

EIN BEITRAG ZUR ENTWICKLUNG PHYLLOTRIAENER MEGASKLEREN (DEMOSPONGEA) AUS OBERJURASSISCHEN BECKENSEDIMENTEN (OBERALMER SCHICHTEN, NÖRDLICHE KALKALPEN)

von H. MOSTLER ^{x)}

Zusammenfassung

Stammformen und Abwandlungen phyllostriaener Nadeln wurden an einer Probe, aus oberjurassischen Beckensedimenten stammend, untersucht. Das obertithone Alter wurde mit Hilfe von Radiolarien nachgewiesen.

Die reiche Mikrofauna (Radiolarien, Kieselspiculae, Saccocomen, sowie Holothurien und Ophiuren) stammt aus dem autochthonen Anteil der Oberalmer Schichten, die Tiefwassersedimenten zugerechnet werden.

Die massenhaft anfallende Kieselspiculaeführung läßt sich etwa zu gleichen Teilen auf Hexactinellida und Demospongia zurückführen. Anhand eines reichen Bildmaterials wird in dieser Studie die Vielfalt der von Caltropen, Triaenen und Dichotriaenen ableitbaren Phyllostriaene und deren Derivate aufgezeigt.

Es werden 14 Typen von Dichotriaenen, vorwiegend aus dem Oberjura stammend, abgebildet, von welchen einige die Stammformen für Phyllostriaene und davon ableitbare Formen darstellen. Eine Reihe von Abwandlungsendstadien wird vorgestellt und deren Zuordnung in die derzeit stark in Fluß geratene Systematik diskutiert. Weiters wird aufgezeigt, daß sich bei den Dermalspiculae tetracladiner Poriferen erst mit Beginn der Obertrias Veränderungen einstellen; die bereits im Unterperm nachgewiesenen Phyllostriaene sind noch sehr einfach gebaut.

Studien über die Variationsbreite phyllostriaener Nadeln aus der Obertrias zeigen, daß zu dieser Zeit nicht annähernd jene Endstadien der Abwandlung erreicht werden, wie sie z. B. in dieser Arbeit anhand oberjurassischer Formen nachgewiesen werden könnten. Daraus läßt sich ableiten, daß die Veränderungen phyllostriaener Spiculae, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, von einfach gebauten, undifferenzierten Formen im Unterperm über stärker abgewandelte Formen in der Obertrias zu hochdifferenzierten Endstadien im Oberjura einer gerichteten Entwicklung unterworfen sind.

Die Studie wird mit der Vorstellung einiger neuer Bauformen triaener Kieselnadeln abgeschlossen.

^{x)} Anschrift des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. Helfried Mostler,
Institut für Geologie und Paläontologie, Innrain 52, A-6020 Innsbruck.

Summary

Fundamental four-rayed spicule types of Demospongea and their derivatives (phyllostriaenes) were investigated. All these megascleres are reported from one sample of Upper Triassic age (Upper Tithonian age was evident by radiolarians).

The same sample bears rich microfauna (radiolarians, mega- and micro-scleres of sponges, Saccocoma and spicules of holothurians and ophiurians), originating in the autochthonous part of Oberalm Formation, belonging to deep water sediments.

The content of siliceous spicules is very high (Hexactinellida and Demospongea, both of the same amount). Abundant illustrations in this study show the diversity of phyllostriaenes and their derivatives deducible from caltropes, triaenes and dichotriaenes.

14 types of dichotriaenes, mainly from the Upper Jurassic, are illustrated, some of which representing fundamental spicules of phyllostriaenes and their derivable scleres.

A range of final states of derivation is presented and their attribution to the problematical systematics, now being strongly under discussion, is shown. Dermal spicules of tetracladine porifers do not appear before the beginning of Upper Triassic. Phyllostriaenes of the Lower Permian are still of simple construction.

Investigations on the morphological variation of Upper Triassic phyllostriaene spicules show, that at this time not even approximately those final states of derivation could be reached, as for example Upper Jurassic forms, which is proven in this paper. This leads to the opinion that changes of phyllostriaene spicules, regarded evolutionarily, reach from simple undifferentiated types in the Lower Permian through more differentiated ones in the Upper Triassic to highly differentiated final states of derivation in the Upper Jurassic.

The study ends with the presentation of some new types (spiculae morphology) of triaene siliceous spicules.

INHALT

1. Einleitung und Problemstellung
2. Kurzer Überblick, die Gesamtmikrofauna betreffend
3. Dichotriaene mit unterschiedlich entwickeltem bis fehlendem Rhabd
4. Die Stammformen der Phyllostriaene und deren Abwandlung
5. Zugehörigkeit der phyllostriaenen Nadeln und der davon abgeleiteten Skleren, sowie deren stratigraphische Verbreitung
6. Kurze Beschreibung einiger neuer, dem Dichotriaen zuordenbarer Spiculae

1. Einleitung und Problemstellung

Im Zuge des Studiums von Mikrofaunen, aus dem unlöslichen Rückstand jurassischer Sedimente stammend, ist der Verfasser auf eine reiche Kiesel-spiculaeführung innerhalb der Oberalmer Schichten gestoßen. Eine nur zu Testzwecken entnommene Probe von der Typlokalität der Oberalmer Schichten (bei Hallein in Salzburg) hat eine Unzahl von gut erhaltenen Kieselnadeln unterschiedlichster Art geliefert, was zu einer Nachbeprobung und systematischen Aufsammlung dieser am sogenannten "Alten Leitnersteinbruch" in Oberalm führte.

Dabei zeigte es sich, daß die Oberalmer Schichten z. T. sehr reich an Kieselschwammskelettelementen sind und diese oft einen hervorragenden Erhaltungszustand aufweisen. Meist sind sie noch in Kieselsäureerhaltung überliefert, in nicht wenigen Fällen jedoch sind sie in Pyrit umgewandelt, ohne an Qualität, was die Erhaltung betrifft, eingebüßt zu haben; im Gegenteil, es sind Details an diesen, wie elektronenmikroskopische Aufnahmen zeigen, oft noch besser abgebildet. Selten ist eine Umsetzung in Glaukonit mit wesentlich schlechterer Erhaltung festzustellen.

Ziel dieser Studie ist es, einmal aufzuzeigen, aus welchen Grundnadeltypen sich die den Lithistida angehörenden Phyllotriaene ableiten und welche Umbildungsendstadien dabei entwickelt werden konnten. Gerade solche Endstadien führten zu Gebilden, die nicht oder nur sehr entfernt an Kieselspiculae erinnern und daher auch als solche nicht erkannt wurden.

Anhand eines reichen Bildmaterials werden diese Formen erstmals vorgestellt. Gleichzeitig informiert vorliegende Arbeit über alle weiteren phyllotriaenen Nadeltypen, die innerhalb einer einzigen Probe auftreten, deren Endglieder aufgrund von Hypertrophie oder Atrophie einzelner Strahlen die unterschiedlichste Gestalt annehmen.

Eine Gegenüberstellung der oberjurassischen phyllotriaenen Spiculae mit jenen der Trias (letztere wurden vom Verfasser bereits eingehend untersucht; H. MOSTLER, 1976) sollte aufzeigen, ob die Ausbildung der Endglieder zwischen Trias und Jura wesentliche Unterschiede aufweist, und wenn solche vorhanden sind, ob diese auf evolutive Vorgänge zurückgehen und somit eventuell auch stratigraphisch verwertet werden können.

Die untersuchten Proben stammen von der Typlokalität der Oberalmer Schichten und wurden aus dem aufgelassenen Leitnersteinbruch in Oberalm in der Nähe von Hallein bei Salzburg entnommen. Die Oberalmer Schichten sind typische Beckensedimente, die aus einer alternierenden Karbonat-Tonstein-Folge bestehen. Nach FENNINGER & HOLZER (1970: 72) sind sie an der Typlokalität 500–600 m mächtig und umfassen ein Alter, das vom Callovian bis in das Berriasian reicht. Aufgrund der mit anfallenden Radiolarien, die vom Verfasser in einer eigenen Arbeit vorgestellt werden, läßt sich belegen, daß die Probe mit der reichen Poriferenspiculaeführung aus dem oberen Tithon stammt, und alle in diese Studie miteinbezogenen Vergleichsproben nur aus dem oberjurassischen Abschnitt stammen; die tiefkretazischen Poriferennadeln sind hier nicht direkt miteinbezogen, sondern wurden nur im Hinblick auf die stratigraphische Aussagekraft mitdiskutiert.

Wesentlich für die Untersuchungen an Kieselporiferen sind gleichzeitig mitlaufende mikrofazielle Studien, vor allem, um Aussagen über die Autochthonie oder Allochthonie der Skelettelemente treffen zu können. So sind die dünnbankigen, meist sehr kieselschwammreichen Kalke und die tonigen Zwischenlagen autochthoner Natur, während die dazwischengeschalteten dickbankigen Kalke (Kalkturbidite nach FLÜGEL & PÖLSER, 1965, sie wurden als Barmsteinkalke ausgewiesen), von den Karbonatplattformen stammend, allochthon gebildet wurden. Letztere führen entweder keine Kieselnadeln oder nur einige wenige, die nicht mit jenen der autochthonen Fauna verglichen werden können. Ganz bewußt wurden nur die Spiculae einer einzigen Probe, deren Mächtigkeit 10 cm nicht übersteigt, in diese Studie aufgenommen (bezieht sich auch auf die Fototafeln), zumal im Liegenden und Hangenden dieser Probe die Poriferenspiculae nicht unbedeutend abweichen. Es sollte im ersten Schritt nur eine Probe untersucht werden, die einen sehr engen Zeitabschnitt repräsentiert, die außerdem als autochthon zu betrachten ist, um sicher zu gehen, daß es sich nicht um verschiedenzeitliches oder gemischtes Faunenmaterial handelt. Nur auf diese Weise ist es möglich, Veränderungen, die auf evolutive Vorgänge zurückgehen, von vorneherein auszuschalten. Ob die Abwandlungen der phyllotriasenen Spiculae auf ontogenetische Abläufe zurückzuführen sind, oder ob die Veränderungsmuster Stadien verschiedener Poriferenarten widerspiegeln, die zusammen eine mehr oder minder gerichtete Entwicklung abbilden, muß offen bleiben. Bevor wir uns mit der Terminologie der phyllotriasenen Spiculae auseinandersetzen, sei zunächst die gesamte Mikrofaunenzusammensetzung der zuvor genannten Probe (LBX) kurz aufgelistet und im folgenden jene der Kieselporiferen besprochen.

2. Kurzer Überblick, die Gesamtmikrofauna betreffend

(Gesamtmikrofauna aus dem unlöslichen Rückstand mit Hilfe der Essigsäuremethode gewonnen.)

Radiolarien: (sehr reiche Fauna). Hier sind die stratigraphisch wichtigsten Arten kurz aufgelistet: *Triactoma tithonidium*, *Sethocapsa cetia*, *Acanthocircus dicranocanthus*, *Ditrabs sansalvadorensis*, *Paronaella ewingi*, *Parvicingula ? altissima*, *Podobursa triacantha*. Einstufung: Oberes Tithon.

Foraminiferen: (arme Fauna). Steinkerne von diversen Kalkschalern und agglutinierten Formen.

Kieselpongien: Eine sehr reiche Sklerenführung aufweisend; siehe unten.

Ostracoden: wenige unbestimmbare Steinkerne.

Schwebcrinoiden: (arme Fauna); wenige Brachialia aus dem distalen Bereich von *Saccocoma*.

Ophiuren: (sehr reiche Fauna); alle Skelettelemente, besonders häufig mit Skeletteilen und Skelettanhängen aus dem Scheiben- und Armbereich.

Echiniden: (arme Fauna); einige Stacheln, wenige Pedicellarien und Skelettelemente von den Füßchen der Saugscheiben.

Holothuriensklerite: (reiche Fauna); mehrere Theelien-Arten, zwei Arten von *Hemisphaeranthos*, mehrere Arten der Gattungen *Priscopodatus* und *Proto-caudina*.

Fischreste: einige Fischzähne (*Hybodus*) und Fischschuppen.

Kieselspiculaezusammensetzung: Monactine: Nur ein Typus eines leicht gekrümmten Styls; Tylostyl.

Diactine: Gestrecktes und gekrümmtes Amphiox (vier Typen) Eulerrhabd, Opñiñhābd, Criccorhabd.

Triactine: Anadiaen.

Tetractine: Oxicaltrop, Echinoxicaltrop, Criccotriaen, Oxicriticaltrop, Protriaen: eine Reihe von Triaenen mit reduziertem Rhabd (speziell in dieser Studie besprochen): Criccodichotriaen; Orthodichotriaene mit reduziertem Rhabd und viele phyllotriaene Nadeln, die in dieser Studie ausführlich diskutiert werden.

Pentactine: diverse Oxipentactine, diverse Echinpentactine und Pinulpentactine (insgesamt 14 verschiedene pentactine Nadeltypen).

Hexactine: Oxihexaster, fünf verschiedene Pinulhexactine.

