

HEXACTINELLIDE PORIFEREN AUS PELAGISCHEN KIESELKALKEN (UNTERER LIAS, NÖRDLICHE KALKALPEN)

Helfried Mostler, Innsbruck

Mit 2 Abbildungen und 14 Tafeln

Zusammenfassung: Aus dem basalen Jura (oberes Hettangian; Lias) werden erstmals Skelettelemente von hexactinelliden Poriferen vorgestellt. Die präzise stratigraphische Einstufung wurde mit Hilfe von Radiolarien vorgenommen (KOZUR & MOSTLER, 1990).

Um die Vielfalt von isolierten und z.T. zu Gittern verschmolzenen Megaskleren zu dokumentieren, wurde das gesamte Spektrum auf 14 Fototafeln abgebildet. Alle Megaskleren und die von MOSTLER (1989) publizierten hexactinen Mikroskleren stammen aus einer einzigen Probe. Dies ist deshalb von Bedeutung, weil damit gleichzeitig aufgezeigt wird, daß es sich hierbei um eine Poriferenfauna handelt, die aus autochthonen Beckensedimenten, in einer Meerestiefe von mindestens 200 m gebildet, stammt.

Nach einer ausführlichen Beschreibung der Megaskleren, sowohl das Basalskelett, die Dermalia und Gastralia, als auch die Parenchymalia betreffend, wurde versucht, an die Systematik rezenter Hexactinellida anzuschließen. Mit Ausnahme der *Lychniscosa*, die erstmals im mittleren Dogger (Bathonian) auftreten, sind alle Ordnungen der Hexasterophora als auch der Amphidiscophora vertreten. In vielen Fällen ist es möglich, direkt an die Gattungen rezenter Hexactinellida anzubinden. Dies gelang nicht nur bei den *Lyssacinosa* (vgl. auch MOSTLER, 1989), sondern auch bei den *Hexactinosa*, insbesondere bei den *Scopularia*.

Nachdem die triassischen Poriferen bestens untersucht sind, kann man schon jetzt mit Sicherheit annehmen, daß mit Beginn des Jura eine starke Umgestaltung in der Organisation der Hexactinellida stattgefunden hat, die sich auch stratigraphisch für die Trias/Jura-Grenzziehung bestens verwerten läßt. Die stratigraphische Verwertbarkeit der Hexactinellida wird in dieser Studie ausführlichst diskutiert.

Abschließend werden phylogenetische Fragen andiskutiert, die sich nicht aus Überlegungen, von Neontologen stammend, rekrutieren, sondern die sich aus dem derzeitigen paläontologischen Wissensstand (vor allem Ergebnissen dieser Studie) ergeben. Durch Hinzukommen neuer Argumente wird weiterhin an der Abkoppelung und damit eigenständigen Entwicklung der Amphidiscophora und Hexasterophora von den Reticulosida festgehalten. Hinsichtlich der Bildung der Hexasterophora wird vorgeschlagen, zwei getrennte Entwicklungen zu verfolgen; einmal eine solche über die *Lyssacinosa*, von denen im mittleren Dogger die *Lychniscosa* abspalten, zum anderen die *Hexactinosa*, die ihren Weg über die Protohexactinosa (zu ihrem Spiculationsinventar gehören ab dem basalen Kambrium *Clavule*) nehmen, um schließlich mit den *Clavularia* (Einsetzen im mittleren Ordoviz) ihre Entwicklung bis heute fortzusetzen. Die *Scopularia* spalten sich von ihnen erst (sehr spät) in der Obertrias ab.

Abstract: For the first time spicules of siliceous sponges (Hexactinellida) from the Lower Jurassic (Upper Hettangian) are presented. Precise stratigraphical classification was carried out with the help of radiolarians (KOZUR & MOSTLER, 1990).

To reveal the variety of isolated and partly fused macroscleres, the whole spectrum is shown in 14 plates. All macroscleres and hexactin microscleres published by MOSTLER (1989) originate from a single sample. This is of importance as simultaneously it is shown, that the fauna of Porifera originates from autochthonous basin sediments, developed in a water depth of at least 200 m.

Beside a detailed description of the macroscleres concerning the Basalia, Dermalia and Gastralia as well as Parenchymalia, connection to the systematics of genera of recent Hexactinellida was attempted. With exception of the *Lychniscosa*, for the first time appearing in the Bathonian, all orders of the Hexasterophora and Amphidiscophora are present.

In several cases direct connection to the genera of recent Hexactinellida is possible. This is not only applicable for the *Lychniscosa* (see MOSTLER, 1989) but also for the *Hexactinosa*, especially *Scopularia*.

Since Triassic Porifera are well investigated the assumption is possible that with the beginning of the Jurassic reorganisation of the Hexactinellida has taken place, which is stratigraphically very useful for the Jurassic/Triassic boundary. The stratigraphical valuation of the Hexactinellida is discussed in detail in this paper.

Finally phylogenetic questions are discussed, not resulting from the opinion of neontologists but from recent paleontological knowledge (especially this study). By additional new arguments it is held to the separation and evolution of Amphidiscophora and Hexasterophora, independent from the Reticulosida.

It is suggested to pursue two separate developments, on one hand the *Lyssacinosa*, from which the *Lychniscosa* split off in the Bathonian, on the other hand the *Hexactinosa*, that originate from the Protohexactinosa (from the beginning of the Lower Cambrian their spiculation inventory includes *clavules*) and finally continue with the *Clavularia* (first appearance in the Middle Ordovician) up to recent times. *Scopularia* split off (very late) in the Upper Triassic.

1. Einleitung und Problemstellung

Hexactinellide Schwämme sind in den liassischen Beckensedimenten der Nördlichen Kalkalpen vorherrschend. Sie sind den Demospongien gegenüber in der Überzahl und stellen ca. zwei Drittel der Gesamtporiferenfauna. Calcispongien fehlen.

Die Hexactinellida unterscheiden sich von den anderen Poriferen sowohl in der Organisation ihrer Weichteile als auch hinsichtlich der Geometrie und Zusammensetzung der Hartteile. Vor allem haben die Unterschiede in den Weichteilen dazu geführt, die Hexactinellida von dem Stamm der Porifera abzukoppeln und sie einem eigenen neuen Stamm, den Symplasma, zuzuordnen (BERGQUIST, 1986: 17). Entscheidend für eine derartige Vorgangsweise sind Aspekte der Histologie und Physiologie, insbesondere die syncytiale Natur des Choanosoms anstelle einer zellulären Organisation.

Um die Hexactinellida innerhalb der Poriferen zu halten, haben REISWICK & MACKIE (1983) eine Redefinition des Stammes Porifera vorgenommen, indem sie diese in zwei Unterstämme aufspalten, und zwar einmal in die Symplasma mit einer einzigen Klasse, den Hexactinellida, zum anderen in die Cellularia mit den übrigen Klassen.

Was die Geometrie der Hartteile betrifft, so unterscheiden sich die Hexactinellida von den anderen Poriferen durch Skleren mit drei senkrecht aufeinanderstehenden Achsen (Triaxon) bzw. sechs Strahlen (Hexactin). Die Vielfalt der Skleren geht auf die Umgestaltung des Hexactins zurück, indem z.B. Strahlen rückgebildet werden, wodurch neben den Hexactinen Pentactine, Tetractine (Stauractine) und Rhabdodiactine entstehen, oder aber die einzelnen Strahlen variieren durch Aufspaltung, durch Bestachelung, terminale Verdickungen etc.

Unterschieden werden Mega- und Mikroskleren (siehe hierzu Definition MOSTLER, 1986: 323). Die Megaskleren werden nach ihrem Entstehungsbereich innerhalb des Schwammes als Dermalia, Parenchymalia und Gastralia bezeichnet, die Mikroskleren dagegen bilden sich ausschließlich im Parenchym.

Die parenchymalen Megaskleren lassen sich in lysakide, dictyide und lychniskide Skelettelemente untergliedern, wobei erstere teilweise verschweißt, die beiden letzteren völlig verschweißt und ausschließlich aus Hexactinen hervorgegangen sind.

Im Verlauf der Arbeit wird auf die einzelnen Gruppen in Form einer ausführlichen Diskussion zurückgekommen.

Nicht nur die Geometrie der hexactinelliden Skleren ist anders als bei den übrigen Schwämmen, sondern auch deren Zusammensetzung, was das $\text{SiO}_2:\text{H}_2\text{O}$ -Verhältnis

betrifft, unterscheidet sie gegenüber den anderen Kiesel Schwämmen. Die Hexactinellida weisen ein $\text{SiO}_2:\text{H}_2\text{O}$ -Verhältnis von 4:1 auf (die Demospongien z.B. ein Verhältnis von 5:1). Das Baumaterial das generell Skelettopal genannt wird, ist nichts anderes als eine wäßrige, amorphe, nicht kristalline feste Kieselsäure und entspricht in seinem Aufbau dem Opal.

Die Schwämme werden immer wieder als Tiefenanzeiger herangezogen. In jüngster Zeit hat VACELET (1988) die Tiefenabhängigkeit der rezenten Poriferen unter Berücksichtigung einer Reihe von Ökofaktoren näher beleuchtet. Zusammenfassend kommt er zum Ergebnis, daß lithistide Demospongiae zum überwiegenden Teil am Kontinentalabhang zwischen 200 und 700 m Wassertiefe leben, die dictyiden Hexactinellida dagegen vorherrschend im Bathyal verbreitet sind.

Würde man diese Erkenntnis direkt auf die unterjurassischen Poriferen übertragen und sich von den Hexactinellida alleine leiten lassen, so müßte man mit einer mittleren Wassertiefe von 500 m für deren Lebensraum rechnen. Ein derartiges Übertragen der Bathymetrie von den rezenten Verhältnissen auf die jurassischen ist nicht möglich, zumal bekannt ist, daß die Hexactinellida im Laufe der Kreidezeit in größere Wassertiefen abgewandert sind. Die Demospongiae dagegen sind weniger diesem Tiefenwandertrend gefolgt, daher eignen sie sich für die Erstellung einer Bathymetrie zur Zeit des Jura wesentlich besser. Demnach ist für den Lebensraum der hier besprochenen unterjurassischen Poriferen eine Wassertiefe von mindestens 200 m anzunehmen. Dies stimmt gut mit den bathymetrischen Vorstellungen von den wichtigsten Schwammgruppen im Meso- und Känozoikum, wie sie ZIEGLER (1983: 94) angibt, überein.

Von den liassischen Hexactinelliden wurden bereits die Mikroskleren in einer eigenen Arbeit (MOSTLER, 1989) beschrieben. Es handelt sich hierbei um diverse Hexaster, Discohexaster und Sphaeriscohexaster (neue Mikrosklereform), sowie um verschiedene Amphidiske und Hemidiske - insgesamt 13 Typen, von denen 7 neu sind. Diese sind für die Gesamtbetrachtung der Hexactinellidenfauna sehr wichtig und werden vor allem hinsichtlich der systematischen Zuordnung im speziellen Teil einer eingehenden Diskussion unterzogen.

Ein besonderes Anliegen ist es, die vielen Spiculatypen durch eine Reihe von Fototafeln zu dokumentieren, den Unterschied zu den triassischen Hexactinelliden, aus äquivalenten Ablagerungsräumen stammend, aufzuzeigen und die Eigenständigkeit dieser Formen im Vergleich zu den oberjurassischen Hexactinelliden, z.B. aus den Oberalmer Schichten (ebenfalls pelagische Ablagerung) darzulegen.

Weiters soll auf die stratigraphische Brauchbarkeit, insbesondere auf ihre Bedeutung für die Trias/Jura-Grenz-ziehung, eingegangen werden.

Zum Abschluß wird nach Besprechung der systematischen Zugehörigkeit aller im Lias nachgewiesenen Spicula zur Entwicklungsgeschichte der Hexactinelliden ab dem Kambrium Stellung bezogen. Ergänzend sei erwähnt, daß es sich hier um den ersten Nachweis von Poriferenskelettelementen in einem stratigraphisch so tiefen Horizont des Jura handelt.

2. Beschreibung der Megaskleren

a) Das Basalskelett

Die hexactinelliden Schwämme sind auf die verschiedenste Art mit dem Untergrund (Substrat) verbunden. Generell werden drei Arten der Verbindung mit dem Untergrund unterschieden:

1. Direkte Verbindung des Schwammes mit dem Untergrund durch Ausbildung einer inkrustierenden Basis (**Basiphyten**).
2. Verbindung über eigens hiezu entwickelten Wurzelsfortsätzen, den sogenannten **Rhizophyten**.
3. Indirekte Verbindung zwischen dem Schwammkörper und dem Substrat durch Ausbildung eines Wurzelschopfes, der aus einem Büschel von meist sehr langen Nadeln (**Lophophyten**) in Form von ankerförmigen Basalia (=Ankernadeln) besteht.

Die inkrustierende Basis wird weitgehend als eine Anpassung der Hexactinellida an den Hartboden (primärer und sekundärer Hartboden) betrachtet. Die mit Rhizophyten ausgestatteten Hexactinelliden (meist bei dictyiden Formen) sind dagegen mehr an Weichböden gebunden. Weichbodenbewohner sind vor allem jene hexactinelliden Schwämme, die lange, ankerartige Nadeln in Form von Wurzelschöpfen entwickelt haben. Nach REID (1958: XXXIII) sind es Pentactine, Rhabdodactine und Monactine, gelegentlich auch solche triactiner Natur, von ihrer Entstehung her eine sehr gemischte Gruppe von Nadeln. Phylogenetisch haben sie sich einerseits aus Hyperdermalia, andererseits aus parenchymalen Megaskleren entwickelt.

Über die beiden erstgenannten Verbindungsformen des Basalskeletts kann man nur dann Aussagen treffen, wenn man im unlöslichen Rückstand Jugendformen ganz erhaltener Schwämme vorliegen hat. Ein derartiger Nachweis ist im Fall des unterliassischen Materials noch nicht gelungen. Es sei aber hierfür ein Beispiel aus den pelagischen Beckensedimenten der Obertrias (Pötschenkalk) herangezogen, um die Ausbildung von Rhizophyten zu demonstrieren (siehe hierzu MOSTLER, 1978: Taf. 1, Fig. 13, 14, 19).

Schopfnadeln bzw. Ankernadeln sind in den unterjurassischen pelagischen Sedimenten sehr häufig und werden im folgenden beschrieben. Aus den pelagischen Sedimenten wurden zwei Großgruppen von Basalia herausgelöst. Einmal handelt es sich um Pentactine, deren vier Strahlen den Ankerabschnitt bilden und deren fünfter Strahl zu einem langen, glatten Schaft entwickelt wurde (Taf. 2, Fig. 10.; Taf. 12, Fig. 8). Die zweite Gruppe setzt sich aus mehr oder minder stark bestachelten Basalia zusammen, deren Ankerausbildung hinsichtlich der Form des "Kopfes", Anzahl der Kopf-Stacheln und deren Verlauf variiert. Aber auch der Schaft weist eine starke Varianz, was die Bestachelungsart, Richtungen des Stachelansatzes und den Abstand der Stacheln etc. betrifft, auf (siehe hierzu Taf. 1, Fig. 16–22; Taf. 2, Fig. 1–6, 15). Die Gestalt des Ankerkopfes hängt im wesentlichen von der Zahl der Stacheln ab. Mit 4–5 Stacheln ist der Kopf oben spitzzulaufend, mit 6–9 Stacheln ist das Kopfende mehr zugerundet. Die Schaftstacheln verlaufen in 3, 4 oder 6 verschiedenen Richtungen. Bei 6 verschiedenen Richtungen entsteht eine sehr dichte Bestachelung. Der Abstand der Bestachelung vom Ankerkopf ist bei den dicht bestachelten Formen am kürzesten.

Entgegengesetzt zu den bisherigen Meinungen weisen sowohl die Kopfstacheln als auch die Schaftstacheln einen Kanal auf (siehe hierzu Taf. 2, Fig. 1).

Diskussion:

Sicher nachgewiesene Basalia stammen aus dem mittleren Kambrium (RIGBY, 1983: 262) und sind seit dieser Zeit über das gesamte Paläozoikum hinweg bekannt. Vor allem die aus dem Oberkarbon von Uruguay stammenden Basalia (KLING & REIF, 1969: 1432) sind den aus dem Lias stammenden sehr ähnlich, allerdings weisen diese 9–12 konische Strahlen im Ankerbereich auf, während die aus dem Lias nur 4–9 Strahlen ausgebildet haben.

Diese Art von Basalia tritt nur bei den Amphidiscophora auf.

Uncinat

Das Uncin (lat. uncinus = Widerhaken); SCHULZE (1904) hat den Begriff "Uncinat" eingeführt und dieser hat sich durchgesetzt. REID (1958: XXX) rechnet die Uncinate einer der vier Gruppen hexactinellider Mikroskleren zu und definiert sie folgendermaßen: Diactine Monaxone, für die widerhakenähnliche Lateralstacheln, die von einem Ende des Spiculum weggerichtet auf das andere Ende zu gerichtet verlaufen, typisch sind; aber manchmal können diese auch glatt sein.

Sie treten in zwei unterschiedlichen Gruppen der hexactinelliden Schwämme auf. In den Amphidiscophora, wo sie aus Triaxonen hervorgegangen sind, und in den

Hexactinosa, bei denen kein triaxiales Äquivalent bekannt ist.

IJIMA (1927: 15) unterscheidet z.B. bei rezenten Arten vier Kategorien von Uncinaten, und zwar dermale und gastrale Makrouncinate, sowie canalare und choanosomale Mikrouncinate.

Die in den unterliassischen pelagischen Sedimenten auftretenden Uncinate sind nach dieser Definition als Makrouncinate aufzufassen, die sich in vier Formgruppen aufgliedern lassen.

- 1) Lanzenförmige Megaskleren mit sehr eng aufeinanderfolgenden, dicht am Schaft anliegenden Widerhaken mit Gruben an deren Basis. Die Widerhaken verlaufen alle in einer Richtung (Taf. 1, Fig. 10–15; Taf. 2, Fig. 9, 12–13).
- 2) Schlanke, bäumchenförmige Megaskleren, im unteren Abschnitt mit Andeutungen von Widerhaken, oben mit deutlich abstehenden Stacheln, die von unten nach oben an Größe zunehmen und kurz vor Erreichen der Spitze rasch abnehmen. Die alternierend angeordnete Bestachelung ist stets nach oben gerichtet (Taf. 1, Fig. 5–8; Taf. 2, Fig. 11, 14).
- 3) Megaskleren mit sehr langen, stark abstehenden Stacheln, stets in einer Richtung verlaufend (Taf. 1, Fig. 4; Taf. 12, Fig. 9).
- 4) Schlanke, im Querschnitt runde Megaskleren, deren Bestachelung ab der Schaftmitte gegenläufig gerichtet ist (Taf. 1, Fig. 1–3).

Um über die Art des Achsenkanals eine Aussage machen zu können, wurden insgesamt 12 uncinata Megaskleren in Öleingebettet und mit dem Binokular untersucht. Es konnte kein Hinweis auf einen triaxonen Kanal gefunden werden. Der Achsenkanal geht ohne Unterbrechung in einer Richtung durch. Es konnte aber auch keine aufgeblähte Erweiterung (atrophiertes Achsenkreuz) gefunden werden, das als Hinweis für eine Entstehung aus einem Triaxon herangezogen werden könnte. Zu den Stacheln führt vom Kanal jedoch eine Verbindung (siehe hierzu auch Taf. 12, Fig. 9; die Stacheln weisen Kanäle auf). Demnach handelt es sich um primär entstandene Diactine, die nach REID (1958) den Hexactinosa zugezählt werden müssen.

Wichtig erscheinen dem Verfasser die Gruben hinter den kleinen Stacheln, gut sichtbar auf Taf. 1, Fig. 13, und Taf. 2, Fig. 9 und 12.

Auf Taf. 2, Fig. 13, ist ein Uncinat vom Typus 1 abgebildet, das in der Längsachse gedreht ist (Torsion); dieses Spiculum wurde vergrößert (Taf. 2, Fig. 9 und 12), um die Anordnung der Gruben besser sichtbar zu machen. Im unteren Teil der Nadel sind die Gruben rundherum um den im Querschnitt runden Nadelkörper angeordnet (Fig. 9), im oberen Teil dagegen auf zwei Reihen beschränkt; der

Querschnitt ist dort flach oval. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß in den Gruben haarbüschelartige Fortsätze wie beim Sarul einwurzelten.

