, K. (1990): New Perspectives in Sponge Biology, 273–278, Smithsonian Inst. Press, Washington D.C.
- HARTMAN, W.D. & GOREAU, T.F. (1972): *Ceratoporella* (Porifera: Sclerospongiae) and the chaetetid "corals". Trans. Conn. Acad. Arts. Sci., **44**, 133–148.
- HARTMAN, W.D. & GOREAU, T.F. (1975): A Pacific tabulate sponge, living representative of a new order of sclerosponges. – Postilla, **167**, 21S., New Haven.
- HARTMAN, W.D., WENDT, J.W. & WIEDENMAYER, F. (1980): Living and fossil sponges. Sedimenta VII, Miami, Florida, 274 S.
- MOSTLER, H. (1976): Poriferenspiculae der alpinen Trias. Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 6, 5, 1–42, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1986): Ein Beitrag zur Entwicklung phyllotriaener Megaskleren (Demospongea) aus oberjurassischen Beckensedimenten (Oberalmer Schichten, Nördliche Kalkalpen). – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **13**, 13, 297–329, Innsbruck.

- MOSTLER, H. (1994, in Druck): Erster Nachweis moderner Demospongien aus pelagischen Kalken der Mitteltrias in den Vicentinischen Alpen, Norditalien.
- REITNER, J. (1992): "Coralline Spongien". Der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse. – Berliner geowiss. Abh. (E), **1**, 352S., Berlin.
- RIHA, J. (1982): Schwamm-Nadeln des Karpatien und Badenien (Tertiär-Miozän) der karpatischen Vortiefe in Mähren. – Casopis Moraveskeho Muzea, Acta Musei Moraviae, LXVII, 31–40.
- SCHRAMMEN, A. (1924): Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. III. – Monogr. geol. paleont. 1 (2), 1–159, Berlin.
- SOEST, R.W.M. VAN (1991): Demosponge higher taxa classification re-examined. – In: REITNER, J. & KEUPP, H. (Eds): Proc. Fossil & Recent Sponges, 54–71, Berlin (Springer).
- SOEST, R.W.M. VAN & STENTOFT, N. (1988): Barbados deep-water sponges. – In: Studies on the fauna of Curaçao and other Carribean Islands: No. 215 (ed. by WAGENAAR HUMMELINCK, P. & VAN DER STEEN, L.J.).
- WIEDENMAYER, F. (1977): Shallow-water sponges of the western Bahamas. – Birkhäuser, Basel (Experientia Suppl. 28), 287 S.