Polyactine: vom Hexactin abzuleitende Formen; Scopul, Aster und Raxen.

Desmen: Heloclone, Rhizoclone, Sphaeroclone und Didymoclone.

Zusammengeschnittene Skelettelemente: Lyssakide und dictyonide Gerüste; besonders zu erwähnen ist das Lychnisk.

Die obige Zusammenstellung gibt die Vielfalt der Kieselsklern, die nur aus der Probe LBX stammen, wieder. Es handelt sich dabei z. T. um bisher noch nicht bekanntgemachte Spiculae, die in einer zusammenfassenden Pori-ferenarbeit über die oberjurassischen Beckensedimente dargestellt werden sollen.

Während die in dieser Studie vorgestellten Phyllotriaene und ihre Abkömmlinge den ectosomalen Skleren (Dermalspiculae des externen Skeletts) zuzuordnen sind, stammen die zuletzt aufgelisteten Desmen aus dem choanosomalen Bereich (Innenskelett = Stützskelett); d. h. die Desmen sind die den in peripheren Abschnitten entwickelten Phyllotriaenen und phyllotriaenen Derivaten zugehörigen Stützskettelemente. Die so vielfältig gestalteten Dermalspiculae bilden nach außen hin eine Sklerenlage, die einer Panzerung gleichkommt.

3. Dichotriaene mit unterschiedlich entwickeltem bis fehlendem Rhabd

Die Grundform der Dichotriaene, aus denen sich unsere Phyllotriaene entwickelt haben, ist das Tetractin. Sind alle Strahlen gleich lang ausgebildet, so spricht man vom Caltrop, dessen Strahlen mit spitzen, stumpfen oder knopfartigen Enden ausgestattet sein können. Die Strahlen selbst sind glatt, bedornt, bestachelt, beknotet oder beringt. Das Caltrop ist zweifels-ohne der zentrale Sklerentypus der Demospongea. Durch seine Abwandlung entstehen das Triaen, Dichotriaen, Dichocaltrop, Tetraclon, Trider und Tripod.

Die hier genannten Spiculaetypen sind Produkte einer straffen, gesetzmäßigen Weiterentwicklung. Wirken sich Hypertrophie, Atrophie, oder beide zusammen, nicht in strenger Gesetzmäßigkeit aus, so werden die Skleren, die sich vom Caltrop ableiten, oft zu Spiculaetypen umgeformt (unregelmäßige Verschmelzungen und Aufspaltungen der Kladiske; Reduzierung der Rhabde zu knopfartigen Bildungen bis zur totalen Eliminierung), deren Abkunft vom Caltrop nicht mehr auf direktem Wege erkennbar ist.

Das uns speziell interessierende Spiculum ist das Triaen, welches durch Hypertrophie nur eines Strahles entstand. Dieser Strahl wird unter der Bezeichnung Rhabd oder Rhabdom geführt. Das Triaen ist ein wichtiger Sklerentypus, der für Schwämme der Ordnung Lithistida (Unterklasse Tetractinomorpha) kennzeichnend ist.

Durch Aufspaltung der übrigen drei gleich langen Strahlen (Kladiske) entsteht das Dichotriaen (Abb. 1), als Ausgangsspiculum für eine Reihe von Formen, die in ihrem Umbildungsstadium ebenfalls nicht mehr als Abkömmlinge von triaenen Skleren erkennbar sind, wie z. B. das Pinakid, Symphyllotriaen, Hexaen und Discotriaen.

Zunächst wollen wir uns aber einen Überblick über die diversen Dichotriaene verschaffen, die ihrerseits wieder zum Ausgangsprodukt für Endglieder nach dem Muster von Abb. 2 werden können. Hierzu ist es notwendig, zuerst die einzelnen Veränderungen der Triaene in Merkmalsgruppen vorzustellen.

1. Das Rhabdom betreffend: sehr lang, mittellang, kurz, zum Knopf reduziert; rudimentärer, gerade noch erkennbarer Knopf oder überhaupt fehlen Spitzes, stumpfes oder knopfartiges Ende, glatte, dornige oder beringte Struktur über die ganze Länge oder nur abschnittsweise auftretend.
2. Die Kladiske betreffend:
 - a) Hauptstrahlen (Strahlen erster Ordnung) kurz, mittel oder lang. Glattrandig, wellig, bogenförmig; unregelmäßig wurzelartig beringt.
 - b) Nebenstrahlen (Strahlen zweiter, dritter etc. Ordnung) kurz, mittel, lang, gerade oder bogenförmig verlaufend; nach innen oder nach außen gebogen; Ränder glatt oder wellig; Oberfläche knotig, halbkugelig, rippig oder unregelmäßig verwurzelt.
3. Außenrand des gesamten Spiculums: geradlinig, gebogen, unregelmäßig dornig, bogig und kombiniert (z. B. bogig und dornig).
4. Winkelbeziehung zwischen Rhabd und den Kladisken: rechter, spitzer, stumpfer Winkel.

In der Folge informiert Abb. 1 über die diversen Dichotriaene, die z. T. durch eine Reduktion des Rhabds bis zu dessen völligem Fehlen charakterisiert sind. Die Formen 1-8 sind in jedem Fall Grundtypen, die sich durch Verbreiterung und Aufspaltung zu Phyllostriaenen entwickeln. Die Formen (Fig. 9-10) wurden durch Aufspaltung und intensive Zerwurzelung zu desmenähnlichen Gebilden (an Rhizoclone erinnernd).

Der unter Fig. 11 geführte Typus (Criccotrider) kann noch weitere Ringe an den drei Hauptstrahlen entwickeln, wie Skleren aus dem höchsten Oberjura und der Unterkreide zeigen. Die Form, die unter Fig. 13 dargestellt wurde, vermag sich durch weitere Aufspaltung der dichotom verzweigten Äste zu eigenartigen Formen auszuwachsen. Bei Skleren, wie sie unter Fig. 14 dargestellt werden, konnte im dichotom verzweigten Bereich keine weitere Aufspaltung nachgewiesen werden. Die unter 14 und 16 geführten Formen stammen aus der hohen Obertrias (Zlambachschichten); beide sind bedornt bis bestacheln. Während Typus 15 noch ein deutlich entwickeltes Rhabd zeigt, fehlt der Form 16 jede Spur von einem Rhabd (in beiden Fällen handelt es sich um bisher nicht beschriebene Dichotriaene, die in der hohen Obertrias einem eigenen Formenkreis von Poriferen angehören (MOSTLER, 1986, in Druck).

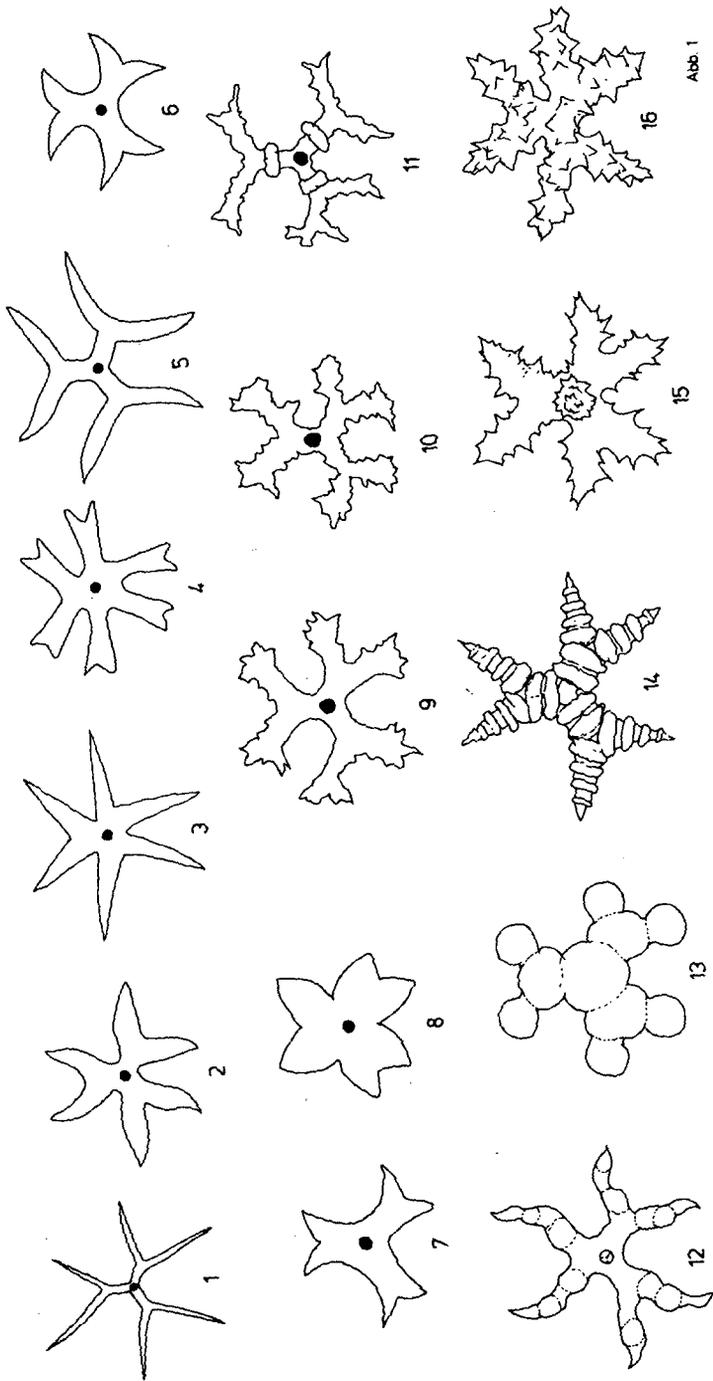


Abb. 1

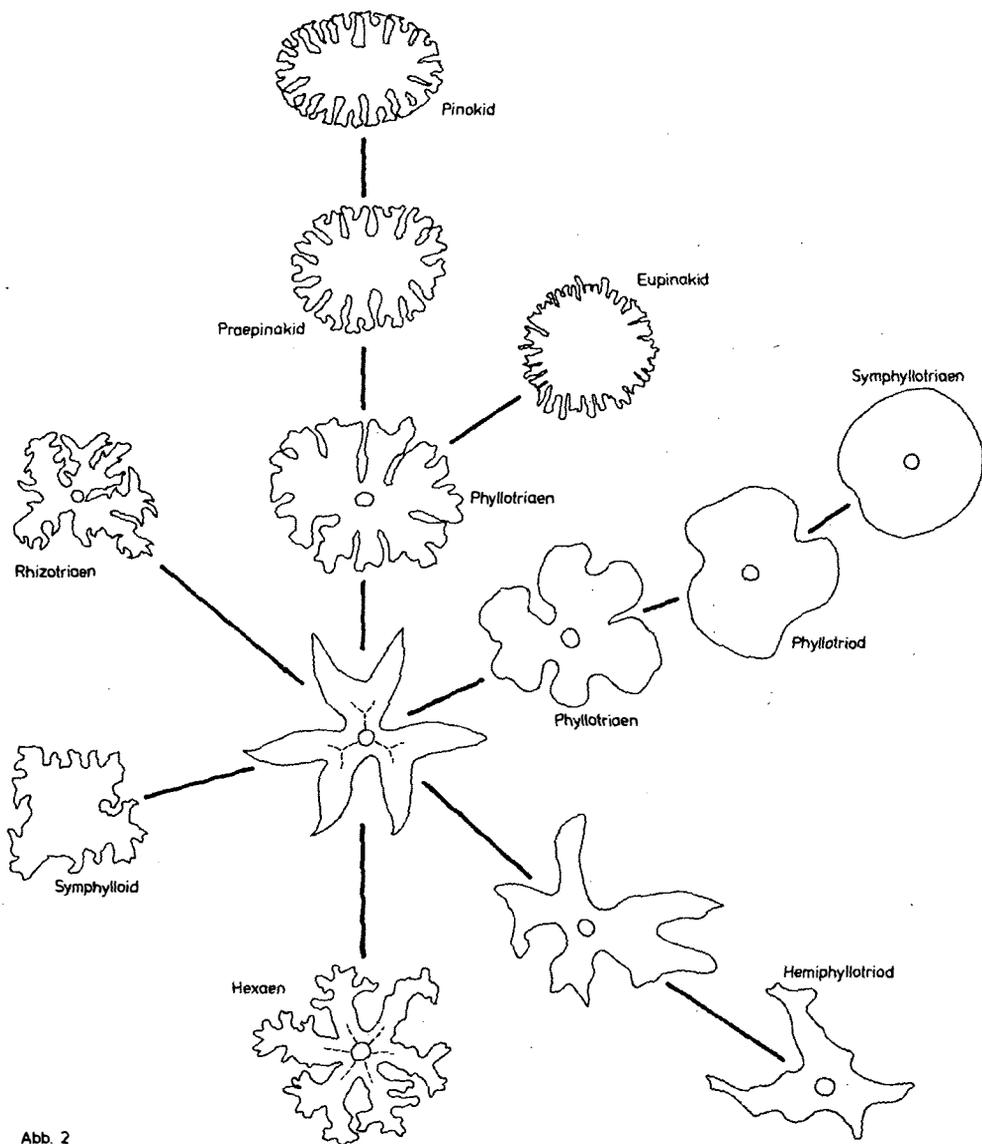


Abb. 2

4. Die Stammformen der Phyllostriaene und deren Abwandlung

Zunächst zur Definition der Phyllostriaene: Ein dermales (ectosomales) Spiculum vom Typus Triaen, dessen Kladiske blattartig verbreitert sind. In dieser Definition ist weder eine Aussage über die Art des Rhabs, noch über die Aufspaltung der Kladiske enthalten. Demnach kann ein Phyllostriaen sowohl aus einem Caltrop, aus einem Triaen, als auch aus dem Dicho- bzw. Didichotriaen, oder aus einem in noch mehrere Endstrahlen aufgegliederten Triaen entstehen (wie z. B. das Trichotriaen).