Diskussion

Das bisher älteste Auftreten von Uncinaten wurde aus dem Laeptenakalk (Silur) durch RAUFF (1894: Taf. IV, Fig. 7) bekanntgemacht. Häufiger sind dagegen solche Spicula im Karbon und Perm. Selten sind sie in der Trias, während sie mit Beginn des Jura sehr häufig in Erscheinung treten. IJIMA (1927: 5) vertritt die Meinung, daß dem Uncinat eine große phylogenetische Bedeutung zukommt, weil nach ihm das Uncinat früher als das Amphidisk und Hexaster gebildet sein muß und daher sehr alt sein sollte. Nach dem bisherigen Wissensstand ist diese Vorstellung nicht haltbar, weil das Hemidisk bereits aus dem Unterkambrium Südaustraliens (BENGTSON, 1986: 213) bekanntgemacht wurde und das erste Hexaster aus dem basalen Ordovizium stammt (MOSTLER, 1986: 333). Wie vom Autor 1986 aufgezeigt, haben sich die Hexasterophora und Amphidiscophora eigenständig und unabhängig von den Reticulosida, zu denen die Protospongiidae, die Dictyospongiidae etc. zu stellen sind, entwickelt. Ihre Bildung haben sie in ersterem Fall über die Hexactinosida, in letzterem über die Hemidiscosida genommen (MOSTLER, 1986: 340).

b) Dermalia und Gastralia

Dazu zählen die aus dem unteren Lias des Kirchsteinkales nachgewiesenen Scopule, Pinule, Pentactine und Hexactine.

Scopul

Das Scopul ist eine monactine Nadel, aus einem Hexactin durch Atrophie aller fünf Strahlen entstanden. Das Spiculum besteht aus einem meist glatten Schaft, an dessen einem Ende ein "Kopf" entwickelt ist, an dessen Basis in der Zahl stark variierende Zweige abgehen, die aber nicht primären holactinen Strahlen entsprechen, sondern sekundären Fortsätzen, z.B. vergleichbar jenen des Clavuls, entsprechen.

Aus dem liassischen Material konnten insgesamt sechs Typen von Scopulen unterschieden werden. Es sind dies solche mit vier glatten Kopfstrahlen, die nach außen gebogen sind (Taf. 3, Fig. 5 und 7); weiters Typen mit vier glatten Kopfstrahlen, stark nach außen gerichtet, aber gerade verlaufend (Taf. 3, Fig. 11); ein dritter Typus besteht aus fünfberingten Strahlen (Taf. 3, Fig. 3). Weitere Typen setzen sich aus 8–10 Strahlen zusammen, sind aber in der Ausbildung der Kopfstrahlen unterschiedlich entwickelt. Typus 4 mit 10 glatten Kopfstrahlen (Taf. 3, Fig. 10); der

fünfte Typus besteht aus 9 beringten, stark nach außen gerichteten Strahlen (Taf. 3, Fig. 8; Taf. 4, Fig. 5); und schließlich der sechste Typus (Taf. 3, Fig. 1–2, 6, 9; Taf. 4, Fig. 1–2) mit 9 Kopfstacheln, wovon einer stets im Zentrum in Verlängerung des Schaftes entwickelt ist. Typisch ist die Bezählung der einzelnen Ringe, von denen jeder für sich regenschirmartig ausgebildet ist und dem oberen Ende eines Clavuls ähnelt (siehe hierzu Taf. 4, Fig. 1 und 2).

Diskussion

Die ältesten Scopule hat DONOFRIO (1990) aus der basalen Obertrias (Cordevol) bekanntgemacht. MOSTLER (1986) hat Scopule aus dem Trias/Jura-Grenzbereich nachgewiesen. Es handelte sich hierbei aber um Einzelfunde, während mit Beginn des Lias Scopule sehr häufig auftreten. Die starke Bezählung der "Kopfstrahlen-Ringe" ist besonders für den Lias charakteristisch. In der Obertrias sind bis 10 glatte Kopfstacheln bei den Scopulen entwickelt, die aus dem Malm stammenden sie sind ebenfalls glatt, weisen aber nur 3–4 Kopfstrahlen, die am Ende sehr stark verbreitert sind, auf. Dies setzt sich auch über den mittleren Jura bis in den Malm hinein fort. Nach dem bisherigen Wissensstand dürften die Scopularia innerhalb der Hexactinosa erst ab der basalen Obertrias einsetzen.

Pinul

Man unterscheidet fünfstrahlige (pentactine) Pinule und sechsstrahlige, sogenannte Pinulhexactine. Ein Strahl des Pentactins oder Hexactins ist stets umgebildet, meist verdickt und bäumchenartig entwickelt. Man spricht von einem Pinularstrahl. Die anderen Strahlen werden als basale Strahlen bezeichnet. Aus Abb. 1 ist die Anordnung der Pinulpentactine innerhalb der Sponginfasern einerseits, aber auch zwischen den einzelnen, nicht verlöteten Oxyhexactinen andererseits, dargelegt.

Es konnten in den unterliassischen pelagischen Sedimenten **insgesamt 21 verschiedene Typen von Pinulhexactinen nachgewiesen werden**. Der Verfasser ist sich natürlich bewußt, daß die Pinule innerhalb einer Art, was ihre Ausbildung des Pinularstrahles betrifft, stark variieren; d.h. in einer Art können sowohl im dermalen, gastralen und canalaren als auch oscularen Bereich Pinule gebildet werden und somit durchaus vier verschiedene Pinule-Typen auftreten.

Die Untergliederung der Pinulhexactine erfolgte aufgrund nachstehender Merkmale:

1. Der Pinularstrahl setzt sich aus dem "Hals" und dem "Kopf" zusammen; die Verbindung zu der bäumchenartigen Erweiterung erfolgt über ein schmales, halsförmiges, völlig glattes Mittelstück (Taf. 4, Fig. 6–7; Taf. 5, Fig. 6, 9; Taf. 6, Fig. 1, 4–6).

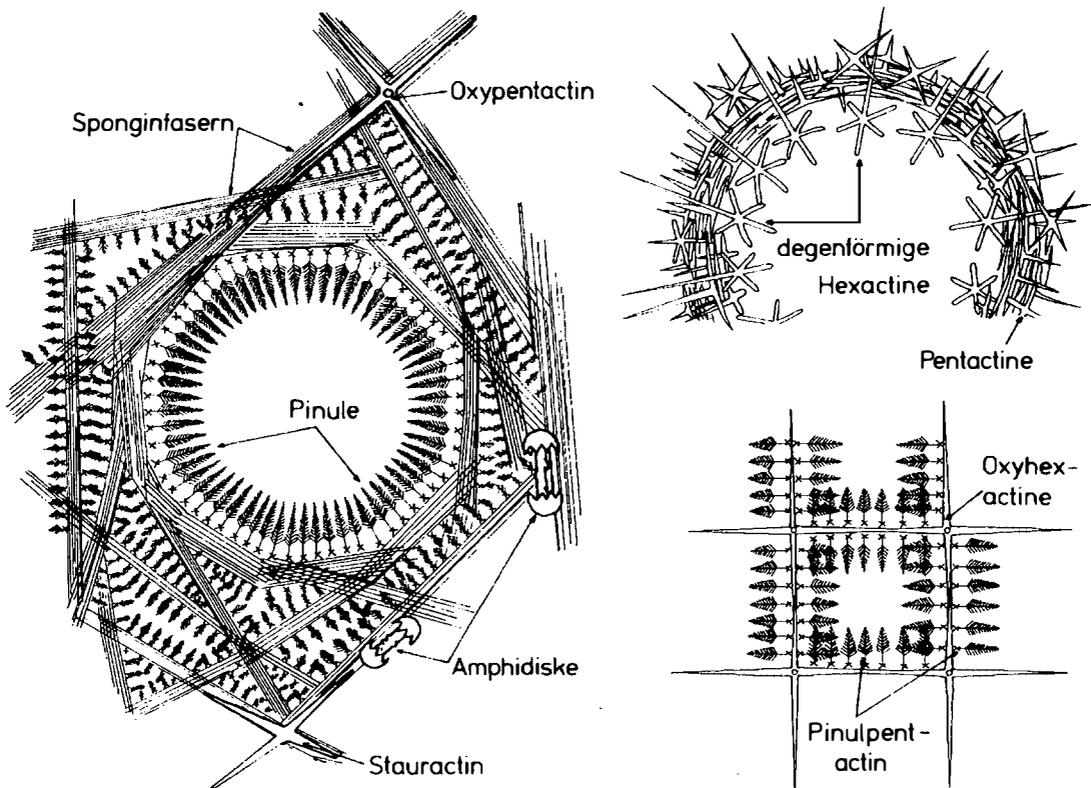


Abb. 1

2. Der Pinularstrahl weist keine halsförmige Einschnürung auf, der "Kopf" setzt direkt auf den Basisstrahlen auf (siehe hierzu alle anderen auf Taf. 5, 6, und Taf. 8, Fig. 3, abgebildeten Pinulhexactine).
3. Form des Pinularstrahlkopfes: kugelig (z.B. Taf. 5, Fig. 3); zapfenförmig (z.B. Taf. 5, Fig. 13); kegelförmig (z.B. Taf. 5, Fig. 12); zylindrisch (z.B. Taf. 6, Fig. 12).
4. Ausbildung der vier Basalstrahlen (z.T. unter Berücksichtigung des fünften Strahls):
glatt (Taf. 4, Fig. 6–7; Taf. 5, Fig. 3, 6; Taf. 6, Fig. 4–6)
schwach bedornt (Taf. 5, Fig. 7–10; Taf. 6, Fig. 1–3, 7–8, 11–12; Taf. 7, Fig. 5)
stark bedornt (Taf. 5, Fig. 13; Taf. 6, Fig. 7, 9, 12–13; Taf. 7, Fig. 2, 4, 13)
bestachelte (Taf. 7, Fig. 3); die Stacheln sind von Kanälen durchzogen!
3. Wahrscheinlich choanosomal gebildete Pentactine, die einerseits aus vier sehr langen Strahlen bestehen, die sehr dünn und völlig glatt sind und einen unregelmäßig geschwungenen Verlauf aufweisen (Taf. 7, Fig. 6 und 8).
Abgesehen von den zuvor oben diskutierten Pentactinen tritt noch eine Vielfalt von Formen auf.
 1. Megaskleren mit vier glatten Strahlen, die runde Enden aufweisen.
 - a) Mit langem Schaft und kurzen Strahlen (Taf. 7, Fig. 7).
 - b) Mit langem Schaft und langen Enden, die am Außenende etwa tylartig verbreitert sind (Taf. 7, Fig. 11).
 2. Formen mit vier bedornten Strahlen und runden Enden.
 - a) Mit sehr langem Schaft und kurzen, stark bedornten Strahlen (Taf. 9, fig. 9).
 - b) Mit kurzem Schaft und vier langen, nach oben gebogenen Strahlen, die tylartig verbreitert sind (Taf. 9, Fig. 10).
 3. Formen mit vier glatten, spitz endenden Strahlen mit einem sehr langen, glatten Schaft (Taf. 9, Fig. 5).
 4. Skleren mit langem Schaft, im oberen Teil stark bedornt, mit vier nach unten gebogenen, dicht bedornten, spitz endenden Strahlen (Taf. 8, Fig. 2).
 5. Megaskleren mit glatten Strahlen, meist sehr kurzem Schaft und vier ungleich langen Strahlen (Taf. 9, Fig. 1).

Diskussion

Pentactine Pinule sind seit dem unteren Kambrium bekannt. Nach BENGTON (1986: 211) treten Pentactine und Hexactine mit einem zentralen bestachelten Strahl (Pinulstrahl) bereits im Unterkambrium Südaustraliens auf. Er selbst bildet Pentactine mit einem verdickten bestachelten Strahl aus dem Oberkambrium von Queensland ab. Aus dem Oberkambrium von Wyoming sind ebenfalls Pinulhexactine bekanntgemacht worden. Auffallend ist es, daß aus der Trias bisher trotz eingehender Untersuchungen kein einziges Pinulpentactin, dafür aber sehr viele Pinulhexactine gefunden wurden. Dasselbe trifft für die unterliassische Fauna zu, in der ausschließlich Pinulhexactine nachgewiesen werden konnten, obwohl sonst Pentactine sehr weitverbreitet sind. Auch im Oberjura sind Pinulpentactine äußerst selten (MOSTLER & BALOGH, 1990).

Pentactin

Es wurde hier der Versuch unternommen, aufgrund rein morphologischer Merkmale, die auch an Skleren rezenter Poriferen erkennbar sind, neben den gewöhnlich dermal und gastral gebildeten Nadeln solche, die aus dem choanosomalen Abschnitt stammen, vergleichend zu erfassen. Demnach scheint es möglich, sowohl hyperdermal als auch autodermal und choanosomal gebildete Pentactine auseinanderzuhalten.

1. Wahrscheinlich hyperdermal gebildete Oxyptentactine.
Es handelt sich hierbei um mehr oder weniger stark bedornte bis bestachelte Megaskleren, wobei die Bestachelung auf der Oberseite, also nach außen hin gerichtet, ist (Taf. 7, Fig. 12; Taf. 10, Fig. 5; Taf. 11, Fig. 3–9).
2. Vermutlich autodermal gebildete glatte Oxyptentactine (Taf. 12, Fig. 7; Taf. 8, Fig. 7; Taf. 9, Fig. 2).

Dazu gesellen sich noch einzelne, sehr auffallend und ungewöhnlich ausgestattete Pentactine, wie z.B. stark aufgeblähte Formen mit sehr kurzem Schaft und zwei sehr kurzen Strahlen (Taf. 9, Fig. 13). Weiters Nadeln mit vier ungleich ausgebildeten, z.T. bestachelten Strahlen und sehr kurzem Schaft (Taf. 8, Fig. 5).

Hexactin

Neben massenhaft auftretenden, einfach gebauten Hexactinen (auf eine Beschreibung dieser wird verzichtet; gegenförmige Hexactine, wie aus Abb. 1 zu entnehmen, sind häufig. Die Pinulhexactine wurden ausschließlich bei den Pinulen beschrieben), die man ab dem Kambrium kennt (Taf. 4, Fig. 8), zeigen einzelne aus dem Unterlias eine sehr spezifische Ausbildung. Viele Hexactine zeichnen sich vor allem durch ungleich lange Strahlen aus (Taf. 9, Fig. 11, 14; Taf. 8, Fig. 4); ein Teil ist völlig glatt entwickelt, ein Teil bestachelt (Taf. 7, Fig. 10), wobei die Bestachelung nur einzelne Strahlen erfassen kann; es gibt aber auch Hexactine, die sich analog wie Pentactine, wahrscheinlich choanosomal entwickelt haben (Taf. 9, Fig. 6). Vom Hexactin abzuleiten sind polyactine Nadeln (Taf. 8, Fig. 6 und 9).

c) Parenchymale Megaskleren

Generell werden drei Typen unterschieden, die sich meist im trabekularen Netzwerk im Choanosom bilden (choanosomale Megaskleren), z.T. im subgastralen Bereich, weshalb für diese Skleren der Terminus parenchymal bevorzugt wurde (Parenchym = der Raum zwischen der gastralen Membran einerseits und der dermalen Membran andererseits; nach REID, 1957: XV).

1) Der lyssakide Typus:

Die Megaskleren sind meist voneinander getrennt, wobei Formen mit weniger als sechs Strahlen vorherrschen. Häufig sind es mehr oder minder unregelmäßig angeordnete Principalia, die durch eine sekundäre Verschweißung zu einem rigiden Gerüst verbunden (partielle bis vollständige Ankylosis), z.T. mit der Ausbildung einfacher Synapticula gepaart sind.

Die Skleren der lyssakiden Schwämme sind meist nicht aus Hexactinen aufgebaut. In der liassischen Poriferenfauna finden sich gar nicht so selten miteinander verlötete, bedornete Pentactine, die einerseits verschieden orientiert über Punktkontakte, z.T. über Flächenkontakte ohne Bildung von Synapticula verwachsen (Taf. 12, Fig. 5). Häufig zu beobachten sind Bruchstücke von vielen, z.T. subparallel verwachsenen acanthinen Pentactinen, zu denen sich noch querliegende Pentactine gesellen, die außerdem durch einfache Synapticel verbunden sind (Taf. 12, Fig. 2–4). Bogenförmig angelegte Synapticula zwischen den Echinpentactinen führen z.T. zu einem komplex verschweißten Skelett, das aber kaum in die dritte Dimension wachsen kann, weil die Pentactine knapp übereinander liegen und somit ein flaches, zweilagiges Skelett bilden (Taf. 12, Fig. 1).

Unregelmäßig verwachsene Hexactine, verschweißte mit einzelnen Pentactinen und dem Ansatz einfacher Synapticula (Taf. 12, Fig. 6) wurden auch aus der Untertrias durch K. RIGBY & T.C. GOSNEY (1983: 794) bekanntgemacht; diese lyssakiden Schwämme wurden von MOSTLER (1986: 340) zu den modernen Lyssakinosa gerechnet, die mit Beginn des Perms einsetzen und erstmals in Teilabschnitten ein rigides Skelett bilden.

2) Der dictyide Typus:

Die ausschließlich hexactinen Megaskleren (Dictyonalia) unterliegen einer vollständigen Verschweißung. Dies führt zu einem mehr oder minder regelmäßigen, dreidimensionalen (kubischen) Gitter.

Die Verschweißung vollzieht sich auf dreierlei Art:

- a) Verbindung der Spitzen der einzelnen parallel liegenden Strahlen
- b) Verbindung bis zu den Knotenpunkten der einzelnen parallel angeordneten Strahlen

c) Einfache Verbindung an willkürlichen Punkten der Strahlen.

Zusätzlich ist eine einfache Ausbildung von Synapticula, alle Verschweißungsarten betreffend, durchaus nicht ungewöhnlich.

In den liassischen Proben sind dictyide Skelette in der Überzahl. Sie treten sehr häufig auf und unter ihnen am stärksten vertreten ist wiederum ein Typ streng orientierter, glatter Hexactine, die zu einem kubischen Gitter verschweißten (Taf. 13, Fig. 2). Etwas von dieser Form abweichende, d.h. nicht streng orientierte Hexactine verschweißten zu einer einlagigen Gittertafel (Taf. 13, Fig. 1). Auffallend sind die in einer Richtung aufsteigend parallel angeordneten Hexactine (in der Längsrichtung am massivsten ausgebildet - sie sind glatt), die sich senkrecht dazu in zwei breiteren Strahlen des Hexactins verbinden, während zwei Strahlen kurz entwickelt sind und mit ihren spitzen Enden in den kubischen Zwischenraum hineinragen (Taf. 13, Fig. 3). Bedornete Hexactine mit z.T. gebogenen Strahlen sind miteinander verschweißte; dazwischen sind kleine Hexactine mit einem langen Hauptstrahl und mit vier Seitenstrahlen in den Gitterbau mit einverleibt, wobei meist drei frei in Form von kurzen Strahlen in den Gitterzwischenraum hineinragen (Taf. 13, Fig. 6).

Wenig bedornete Hexactine verschweißten zu einem unregelmäßigen dictyiden Gitter (Taf. 13, Fig. 5).

Unregelmäßige, mit z.T. einfachen Synapticula ausgestattete Gitter mit ebenfalls drei freien Strahlen als Fortsetzung vertikaler Elemente, die senkrecht dazu verlaufenden Strahlen sind stärker verdickt (Taf. 13, Fig. 8).

Sehr massive und gleichmäßig verschweißte dictyide Skelette mit kleinen Pusteln an der Oberfläche (Taf. 13, Fig. 9).

Stark unregelmäßig gebaute dictyide Gitter von gleicher Oberflächenbeschaffenheit, die eher selten auftreten (Taf. 14, Fig. 9).

Ein einziges Mal wurde ein Deckgespinnst mit einem darunter liegenden, mehr oder minder regelmäßig entwickelten dictyiden Gitter beobachtet (Taf. 14, Fig. 8).