Im folgenden (Abb. 3) wird die Entwicklung aus dem Caltrop (alle Strahlen gleich lang, daher kein eigentliches Rhabd) und aus dem Triaen (drei Strahlen gleich lang, das Rhabd sehr lang, mittellang oder kurz, Abb. 4) schematisch dargestellt. In allen Fällen wollen wir das Rhabd vernachlässigen.

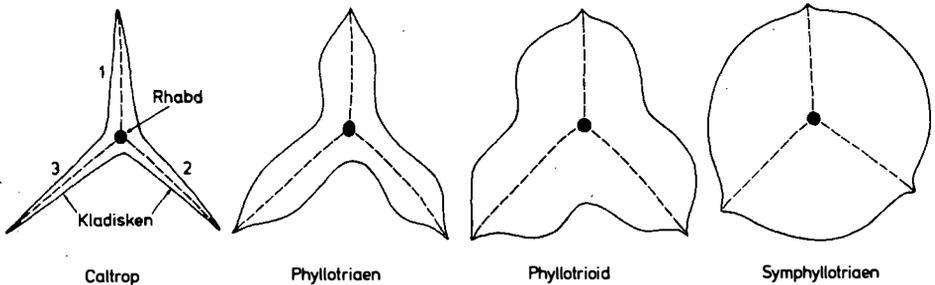


Abb. 3

Abb. 4 informiert über jene Stadien, die aus der oberjurassischen Probe LBX stammen und nachweisbar auf ein Protriaen mit kaum verdickten Strahlen zurückgehen (1); in der weiteren Folge werden die drei Kladiske immer stärker, vor allem im Mittelteil der Strahlen verbreitert, bis richtig globose Spiculae entstehen (2-6). Auffallend sind dabei immer noch die spitz endenden Strahlen, die selbst bei subrunden Formen noch zu erkennen sind (siehe hierzu auch Abb. 5 und Taf. 1, Fig. 7). Wahrscheinlich würden Caltrope und Triaene mit gerundeten Strahlenenden bei ähnlicher Entwicklung nur runde Endformen hervorbringen (bisher nicht bekannt).

Es gibt aber ebenso triaene Ausgangsformen mit einem langen Rhabd, (Abb. 5) die zu ähnlichen Formen führen können, sich jedoch vom Protriaen ableiten.

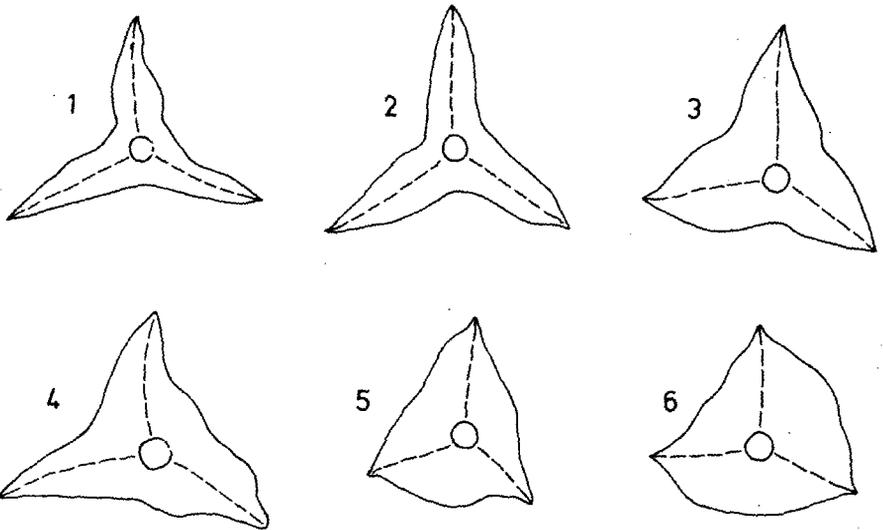


Abb. 4

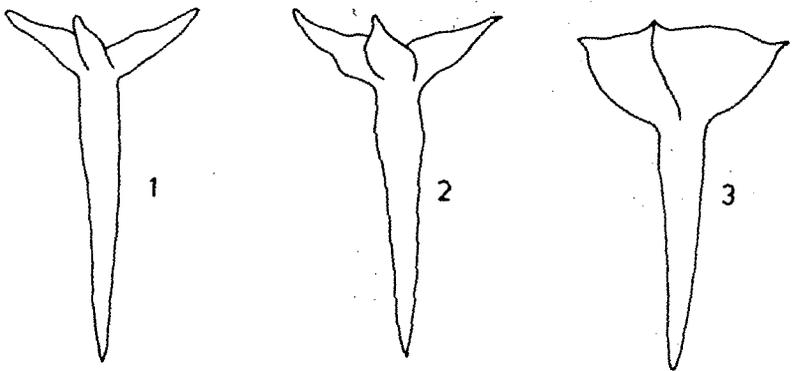


Abb. 5

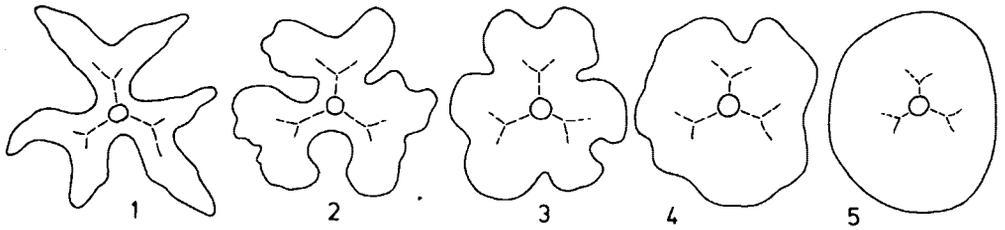


Abb. 6

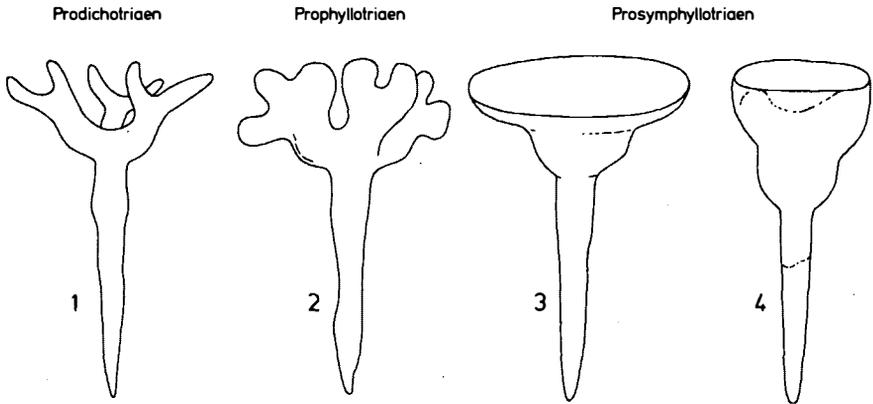


Abb. 7

In Abb. 6 sind Dichotriaene und deren Derivate in der Aufsicht dargestellt, d. h. die Rhabdlänge wurde vernachlässigt. Sehr deutlich erkennt man die dichotriaene Struktur bis zur Form 3; danach (4-5) ist die dichotriaene Anlage nur mehr über den Weg der Achsenkanalbildung (mit Wasser- oder Öltränkung sichtbar) erkennbar.

Unter Einbeziehung des langen Rhabds und gleichzeitiger Mitdarstellung des stumpfen Winkels zwischen Rhabd und Kladisken, wird es ersichtlich, daß die Endform glockenförmig aussehen muß (Prosymphyllotriaen). Die Kladiske ragen zunächst steiler nach oben und werden in jenem Abschnitt flach, in welchem die Kladiske verzweigen (siehe Abb. 7). Je steiler die Kladiske aufragen, desto tiefer werden die glockenförmigen Spiculae (Abb. 6, Fig. 4). Formen dieser Art, wenn man sie isoliert in Mikrofaunen vorfindet, sind nicht mehr als Schwammskleren zu erkennen.

Wie sind nun jene phyllotriäen Skleren ausgebildet, die sich aus dem gewöhnlichen Dichotriäen ableiten? Während die Aufspaltung der Kladiske noch mehr oder minder einer Regel folgt, ist das Verbreitern der einzelnen Strahlen zu blattartigen Gebilden keiner Gesetzmäßigkeit unterworfen, wodurch die unterschiedlichsten Bautypen entstehen, die sich einer strengen Klassifizierung entziehen.

Der Verfasser hat versucht, alle in Probe LBX vorliegenden Phyllotriäene aufzugliedern und ist dabei zur Ausscheidung von 18 verschiedenen Typen gelangt. Eine Übertragung dieser auf Phyllotriäene aus anderen Proben führte zu größten Schwierigkeiten und deshalb wurde von einer strengen Aufgliederung Abstand genommen.

In der Folge sind einige Vertreter von Phyllotriäenen dargestellt (Abb. 8), mehr, um die Aufspaltung der Kladiske aufzuzeigen als die Formen selbst, da diese von der Intensität der Verbreiterung der einzelnen Strahlen (innerhalb der Länge eines Strahls ist auch das Breitenwachstum unterschiedlich stark) abhängt. Die Gesamtform wird zweifelsohne vom Aufspaltungsmuster gesteuert, so z. B. wirkt sich die trichotome Verzweigung eines Kladisks auf die Gesamtkonfiguration eines Skleren aus (Abb. 8, Fig. 1). Langgestreckte Formen entstehen, wenn beispielsweise nur zwei Kladiske Strahlen zweiter, dritter und vierter Ordnung entwickeln (Abb. 8, Fig. 4, 7). Eine analoge Ausbildung kann aber auch durch einen sehr lang gestalteten Kladisk entstehen, der nur Seitenäste entwickelt; die beiden anderen Kladiske sind sehr kurz und spalten in je einen langen und einen kurzen auf. Nach diesem Bauprinzip werden die Vorläufer des Pinakids gestaltet.

Sehr unregelmäßig ausgebildete Formen gehen auf einseitige Produktion von Strahlen dritter und vierter Ordnung zurück (Abb. 8, Fig. 2). Im Gegensatz dazu sind Formen, deren Kladiske eine koordinierte Aufspaltung zeigen, eher runde Formen, die den symphyllotriäenen Typus zur Endform haben (Abb. 8, Fig. 10, 11); wenn diese jedoch außen stark lappig entwickelt sind, dann handelt es sich um die Aufspaltung der dritten Strahlengeneration in mehrere Äste (Abb. 8, Fig. 12).

Fallen die Kladiske sehr kurz aus bzw. findet die Aufspaltung noch im Randbereich der Rhabdansatzstelle statt, dann entstehen Skleren mit tiefen Einschnitten, die je nach der darauffolgenden Verzweigung der Kladiske in der Form recht unterschiedlich ausfallen. Hexaene Formen (Abb. 8, Fig. 5) entstehen, wenn die Strahlen zweiter Ordnung zu kleinen, kurzen Ästen hintereinander aufspalten.

In Abb. 2 wurde bereits versucht, die aus dem Dichotriäen hervorgegangenen Endglieder aus dem Oberjura, die sehr charakteristische Formen widerspiegeln, darzustellen. Sehr deutlich ist die Entwicklung der pinakiden Spiculae aus dem andeutungsweise phylloiden Dichotriäen, wobei festgehalten werden muß, daß der Winkel zwischen den Kladisken und dem Rhabd 90° beträgt, und das Rhabd als mittellanger, spitz endender Strahl ausgebildet ist. Im Zuge der weiteren Entwicklung kommt es zu einer Reduktion des Rhabds, bis Formen entstehen, die schon deutliche Anlagen eines Pinakids zeigen. Durch weitere Atrophie wird das Rhabd ausgemerzt, während durch Hypertrophie es zu einer starken Aufspaltung der zunächst dichotom verzweigten Kladiske kommt, die z. B. in der ersten Aufspaltungsphase sehr tief einschneiden, in der zweiten Phase weniger tief vordringen, jedoch mit einem breiteren Abstand, wodurch es bei der Aufspaltung zu Raumproblemen kommt, die durch

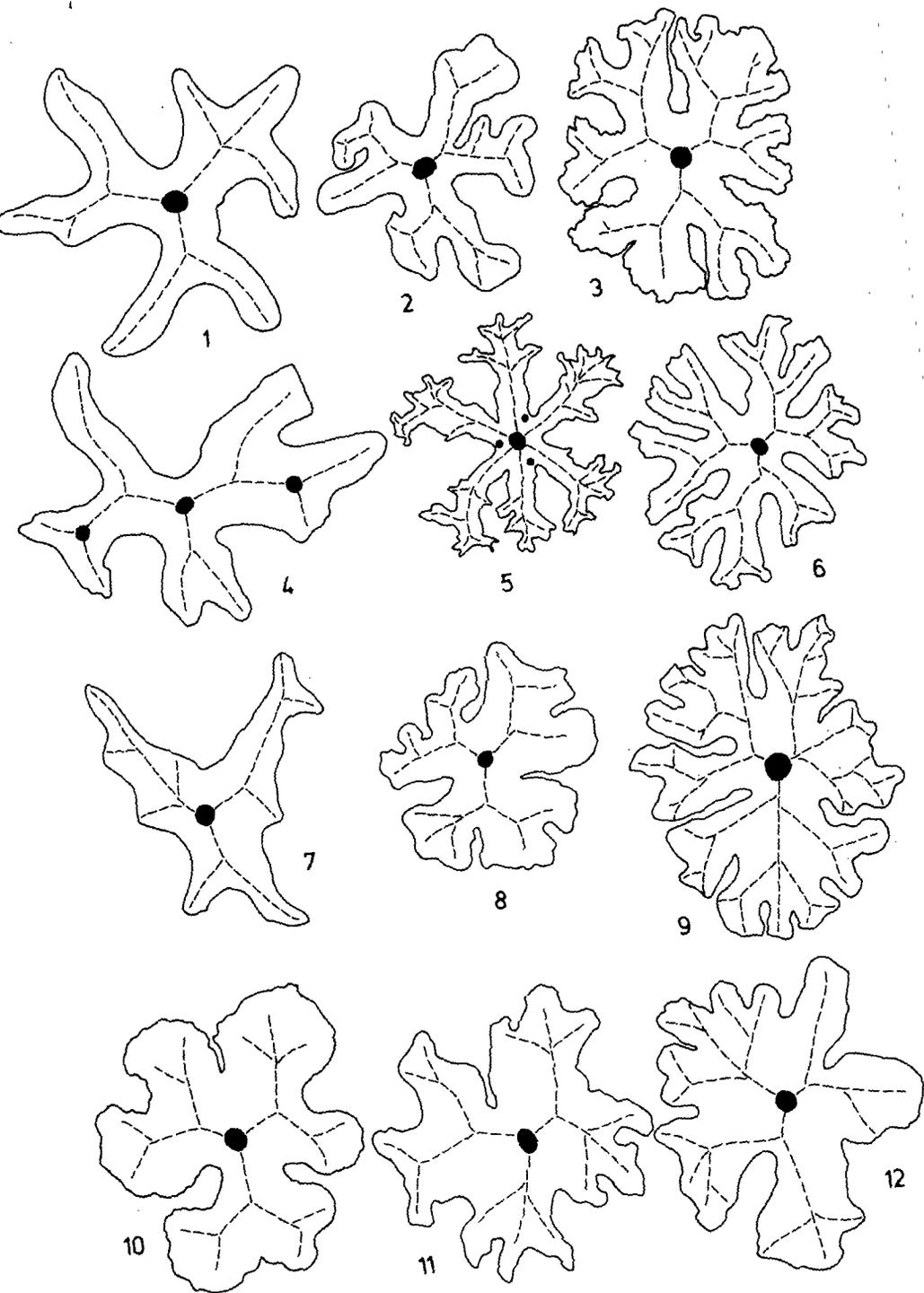


Abb. 8

Verschmelzung der neu geschaffenen Strahlen kompensiert werden. Somit entwickelt sich eine Scheibe mit alternierenden langovalen und runden Löchern, wovon ein Großteil nach außen offen ist. D. h. die endgültige Verschmelzung zu einer langovalen Scheibe mit glattem Außenrand ist noch nicht endgültig vollzogen.

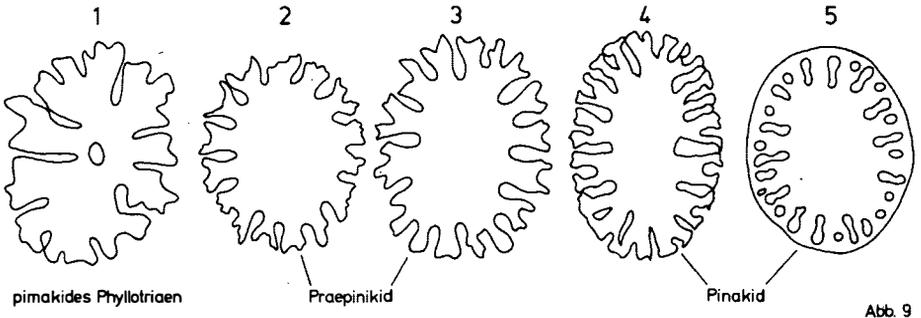


Abb. 9

Die Entwicklung läuft also über ein phylloides Dichotriaen zu einem pinakiden Phyllotrien, über das präpinakide Stadium zum Pinakid (siehe Abb. 9). RAUFF (1893: 154) vermutete schon einen Zusammenhang zwischen Trien und Pinakid, siehe allerdings im Symphyllotriaen die Übergangsform zum Pinakid, das er mit dem Namen Symphyllotrioid belegte. Diese Fehleinstufung dürfte auf die glatte Begrenzung beider Formen zurückgehen; wie jedoch anhand der Abb. 9 aufgezeigt werden konnte, leitet sich das Pinakid vom Dichotriaen über das Phyllotrien ab.

Spiculae mit eher kreisförmigem Zuschnitt und nur mehr in engen Schlitzen überlieferten Verschmelzungsaussparungen hat der Verfasser mit dem Terminus Eupinakid ausgewiesen (siehe Abb. 2).

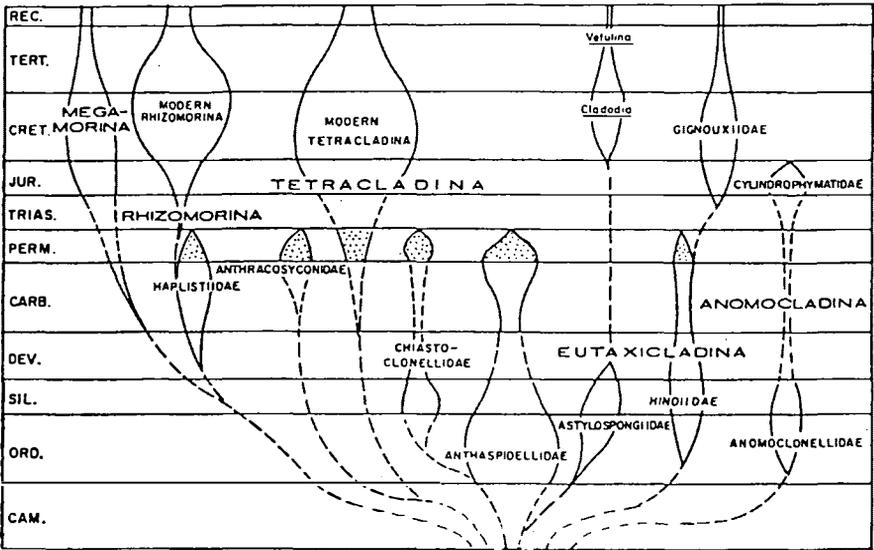
Über die zweite wichtige Entwicklungsreihe, vom Dichotriaen bis zum Symphyllotriaen laufend, wurde schon im einzelnen referiert, wobei dieses aus Dichotriaen mit reduziertem Rhabd oder mit mittellangem Rhabd entstehen kann, oder aus einem Dichotriaen entstanden ist (Abb. 6 und 7). Das hexaene Endglied wurde ebenfalls schon besprochen (siehe Abb. 2 und Abb. 8, Fig. 5); dasselbe gilt für jene Formen, die als Hemiphyllotrioid bezeichnet wurden (Abb. 2 und Abb. 8, Fig. 7).

Wichtig erscheinen noch zwei Spiculaetypen, nämlich das Discotriaen und das Rhizotriaen (Abb. 2), zumal die erste Form durch Atrophie das Rhabd völlig zurückgebildet hat, und eher rechteckige Platten darstellt, letztere wahrscheinlich schon starke Anklänge an desmone Skleren aufweist, nämlich solche vom Typ Rhizoclon.

5. Zugehörigkeit der phyllotriänen Nadeln und der davon abgeleiteten Skleren, sowie deren stratigraphische Verbreitung

Die phyllotriänen Skleren gehen aus triactinen (tetraxonen) Nadeln hervor, die nur bei den Demospongea vorkommen und namensgebend für die Unterklasse Tetractinomorpha sind. Tetractine Nadeln treten vornehmlich bei der Ordnung Lithistida, aber auch bei den Choristida (Astrophorida) und Spirophorida auf (Systematik nach HARTMAN et al., 1980).

Die nachfolgende Abb. 10 vermittelt die Vorstellung der vermuteten phylogenetischen Entwicklung der Lithistida nach FINKS (1970), deren polyphyletische Natur einigermaßen gesichert erscheint (HARTMAN et al., 1980).



Für unsere Betrachtungen sind zunächst folgende Unterordnungen der Lithistida interessant:

- Eutaxi cladina
- Tetra cladina
- Rhizo morina
- Mega morina

Erstere haben als Dermalia Dichotriaene ausgebildet; ob diese zur Entwicklung von phyllotriänen Nadeln neigen, ist unbekannt.

Reich an Dichotrienen und Phyllostrienen sind die Tetracladina. Die meisten unserer hier vorgestellten Skleren gehören dieser Unterordnung an.

Die Rhizomorina dagegen haben keine gesetzmäßigen tetractinen Nadeln entwickelt, jedoch kommen Endglieder von Phyllostrienen vor, so z. B. das Symphyllostriaen.

Die Megamorina haben als Dermalia Dichotriene mit langschaftigem Rhabd hervorgebracht, über deren weitere Abwandlung nichts bekannt ist.

So haben wir den Schwerpunkt unserer Betrachtung besonders auf die Tetracladina zu konzentrieren. Strenggenommen treten die Tetracladina erst ab dem frühen Perm auf (siehe Abb. 10); nach LAUBENFELS (1955) sollen diese bereits ab dem Ordovizium einsetzen. Diese Diskrepanz hat ihre Ursache in der unterschiedlichen Betrachtungsweise der phylogenetischen Vorstellungen und unterschiedlichen Handhabung der Systematik. So wird z. B. bei B. ZIEGLER (1983: 96) das Erstauftreten der Tetracladina in der Trias angegeben, da nach ihm diese durch gerüstbildende Tetraclone und Triden belegt sein müssen. Eine derzeit vom Verfasser laufende Studie über altpaläozoische Kieselspiculaevergesellschaftungen soll aufzeigen, wie sehr unsere bisherigen Konzepte, was die Phylogenie der Demospongiae betrifft, unter Informationslücken leidet. Die ältesten phyllostrienen Nadeln haben MOSTLER (1976) und KOZUR & MOSTLER (1985) aus der höheren alpinen Obertrias (Sevat) und aus dem Perm nachgewiesen. HARTMAN et al. (1980: 68) weisen auf das Fehlen von Phyllostrienen im unteren und mittleren Jura hin; diese Ansicht ist insofern zu revidieren, zumal bisher nur jene kieselspiculaeführenden Sedimente untersucht wurden, die nach dem markanten tektonischen Ereignis in der hohen Obertrias und im basalen Jura (altkimmerische Phase), bedingt durch Strukturinversion, aus einem erst neu geschaffenen Ablagerungsraum stammen. Es handelt sich um Spiculae von Poriferenfaunen, die erst eine Pionierbesiedlung begonnen haben. In jenen Bereichen, die jedoch in der Tiefwasserposition verblieben, sind phyllostriene Spiculae ebenso im Lias zu verzeichnen; sie entwickeln sich ungehindert über den mittleren Jura hinauf zum Oberjura, wo sie eine große Formenmannigfaltigkeit erreichen. Schließlich erreichen die Tetracladina in der Unterkreide ihre Blütezeit. Obwohl sie danach stark zurückgehen, gehören sie zur artenreichsten Gruppe der Lithistida.

Die Vorläufer der Phyllostriene (Caltrope, Triene, Protriene und Dichotriene) treten bereits viel früher auf. So sind Caltrope bereits ab dem Oberkambrium nachgewiesen (MOSTLER & MOSLEH-YAZDI, 1976: 19). Ihre Zugehörigkeit ist jedoch offen. Die ersten Triene stammen aus dem frühen Devon und die ersten Protriene aus dem Unterkarbon.

Was das Erstauftreten von Dichotrienen betrifft, so gehen diese auf das Unterperm zurück (FINKS, 1960).