Zur Diskussion stehen schließlich noch verwachsene, miteinander verschweißte Pinulhexactine. Die in Fragmenten erhaltenen verschweißten Pinulhexactine erwecken manchmal den Eindruck, daß es sich um Pinule-Reihen (wie in Abb. 1 dargestellt) handelt, die miteinander verschweißten (siehe hierzu Taf. 5, Fig. 4). Auch bei Fig. 5 derselben Tafel gewinnt man den Eindruck, daß es sich um zwei Pinulhexactine handelt, die nahezu in rechtem Winkel miteinander verwachsen sind, d.h. der Anordnung der Pinule innerhalb der hexactinen Maschen folgend. Auf der anderen Seite gibt es innig miteinander verschweißte Pinulhexactine, die ebenfalls an ein dictyides Gitter erinnern (siehe hierzu Taf. 5, Fig. 1 und 2, sowie Taf. 14, Fig. 6).

Es könnte sich aber auch um Verdickungen der Skelettoberfläche handeln, die nichts anderes darstellen als angeschwollene "dermal spikes", die rein morphologisch den Pinularstrahlen stark ähneln.

3) Der lychniskide Typus:

Der zentrale Teil eines jeden Spiculums (Kreuzungspunkt eines Hexactins) ist von einem System, aus 12 Balken bestehend, umgeben. Man spricht von einem Lychnisk. Verschmelzen die einzelnen Lychniske miteinander, so entsteht ein festes lychniskes Gitter.

Der lyssakide, vor allem aber der dictyide Typus, ist in den unterliassischen Poriferenfaunen weitverbreitet; es wurden jedoch keine lychniskiden Gitter gefunden; Lychniske sind auch nicht in der Trias bekannt. Berichte über Lychniske aus der Obertrias Ungarns haben einer Überprüfung wie folgt nicht standgehalten. VINASSA DE REGNY (1911) hat aus den karnischen Veszprémer Mergeln einen hexactinelliden Schwamm, nämlich *Triadocoelia magyara* beschrieben, in dem er ein lychniskides Gitter vermutet. Er schreibt hierzu folgendes: "Nur das Vorhandensein von übrigens äußerst seltenen Kreuzungsknoten, welche als Lychniske (Taf. 1, Fig. 10, 11) gedeutet werden können...." "Die meisten Kreuzungsknoten sind aber undurchbohrt, sodaß Lychniske nur als Ausnahme vorkommen"; soweit die einleitenden Sätze. Wenn man hiezu noch die Beschreibung der Skelettstruktur miteinbezieht, so heißt es weiter: "In den meisten Fällen ist das Spicularsystem verschwunden; Kreuzungsknoten sind im allgemeinen ziemlich gut erhalten, und zwar ganz besonders in äußeren Teilen des Schwammes. Diese Kreuzungsknoten sind fast immer undurchbohrt. Nur ein laternenähnlicher Kreuzungsknoten, welcher wohl als ein Lychnisk gedeutet werden könnte, wurde gesehen. Dieses angebliche Lychnisk ist so isoliert und kommt mit keinem anderen Hexactin in Berührung, da die nahestehenden Spicula verschwunden sind." Abschließend hält VINASSA DE REGNY noch folgendes fest: "Hinsichtlich der Spicularstruktur aber wäre es richtiger, die neue Art mit *Tremadictyum reticulatum* GOLDFUSS zu vergleichen." Um den von VINASSA DE REGNY abgebildeten Lychnisk (es handelt sich um ein Dünnschlifffoto) noch besser zu verdeutlichen, wurde dessen Aufnahme stark vergrößert und nachgezeichnet (siehe hierzu Abb. 2, Fig. a). Daraus kann man sehr deutlich erkennen, daß der fragliche Lychnisk nichts anderes darstellt als ein Bruchstück eines dictyiden Gitters, bei dem im Zuge diagenetischer Veränderungen der Kanal freigelegt wurde und die äußere Hülle des Skeletts nur z.T. erhalten blieb (durch die Diagenese sind sogar drei Hüllen entstanden, bei anderen Proben sind bis zu acht verschiedene Hüllen sichtbar; siehe hierzu Abb. 2, Fig. b. D.h. es wäre durchaus denkbar, daß zuerst nicht alle

6 lychnischen Brücken, die an dem unverschweißten Hexactin zu wachsen beginnen, entwickelt werden, sondern ein asymmetrischer Lychnisk mit Brücken an zwei Strahlen; REIF & ROBINSON, 1978: 144).

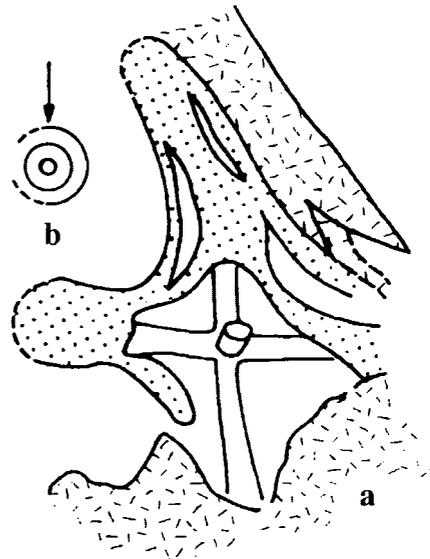


Abb. 2

Um diesem Problem weiter nachzugehen, wurde daher auch Material vom Obernor und Rhät aus Csövár (Ungarn), das Lychniske ähnlich sieht, in dieser Arbeit mit dokumentiert und echten Lychnicken aus dem Oberjura gegenübergestellt. Bei der so reichen Hexactinellidenfauna aus dem Unterlias würden auf jeden Fall auch Vertreter der Lychniscida, wenn sie bereits vorhanden wären, in Erscheinung treten. Wie aber Untersuchungen des Autors ergeben haben, treten diese erst ab dem Bathonian (DONOFRIO, 1984: Taf. IV, Fig. 6, Taf. VI, Fig. 1) auf und sind im oberen Jura schon recht häufig vertreten.

Bei oberflächlicher Betrachtung der Kieselschwämme von Csövár sind Ähnlichkeiten zu solchen mit lychniskidem Gitter beobachtbar; nach Meinung des Autors handelt es sich jedoch um ein dictyides Skelett, das in einem Fall (Taf. 14, Fig. 3) kurz vor dem Kreuzungspunkt der sechs Strahlen des Hexactins auf der einen Seite vier Poren entwickelt hat. Zwei davon flankieren direkt die Fortsetzung des Kreuzungspunktes etwas nach oben gezogen, wodurch zwei Poren, von oben her betrachtet, sichtbar werden; von der Seite gesehen ist es ein durchgehender Hohlraum. Dies erscheint dem Autor ein erster Schritt in der Entwicklung von Balken in Richtung einer Laternenstruktur. Die beiden weiteren Poren außen sind durch den Anbau von Synapticula entstanden.

In Taf. 14, Fig. 2, sind es nur die Synapticula, die den Kreuzungsknoten umgeben, während in Fig. 1 derselben Tafel wiederum Andeutungen eines Balkens mit zwei Poren gegeben sind. Bei diesem Exemplar ist außerdem ein zweiter Balken zu erkennen; es fehlen aber die zusätzlichen Poren bzw. Eindellungen für den Hohlraum zwischen den Balken. Aus dieser Ansicht müßte man auf jeden Fall vier Balken mit vier Poren erkennen. Zum Vergleich sind zwei lychniskide Skelette aus dem Oberjura mit abgebildet, an denen man deutlich die vier Balken mit den zugehörigen Poren erkennen kann (Taf. 14, Fig. 4–5; Taf. 13, Fig. 7).

3. Zur systematischen Einstufung

Im folgenden wird versucht, anhand der aus dem Lias stammenden und in dieser Studie bekanntgemachten Megaskleren unter Einbeziehung der Mikroskleren eine systematische Zuordnung vorzunehmen und eine Brücke zu den heute noch lebenden Hexactinelliden zu schlagen.

Die Vertreter der Unterklasse Amphidiscophora sind heute auf drei Familien zusammenschmolzen. Es sind dies die Familie Phoronematidae, die Familie Hyalonematidae und die Familie Monorhaphididae. Die beiden erstgenannten haben auch fossile Vertreter; im ersteren Fall gehen diese bis in die Kreide zurück, im letzteren können sie bis ins Eozän zurückverfolgt werden.

Bei der Familie Phoronematidae sind fossil zwei Gattungen bekannt: *Phoronema* (Tertiär bis rezent) und *Semperella* (Kreide bis rezent). Obwohl die Spiculation in diesen beiden Gattungen eine Reihe von Ähnlichkeiten mit den Poriferen aus dem Lias aufweist, unterscheiden sich vor allem die Ankerknägel durch ihre diactinen Ankerköpfe, insbesondere sind es aber die Pinulpentactine, die in der liassischen Fauna fehlen; es sind ausschließlich Pinulhexactine präsent. Die Familie Hyalonematidae ist fossil nur mit der Gattung *Hyalonema* (Eozän bis rezent) vertreten. Die auffallenden Uncinate sowie das ausschließliche Auftreten von Pinulpentactinen bei *Hyalonema* lassen auch keinen direkten Vergleich mit den liassischen Spicula zu. Dasselbe gilt für die Familie Monorhaphididae, die nur rezente Vertreter aufweist.

Demnach kann anhand der Megaskleren nicht unmittelbar an die rezenten Formen der Amphidiscophora angeschlossen werden.

Zieht man die Mikroskleren, gemeint sind die Amphidiske (Typus 1–3), die MOSTLER (1989) beschrieben hat, mit in die Diskussion der Gattungszuweisungen ein, so ergibt sich folgendes Bild. Die aus dem Unterlias stammenden Amphidiske vom Typus 1 und 2 kommen ebenfalls in der Oberkreide vor. Aus jüngeren Schichten wur-

den sie bisher nicht nachgewiesen. Eine Gattungszuweisung dieser ist zur Zeit nicht möglich; es kann daher nur die Aussage getroffen werden, daß Gattungen, mit diesen Amphidiskern ausgestattet, bis in den Unterlias zurückgenommen werden müssen.

Der Amphidisk vom Typus 3 (MOSTLER, 1989) ist bisher weder fossil noch rezent bekannt; es könnte sich hierbei um einen Vertreter der Amphidiscosa handeln, der noch im Laufe des Lias erloschen ist, zumal ähnliche Amphidiske, die der Verfasser aus dem Dogger und Malm studierte, mit diesem nicht vergleichbar sind. Es wird auch hier von einer Gattungszuweisung abgesehen. Wie vorsichtig man bei Gattungszuweisungen mit Hilfe von Amphidiskern sein muß, erwähnt bereits SCHRAMMEN (1924: 20), und er hatte sicher recht, weil die bisher älteste Gattung der Ordnung Amphidiscosa SCHRAMMEN (es handelt sich um *Itararella* KLING & REIF, 1969) unter anderem auch Amphidiske entwickelt hat, die völlig jenen rezenter Hexactinelliden entsprechen.

Aus dem unteren Lias haben sich aber auch drei verschiedene Typen von Hemidiskern unterscheiden lassen (MOSTLER, 1989). Wie bereits erwähnt, erlöschen die Hemidiscosa im Laufe der Oberkreide. Die für diese Ordnung namengebenden Hemidiske treten bereits im Unterkambrium auf; die bisher älteste beschriebene Gattung stammt aus dem Oberkambrium, es handelt sich um *Navabiella* MOSTLER & MOSLEH-YAZDI, 1976. Die nächstjüngere Gattung stammt aus dem Oberkarbon; es ist *Microhemidiscia*, die von KLING & REIF (1969) aufgestellt wurde. Sie setzt sich aus großen Hemidiskern, Pentactinen, Hexactinen und Uncinaten zusammen. Die Hemidiske ähneln z.T. jenen aus dem Lias, aber auch die von den beiden Autoren dargestellten Uncinate weisen eine große Analogie mit den liassischen Formen auf. Nachdem REID (1958) die Gattung *Hemidiscella* aufgrund von Material das SCHRAMMEN (1924) aus der Oberkreide abbildete, aufgestellt hat, haben sich KLING & REIF (1969) entschlossen, diese zur Typusgattung für die Familie Hemidiscellidae zu erheben. Die Hemidiske aus dem unteren Lias vom Typus 2 sind mit jenen aus der Oberkreide, die SCHRAMMEN (1924, Taf. 11, Fig. 34) abgebildet hat, ident. Der Typus 3 kann direkt an die oberkarbonen Formen angeschlossen werden, während der Typus 1 stark herausfällt und auf jeden Fall einer Gattung angehört, die noch innerhalb des Jura ausgestorben sein dürfte.

Zusammenfassend kann man hinsichtlich der im Lias auftretenden Amphidiscophora folgendes festhalten. Aufgrund der Megaskleren allein ist eine direkte Verbindung der liassischen Amphidiscophora weder zu den oberkretazischen noch zu den rezenten möglich. Unter Einbeziehung der Mikroskleren lassen sich, bezogen auf die

Amphidiscosa, enge Verbindungen zu jenen der Oberkreide herstellen. Obwohl keine direkten Gattungszuweisungen möglich sind, muß man annehmen, daß wenigstens zwei Gattungen von der Oberkreide bis in den Unterlias zurückreichen und eine weitere Gattung auf den Lias beschränkt sein dürfte. Hinsichtlich der Hemidiscosa gibt es eine enge Beziehung zur oberkarbonen Gattung *Microhemidiscia* einerseits, andererseits zur oberkretazischen Gattung *Hemidiscella*. Eine weitere Gattung, die im Unterlias erstmals auftritt, ist sehr wahrscheinlich auf den Jura beschränkt.

Die Vertreter der Unterklasse Hexasterophora haben sich im Gegensatz zu den Amphidiscophora in wesentlich breiterer Front bis heute entwickelt. Sie sind mit drei Ordnungen und 11 Familien noch sehr erfolgreich.

Die Ordnung Hexactinosida wird in zwei Unterordnungen, in die Clavularia und Scopularia, aufgliedert, wobei erstere rezent nur mit der Familie Farreidae vertreten sind. Hier sei gleich erwähnt, daß im liassischen Material nur ein einziges Bruchstück eine fraglichen Clavuls gefunden wurde (es könnte sich auch um ein Bruchstück eine längeren Hemidisks handeln) und damit die Clavularia für eine Diskussion, das liassische Material betreffend, außer acht gelassen werden müssen. (SADEDDIN, 1976: Taf. II, Fig. 1, bildet ein Clavul aus dem Lias ab).

Die Scopularia mit ihren fünf Familien sind heute eine beachtenswerte und weitverbreitete Hexactinelliden-gruppe, die sich erst mit Beginn der Obertrias entwickelt hat. Der Verfasser hält sich an die Systematik rezenter Hexactinellida, da der im Treatise on Invertebrate Paleontology (MOORE, 1955, Part E) von de LAUBENFELS bearbeitete Poriferenteil im Hinblick auf die Systematik eher Verwirrung schafft.

Die fossilen Vertreter der Familie Euretidae ließen sich bisher anhand der Gattung *Myliussia* bis in den Jura zurückverfolgen. Vier Gattungen davon sind ab dem Oberjura bekannt und eine weitere ab dem Tertiär. Von den heute lebenden 15 Gattungen sind sechs fossil überliefert. Die Gattung *Proeurete* wurde bisher nur aus der Oberkreide gemeldet.

Aufgrund der Spiculavergesellschaftung ist von dieser Familie im Lias am ehesten die Gattung *Eurete* vertreten. Dies betrifft sowohl den Bau des dictyiden Gerüsts, das granuliert ist und dermale Fortsätze aufweist (Taf. 13, Fig. 9), wie auch die Ausbildung der Uncinate (Taf. 1, Fig. 10–15). Die glatten, drei- bis vierstrahligen Scopule (Taf. 3, Fig. 5 und 7) sowie bedornete Hexactine (Taf. 10, Fig. 1–2) und die einfachen Hexaster und Hemihexaster, wie sie MOSTLER (1990b) beschrieben hat, sprechen hierfür. Die Gattung *Proeurete* wurde nur anhand des dictyi-

den Gerüsts, ohne Einbeziehung der losen Nadeln, von SCHRAMMEN (1902) aufgestellt. Es ist daher zu dieser Gattung nicht direkt eine Stellungnahme möglich.

Andere Gattungen der Familie Euretidae lassen sich im Unterlias nicht nachweisen.

Unter den Vertretern der Familie Tretodictyidae SCHULZE sind es die Gattungen *Tretodictyum* und *Hexactinella*, die bis in den basalen Jura zurückreichen.

Tretodictyum läßt sich sowohl anhand der Uncinate, der dermalen Scopule, als auch der Hexactine, die im Lias auftreten, deutlich erkennen. Bei *Hexactinella* ist es das unregelmäßig rigide Skelett sowie die auf Taf. 5, Fig. 1–2, 4–5, dargestellte Verdickung der Oberfläche durch angeschwollene "dermal spikes", die für ihre Präsenz im unteren Lias sprechen.

Auch die Aulocalycidae IJIMA sind mit einer Gattung im basalen Lias vertreten. Es handelt sich um *Eurephlegma*; die bisher ältesten Formen dieser Gattung wurden aus der Oberkreide gemeldet. Es fehlen jedoch Hinweise für Arten aus der Familie Aphrocallistidae GRAY oder im Lias; sie scheinen vom Aufbau des rigiden Skeletts als auch, was den Bautypus der Scopule betrifft, phylogenetisch wesentlich jüngere Formen darzustellen. So verbleibt nur noch die Familie Craticularidae RAUFF; es gibt jedoch zu wenig Hinweise für ihre Präsenz im Lias.

Wie schon erwähnt, fehlen Lychniscosa im Unterjura; sie treten erst im mittleren Dogger auf, sodaß im folgenden nur noch auf die Lyssacinosa eingegangen werden muß. Die Lyssacinosa sind rezent durch die Familien Leucopsacidae, Euplectellidae, Caulophacidae und Rossellidae vertreten. Die erstgenannte Familie weist im ectosomal Skelett sehr große pentactine Dermalia auf, mit einem unpaarigen Strahl in proximaler Richtung. Die chonosomalen Megaskleren sind Hexactine und Rhabdodictactine. An Mikroskleren treten Hexaster auf, die vor allem in Form von Discohexastern in Erscheinung treten; sie können auch mit sigmatocomen oder plumicomen Mikroskleren vergesellschaftet sein, es können aber auch ausschließlich Discohexaster auftreten. Aufgrund der Ausbildung vielen Hexactine, die sich im unteren Lias in Verbindung mit Discohexastern nachweisen ließen, wäre es durchaus möglich, daß Vertreter der Gattung *Leucopsacas* präsent waren.

Die großen hexactinen Dermalia, in Verbindung mit sphärischen Discohexastern, lassen die Vermutung aufkommen, daß die Gattung *Bolosoma* SCHULZE, 1904, die den Euplectellidae zuordenbar ist, auch im unteren Lias bereits vorhanden war; vor allem die Ähnlichkeiten mit den liassischen Sphaeriscohexastern erlauben eine derartige Einstufung (siehe hiezu IJIMA, 1927: Taf. VIII, Fig. 4). Weitere Gattungen der Euplectellidae konnten

nicht nachgewiesen werden. Unter den Caulophacidae (de LAUBENFELS stellt die Typusgattung zur Familie Sympagellidae; MOSTLER (1989) hat aufgrund der liassischen Mikroskleren auf die Präsenz der Familie Sympagellidae hingewiesen) ist vor allem aufgrund der Mikroskleren am ehesten die Präsenz der Gattung *Caulophacus* SCHULZE anzunehmen. So verbleibt nur noch die Familie Rossellidae, die IJIMA (1927: 347) in 3 Unterfamilien, nämlich in die Lanuginellinae, Rossellinae und Acanthascinae aufgliedert. De LAUBENFELS (1955: E68) gibt der Familie Lanuginellidae SCHULZE, 1887, den Vorzug, wobei er zu dieser Familie die Gattungen *Crateromorpha* CARTER, 1872, und *Rossella* CARTER, 1872, rechnet. MOSTLER (1989) hat unter der Familie Lanuginellidae auf die Präsenz der Gattung *Crateromorpha* aufgrund von Discohexasten mit den vielen Sekundärstrahlen pro Ast hingewiesen, die den liassischen Formen sehr ähnlich sind. An dieser Feststellung wird auch weiterhin festgehalten, obwohl sich aufgrund eines neueren Studiums der Hexasterformen (MOSTLER & BALOGH: Bauformen hexactiner Mikroskleren; in Vorbereitung) ergeben hat, daß es sich bei den sogenannten Hexastern um Formen handelt, die nicht dazugehören, weil sie einen zentralen Sekundärstrahl aufweisen. Dies ist z.B. sehr gut bei den Sphaerodiscohexastern der Tafel 2, Abb. 5 (MOSTLER, 1989), erkennbar, doch darauf wird nochmals bei der Unterfamilie Rossellinae zurückgekommen. Folgt man also der Systematik von IJIMA (1927), so muß man die Gattung *Crateromorpha* zu der Familie Rossellidae bzw. zur Unterfamilie Rossellinae stellen. Unter der Subfamilie Rossellinae werden insgesamt von IJIMA 17 Gattungen aufgeführt, darunter die zuvor erwähnte Gattung *Crateromorpha*. Die Typusgattung *Rossella* CARTER, 1872, wird von de LAUBENFELS (1955) zur Familie Lanuginellidae gestellt. Sie zeichnet sich vor allem durch hexasterähnliche Formen aus (siehe MOSTLER, 1989: Taf. 1, Fig. 1–4, 6) gerade wegen des mittigen Sekundärstrahls am besten zu dieser Gattung passen. Die Sphaerodiscohexaster, wie sie bei der Gattung *Crateromorpha* auftreten, sind auch bei der rezenten Gattung *Aulosaccus* IJIMA, 1896, sehr ähnlich; doch auf diese Bauarten (Hexaster und hexasterähnliche) wird, wie bereits erwähnt, von MOSTLER & BALOGH in einer eigenen Arbeit eingegangen.