Aus dem zuvor Gesagten läßt sich nun ableiten, daß tetractine Skleren schon sehr früh, also im Kambrium, gebildet wurden, und als solche dem Stützskelett angehörten. Relativ spät (höheres Unterperm: KOZUR & MOSTLER, 1985) dagegen haben sich Dermalispiculae (ectosomale Skleren) entwickelt, die über lange Zeit die angelegte Grundform (das Dichotriaen) beibehalten haben. Mit der basalen Obertrias (Cordevol) wurde ein erster Versuch zur Verbreiterung der Kladiscke gestartet (das von GAZDZICKI et al. 1978 auf Tafel 46,

Fig. 1 dargestellte Spiculum ist kein Orthodichotriaen sondern ein Phyllo-
triaen) und erst ab der höheren Obertrias (Sevat) haben sich die Dermal-
spiculae, aus welchen Gründen auch immer, weiterentwickelt, indem sie bei-
spielsweise die Kladiske sehr unregelmäßig verbreiterten und das Rhabd
stark verkürzten. Nun, was den Grad der Veränderung betrifft, so hält sich
dieser in der Obertrias noch in Grenzen, während er im Lauf des Juras stark
anstiegt und im Oberjura und der Unterkreide kulminiert. Mit anderen Worten
ausgedrückt: in der Obertrias werden keine Spiculaeformen hervorgebracht,
die mit den Endformen des Oberjura annähernd vergleichbar wären. Es handelt
sich vielmehr nur um Zwischenstadien, die in der Obertrias erreicht werden.

Das höchste Entwicklungsstadium ist einmal das Phyllotrioid mit Ten-
denz zum Symphyllotriaen in der Obertrias, zum anderen ist eine erste An-
lage in Richtung eines pinakiden Phyllotriaens festzustellen (vgl. Abb. 2).
Es fehlen gegenüber dem Oberjura das Symphyllotriaen, das Eupinakid, das
Präpinakid, das Pinakid, sowie das Rhizotriaen, Discotriaen, Hemiphyllo-
trioid und Hexaen. Das ganzrandige Pinakid (vgl. Abb. 9, Fig. 5) tritt
erst in der Unterkreide auf. So gesehen kann man mit Hilfe der Endstadien
der phyllotriaenen Dermalspiculae eine sehr grobe stratigraphische Aussage
treffen, da deren Entstehung von der hohen Obertrias (Sevat) bis zur Unter-
kreide auf eine gerichtete (evolutive) Entwicklung zurückzuführen ist,
während die phyllotriaenen Skleren und deren Abkömmlinge, aus der ober-
jurassischen Probe LBX stammend, einen zeitgleichen Entwicklungszustand
aufzeigen.

Abschließend zu diesem Thema sei noch vermerkt, daß eine Reihe der
sich aus dem Phyllotriaen entwickelnden Nadeltypen aus oberjurassischen
Proben entweder überhaupt neu ist, oder aber, wie z. B. das Pinakid,
das bisher nur aus der Unterkreide bekannt war, bereits im Oberjura auf-
tritt.

6. Kurze Beschreibung einiger neuer, dem Dichotriaen zuordenbarer Spiculae

Mesodichotriaen:

Es handelt sich um einen völlig neuen, bisher weder fossil noch rezent
nachgewiesenen Spiculaetypus (Taf. 8, Fig. 1-3). Auffallend ist ein kurzes,
stumpf endendes Rhabd. Die Kladiske setzen etwa in der Mitte des Rhabds
an, dessen Verlauf zunächst geradlinig ist, bevor es dichotom aufspaltet.
Bei erster Betrachtung übersieht man das über die Kladiske hinausragende
Rhabd und denkt eher an ein reduziertes Rhabd. Charakteristisch für diese
Art von Skleren sind die konvergierenden, dichotom verzweigten Endstrahlen;
diese sind nach einwärts gebogen.

Dichodiaen:

Diese Nadelform läßt sich von einem Dichotriaen ableiten, dessen Rhabd
nur mehr durch die Andeutung einer flachen Hochwölbung erkennbar ist
(Taf. 8, Fig. 4). Nur zwei Kladiske sind dichotom aufgespaltet, wobei sich
die inneren Endstrahlen berühren bzw. schwach miteinander verschmelzen.
Bei noch stärkerer Verschmelzung würden die beiden Endstrahlen zu einem
Strahl werden, wodurch eine vierstrahlige Nadel vom stauractinen Typ her-
vor gehen kann. Bisher sind solche Nadeln weder fossil noch rezent bekannt
geworden.

Dichotriaen mit einem trichotom verzweigten Strahl:

Ein Dichotriaen mit kurzem Rhabd, zwei dichotom verzweigten Kladisken, die schwach konvergieren. Das Kladisk ist trichotom entwickelt; der mittlere Endstrahl liegt genau in der Verlängerung des Hauptstrahls. Diese Art der Aufspaltung ist eher ungewöhnlich und hinsichtlich der Entstehung noch nicht völlig abgeklärt. Ähnliche Formen hat der Verfasser erst vor kurzem aus hoch obertriassischen Schichtfolgen (Zlambachschichten) isolieren können. Eine Arbeit darüber (MOSTLER, 1986) ist in Druck.

Dichotriaen mit einem Kladisk, welches didichotom aufgespaltet ist:

Bei oberflächlicher Betrachtung gewinnt man den Eindruck, es handle sich hierbei um ein Pentactin, dessen 4 in einer Ebene liegenden Strahlen dichotom verzweigt sind. Wenn man jedoch die Winkel (siehe Abb. 11) zwischen den Strahlen 1 und 2 und zwischen 2 und 3 vergleicht, so beträgt ersterer 120° und der zwischen 2 und 3 nur 60° . Ein Pentactin wird jedoch nie in dieser Art angelegt, vielmehr ist der Strahl 3 ein Teilstrahl des dichotom verzweigten Kladisks, der nur mehr rudimentär erkennbar ist, aber aufgrund seiner Winkelposition (120°) klar identifiziert werden kann.

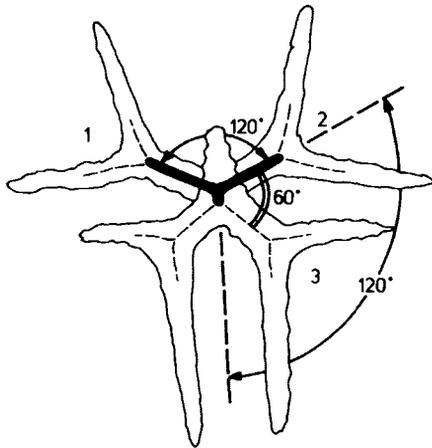


Abb. 11

Es handelt sich also nicht um ein Pentactin, sondern um ein Tetractin vom Typ Dichotriaen, dessen Kladiske dichotom verzweigt ist. Auffallend ist die angedeutete cricomorphe Struktur, nicht nur im reduzierten Rhabdbereich (dort am deutlichsten erkennbar), sondern auch in Teilabschnitten der Kladiske. Wenn man von der zuletzt genannten Struktur absieht, sind analoge Spiculae dem Verfasser aus den obernorischen Pötschenkalken bekannt geworden. Auf jeden Fall handelt es sich um eine Form, welche von den innerhalb der Oberalmer Schichten auftretenden Sklerenvergesellschaftungen doch stark abweicht.

Abschließend sind anhangsweise (siehe Tafel 9) noch Trider mit cricaler und pseudocricaler Struktur abgebildet und ein ausgefallenes pseudocricalles Dichotriaen als neue Form dargestellt.

LITERATUR

- FENNINGER, A. & H.-L. HOLZER (1972): Fazies und Paläogeographie des oberostalpinen Malm. - Mitt. Geol. Ges. Wien, 63, 1970.
- FINKS, R.M. (1960): Late Paleozoic sponges of the Texas region: the siliceous sponges. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 120 (art. 1), 160 S.
- FINKS, R.M. (1970): The evolution and ecologic history of sponges during Paleozoic times. In: FRY, W.G. (ed.): The biology of the Porifera. - Symp. Zool. Soc. Geol. London, no. 25, Academic Press, 3-22.
- FLÜGEL, H. & P. PÖLSLER (1965): Lithogenetische Analyse der Barmstein-Kalkbank B₂ nordwestlich von St. Koloman bei Hallein (Tithonium, Salzburg). - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1965, 513-527. 6 Abb., Stuttgart 1965.
- GAZDZICKI, A., KOZUR, H., MOCK, R. & J. TRAMMER (1978): Triassic microfossils from the Korytnica limestones at Liptovska Osada (Slovakia, CSSR) and their stratigraphic significance. - Acta Palaeontologica Polonica, Vol: 23, 351-373, Warszawa.
- HARTMAN, W.D.; WENDT, J.W. & WIEDENMAYER, F. (1980): Living and fossil sponges - notes for a short course. - Sedimenta VIII, University of Miami, 274 S.
- HINDE, G.J. (1888): A monograph of the British fossil sponges. - Paleontograph. Soc. London, pt. 2, 93-188.
- KOZUR, H. & H. MOSTLER (): Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorwats. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Sonderband 2.
- KRÜGER, S. (1978): Zur Taxonomie und Systematik isolierter Schwammskleren mit Beispielen aus der Unterkreide Ostniedersachsens. - Mitt. geol. Inst. Techn. Univ. Hannover, 146 S., 3 Taf., Hannover, 1978.
- LAUBENFELS, M.W. de (1955): Porifera. - In: Treatise Invert. Paleont., Ed. R.C. Moore, part E, E21-E112, New York.
- MOSTLER, H. (1972): Die Spiculae triassischer Porifera. - Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21. Bd., S. 539-546, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1976): Poriferenspiculae der alpinen Trias. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Bd. 6=5, S. 1-42, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1978): Ein Beitrag zur Mikrofauna der Pötschenkalke an der Typlokalität unter besonderer Berücksichtigung der Poriferenspiculae. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Bd. 7, 3, 1-28.
- MOSTLER, H. (1986): Neue Kieselschwämme aus den Zlambachsichten (Obertrias, Nördl. Kalkalpen). - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Bd. 13, Innsbruck.
- MOSTLER, H. & A. MOSLEH-YAZDI (1976): Neue Poriferen aus oberkambrischen Gesteinen der Milaformation im Elburzgebirge (Iran). - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Bd. 5, 1, 1-36.
- ORTMANN, P. (1912): Die Mikroskleren der Kieselspongien in Schwammgesteinen der senonen Kreide. - N. Jb. Min., Geol.; Paläont.; 127-149.

- RAUFF, H. (1893-94): Palaeonspongiologie. Erster und allgemeiner Teil und zweiter Teil, erste Hälfte. - Palaeontographica, 40, Stuttgart.
- REIF, W.-E. (1967): Schwammspicula aus dem Weißen Jura Zeta von Nattheim (Schwäbische Alb). - Palaeontographica, A, 127.
- SCHRAMMEN, A. (1910-1912): Die Kieselstängien der Oberen Kreide von Nordwestdeutschland. Teil I. Textaxonia, Monaxonia und Silicea incert. sedis. Teil 2. Triaxonia (Hexactinellida). - Palaeontographica, Suppl. 5, 385 S., Stuttgart.
- SCHRAMMEN, A. (1936): Die Kieselstängien des Oberen Jura von Süddeutschland. - Palaeontographica, 84, 149-194, Stuttgart.
- ZIEGLER, B. (1983): Einführung in die Paläobiologie Teil 2. - Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 409 S.

Tafelerläuterungen

TAFEL 1 (Vergrößerung aller Abbildungen 200 x)

- Fig. 1, 8: Symphyllotriaene mit dreieckiger Gestalt, aus dem Triaien hervorgegangen (langes Rhabd).
- Fig. 2: Protriaen mit abgebrochenem Rhabd (wahrscheinlich mittellang); die schwach verbreiterten Kladiske bilden mit dem Rhabd einen Winkel von 110° .
- Fig. 3: Triaien (Winkel zwischen Rhabd und Kladisken = 90°) mit mäßig verbreiterten Kladisken.
- Fig. 4, 6: Symphyllotriaene (Ausgangsform ist das Protriaen); bei Fig. 6 sind deutlich die spitz endenden Kladiske des Protriaens erkennbar.
- Fig. 5: Symphyllotriaen, dessen ursprüngliche Kladiske ungleich lang ausgebildet wurden, daher die stark asymmetrische Gestalt.
- Fig. 7: Symphyllotriaen; die Ausgangsform hat ein dichotom verzweigtes Kladisk entwickelt.
- Fig. 9: Phylloprotrioid mit langem Rhabd und deutlich erkennbaren Kladiskenkanälen.

TAFEL 2 (Vergrößerung aller Abbildungen 200 x)

- Fig. 1: Symphyllotriaen, aus einem Dichotriaen hervorgegangen.
- Fig. 2: Stark glockenförmig entwickeltes Symphyllotriaen, aus einem Prodictotriaen hervorgegangen, welches im ersten Abschnitt der Kladiske steil nach oben ansteigt, im zweiten Teil wesentlich flacher verläuft.
- Fig. 3-7: Symphyllotriaene mit langem Rhabd, vom Dichotriaen ableitbar.