Zusammenfassend gelangt man, was die Präsenz der Hexasterophora im Unterlias betrifft, zu folgendem Bild. Es gibt kaum Hinweise für das Auftreten von *Clavularia* (Hexactinosa) im Lias; eine gattungsmäßige Zuordnung ist aufgrund des spärlichen Materials nicht möglich. Die *Scopularia* (Hexactinosa) sind dagegen im Lias weitverbreitet. Gesichert ist das Auftreten der Gattung *Eurete* (Euretidae); die Familie Tretodictyidae ist durch *Treto-*

dictyum und *Hexactinella* im Lias präsent und mit *Eurephlegma* ist auch ein Vertreter der Familie Aulocalycidae in dieser Zeit nachweisbar. Die *Lychniscosa* fehlen, da sie erst mit dem mittleren Dogger in Erscheinung treten, und die *Lyssacinosa* sind, obwohl sie sicher mit wesentlich mehr Gattungen vertreten sein dürften, was aber nicht leicht nachzuweisen ist, durch *Leucopsacas* (Leucopsacassidae), weiters durch *Bolosoma* (Euplectellidae), *Caulophacus* (Caulophacidae) und die Gattungen *Aulosaccus*, *Crateromorpha* und *Rossella* (Rossellidae) vertreten.

4. Stratigraphische Bedeutung

Im folgenden soll zunächst der Unterschied zwischen den triadischen Poriferenfaunen und jenen des unteren Jura herausgearbeitet werden, um daraus die stratigraphische Verwertbarkeit abzuleiten. Ebenso wird in der weiteren Folge das unterjurassische dem oberjurassischen Spiculaspektrum gegenübergestellt, um auch die Eigenständigkeit der unterjurassischen Fauna darzulegen.

Basalia treten in Form von Anadiaenen und Pentactinen mit glattem Schaft in der Trias auf. Im basalen Lias sind die pentactinen Ankernadeln denen der Trias völlig gleich, jedoch treten stark bestachelte Formen hinzu, die ein völlig neues Bild hinsichtlich der Basalia am Beginn des Jura widerspiegeln.

Uncinate sind in der Trias äußerst selten. Es wurde bisher nur ein Typus (Bruchstück) von einem Rhabd mit alternierender kurzer Bestachelung, in einer Richtung verlaufend, nachgewiesen. Aus dem basalen Jura hingegen sind es völlig anders gestaltete Uncinate, die sich bisher nur mit oberkretazischen, z.T. tertiären und rezenten Formen, vergleichen lassen.

Was die Scopule betrifft, so sind diese z.T. sehr ähnlich ausgebildet wie in der Trias, nur die glatten Formen, wie sie aus dem Lias nachgewiesen wurden, sind neu. Wesentlich ist vor allem, hier festzuhalten, daß Scopule bereits sehr häufig auftreten, während sie in der Trias doch zu den Seltenheiten gehören.

Pinulhexactine (sowohl in der Trias als auch im basalen Jura fehlen Pinulpentactine) sind mit nur vier Typen aus der Trias bekanntgemacht worden, besonders in der Mitteltrias sind diese weitverbreitet. Mit Einsetzen des Jura tritt eine enorme Vielfalt von Pinulhexactinen auf; es konnten 21 verschiedene Typen auseinandergelassen werden.

Pentactine verschiedenster Art (glatt, teilbestachelt, völlig bestachelt) treten in der Trias häufig auf (wenigstens in 8 Typen nachgewiesen); in unserem Material sind es vor allem hyperdermale Pentactine, deren vier Strahlen nur an

der Oberfläche teil- oder ganz bestachelt sein, und die sich doch von den ähnlich gebauten Skleren der Trias abheben. Besonders auffallend sind Pentactine mit gerundeten Enden an vier Strahlen, sowie unregelmäßig ausgebildete choanosomale Pentactine und solche, an deren Strahlenden eine tylartige Verdickung auftritt.

Die hexactinen Nadeln unterscheiden sich wenig von jenen der Trias. Eine Ausnahme bilden die choanosomal entstandenen Nadeln, die als sehr dünne, langgestreckte, unregelmäßig geschwungene Hexactine besonders hervortreten.

Bezieht man in diese Betrachtungen die im Lias nachgewiesenen Mikroskleren (MOSTLER, 1990 b) ein, so fehlten in der Trias bisher Hexaster. Dieses Fehlen ist sicher kein primäres, da erst kürzlich aus den mittelnorischen Pötschenkalken zwei Hexaster vom Autor gefunden wurden, sondern es handelt sich mehr um eine Frage der Erhaltung. Völlig neu sind im Unterjura jedoch die Discohexaster und Sphaerdiscohexaster; erstere sind bisher frühestens aus der Oberkreide beschrieben, letztere sind mit solchen aus dem Miozän zu vergleichen, manche sind überhaupt nur rezente bekannt. Auch die einfachen Hexaster mit sehr langen Teilstrahlen (Sekundärstrahlen) sind, entwicklungs geschichtlich betrachtet, junge Formen.

Was die Amphidiske betrifft, so tut sich mit Beginn des Jura eine völlig neue Welt auf. Aus der Trias sind nur einfache Amphidiske nachgewiesen, im Unterjura sind es kompliziert gebaute Formen von einer größeren Vielfalt. Insbesondere sei auf die Mannigfaltigkeit der Hemidiske hingewiesen.

Faßt man die Unterschiede der hexactinelliden Poriferen zwischen Trias und Unterjura unter besonderer Berücksichtigung der Trias/Jura-Grenze zusammen, so stellt man fest, daß sowohl in bezug auf die Megaskleren als auch Mikroskleren eklatante Unterschiede bestehen und damit schon anhand der Hexactinelliden eine gute stratigraphische Unterscheidung zwischen Obertrias und Unterlias gegeben ist. Dieser Vergleich ist aber nur dann zulässig, wenn hiezu die Poriferen vergleichbarer Ablagerungsräume herangezogen werden. Dem ist auch Rechnung getragen, indem nur die Poriferen aus den Beckensedimenten miteinander verglichen werden. Bei diesem Vergleich wurden z.T. unpublizierte Daten des Verfassers mitverwendet, die aus einer Studie über die Poriferen der Zlambachschichten (in Vorbereitung) entnommen wurden.

Vom Oberjura (gesamter Malm) unterscheiden sich die liassischen Hexactinelliden weitaus weniger als von der Obertrias.

Bei den Megaskleren sind es nur geringe Unterschiede, so bei den Basalia und den Uncinaten. Wesentlich ist die Präsenz von Pinulpentactinen und ausgefallenen Pen-

tactinen. Besonders aber ist auf das Auftreten von Lychnisken hinzuweisen, die im Oberjura sehr häufig sind. Die Lychniske fehlen in der Trias völlig und haben sich nach den Untersuchungen des Autors erst im mittleren Dogger entwickelt.

Bei den Mikroskleren gibt es aber einschneidendere Unterschiede, insbesondere beim Auftreten von bisher unbekanntem Mikrohexactinen (vgl. hierzu MOSTLER & BALOGH, 1990). Auch die Amphidiske sind anders entwickelt.

Wenn reiche Spiculafaunen vorliegen, läßt sich also der Oberjura vom Lias mit Hilfe der Hexactinelliden gut auseinanderhalten. Ein besonders wertvolles Merkmal ist das Auftreten der häufigen Lychniske im Oberjura und die Präsenz von hoch spezialisierten Mikrohexactinen.

Zusammenfassend läßt sich folgendes feststellen: Die Spicula der hexactinelliden Poriferen im unteren Jura lassen sich sehr gut von jenen der Obertrias abgrenzen. Gegenüber dem Oberjura ist die Spiculavergesellschaftung nicht so gut abgrenzbar, aber mit Hilfe der Lychniske ist auch hier die Möglichkeit einer stratigraphischen Verwertbarkeit gegeben.

Abschließend sei noch kurz auf die stratigraphische Bedeutung der Hexactinellida unter Ausklammerung der Reticulosida seit ihrem ersten Auftreten im Unterkambrium eingegangen. Im Altpaläozoikum läßt sich nach dem bisherigen Wissensstand mit Hilfe der Hexasterophora und Amphidiscophora stratigraphisch wenig anfangen. Mit Beginn des Karbons ist durch das erste Auftreten von Echinhexastern eine gute stratigraphische Marke festzusetzen. Mit Beginn des Perms setzen die ersten modernen Lyssakinosa mit z.T. rigidem Skelett ein. Dies läßt sich auch stratigraphisch gut verwerten. Die Perm/Trias-Grenze, die in der Literatur immer wieder als markantester Einschnitt für die Hexactinelliden dargestellt wird, ist keine scharfe Schnittlinie, weil die Reticulosida mit Ausnahme der Docodermatidae allmählich im Laufe des Perms erlöschen und nicht an der Perm/Trias-Grenze enden.

Die stratigraphische Verwertbarkeit der Poriferen für die Trias hat MOSTLER (1976) aufgezeigt und durch weitere, unpublizierte Ergänzungen (Poriferenfauna in den Zlambachschichten und Kössener Schichten) kann folgendes hinsichtlich der hexactinelliden Porifera festgehalten werden. Es läßt sich eine mitteltriassische Fauna (ladinischen Alters) gut von einer tief obertriassischen (Cordovol) auseinanderhalten, und diese wiederum ist deutlich trennbar von jenen Hexactinelliden, die in der hohen Obertrias (Sevat bis Rhät) auftreten. Die Bedeutung der Trias/Jura-Grenze wurde bereits in diesem Kapitel diskutiert, auch die Abgrenzung der Liasfaunen zu jenen des Malm. Wichtig ist sicher die Dogger/Malm-Grenze durch das breite Einsetzen der Lychnisosa und schließlich spielt

die Kreide/Tertiär-Grenze noch eine große Rolle durch das Aussterben der Hemidiscosida und Einsetzen vieler neuer Genera der Amphidiscosida.

5. Bemerkungen zur Phylogenie der Hexactinellida

MOSTLER (1986) hat, vom Kambrium ausgehend, anhand von Mikrosklenen versucht, aufzuzeigen, daß neben der Großgruppe der Protospongiidae, Dictyospongiidae und Brachiospongiidae, die mit Ausnahme der Docodermatidae mit dem Ende des Paläozoikums erlischt (die hier angeführten Hexactinelliden werden alle als Reticulosida zusammengefaßt), die Hexasterophora und Amphidiscophora sich unabhängig von den Reticulosida entwickelt haben. Neue Untersuchungen durch BENGTON (1986) bestärken die Ansichten des Autors, vor allem, weil aus ihnen hervorgeht, daß schon ab dem Unterkambrium (BENGTON, 1986: 211) sehr hoch entwickelte Pentactine und Hexactine (es handelt sich hierbei um Pinulpentactine und Pinulhexactine) nachgewiesen wurden. Es ist nicht möglich, die schon höher entwickelten Megasklenen mit jenen primitiver Protospongiiden, die nur eine einschichtige Sklerenwand, welche aus Stauractinen besteht, aufzubauen, in Verbindung zu bringen, denn zur gleichen Zeit gab es bereits dickwandige, mehrlagige Hexactinelliden. Dies ist auch der Grund, warum der Autor nicht der Klassifikation der fossilen Hexactinellida von FINKS (1983) folgt, in der z.B. die Reticulosida REID der U.Kl. Amphidiscophora zugeordnet wird.

Während MOSTLER & MOSLEY-YAZDI (1976) Clavule aus dem oberen Kambrium Persiens nachgewiesen haben, verweist BENGTON (1986: 213) auf Clavule, aus dem Unterkambrium Südaustraliens stammend (siehe hierzu Tabelle 1). Damit ist auch klar belegt, daß Poriferen mit Clavulen ebenfalls ab dem basalen Kambrium präsent waren und somit die Hexasterophora im Präkambrium wurzeln, weil sie im Unterkambrium eine schon recht hoch entwickelte Spiculation aufweisen.

MOSTLER (1986: 340; Abb. 11) hat versucht, die Hexasterophora als selbständige Entwicklungseinheit von den Reticulosida abzukoppeln und sieht darin eine eigenständige Einwurzelung dieser im Kambrium, ausgehend von den im basalen Ordovizium auftretenden Hexastern und im Oberkambrium bereits voll entwickelten Clavulen. Mittlerweile wurden Clavule von BENGTON (1986) auch aus dem Unterkambrium Südaustraliens nachgewiesen. Das frühe Einsetzen der Hexactinosida (mittleres Ordoviz) wird auf die Gattung *Okulitchina* WILSON, 1948, die ein kubisches Netzwerk von verwachsenen Hexastern zeigt, zurückgeführt, wobei es sich bei dieser Gattung um

eine der wenigen altpaläozoischen Formen mit dictyidem Gitter handelt. WIEDENMAYER (1980: 63) verweist darauf, daß im Oberdevon ebenfalls Formen auftreten, die den Hexactinosida zuordenbar sind (*Pseudopemmatites* FRAIPONT, 1911). RIGBY et al., 1981, beschrieben auch Hexactinosida a dem Oberdevon des Heiligenkreuzgebirges in Schlesien (heutiges Polen).

Nach FINKS (1983: 112) setzen die Hexactinosida erst im Perm ein. Auf die vorhererwähnten Gattungen geht dieser Autor nicht ein; es steht jedoch fest, daß ab dem Perm die Hexactinosida häufiger auftreten und in der Untertrias, vor allem in der Mitteltrias, schon sehr häufig sind. Es wird sich erst in nächster Zeit herausstellen, ob ab dem Ordovizium noch mehr Hexactinelliden zu finden sind, die ein kubisches Netzwerk aus verschweißten Hexactinen aufweisen. Wenn man davon ausgeht, daß ab dem mittleren Ordovizium Hexactinosida präsent sind, dann muß es eine Stammform geben, die im basalen Kambrium auftritt, zumal Clavule zu dieser Zeit schon häufig sind.

An dieser Stelle sind die Vorstellungen dargelegt, die zur Erstellung der nachstehenden Tabelle geführt haben. Hexactinosa (mit dictyidem Skelett) treten ab dem mittleren Ordovizium auf; sie werden von den Neontologen in Clacularia und Scopularia aufgegliedert. Clavule gibt es jedoch schon im basalen Kambrium, also noch bevor Hexactine auftreten. Einer Vorstellung von IJIMA (1927) folgend, könnte man die Vorläuferformen der Hexactinosa als Protohexactinosa bezeichnen. Damit sind nicht verschweißte Skleren, die stets mit Clavulen vergesellschaftet sind, zu verstehen.

Die zusätzliche Bildung von Scopulen, die zu den Scopularia führt, setzt erst in der basalen Obertrias (Cordevol) ein. (Scopularia im Sinne der für rezente Hexactinelliden angewandten Systematik). Die Lychniscosa, sehr wahrscheinlich aus isolierten Lychnisken hervorgegangen (vgl. hierzu SCHULZE, 1900; IJIMA, 1927), treten erstmals im mittleren Dogger (Bathonian) in Erscheinung. Mit den Hexactinosa verbindet sie das dictyide Skelett, das nur aufgrund der besonderen laternenartigen Ausbildung der Hexactine als lychnischer Typus ausgehalten wird. Geht man von den ursprünglich isolierten Lychnisken aus, dann kann man die Lychniscosa nicht von den Hexactinosa ableiten, sondern müßte sie mit den Lyssacinosa in Verbindung bringen, auch wenn sie ein dictyides Skelett aufbauen.

Hinsichtlich der Amphidiscophora sei noch folgendes angemerkt. Die ersten Amphidiske setzen nach dem bisherigen Wissensstand (MOSTLER, 1986) ab dem Obersilur ein, wonach sie zeitlich viel später als die Hemidiske (aus dem Unterkambrium nachgewiesen) auftreten.

| Tabelle 1 | HEXASTEROPHORA | | | | | | AMPHIDISCOPHORA | |
|-------------------|----------------|--|--|--|--|--|-----------------|--|
| REZENT QUARTÄR | | | | | | | | |
| TERTIÄR | | | | | | | | |
| KREIDE | | | | | | | | |
| JURA | | | | | | | | |
| TRIAS | | | | | | | | |
| PERM | | | | | | | | |
| KARBON | | | | | | | | |
| DEVON | | | | | | | | |
| SILUR | | | | | | | | |
| ORDOVIZ | | | | | | | | |
| KAMBRIUM | | | | | | | | |
| PRÄKAMBRIUM | | | | | | | | |

Nach den Vorstellungen der Neontologen haben sich die Hemidiske durch Reduktion des einen Schirmendes aus den Amphidiskten entwickelt. Das um 150 Millionen Jahre frühere Auftreten der Hemidiske läßt die Vermutung aufkommen, daß der zweite Schirm, der zum Amphidisk führt, erst später entstanden ist. Die Hemidiscosa sind vom Kambrium bis in die Oberkreide nachgewiesen. Man darf, nachdem es sehr viele Untersuchungen über oberkretazische und tertiäre Poriferenfaunen gibt, annehmen, daß sie im Laufe der Oberkreide ausgestorben sind.

Clavul, Hexaster und Pinul sind sehr alte Skelettelemente, die sich während des Kambriums bzw. basalen Ordoviziums herausentwickelt haben. Versucht man, anhand der genannten Skleren einen entwicklungsgeschichtlichen Trend abzulesen, so stellt man fest, daß z.B. die Hexaster eine einfache Form entwickelt haben, die sich bis heute gehalten hat; Ausnahmen sind die Spirhexaster ab dem Oberdevon und die Echinhexaster mit Einsetzen im Unterkarbon; Formen, mit diesen Skleren ausgestattet, erlöschen im Laufe des Perms (MOSTLER, 1986: 333). Ab dem Lias treten neben den gewöhnlichen Hexastern neue Typen hinzu, die eine starke Differenzierung der Sekundärstrahlen zeigen, die in ihrer Formenvielfalt bereits völlig an die Hexaster rezenter Poriferen anschließen. Damit sind die Weichen für die modernen Hexasterophora, wie wir sie heute vorliegen haben, ab Beginn des Juras gestellt.

Auffallend ist über weite Strecken das Fehlen von Clavulen und Paraclavulen, die außer im Kambrium noch im Karbon weitverbreitet sind, weniger häufig im Devon und Perm auftreten (KOZUR & MOSTLER, 1989) und in der Trias (basale Obertrias, hohe Obertrias; MOSTLER, 1976, DONOFRIO, 1990) äußerst selten vorkommen. Im Lias wurde nur 1 Clavul nachgewiesen, während im Oberjura vereinzelte Funde bekanntgemacht werden konnten. Obwohl der Verfasser beispielsweise aus der Trias über 2000 poriferenspiculaführende Proben untersucht hat, konnte er nur zwei Clavule nachweisen. Eine Erklärung für das seltene Auftreten von Clavulen kann der Verfasser zunächst nicht beibringen. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, daß die Clavule sich erst in jüngster Zeit ab dem Tertiär sehr stark differenziert haben, wobei die Vielfalt dieser in rezenten Poriferen anhält (siehe hierzu IJIMA, 1927).

Phylogenetisch wichtig ist das Scopul, das allerdings erst mit der basalen Obertrias erstmals in Erscheinung tritt. Somit setzen die Scopularia erst im Lauf der Trias ein (vgl. hierzu Tab. 1).

Was die Lychniscida betrifft, so haben die aus dem Karn von Ungarn gemeldeten Lychniske einer Überprüfung nicht standgehalten (siehe hierzu Abb. 2 sowie Taf. 14,

Fig. 1–3). Die laternenartigen Strukturen werden nur vorgetauscht; z.T. handelt es sich um Vorläufer dieser (z.B. aus dem Oberror und Rhät von Csövár). Es fehlen die 12 hierfür charakteristischen Balken. Anstelle dieser sind einmal zwei Balken ausgebildet, zum anderen sind nahe dem Kreuzungspunkt der drei Achsen des Hexactins 2–3 Poren entwickelt, die einer differenzierten Synapticulabildung angehören. Die ersten Lychniske treten im oberen Dogger auf, im basalen Malm sind diese bereits sehr häufig.

Während die Hemidiscosida im Laufe der Oberkreide erlöschen, entwickeln sich die Amphidiscosida weiter, allerdings ohne einen breiten Stock von Familien aufzubauen. Sie dürften im Zeitraum Unterjura bis Oberkreide ihre Blütezeit erlebt haben.

Zur Diskussion stehen noch jene Formen, die sich aus den Brachiospongiidae im Silur entwickelt haben. Es sind dies die Docodermatidae, die bis in den Jura hinaufreichen. Die im Perm noch weitverbreiteten Docodermatidae konnten über die ganze Trias hinweg (in der Mitteltrias treten sie sehr häufig auf; MOSTLER, 1976: 21) gefunden werden. Vertreter dieser Gruppe sind aus den liassischen Beckensedimenten ebenfalls präsent. Es handelt sich um Dermalia (Pentactine) mit langen stacheligen Auswüchsen und Dornen, vor allem an der Oberseite der vier Kreuzstrahlen (siehe hierzu Taf. 11, Fig. 3–9; Taf. 10, Fig. 5; Taf. 7, Fig. 12).

Mit phylogenetischen Fragen der Hexactinellida hat sich vor allem FINKS in den Jahren 1960 und 1983 befaßt. Nach diesem Autor wurzeln alle Hexactinelliden in zwei Oberfamilien, und zwar in den Protospongioidea und Brachiospongioidea. Nach Ansicht des Autors (siehe hierzu MOSTLER, 1986) haben diese eine eigenständige Entwicklung durchgemacht und sind streng von den Hexasterophora und Amphidiscophora abzutrennen. Die einzige Familie, die die Paläozoikum/Mesozoikum-Grenze überschritten hat, sind die Docodermatidae, die im Laufe des Oberjuras erlöschen.

REID (1958: Textfig. 24) sieht eine mögliche Verbindung des paläozoischen Stockes, den er unter dem Begriff Reticulosa zusammenfaßt, zu den Hexasterophora. Wichtig ist vor allem seine Vorstellung, daß die Amphidiscophora und Hexasterophora eine gemeinsame Wurzel im Präkambrium haben. Jedenfalls ist es von großer Bedeutung, daß REID (1958) die Amphidiscophora und Hexasterophora als eigenständige Großgruppen seit dem Kambrium sieht, obwohl, wie aus den strichlierten Linien seiner Tabelle hervorgeht, dieses Konzept auf Vermutungen aufbaut.

Bei den Amphidiscophora ist es interessant, daß er die Hemidiscosida an der Grenze zwischen Trias und Jura einwurzelt; bekannt waren sie zu dieser Zeit nur aus der

Oberkreide. Die Amphidiscosa beginnen nach REID erst im Laufe des Juras. Beachtenswert ist auch seine Betrachtungsweise hinsichtlich der Hexasterophora, zumal er die Hexactinosida, Lychniscosida und die Lyssakinosida alle aus einer Wurzel im hohen Jungpaläozoikum entstanden sieht. Nach ihm setzen die Hexactinosida (fossil belegt) erst mit Beginn des Juras, die Lychniscosida im Laufe der Trias und die Lyssakinosida mit Beginn des Juras ein. Hier hat sich seit 1958 sehr viel geändert, wenn man hiezu die Tab. 1 dieser Studie vergleicht.

In jüngster Zeit hat sich SALOMON (1988) mit phylogenetischen Problemen der Hexactinellida befaßt, vor allem auf den Arbeiten von SCHULZE (1886) und IJIMA (1927) aufbauend, wobei die Schlüsselarbeit hiezu sicher die von IJIMA ist. Es werden in dieser Arbeit im wesentlichen die Vorstellungen von IJIMA diskutiert und weiterverfolgt. Die Arbeit befaßt sich mit Überlegungen, die aus den Studien rezenter Hexactinelliden hervorgehen, für phylogenetische Fragen sehr wichtig sind und daher dringend an Paläontologen herangetragen werden müssen. Dennocherscheint es notwendig, diese Überlegungen hinsichtlich der Übertragbarkeit auf fossiles Material zu überprüfen, wie dies z.T. in dieser Studie versucht wurde.

Literatur

- BENGTSON, S. (1986): Siliceous microfossils from the Upper Cambrian of Queensland. – *Alcheringa*, **10**, 195–216.
- BERGQUIST, P.R. (1986): Poriferan relationships. – In: Vonway Morris, S. et al. (eds.): *The Systematics Association, spec. vol. 28: The origin and relationships of lower invertebrates*, 14–27.
- CARTER, H.J. (1873): On the Hexactinellidae and Lithotidae generally, and particularly on the Aphrocallistidae, Aulodictyon and Farreae, together with facts elicited from their deciduous structures, and descriptions respectively of three new species. – *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 4, **XII**, 347–373, 437–472.
- CARTER, H.J. (1877): On two vitreo-hexactinellid sponges. – *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 4, **XIX**, 121–131.
- DENDY, A. (1916): A report on the Hexactinellid sponges collected by H.M.S. Selark in the Indian Ocean. – *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 2, **XVII**, st. 2.
- DONOFRIO, D.A. (1984): Microfauna triassica e giurassica dalla serie calcareo-silico-marnosa della Lucania, facies S. Fele (Appennino Campano-Lucano, Italia meridionale). – *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **13**, 8, 177–199, Innsbruck.
- DONOFRIO, D.A. (1990): Radiolarien und Poriferen (-Spicula) aus der Obertrias von Aghdarband (NE Persien). – *Abh. Geol. B.-A.*, **38**, Wien (in Druck).
- DUNIKOWSKI, E.v. (1882): Die Spongien, Radiolarien und Foraminiferen der unterliassischen Schichten vom Schafberg bei Salzburg. – *Denkschr. Österr. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl.*, **45**, 163–194.
- FINKS, R.M. (1960): Late Paleozoic sponges of the Texas region: the siliceous sponges. – *Bull. Amer. 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. London*, **25**, 3–22, Academic Press.
- FINKS, R.M. (1983): Fossil Hexactinellida. – In: RIGBY, J.K. & STEARN, C.W. (eds.): *Sponges and spongiomorphs. Notes for a short course*, 270 S., T.W. Broadhead, Indiana.
- FRAIPONT, C. (1911): Une Hexactinellide nouvelle du Dévonien belge (Calcaire frasien), *Pseudopemmatites fourmarierei*, g. et sp. n. – *Ann. (Mem.) Soc. Géol. Belgique*, **38**, 197–206.
- FRY, W.G. (ed.) (1970): *The biology of the Porifera*. – *Sym. Zool. Soc. London*, **25**, 512 S., Academic Press, London.
- GRAY, J.E. (1859): Description of *MacAndrewia* and *Myliusia*, two new forms of sponges. – *Proc. Zool. Soc. London*, **XXVII**, 437–440.
- GRAY, J.E. (1867): Notes on the arrangement of sponges, with the description of some new genera. – *Proc. Zool. Soc. London for 1867*, 492–558.
- GRAY, J.E. (1872): On a new genus of hexaradiate and other sponges discovered in the Philippine Islands by Dr. A.B. Meyer. – *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 4, **X**, 134–139.
- HARTMAN, W.D., WENDT, J.W. & WIEDENMAYER, F. (1980): Living and fossil sponges. – *Sedimenta VII*, Miami, Florida, 274 S.
- HIGGIN, T. (1875): On two hexactinellid sponges from the Philippine Islands in the Liverpool Free Museum. – *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 4, **XV**, 357–390.
- IJIMA, I. (1897): Revision of hexactinellids with discocasters, with descriptions of five new species. – *Annot. Zool. Jap.*, **4**, 43–59.
- IJIMA, I. (1898): The genera and species of Rossellidae. – *Annot. Zool.*, **II**, 41–55.
- IJIMA, I. (1901): Studies on the Hexactinellida. *Contrib. I.* – *Jour. Sci. College, Imp. Univ. Tokyo*, **XV**, 1–299.
- IJIMA, I. (1902): Studies on the Hexactinellida. *Contrib. II.* – *Jour. Sci. College, Imp. Univ. Tokyo*, **XVII**, 32 S.
- IJIMA, I. (1903): Studies on the Hexactinellida. *Contrib. III.* – *Jour. Sci. College, Imp. Univ. Tokyo*, **XVIII**, 124 S.
- IJIMA, I. (1927): Hexactinellida of the Siboga Expedition. – In: WEBER, M. (ed.): *Uitkomsten op zoologisch, botanisch, oceanographisch en geologisch gebied versameld in Nederlansk Oost-Indie 1899–1900*, **6**, 1–381, E.J. Brill, Leiden.
- KENT, W.S. (1870): On the Hexactinellidae or hexaradiate spiculed siliceous sponges taken in the 'Norna' expedition off the coast of Spain and Portugal. With description of new species and revision of the order. – *Monthly Microsc. Jour.*, **IV**, 241–252.

- KIRKPATRICK, R. (1909): On the phylogeny of the Amphidiscophora. – Ann. and Mag. Nat. Hist., ser. 8, **IV**, 479–484.
- KIRKPATRICK, R. (1910a): On Hexactinellid sponge spicules and their names. – Ann. and Mag. Nat. Hist., ser. 8, **V**, 208–213.
- KIRKPATRICK, R. (1910b): On Hexactinellid spicules and their names. Supplementary. – Ann. and Mag. Nat. Hist., ser. 8, **V**, 347–350.
- KLING, S.A. & REIF, W.-E. (1969): The paleozoic history of amphidisc and hemidisc sponges: new evidence from the Carboniferous of Uruguay. – J. Paleont., **43**, 6, 1429–1434.
- KOZUR, H. & MOSTLER, H. (1990): Saturnaliacea DEFLANDRE and some other stratigraphically important Radiolaria from the Hettangian of Lengries/Isar (Bavaria, Northern Calcareous Alps). – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, selber Band.
- LAUBENFELS, M.W. de (1953): Fossil sponges of Western Australia. – Jour. Roy. Soc. W. Australia, **37**, 105–117.
- MARSHALL, W. & MEYER, A.B. (1877): Über einige neue und wenig bekannte Philippinische Hexactinelliden. – Mitt. Zool. Mus. Dresden, **2**, 261 S.
- MINCHIN, E.A. (1905): A speculation on the phylogeny of Hexactinellid sponges. – Zool. Anz., **XXVIII**, 439–448.
- MOSTLER, H. (1976): Poriferenspiculae der alpinen Trias. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **6**, 5, 1–42.
- MOSTLER, H. (1978): Ein Beitrag zur Mikrofauna der Pötschenkalke an der Typlokalität unter besonderer Berücksichtigung der Poriferenspiculae. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **7**, 3, 1–28, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1986): Beitrag zur stratigraphischen Verbreitung und phylogenetischen Stellung der Amphidiscophora und Hexasterophora (Hexactinellida, Porifera). – Mitt. österr. geol. Ges., **78** (1985), 319–359, Wien.
- MOSTLER, H. (1989): Mikroskleren hexactinellider Schwämme aus dem Lias der Nördlichen Kalkalpen. – Jb. Geol. B.-A., **132**, 4, 687–700, Wien.
- MOSTLER, H. & MOSLEH-YAZDI, A. (1976): neue Poriferen aus oberkambrischen Gesteinen der Milaformation im Elburzgebirge (Iran). – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **5**, 1, 1–36, Innsbruck.
- MOSTLER, H. & BALOGH, Z. (1990): Hexactinellide Kieselschwämme aus den Oberalmer Schichten (Oberer Jura, Nördliche Kalkalpen). – Abh. Geol. B.-A., Wien.
- MOSTLER, H. & BALOGH, Z. (in Vorbereitung): Bauformen hexactiner Mikroskleren.
- MÜLLER, W. (1974): Beobachtungen an der hexactinelliden Juraspongie *Casearia articulata* (SCHMID-EL). – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **12**, 1–19.
- RAUFF, H. (1893/94): Palaeospongiologie. Erster und allgemeiner Teil und zweiter Teil, erste Hälfte. – Palaeontographica, **40**, Stuttgart.
- REID, R.E.H. (1958): A monograph of the Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northern Ireland. – Paleont. Soc. London, pt. 1, pt. 2, 74 S.
- REID, R.E.H. (1968): Bathymetric distribution of Calcareo and Hexactinellida in the present and in the past. – Geol. Mag., **105**, 546–559.
- REIF, W.E. (1967): Schwammspicula aus dem Weißen Jura Zeta von Nattheim (Schwäbische Alb). – Paleontographica, ser. A., **127**, 85–102.
- REIF, W.-E. & ROBINSON, J.A. (1976): On functional morphology in lychnisc sponges (Porifera, Hexactinellida). – Paläont. Z., **50**, 57–69.
- REIF, W.-E. & ROBINSON, J.A. (1978): On functional morphology of the skeletons in lychnisc sponges (Hexactinellida). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **157**, 141–144, Stuttgart.
- RIGBY, J.K. (1983): A first report of Cretaceous sponges from the Carnarvon Basin in Western Australia. – Journ. Paleont., **57**, 4, 766–772.
- RIGBY, J.K. (1983): First reported Triassic lychniscid sponges from North America. – Jour. Paleont., **57**, 4, 787–796.
- RIGBY, J.K., KEYES, R., Jr. & HOROWITZ, A. (1979): Two new Mississippian sponges from northeastern Alabama. – J. Paleont., **53**, 3, 709–719.
- RIGBY, J.K., RACKI, G. & WRZOLEK, T. (1981): Occurrence of dyctyid hexactinellid sponges in the Upper Devonian of the Holy Cross Mts. – Acta Geol. Polonica, **31**, 3–4, 163–168.
- SADEDDIN, W. (1976): Beiträge zur Mikrofauna des Jura nordöstlich Hall i. Tirol. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **5**, 8, 1–8, Innsbruck.
- SALOMON, D. (1988): Phylogenetic problems in Hexactinellida. – Berliner geowiss. Abh., (A), **100**, 33–34, Berlin.
- SALOMON, D. (1989): On the origin of Hexasterophora and Amphidiscophora with a special remark on *Itararella gracilis* and *Microhemidiscia ortmani* KLING & REIF (1969); an important but largely disregarded documentation. – Fossil Cnidaria, **18**, 2, 26–28, Münster.
- SCHMIDT, O. (1870): Grundzüge einer Spongienfauna des Atlantischen Gebietes. – 88 S., Leipzig.
- SCHRAMMEN, A. (1903): Zur Systematik der Kieselspongien. – Mitteil. Roemer Mus. Hildesheim, **19**.
- SCHRAMMEN, A. (1910, 1912): Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. I. Teil: Tetraxonia, Monaxonia und Silicea incert. sedis (1910). II. Teil: Triaxonia (Hexactinellida) (1912). – Paleontographica, suppl. 5, 385 S.
- SCHRAMMEN, A., (1924): Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. II. und letzter Teil. – Monogr. Geol. Paleont., Ser. 1, 2, 159 S.
- SCHULZE, F.E. (1886): Über den Bau und dys System der Hexactinelliden. – Abh. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin.
- SCHULZE, F.E. (1897): Revision des Systems der Asconematiden und Rosselliden. – Sitz.-ber. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin, **XXVI**, 520–558.
- SCHULZE, F.E. (1900a): Hexactinelliden des Indischen Ozeans. IIIth. – Abh. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin.

- SCHULZE, F.E. (1900b): Mittelmeer-Hexactinelliden. – Ber. Commission f. Erforsch. d. östl. Mittelmeeres, XXIII. Zool. Ergebnisse, **XII**, 8 S.
- SCHULZE, F.E. (1904): Hexactinellida. – Wiss. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee Exped. auf d. Dampfer 'Valdivia' 1898–1899.
- TABACHNIK, K.R. (1988): Hexactinellid sponges from the mountains of west Pacific. – Akad. Wiss. UdSSR, Inst. f. Ozeanolgr., 49–64.
- TABACHNIK, K.R. (1989): Adaptions of hexactinellid sponges of deep-sea life. – Akad. Wiss. UdSSR, 49–54.
- TABACHNIK, K.R. (1989): A new genus of hexactinellid sponges (*Hyalospongia*, *Hexasterophora*), Part 1. – Jour. Zool., **LXVIII**, 133–136.
- TABACHNIK, K.R. (1989): Two hexactinellid sponges from the north-east of the Pacific Ocean with a description of a new species, Part 2. – Jour. Zool., **LXVIII**, 293–296.
- VACELET, J. (1988): Indications de profondeur données par les Spongiaires dans les milieux benthiques actuels. – Géologie Méditerranéenne, **XV**, 1, 13–26.
- VINASSA DE REGNY, P. (1911): Neue Schwämme, Tabulaten und Hydrozoen aus dem Bakony. – Resultate der wissenschaftl. Erforschung des Balatonsees. I. Bd. 1. T. Pal. Anh., 1–17.
- ZIEGLER, B. (1983): Einführung in die Paläobiologie, Teil 2: Spezielle Paläontologie: Protisten, Spongien und Coelenteraten, Mollusken. – 409 S., E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhdlg. Nägeli & Obermiller, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Helfried Mostler, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck

eingereicht: 2. Juli 1990 angenommen: 30. Juli 1990

Tafelerläuterungen

Tafel 1

(Fig. 1–15: alles Makrouncinate)

- Fig. 1: Schlankes Uncinat mit auf- und absteigender Bestachelung; die Stacheln sind stark gebogen ($V = 50x$).
- Fig. 2: Vergrößerter Ausschnitt des Mitteteils von Fig. 1, um die Grenze zwischen den beiden Bestachelungsrichtungen besser sichtbar zu machen ($V = 200x$).
- Fig. 3: Uncinat mit gegenläufiger Bestachelung (die Stacheln sind nur wenig gebogen) ($V = 75x$).
- Fig. 4: Uncinat mit sehr langen, nach oben gebogenen Stacheln ($V = 150x$).
- Fig. 5–9: Große bäumchenförmige Megauncinate mit aufsteigend alternierender Bestachelung. Im unteren Schaftabschnitt weisen diese Nadeln Gruben und kleine Widerhaken auf (Fig. 5: $V = 80x$, Fig. 6–9: $V = 100x$).
- Fig. 10: Lanzenförmiges Uncinat, nur Widerhaken aufweisend ($V = 50x$).
- Fig. 11: Vergrößerter Ausschnitt des Uncinats von Fig. 10 ($V = 600x$).
- Fig. 12: Sehr langes lanzenförmiges Uncinat mit ersten Ansätzen von Stacheln; sonst nur Gruben aufweisend ($V = 50x$).
- Fig. 13: Vergrößerter Ausschnitt von Fig. 12 ($V = 500x$).
- Fig. 14: Vergrößerter Ausschnitt von Fig. 15, um die Gruben am Schaftende darzustellen ($V = 500x$).
- Fig. 15: Lanzenförmiges Uncinat mit Widerhaken und ersten Andeutungen einer Bestachelung ($V = 50x$).
- Fig. 16: Ankernadel mit 8 Kopfstacheln und in 4 Richtungen ausgebildeten Schaftstacheln, die stark nach unten gebogen sind und sich über die Hälfte ihrer Länge überlappen ($V = 100x$).
- Fig. 17: Ankerförmiges Spiculum mit 4 Kopfstacheln, die gerade verlaufend steil nach unten gestreckt sind (spitzer Ankerkopf). Schaftstacheln sind in 3 Richtungen eher spärlich entwickelt und parallel mit den Kopfstacheln verlaufend ($V = 100x$).
- Fig. 18: Ankerförmige Nadel wie in Fig. 17, mit 5 Kopfstacheln ($V = 100x$).
- Fig. 19: Ankernadel mit 6 Kopfstacheln. Der Ankerkopf ist rund, die in 4 Richtungen entwickelten Schaftstacheln sind wie bei den anderen Nadelarten angeordnet, allerdings mehr zu Büscheln konzentriert ($V = 200x$).
- Fig. 20: Bruchstück einer Ankernadel mit breit ausladendem Ankerkopf und mit 7 Kopfstacheln; Schaftstacheln weit vom Ankerkopf entfernt ansetzend ($V = 200x$).
- Fig. 21: Spiculum mit 5 Kopfstacheln und sehr hoch ansetzenden Schaftstacheln ($V = 150x$).
- Fig. 22: Ankerkopf mit 8 Kopfstacheln ($V = 200x$).