- Fig. 8: Phylloprotrioid mit glockenförmiger Gestalt.
- Fig. 9: Phyllotrioid (Winkel zwischen Rhabd und Kladisken = 90°).

TAFEL 3 (alle Abbildungen $V = 200 \times$, mit Ausnahme von Fig. 6: $250 \times$)

- Fig. 1-2: Phyllotriaene mit ungleich stark verbreiterten Kladisken; auch die dichotom verzweigten Strahlen sind blattartig verdickt; bei Fig. 2 ist ein Strahl trichotom verzweigt.
- Fig. 3, 5: Phyllotriaene mit zweimal dichotom und einmal trichotom verzweigten Kladisken, wobei die Strahlen zweiter Ordnung wiederum dichotom, und in einem Fall trichotom aufspalten (lappige Außenbegrenzung).
- Fig. 4: Phyllotriaene mit z. T. spitz endenden Sekundärstrahlen.
- Fig. 6: Phyllotriaen, das auf ein Dichotriaen zurückzuführen ist, welches zwischen den beiden Kladisken einen Winkel von 120° aufweist, und daher eine langgestreckte Gesamtform aufweist.

TAFEL 4 (mit Ausnahme von Fig. 6 ($300 \times$) sind alle Vergrößerungen $200 \times$)

- Fig. 1, 2, 4: Phyllotriaene mit nur wenig verbreiterten Kladisken, aber starker Aufspaltung der dichotom verzweigten Aststrahlen.
- Fig. 3: Phyllotriaene in Scheibchenform (Vorstadium zum Discotriaen).
- Fig. 5: Hexatriaen (die drei Kladisken sind unmittelbar am Rhabd bereits dichotom verzweigt).
- Fig. 6: Phyllotriaen mit vollkommener Verschmelzung der nicht dichotom verzweigten Kladiskenabschnitte; die Aststrahlen sind stark zergliedert.

TAFEL 5 (alle Abbildungen $V = 200 \times$)

- Fig. 1, 2, 4: Phyllotriaene vom Bautypus, wie sie in Fig. 6, Taf. 4, dargestellt sind.
- Fig. 3: Phyllotriaen mit z. T. dichotom verzweigten Aststrahlen.
- Fig. 5: Pinakides Phyllotriaen.
- Fig. 6: Discotriaen (der auf dieser Abbildung erkennbare Knopf ist kein reduziertes Rhabd, sondern ein sekundärer Auswuchs eines Kristalls).
- Fig. 7: Aberrantes Phyllotriaen ohne Rhabd, in Richtung Discotriaen entwickelt.
- Fig. 8: Rhizotriaen; wegen der wurzelartigen Endstrahlen so benannt.

Fig. 9: Phyllostriaen mit reduziertem Rhabd; die nach unten gerichteten, stark verwachsenen Kladiske lassen annehmen, daß diese Form auf ein Anadichotriaen zurückzuführen ist.

TAFEL 6

- Fig. 1, 3: Unregelmäßig entwickelte präpinakide Spiculae (Rhabd fehlt); Fig. 1 (200 x), Fig. 3 (150 x).
- Fig. 2: Präpinakides Phyllostriaen (erstes Stadium) mit reduziertem Rhabd (200 x).
- Fig. 4-8: Diverse Pinakide (alle 300 x).
(Fig. 4: ein pinakides Spiculum, das sich als rundes Plättchen mit tief einschneidenden, z. T. verschmolzenen Aststrahlen zu erkennen gibt.)

TAFEL 7

- Fig. 1: Phylloides Dichotriaen mit einer trichotomen Aufspaltung eines Kladisken (200 x).
- Fig. 2: Phylloides Dichotriaen, relativ regelmäßig gebaut (200 x).
- Fig. 3, 4, 6, 7: Hemiphyllostriaene Spiculae mit in zwei bevorzugte Richtungen entwickelter Kladiskenaufspaltung; Fig. 7 (130 x), alle anderen 200 x.
- Fig. 5: Phyllostriaen mit stark lappig entwickelten Aststrahlen (150 x).

TAFEL 8

- Fig. 1-3: Mesodichotriaene (neuer Typus) mit dichotom gegabelten Kladisken, die in der Mitte des Rhabds abzweigen; typisch sind die konvergierenden Aststrahlen (200 x).
- Fig. 4: Dichodiaen (neuer Typus); die eigenartige Form entstand dadurch, daß ein Kladisk nicht dichotom verzweigt ist, und die mittleren Aststrahlen der beiden Kladiske miteinander verlötet sind (200 x).
- Fig. 5: Dichotriaen mit einem kurzen trichotom verzweigten Kladisk (140 x).
- Fig. 6: Dichotriaen mit ungleich langen Kladisken (ein Kladisk ist im Rhabdbereich aufgespaltet und zeigt eine didichotome Aufgliederung) (200 x).
- Fig. 7: stellt Vergrößerung von Fig. 6 dar, um die Rhabdaufgliederung genauer darzulegen (1300 x).

TAFEL 9

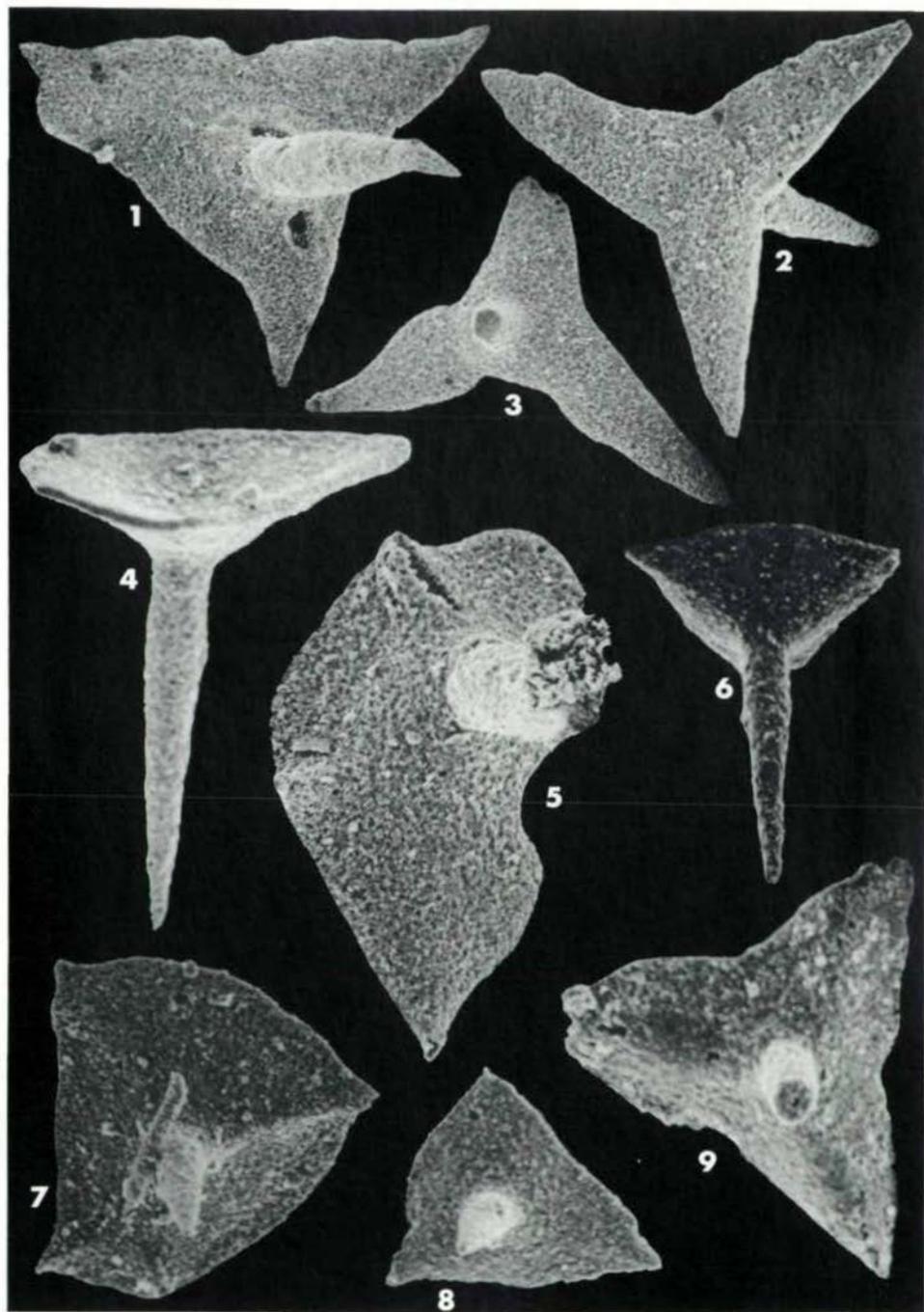
- Fig. 1: Criccotrider (Trider mit je zwei Ringen am unverzweigten Ast und wurzelartig aufgegliederten Endstrahlen); könnte auch als criccales Dichotriaen mit didichotomer Aufspaltung der Aststrahlen aufgefaßt werden (200 x).
- Fig. 2, 4: Trider mit costamorpher Struktur; die Halbringwülste sind unregelmäßig begrenzt. Anstelle eines zentralen Knotens ist ein unregelmäßiges, vierknotiges Gebilde von ebenfalls costamorpher Ausbildung entwickelt (200 x).
- Fig. 3, 5,: Prosymphyllotriaen, aus langschäftigem Triaen entstanden (300 x).
- Fig. 6: Stark verzweigtes Phyllotriaen (120 x).
- Fig. 7: Pseudocriccales Dichotriaen ohne Rhabd (ein Kladisk ist dichotom aufgespaltet) (200 x).

Abbildungserläuterungen

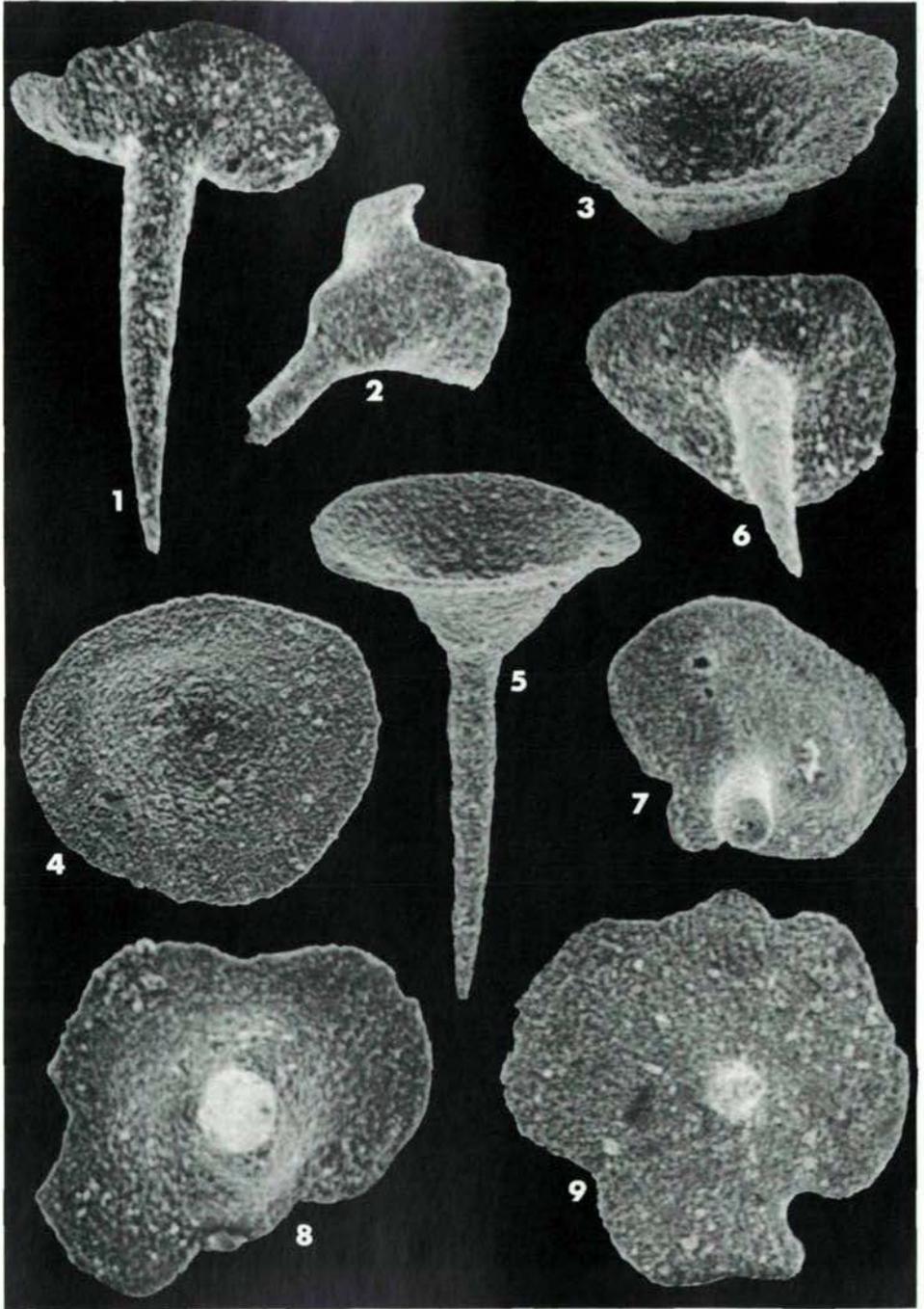
- Abb. 1: Dichotriaene von unterschiedlichstem Bautypus, die ihrerseits Ausgangsformen für eine Reihe von sehr komplex gestalteten Skleren darstellen; die meisten der hier abgebildeten Formen stammen aus dem Oberjura, nur einige wenige aus der Trias.
- Abb. 2: Das einfach gebaute Dichotriaen als Stammform für kompliziert zusammengesetzte Skleren, deren Endglieder oft nur mehr auf indirektem Weg eine Ableitung vom Dichotriaen zulassen.
- Abb. 3: Bildung eines symphyllotriaenen Spiculums, aus einem Caltrop hervorgegangen (die strichlierten Linien markieren den Verlauf der Achsenkanäle).
- Abb. 4: Protriaen (alle 4 Strahlen sind gleich lang) mit spitz endenden Strahlen, aus dem sich ein Spiculum symphyllotriaener Natur bildet, wobei die spitzen Enden der verschmolzenen drei Strahlen am Außenrand noch erkennbar sind.
- Abb. 5: Protriaen mit langem Rhabd, dessen drei Kladiske miteinander verwachsen und durch Gratbildung und spitze Enden am Außenrand hervortreten.
- Abb. 6: Dichotriaene und deren Abkömmlinge (in der Aufsicht dargestellt, ohne die Rhabdausbildung zu berücksichtigen).
- Abb. 7: Das Prodichotriaen als Ausgangsform des Prosymphyllotriaens (das Übergangsglied (2) wird als Prophyllotriaen bezeichnet).
- Abb. 8: Unterschiedlich gestaltete Phyllotriaene und deren Abwandlungen; alle aus dem Oberjura, Probe LBX, stammend.
- Abb. 9: Zur Terminologie der Skleren mit pinakidem Bautypus: 1 = pinakides Phyllotriaen, 2-3 = Präpinakid, 4-5 = Pinakid.