Tafel 2

- Fig. 1: Ankernadel mit breit gewölbtem Kopfende und 9 Kopfstacheln (wichtig ist vor allem, daß an 2 Kopfstacheln ein Kanal sichtbar ist. Die gerade verlaufenden, nach oben gerichteten Schaftstacheln zeigen ebenfalls an 3 Stellen Kanalausstritte ($V = 300x$).
- Fig. 2: Spiculum mit stärker gewölbtem, relativ kleinem Kopf und nur 6 Kopfstacheln. Zwischen dem Ankerkopf und der Schaftbedornung ist ein verhältnismäßig großer dornenfreier Abschnitt ($V = 200x$).
- Fig. 3: Schopfnadel mit spitzwinkelig zulaufendem Kopfende und 5 Kopfstacheln. Die wenigen Schaftstacheln sind nicht gebogen; sie verlaufen alternierend in 3 Richtungen ($V = 250x$).
- Fig. 4: Man sieht in den Unterteil des Ankerkopfes, der mit 7 Stacheln besetzt ist und außerdem am Schaft eine lange stachelfreie Zone aufweist ($V = 300x$).
- Fig. 5–6: 2 Ankernadeln mit dichter Schaftbestachelung ($V = 150x$).
- Fig. 7–8: 2 astrose Mikroskleren (Fig. 7: $V = 750x$, Fig. 8: $V = 600x$).
- Fig. 9: Unterer Abschnitt eines lanzenförmigen Uncinats, vor allem um die am Schaft situierten Gruben und Widerhaken aufzuzeigen. Es handelt sich um einen vergrößerten Teilausschnitt von Fig. 13 ($V = 500x$).
- Fig. 10: Ankernadel mit 4 gleich langen Ankerstacheln und einem sehr langen, leicht geschwungenen Schaft ($V = 100x$).
- Fig. 11: Bäumchenförmiges Megauncinat mit aufsteigender Bestachelung ($V = 80x$).
- Fig. 12: Lanzenförmiges Uncinat, den oberen glatten Abschnitt des Schaftes darstellend ($V = 200x$).
- Fig. 13: Geschwungenes, lanzenförmiges Uncinat ($V = 75x$).
- Fig. 14: Detail des unteren Abschnittes eines lanzenförmigen Uncinats ($V = 500x$).
- Fig. 15: Kopfabschnitt und Halsbereich einer Ankernadel ($V = 400x$).

Tafel 3

- Fig. 1, 6, 9: Scopule mit 9 Kopfstrahlen bzw. Kelchstrahlen, die eine für diesen Typus charakteristische Beringung aufweisen. Wichtig ist vor allem der mittige Strahl in Fortsetzung des Schaftes (Fig. 1: $V = 150x$, Fig. 6: $V = 350x$, Fig. 9: $V = 120x$).

- Fig. 2: Scopul mit 9 Kelchstrahlen, die völlig geschlossen sind, also nicht nach oben aufgehen, und damit parallel zum Rhabd verlaufen ($V = 100x$).
- Fig. 3: Scopul mit 5 beringten Strahlen ($V = 300x$).
- Fig. 4: Scopul mit einem Kelch aus 9 Strahlen, die nach oben dünner werden und ebenfalls beringt sind ($V = 300x$).
- Fig. 5, 7: Scopule mit 4 glatten, nach außen sich öffnenden Kelchstrahlen ($V = 500x$).
- Fig. 8: Scopul mit einem sich breit nach außen öffnenden Kelch und mittigem Kelchstrahl; die beringten Strahlen sind gestreckt, aber nicht nach außen gebogen ($V = 500x$).
- Fig. 10: Scopul mit 10 glatten Kelchstrahlen ($V = 300x$).
- Fig. 11: Scopul mit 4 glatten, gestreckten Kelchstrahlen ($V = 300x$).

Tafel 4

- Fig. 1: Kelch eines Scopuls mit 9 Strahlen, vor allem um die Bezählung der einzelnen Ringe darzustellen ($V = 600x$).
- Fig. 2: Ausschnitt vom oberen Teil der Kelchstrahlen aus Fig. 1 ($V = 1000x$).
- Fig. 3–5: Weitere Scopule mit mittigem Kelchstrahl ($V = 400x$).
- Fig. 6–7: Pinulhexactine; der Pinulstrahl weist einen eher schmalen Hals auf und endet mit einem nahezu runden, bäumchenförmigen Kopf ($V = 150x$).
- Fig. 8: Hexactin mit ungleich langen Strahlen ($V = 150x$).

Tafel 5

- Fig. 1–2, 4, 5: Die hier dargestellten verwachsenen Megaskleren erwecken den Eindruck, daß die Pinule miteinander verwachsen sind. Es scheint sich aber hierbei eher um den dermalen Teil eines dictyiden Skeletts zu handeln, das stark verdickte Auswüchse aufzeigt, sogenannte "dermal spikes", die den Pinulstrahlen ähneln. Gerade in Fig. 4, wo sich darunter ein kubisches Skelett aufbaut, sollte man dies nicht als Verschmelzung von vielen Pinulen auffassen (Fig. 1: $V = 75x$, Fig. 2: $V = 150x$, Fig. 4, 5: $V = 100x$).
- Fig. 3: Pinulhexactin ohne halsförmige Einschnürung. Der Kopf sitzt direkt den Basisstrahlen auf ($V = 150x$).
- Fig. 6: Pinulhexactin mit langem Hals und kugelförmigem Pinularstrahlende ($V = 200x$).
- Fig. 7–8: Pinulhexactine mit schlankeren Pinularstrahlen, extrem in Fig. 8 ausgebildet ($V = 100x$).
- Fig. 9–12: Pinulhexactine mit zapfenförmigen Pinularstrahlen, manchmal spitz, manchmal stumpf endend. Die Skulpturierung des aufgetriebenen Pinularstrahls ist auch unterschiedlich, worauf im Text eingegangen wird ($V = 150x$).

Tafel 6

Alles Pinulhexactine mit unterschiedlich entwickelten Pinularstrahlen, wobei vor allem die Oberflächenornamentik unterschiedlich ist (alle Vergrößerungen, mit Ausnahme von Fig. 13, sind $150x$, Fig. 13: $V = 200x$)

Tafel 7

- Fig. 1–2: Pinulhexactine, deren Basalstrahlen eng bedornt sind, z.T. schon mit Ansätzen zu Stacheln (Fig. 1: $V = 150x$, Fig. 2: $V = 100x$).
- Fig. 3: Pinulhexactin, dessen Strahlen alle bestachelt sind ($V = 100x$).
- Fig. 4, 13: Charakteristisch ist der Pinularstrahl dieser Hexactine, die oben in 2 Strahlen aufspalten und nach unten gebogen sind (Fig. 4: $V = 150x$, Fig. 13: $V = 200x$).
- Fig. 5: Gebogenes Pinulhexactin ($V = 150x$).
- Fig. 6, 8: Choanosomale Pentactine ($V = 75x$).
- Fig. 7: Kleines Pentactin mit 4 gleich langen, sehr massiven, am Ende gerundeten Strahlen ($V = 300x$).
- Fig. 9–10: Hexactine, die nur z.T. bestachelt sind ($V = 100x$).
- Fig. 11: Pentactin mit 4 gleich langen, am Ende gerundeten Strahlen ($V = 100x$).
- Fig. 12: Pentactin, stark bestachelt, wobei die Stacheln mehr auf der Oberseite der 4 Strahlen auftreten; der fünfte Strahl ist unbestachelt ($V = 500x$).

Tafel 8

- Fig. 1: Bedorntes, mit ungleich langen Strahlen ausgestattetes Pentactin ($V = 200x$).
- Fig. 2: Pentactin mit einem langen Strahl, der oben, d.h. proximal, bedornt ist, und 4 gleich langen, leicht nach unten gebogenen, ebenfalls bedornten Strahlen ($V = 150x$).
- Fig. 3: Ausschnitt von Fig. 4, um die Bestachelungsart darzustellen ($V = 500x$).
- Fig. 4: Sehr unregelmäßig entwickeltes Pentactin, stark bedornt ($V = 100x$).

- Fig. 5: Ungleichmäßig entwickeltes Stauractin (V = 150x).
 Fig. 6: Astrose Mikrosklere (V = 800x).
 Fig. 7: Mikropentactin (V = 300x).
 Fig. 8: Scopul mit beringten Kelchstrahlen (V = 400x).
 Fig. 9: Astrose Mikrosklere mit ungleich langen Strahlen (V = 500x).

Tafel 9

- Fig. 1: Unregelmäßiges Pentactin mit glatten Strahlen und spitzen Enden (V = 50x).
 Fig. 2: Oxyptentactin, glatt (V = 100x).
 Fig. 3: Hexactin, bedornt, mit einem stark reduzierten sechsten Strahl (V = 150x).
 Fig. 4: Hexactin mit angeschwollenem sechsten Strahl, dem Pinularstrahl nahestehend (V = 150x).
 Fig. 5: Pentactin mit 1 sehr langen Strahl und 4 gleich langen, kurzen Strahlen in einer Ebene (V = 150x).
 Fig. 6, 8: Choanosomale Hexactine (V = 100x).
 Fig. 7: Pinulhexactin, beidemder in Verlängerung des Pinularstrahls auftretende Strahl auch etwas angeschwollen ist (V = 100x).
 Fig. 9: Pentactin mit 1 sehr langen Strahl und 4 gleich langen bedornten Strahlen (V = 100x).
 Fig. 10: Ungewöhnliches Pentactin mit 1 mittellangen Strahl und 4 Strahlen, die nach oben gebogen sind, und 2 tyllartig verdickten Enden (V = 100x).
 Fig. 11: Unregelmäßiges Hexactin; 5 Strahlen sind bedornt (V = 75x).
 Fig. 12: Hexactin mit ungleichmäßig bedornten Strahlen (V = 100x).
 Fig. 13: Aberrantes Hexactin, teilweise mit kleinen Stacheln; 2 Strahlen sind sehr dick und angeschwollen ausgebildet, die anderen sind reduziert, aber auch etwas angeschwollen (V = 200x).
 Fig. 14: Unregelmäßig entwickeltes Hexactin, das besonders 1 Strahl sehr lang ausgebildet hat (V = 75x).

Tafel 10

- Fig. 1, 2: Acanthinte Hexactine; Fig. 2 mit einem unbedornten Strahl (V = 200x).
 Fig. 3: Hexactin mit ungleich langen Strahlen; 1 Strahl ist nicht bedornt, 1 Strahl ist etwas angeschwollen, sodaß dieses Hexactin einem Pinul ähnelt (V = 150x).
 Fig. 4: Hexactin mit 5 bestachelten Strahlen, die z.T. ungleich lang sind (V = 75x).
 Fig. 5: Pentactin, dessen 4 Strahlen durchgehend eng mit Stacheln besetzt sind (V = 100x).
 Fig. 6: Hexactin, das 4 nach oben gebogene, gleich lange, bedornte Strahlen aufweist (V = 75x).
 Fig. 7: Hexactin mit 5 Strahlen, die bestachelt sind; der unpaarige Strahl ist nicht bestachelt (V = 200x).
 Fig. 8: Bestacheltes Pentactin, von der Unterseite her betrachtet; die Stacheln sind unten weniger dicht gesät als oben (V = 80x).
 Fig. 9: Pentactin mit glatten Strahlen (V = 50x).
 Fig. 10: Durchwegs bestacheltes Hexactin; 4 Strahlen sind nach oben gebogen und ungleich lang (V = 400x).

Tafel 11

Alle hier abgebildeten Oxyptentactine dürften hyperdermal gebildet worden sein, wobei die Bestachelung auf der Oberseite auftritt, also stark nach außen hin gerichtet ist.

- Fig. 1–3: Auf der Oberseite durchgehend bestachelte Oxyptentactine, von unten her betrachtet (V = 100x).
 Fig. 4: Ansicht von oben; der Verschmelzungsbereich der 4 Strahlen ist unbestachelt, sonst stark an der Oberseite und an der Seite, aber nicht unten bestachelt (V = 100x).
 Fig. 5: Pentactin mit loser Bestachelung auf der Oberseite (V = 100x).
 Fig. 6: Pentactin mit Bestachelung innerhalb des Verschmelzungsbereiches der 4 Strahlen und etwas über diesen hinausgehend; von oben betrachtet (V = 75x).
 Fig. 7, 8: Pentactine mit mehr oder minder gleichmäßiger Bestachelung, von oben und von der Seite betrachtet (V = 100x).
 Fig. 9: Sehr stark bestacheltes Pentactin; 1 Strahl ist etwas abgewinkelt (könnte auch sekundär sein); wesentlich ist aber, daß man an den Stacheln, die abgebrochen sind, deutlich Kanäle erkennen kann (V = 100x).

Tafel 12

(Fig. 1–4: Fragmente von lyssakiden Skelettelementen)

- Fig. 1: Lyssakides Skelett aus bedornten Pentactinen mit z.T. bogenförmig verlaufenden Synapticula (V = 150x).
 Fig. 2: Miteinander verschweißte echinate Pentactine, die zusätzlich den Ansatz zur Synapticulabildung aufweisen (V = 150x).

- Fig. 3: Zwei subparallel verschweißte Echinpentactine mit kleinen, kurzen Synapticula ($V = 150x$).
- Fig. 4: Subparallel miteinander verwachsene, eng aneinanderliegende, in der Größe variierende, ebenfalls bedornete Pentactine mit vielen kleinen Synapticula, senkrecht auf die Aststrahlen entwickelt ($V = 150x$).
- Fig. 5: Zwei durch Zementation verbundene echinate Pentactine (Punkt- und Flächenverbindung) ($V = 75x$).
- Fig. 6: Hierbei handelt es sich bereits um ein dictyides Skelett aus unregelmäßig verlöteten Hexactinen bestehend, in dem massive Pentactine miteingebaut sind (möglicherweise handelt es sich um Übergangsformen zwischen dictyid und lyssakid) ($V = 150x$).
- Fig. 7: Kleines Pentactin, das aus dem Hyperdermalbereich stammen dürfte ($V = 300x$).
- Fig. 8: Pentactine Nadel, aus dem Basalskelett (Ankernadel) stammend ($V = 200x$).
- Fig. 9: Uncinat, stark vergrößert, um aufzuzeigen, daß die Stacheln auch einen Kanal aufweisen ($V = 300x$).

Tafel 13

(Fig. 1–9: alles dictyide Skelette)

- Fig. 1: Einlagiges Skelett, bestehend aus glatten Hexactinen, die nicht einheitlich orientiert verwachsen sind ($V = 100x$).
- Fig. 2: Streng kubisch angelegte Gitter, aus verschweißten, glatten Hexactinen aufgebaut ($V = 75x$).
- Fig. 3: In vertikaler Richtung streng ausgerichtete, massiv ausgebildete, glatte Strahlen von Hexastern; horizontal führen zwei weitere, relativ dick ausgebildete Strahlen zum Nachbarhexactin, die für die Verschweißung sorgen, während zwei wesentlich kürzer ausgebildete Strahlen frei in den Gitterraum ragen ($V = 75x$).
- Fig. 4: Vergrößerung von Fig. 3 ($V = 200x$).
- Fig. 5: Schwach bedornetes Hexactin, verwachsen zu einem unregelmäßigen dictyiden Gitter ($V = 75x$).
- Fig. 6: Stark bedornete, große, massive Hexactine, die mit in einer Richtung stark verdickter Achse (2 Strahlen) im Konnex stehen, wobei die Achse der kleineren Hexactine die Verbindung zu den größeren Hexactinen darstellt. Ein Strahl, der senkrecht zur zuvor erwähnten Achse steht, stellt auch noch die Verbindung zu den größeren Hexactinen dar, während drei frei im Zwischengitterraum enden ($V = 100x$).
- Fig. 7: Lychnisches Gitter, aus dem Oberjuraschwamm stammend ($V = 75x$).
- Fig. 8: Unregelmäßig dictyides Gerüst mit drei Strahlenenden, frei im Zwischengitterraum endend ($V = 75x$).
- Fig. 9: Sehr massives dictyides Gerüst mit Pusteln an der gesamten Oberfläche ($V = 150x$).

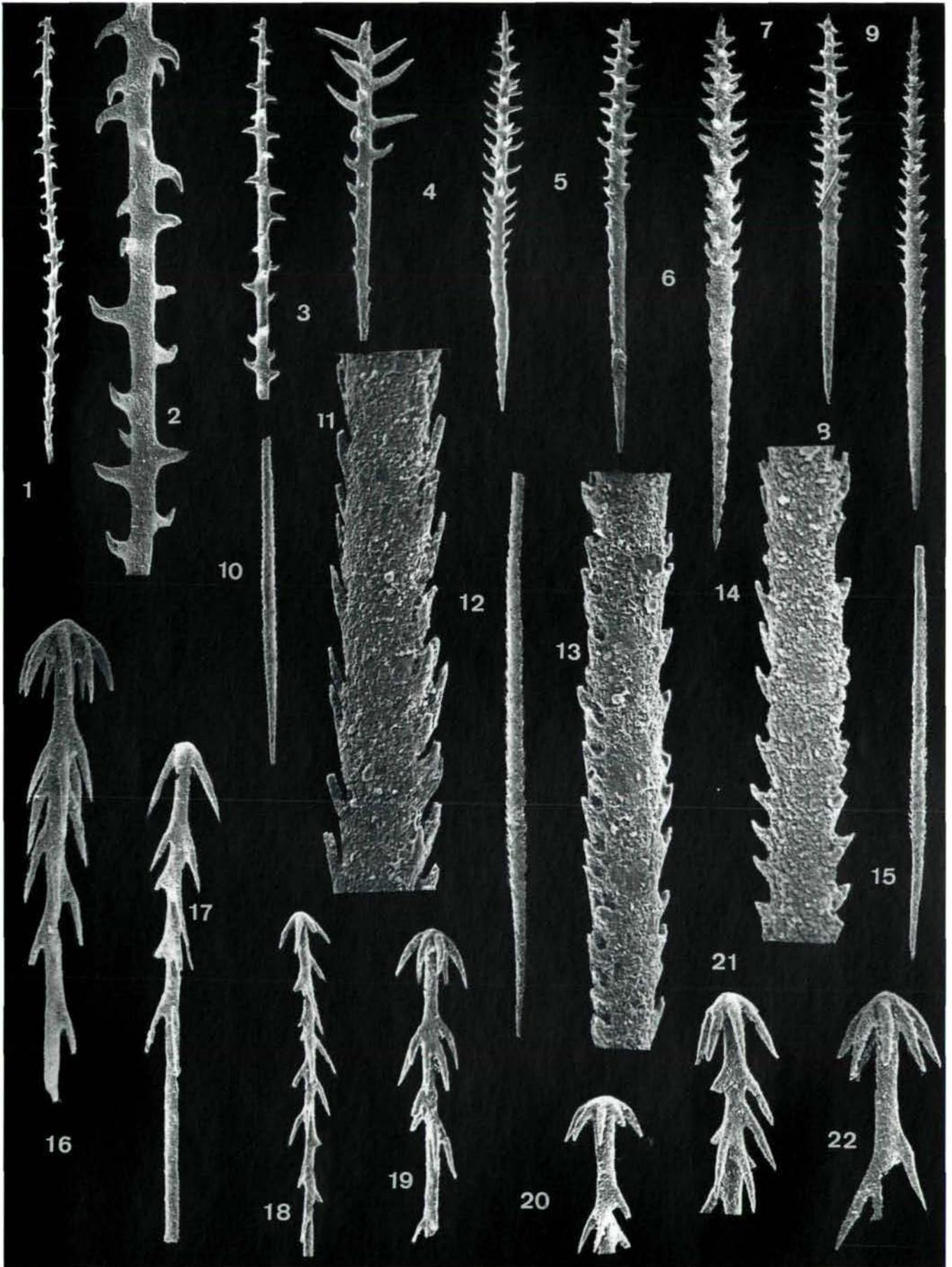
Tafel 14

(Fig. 1–3: Bruchstücke von Poriferenskeletten, die aus der Obertrias von Csövar (Ungarn) stammen)