- Abb. 10: Zur Phylogenie der Lithistida nach FINKS, 1967 und 1970; die Vorstellung von FINKS wurde bewußt etwas verändert und weicht daher von der von HARTMAN et al. (1980: 66) dargestellten deutlich ab; es hat sich herausgestellt, daß auch die Lithistida als polyphyletisch zu betrachten sind (MOSTLER: Arbeit darüber in Vorbereitung)
- Abb. 11: Darstellung eines Dichotriaens, bei welchem ein Kladisk unmittelbar am Rhabdansatz in 2 Strahlen aufspaltet, und so eine pentactine Nadelform vortäuscht; anhand des Achsenkanalverlaufes läßt sich jedoch die didichotome Aufspaltung nachweisen.

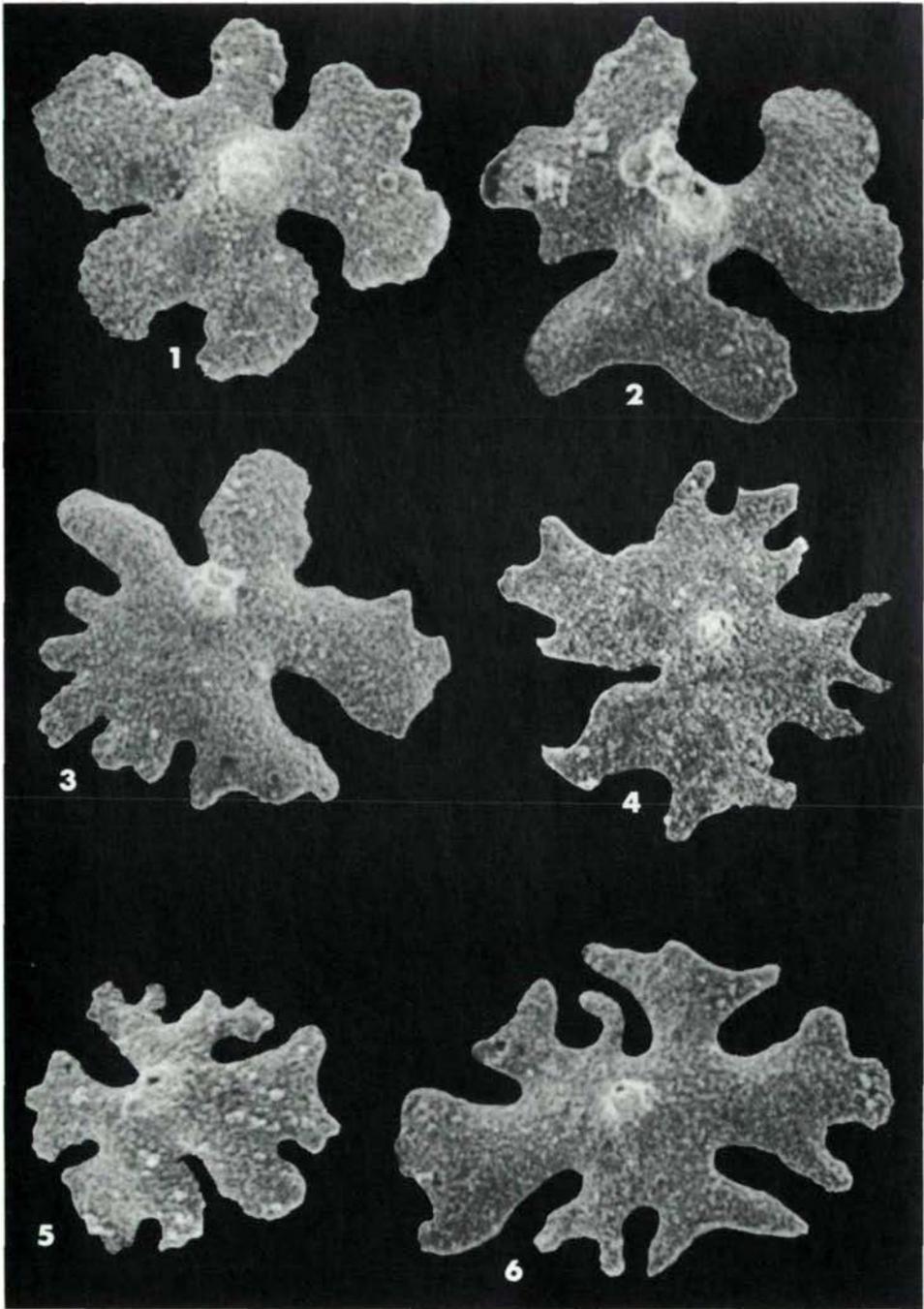
Tafel 1



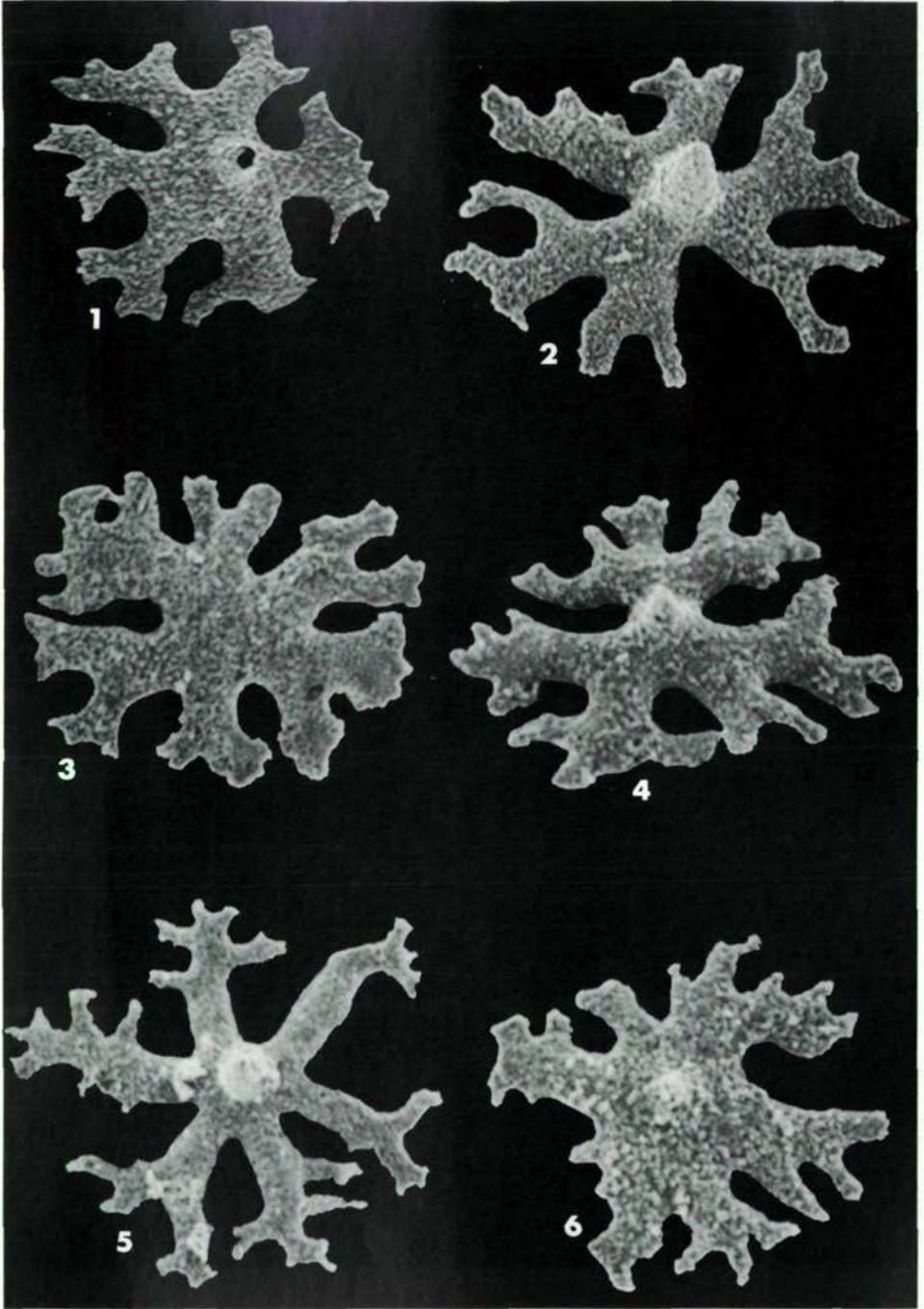
Tafel 2



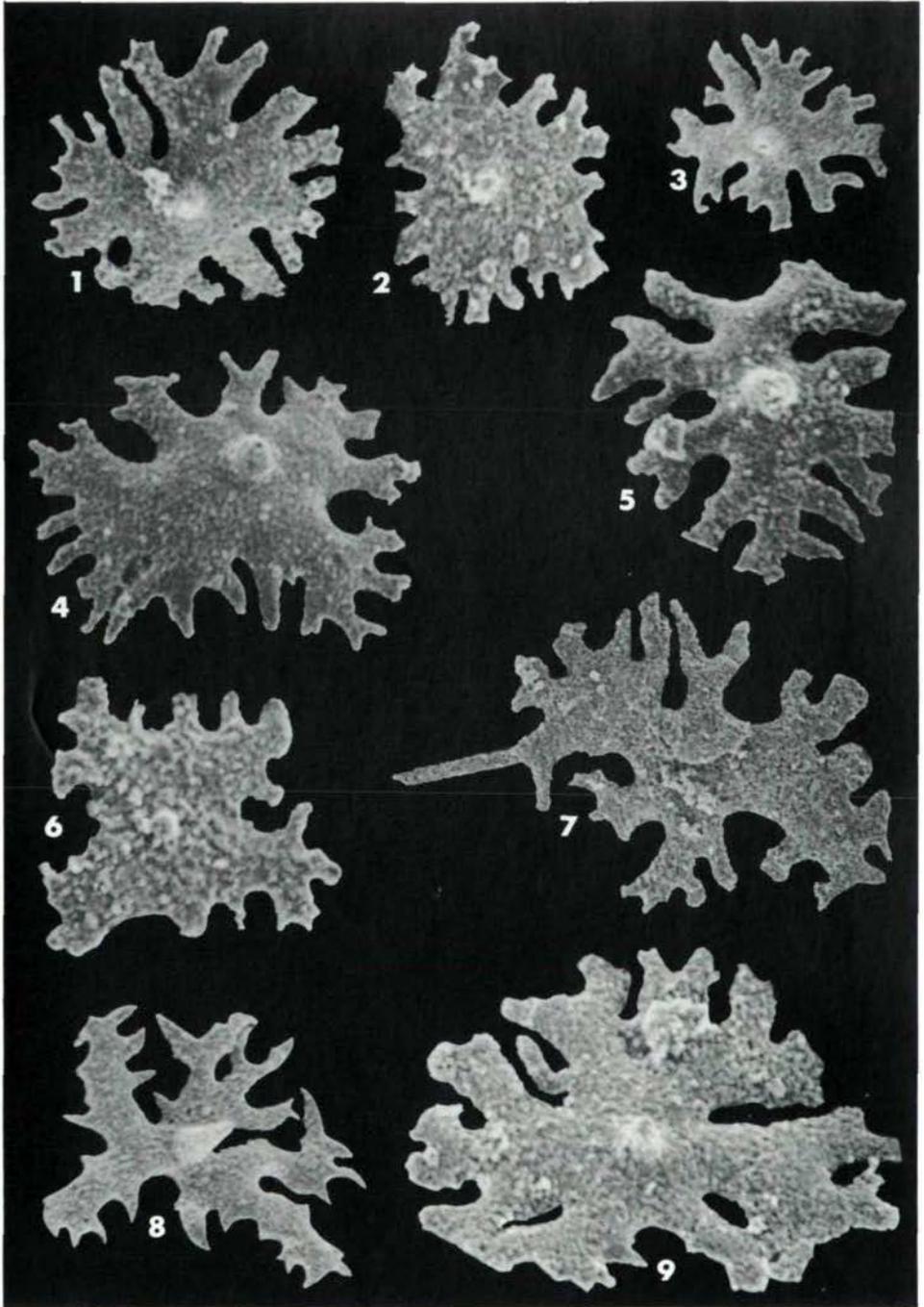
Tafel 3



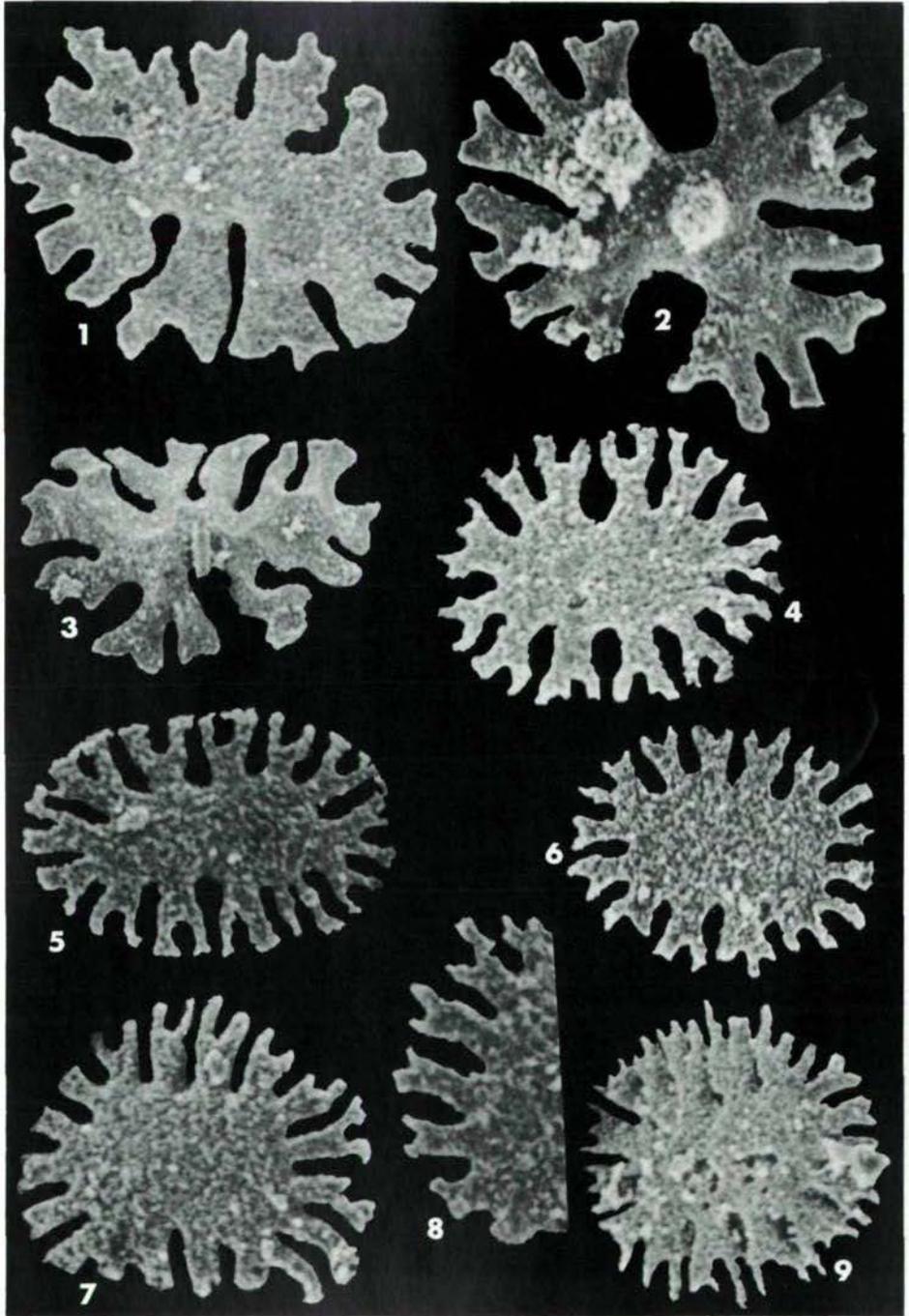
Tafel 4



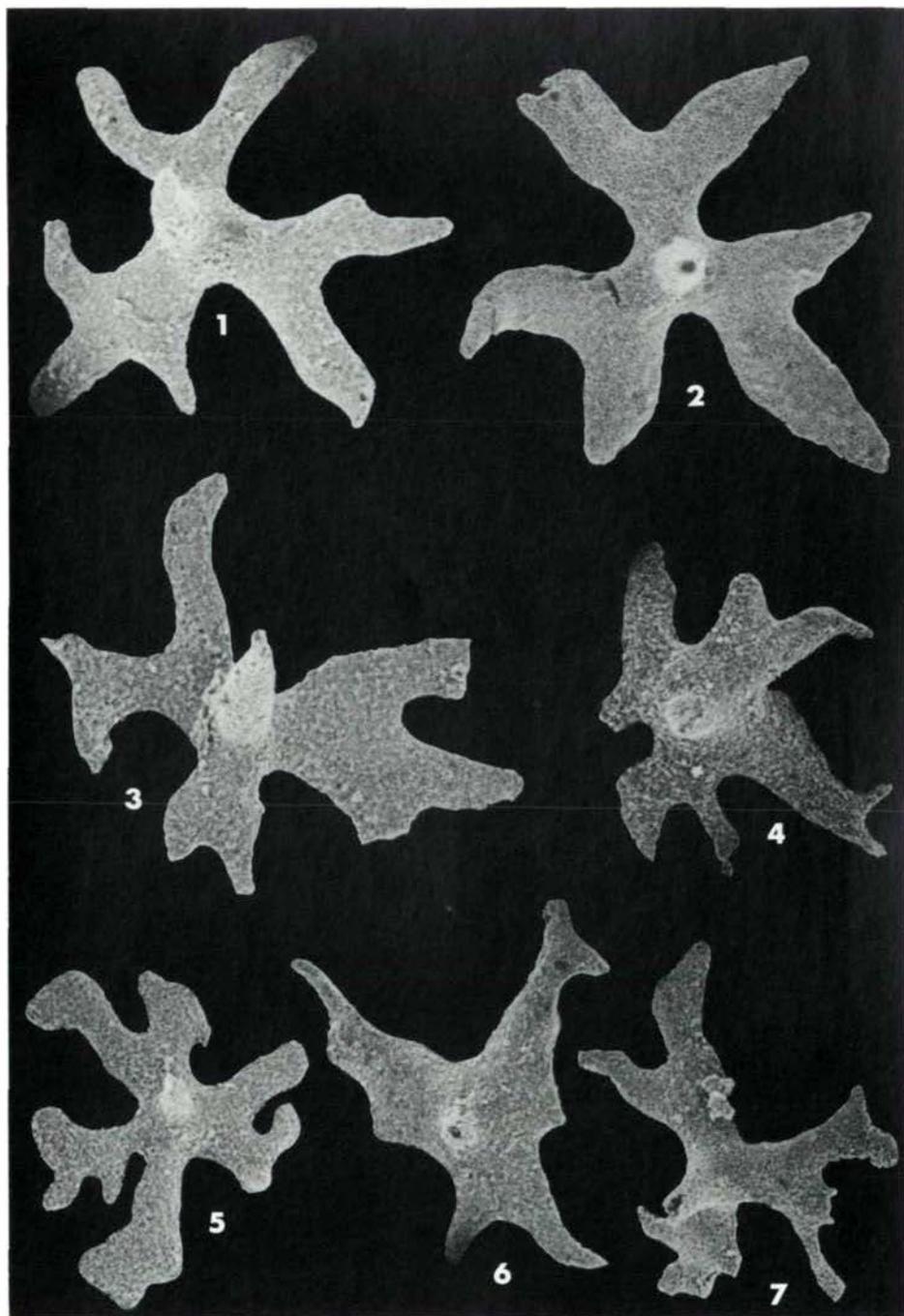
Tafel 5

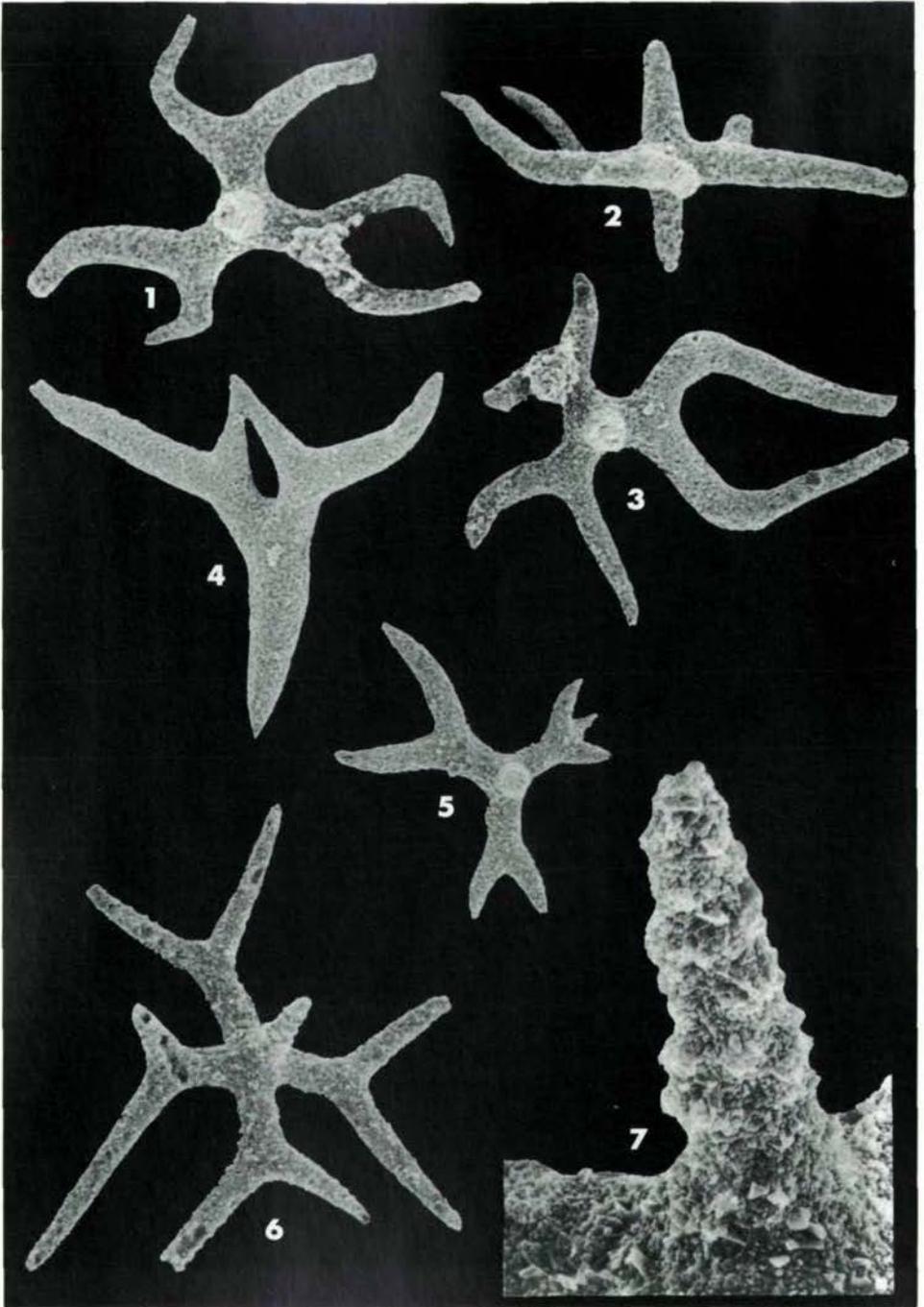


Tafel 6



Tafel 7





Tafel 9