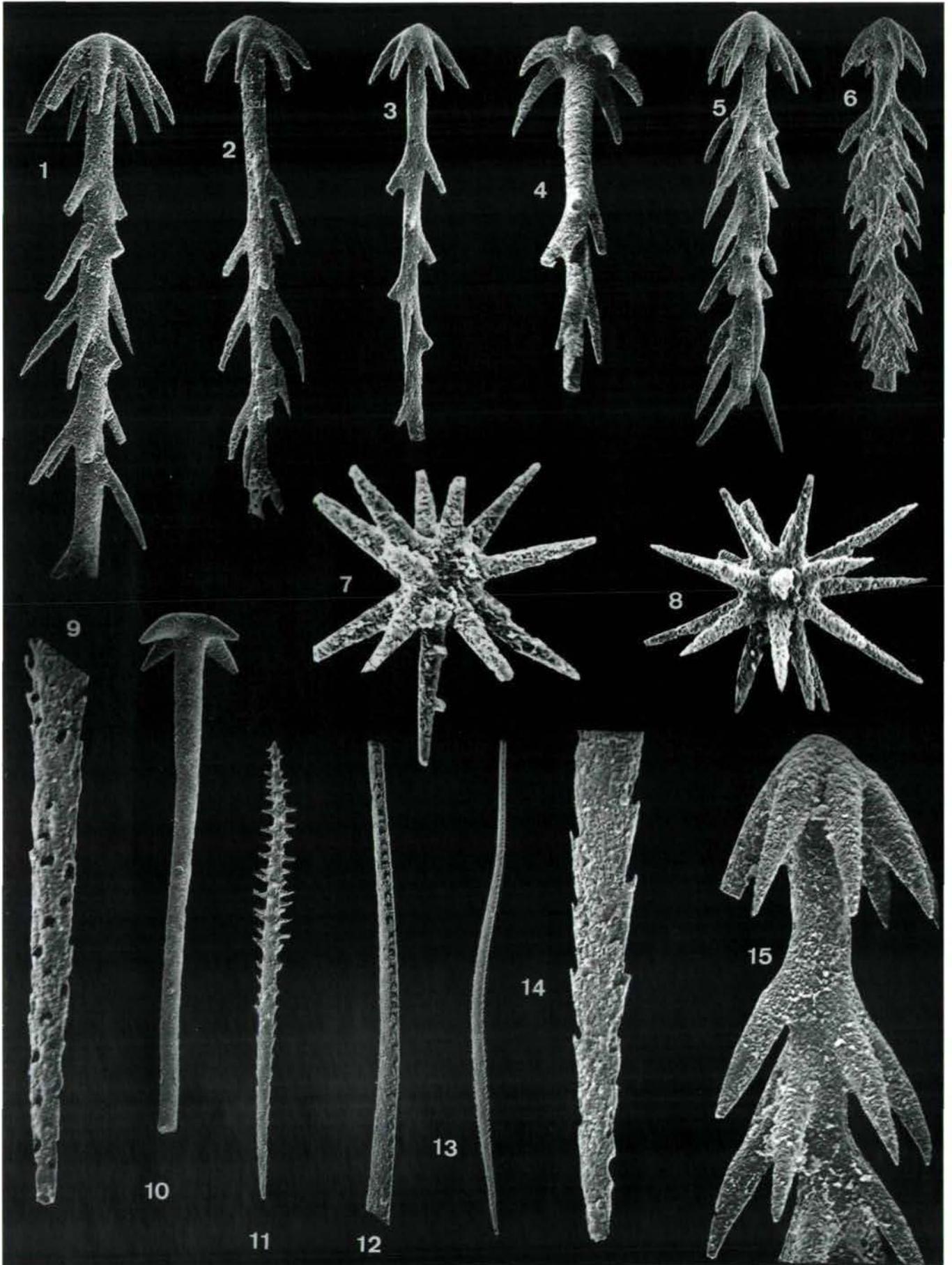
- Fig. 1: Ausschnitt aus einem dictyiden Gitter, an dem einmal (im Bild links oben) ein Balken sichtbar ist, zum anderen (im Bild links unten) ein Balken sehr gut erkennbar ist; ein zweiter mit angedeutet wird. Für ein echtes lychnisches Skelett fehlen mindestens zwei weitere Balken, wenn man von der Ansicht von oben, wie in Fig. 1 dargestellt, ausgeht (vgl. hierzu Fig. 3 und Fig. 5) ($V = 100x$).
- Fig. 2: Engmaschiges dictyides Gitter; im oberen Feld der Fig. ist die Andeutung eines Balkens sichtbar; weitere Balken fehlen ($V = 100x$).
- Fig. 3: Dictyides Skelett mit der Ausgestaltung eines Balkens, knapp nach dem Kreuzungspunkt dreier Achsen (im Bild unten und links oben sichtbar). Die beiden flankierenden Poren entstanden durch die Bildung von einfachen Synapticula ($V = 150x$).
- Fig. 4: Sehr massives lychnisches Skelett, aus dem Oberjura stammend; sehr gut sind die vier Balken mit den dazugehörigen Hohlräumen, die das typische Laternenbild hervorrufen, erkennbar ($V = 80x$).
- Fig. 5: Ebenfalls lychnisches Gitter mit der charakteristischen Oktaederform über dem Kreuzungspunkt der sechs Strahlen. Vereinzelt sind Balken auf der Unterseite durch die Fensterporen erkennbar ($V = 150x$).
- Fig. 6: Bruchstück von verschweißten Pinulhexactinen ($V = 100x$).
- Fig. 7: Vergrößerung des Pinularstrahles von Fig. 6, um nachzuweisen, daß es sich wirklich um ein Pinul handelt; gut erkennbar an den senkrecht zur Achse entwickelten dornartigen Fortsätzen, die dann immer dünner und zu blattartigen Gebilden, die sich achsenparallel anschmiegen, werden ($V = 250x$).
- Fig. 8: Deckgespinst mit darunterliegendem, örtlich durchscheinendem, am Rand oben erkennbarem regelmäßigen Gerüst ($V = 75x$).
- Fig. 9: Mehr oder minder unregelmäßig aufgebautes dictyides Gitter ($V = 120x$).

Mit Ausnahme von Taf. 13 und Taf. 14 stammen alle abgebildeten Poriferenskelettelemente aus einer einzigen Kirchsteinkalkprobe (Lias, oberes Hettangien).

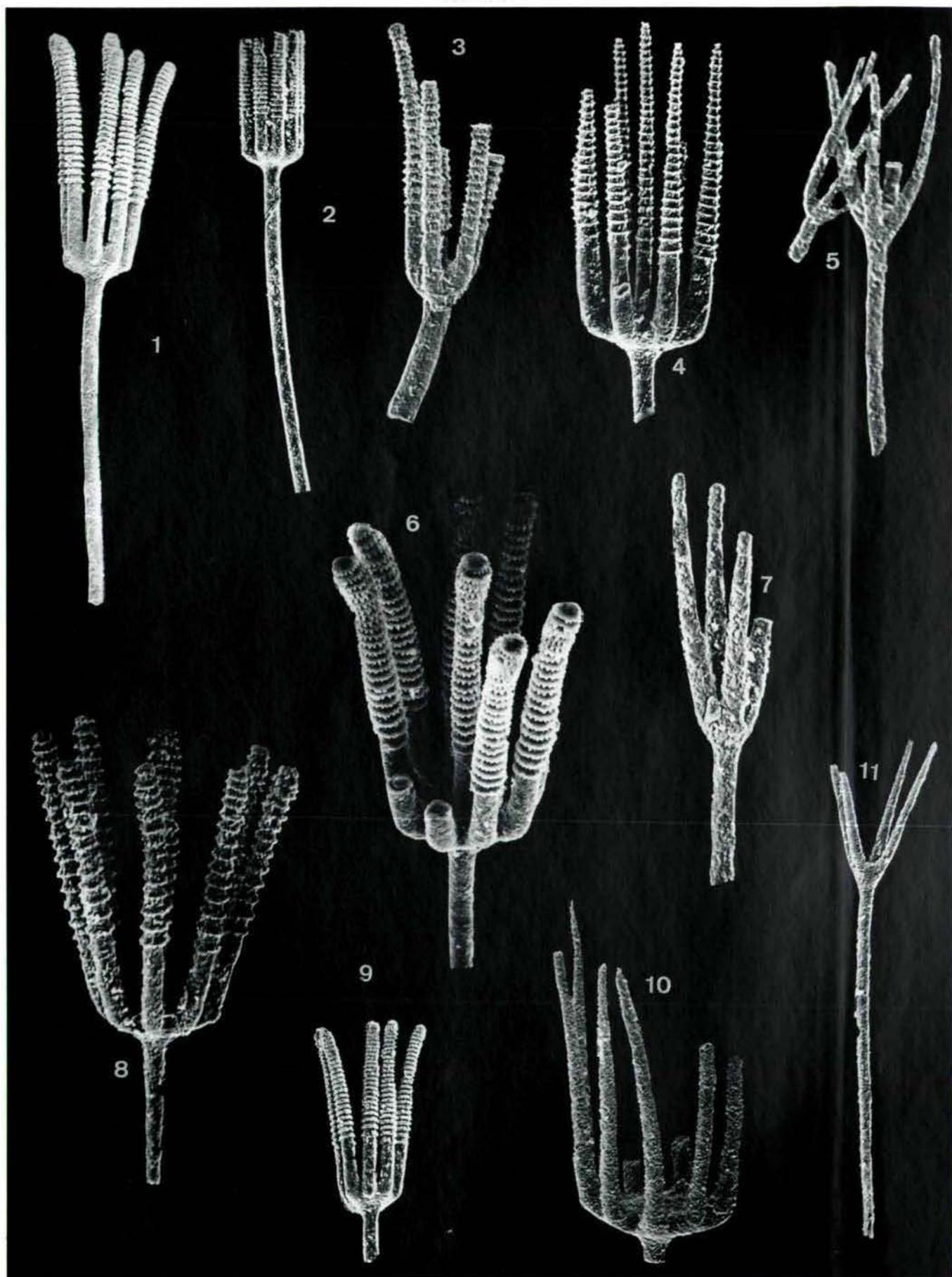
Tafel I



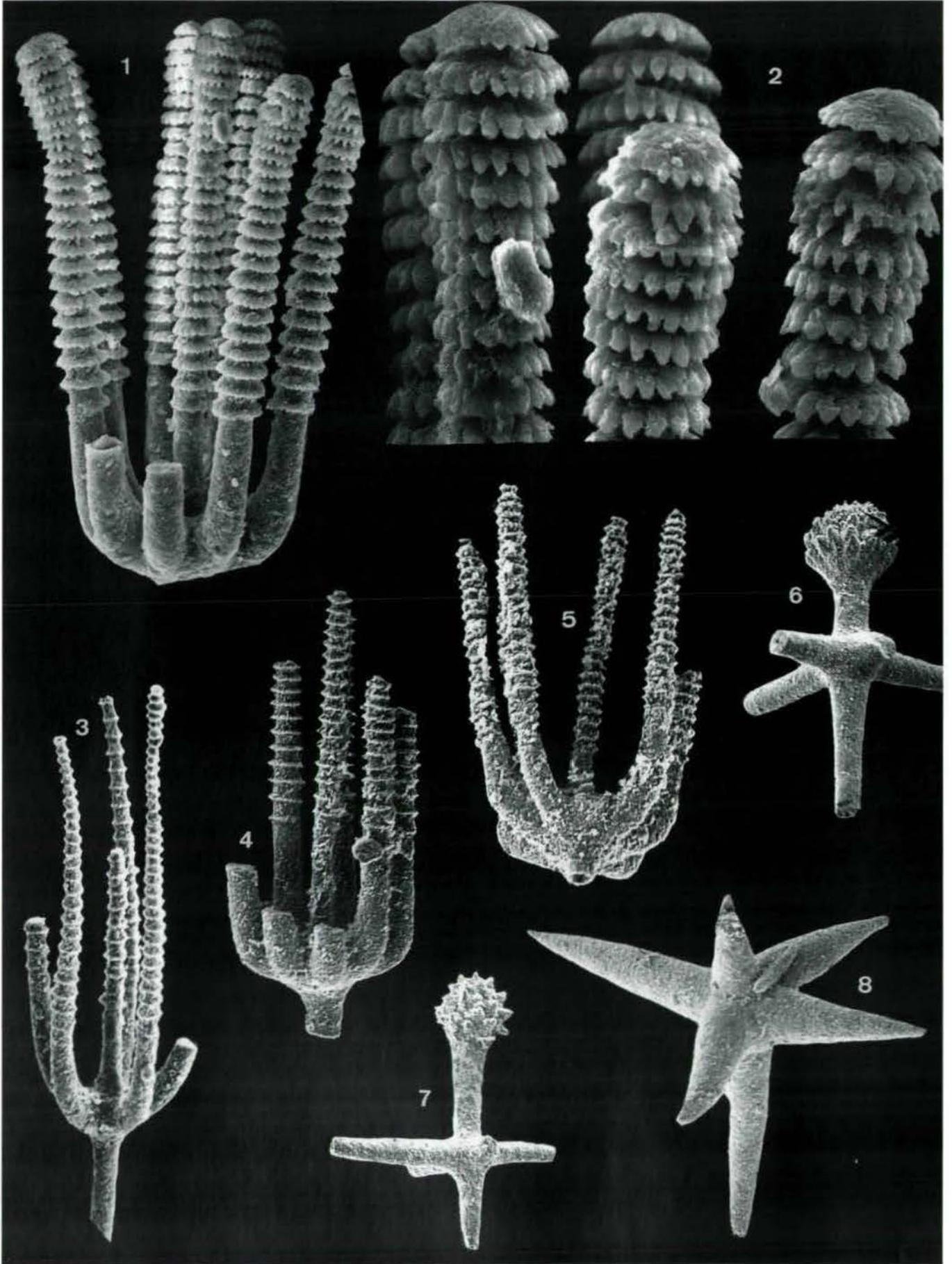
Tafel 2



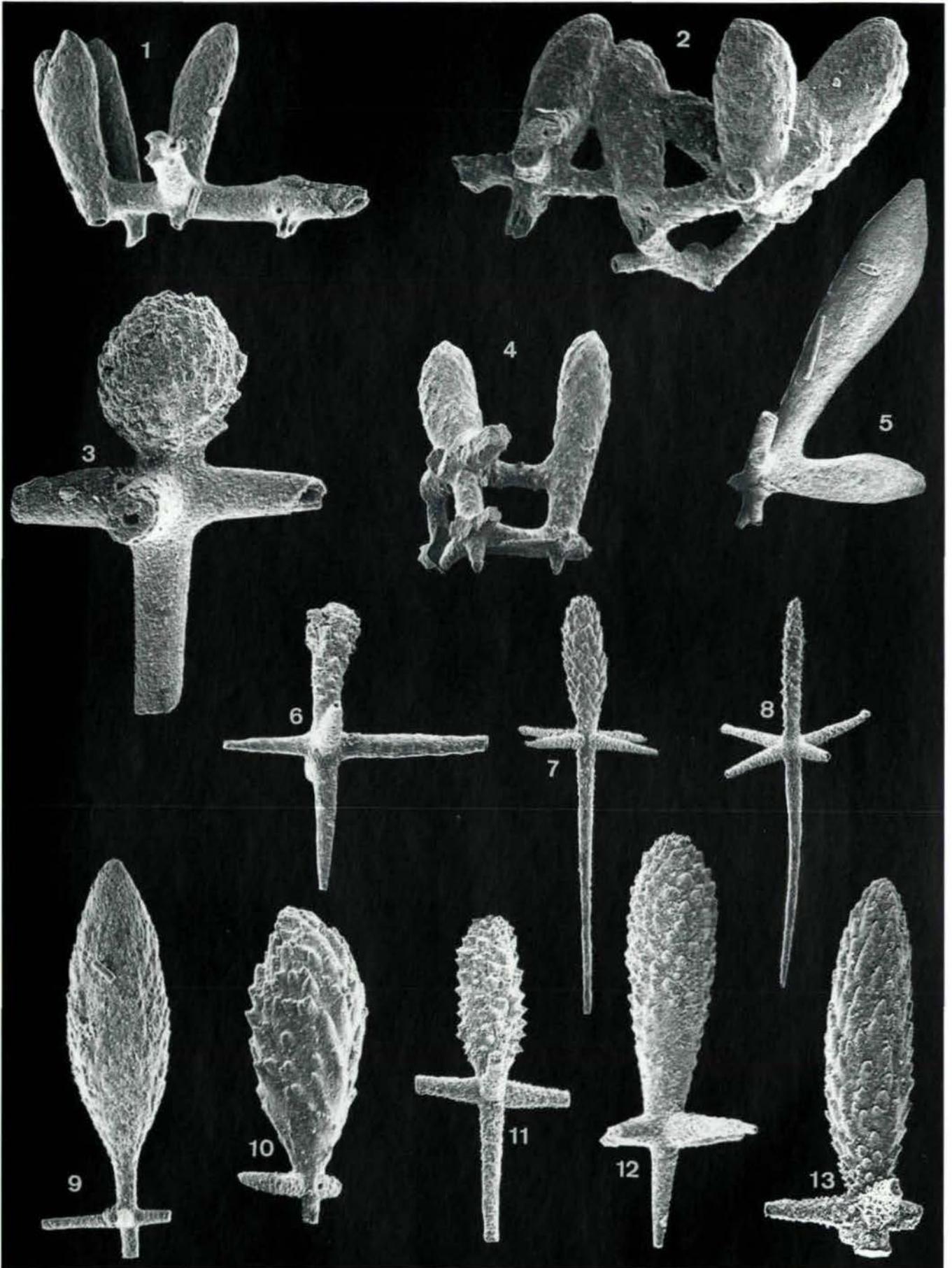
Tafel 3



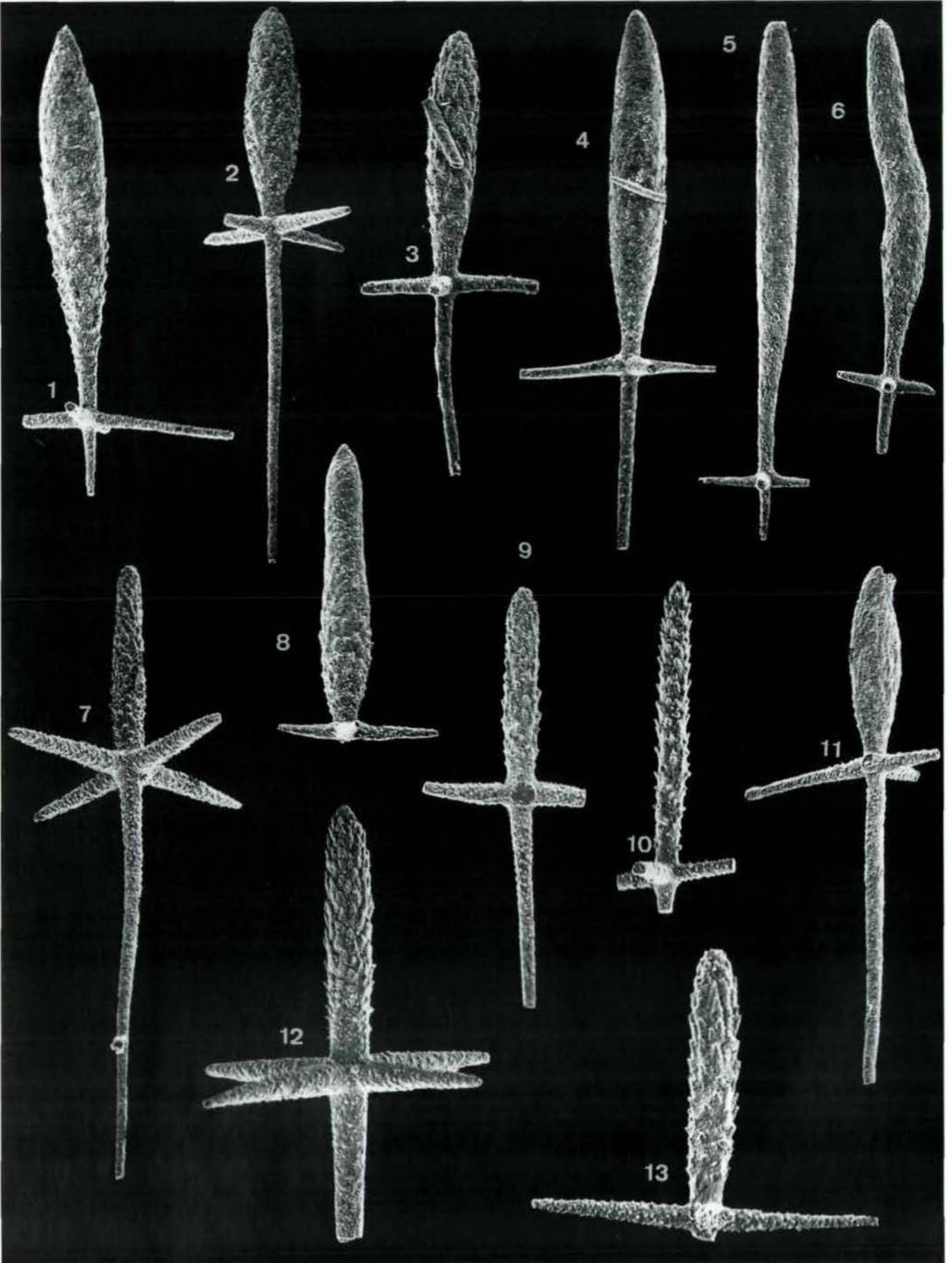
Tafel 4

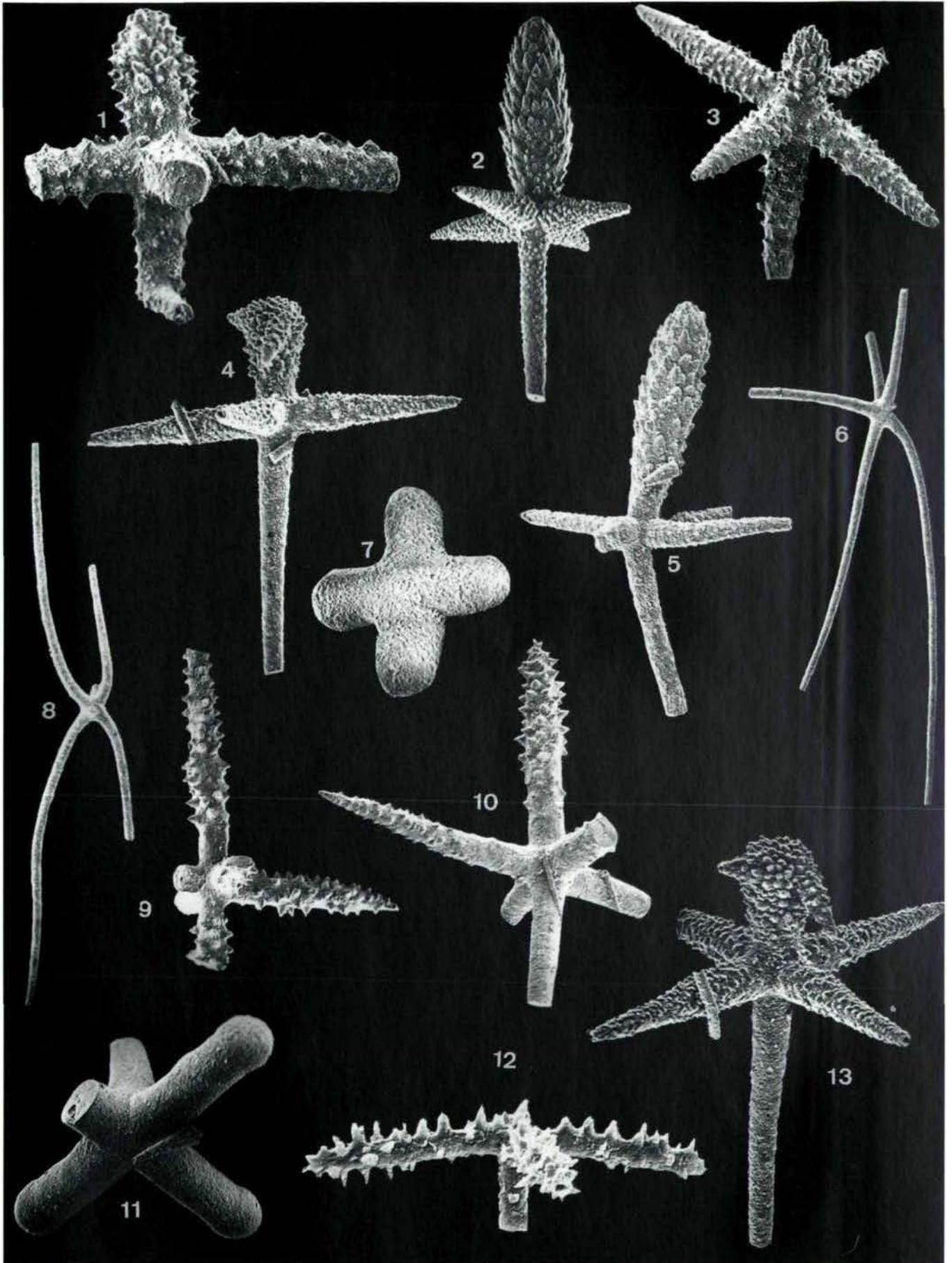


Tafel 5

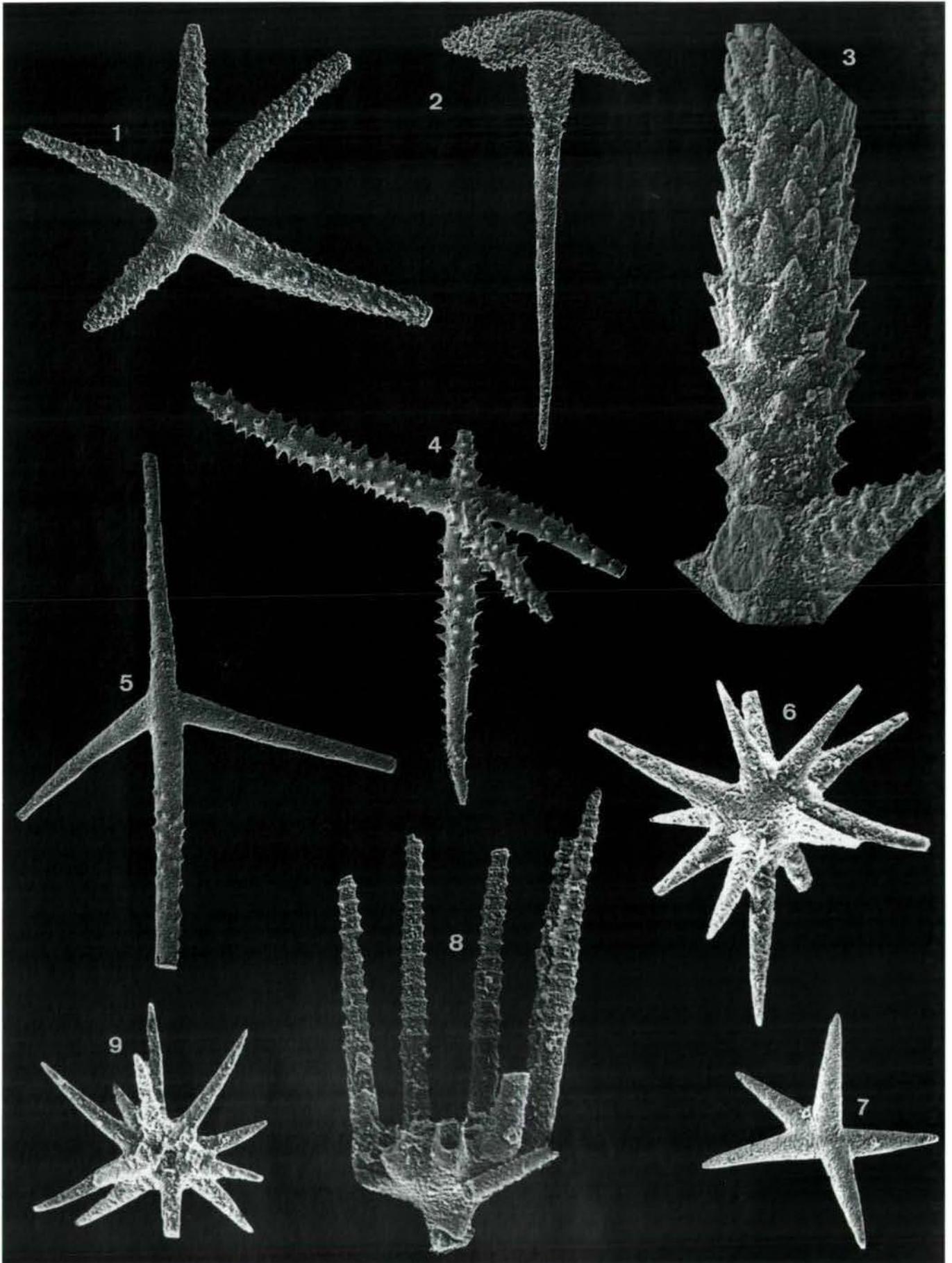


Tafel 6

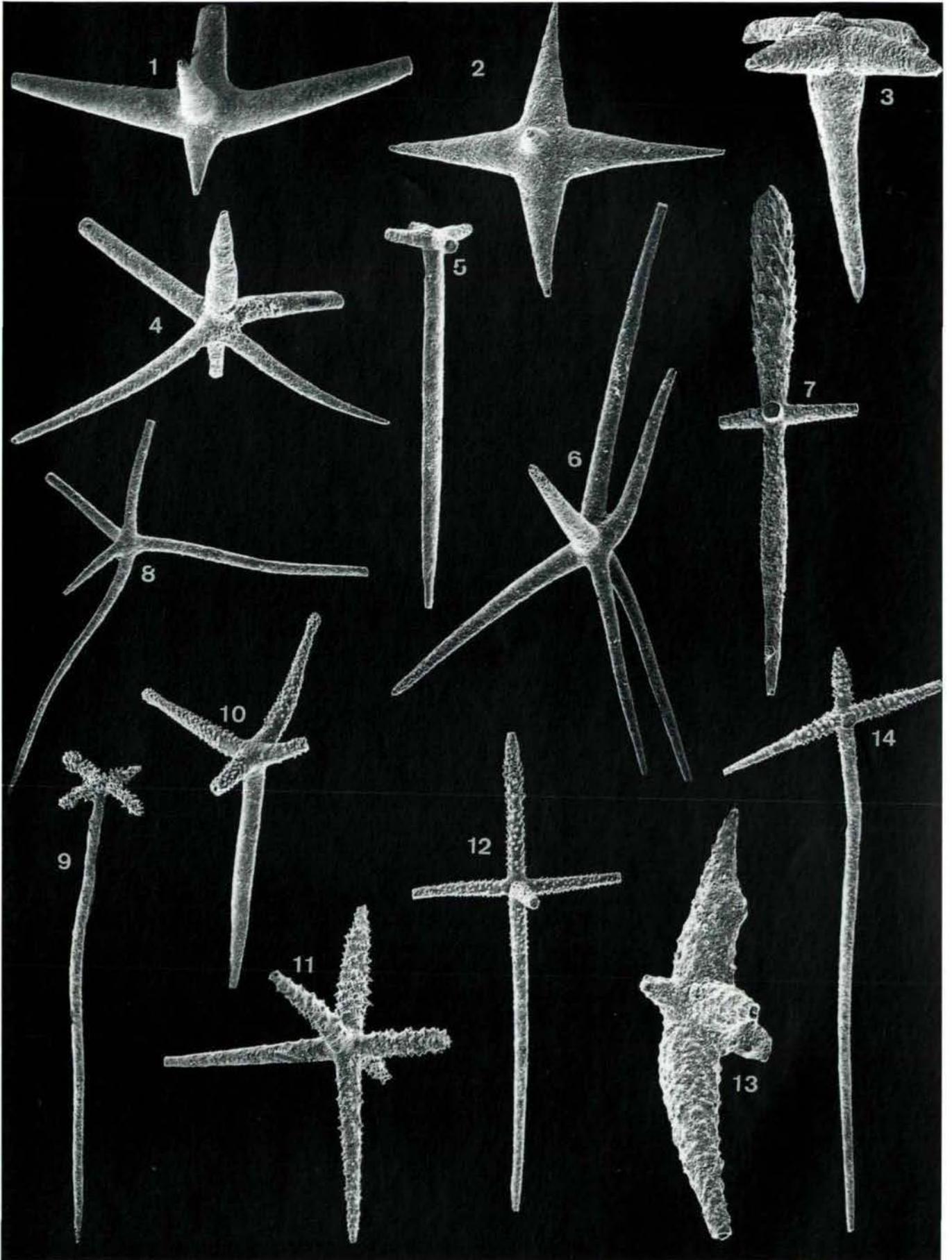




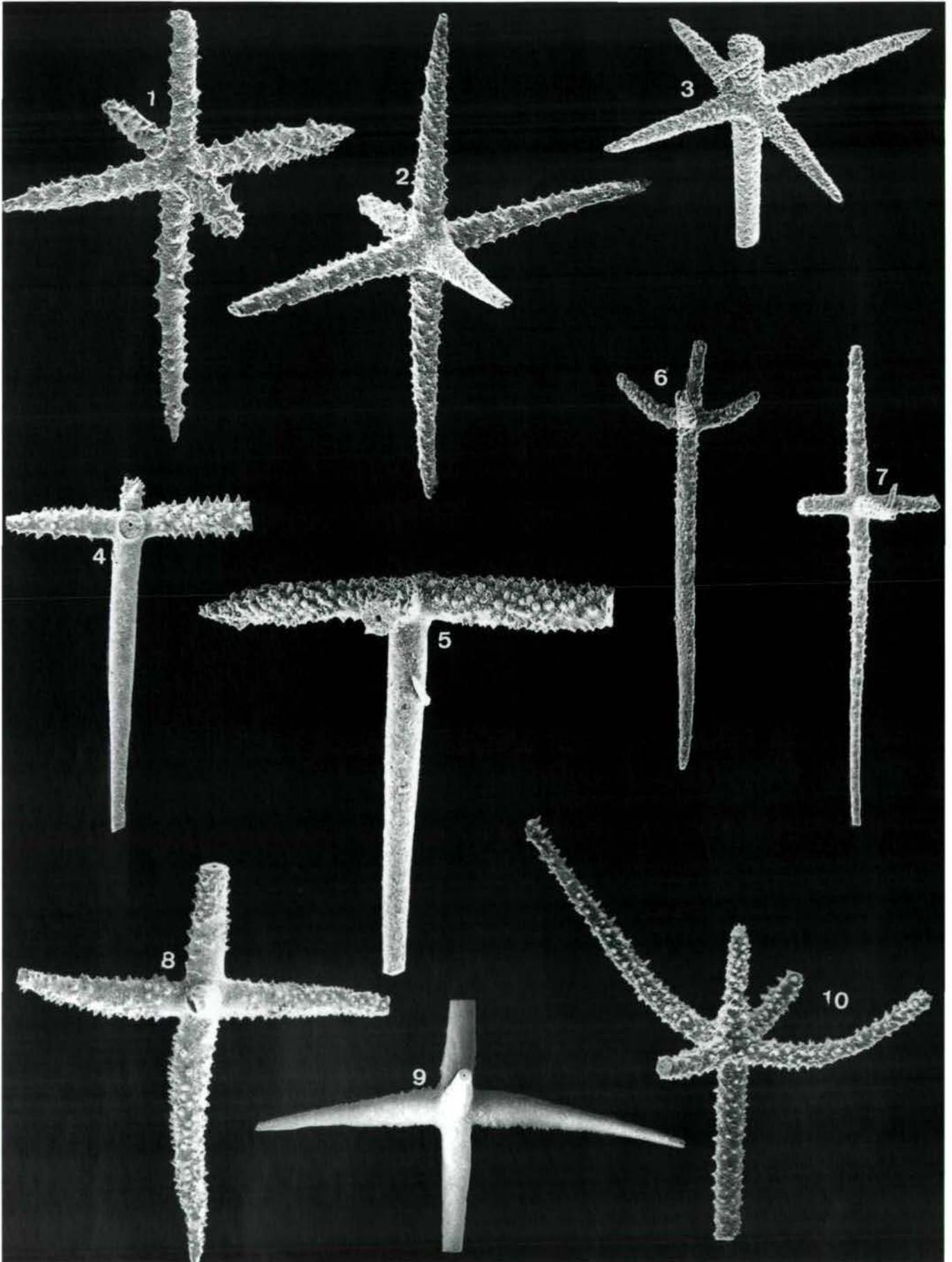
Tafel 8



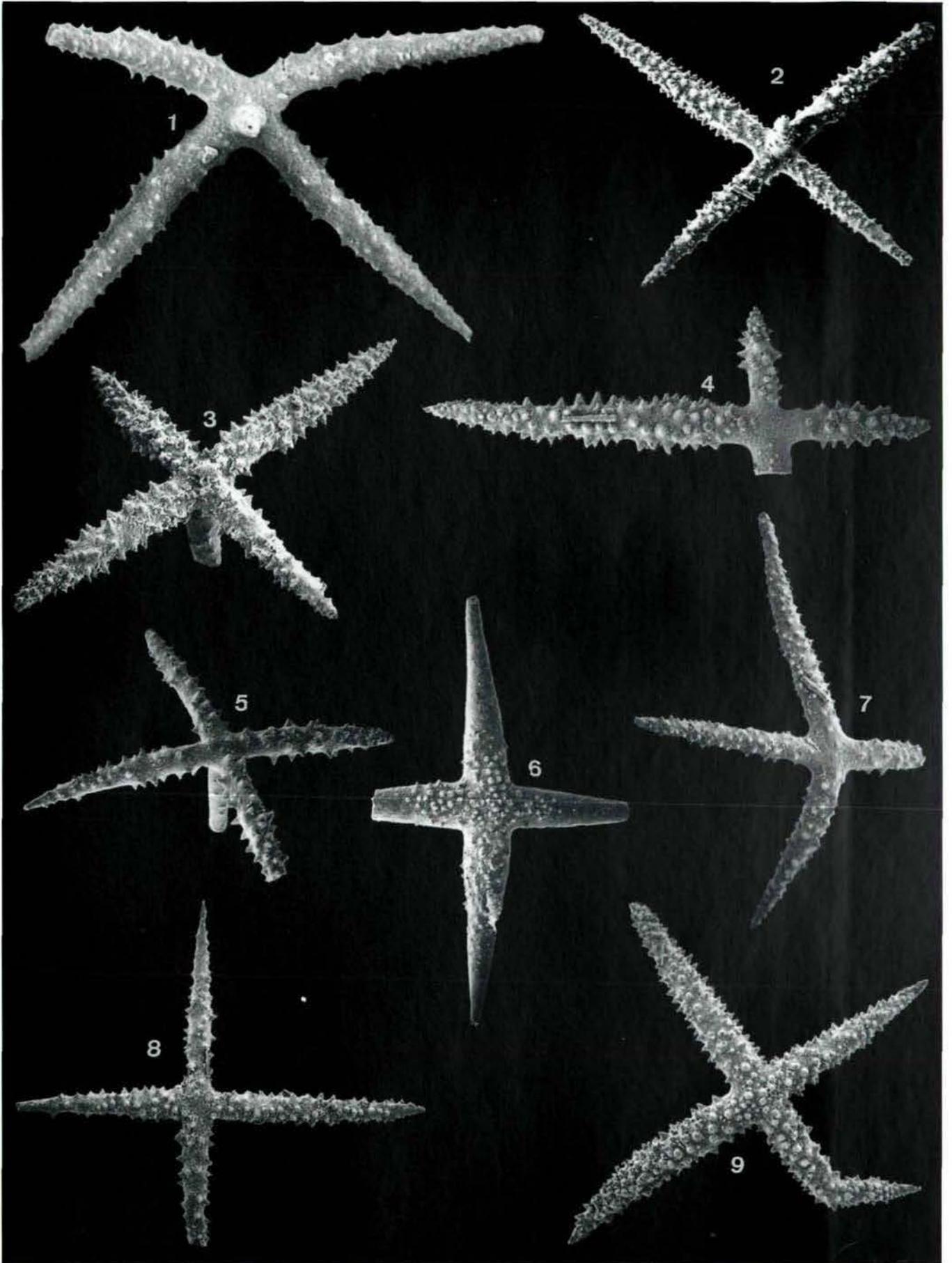
Tafel 9

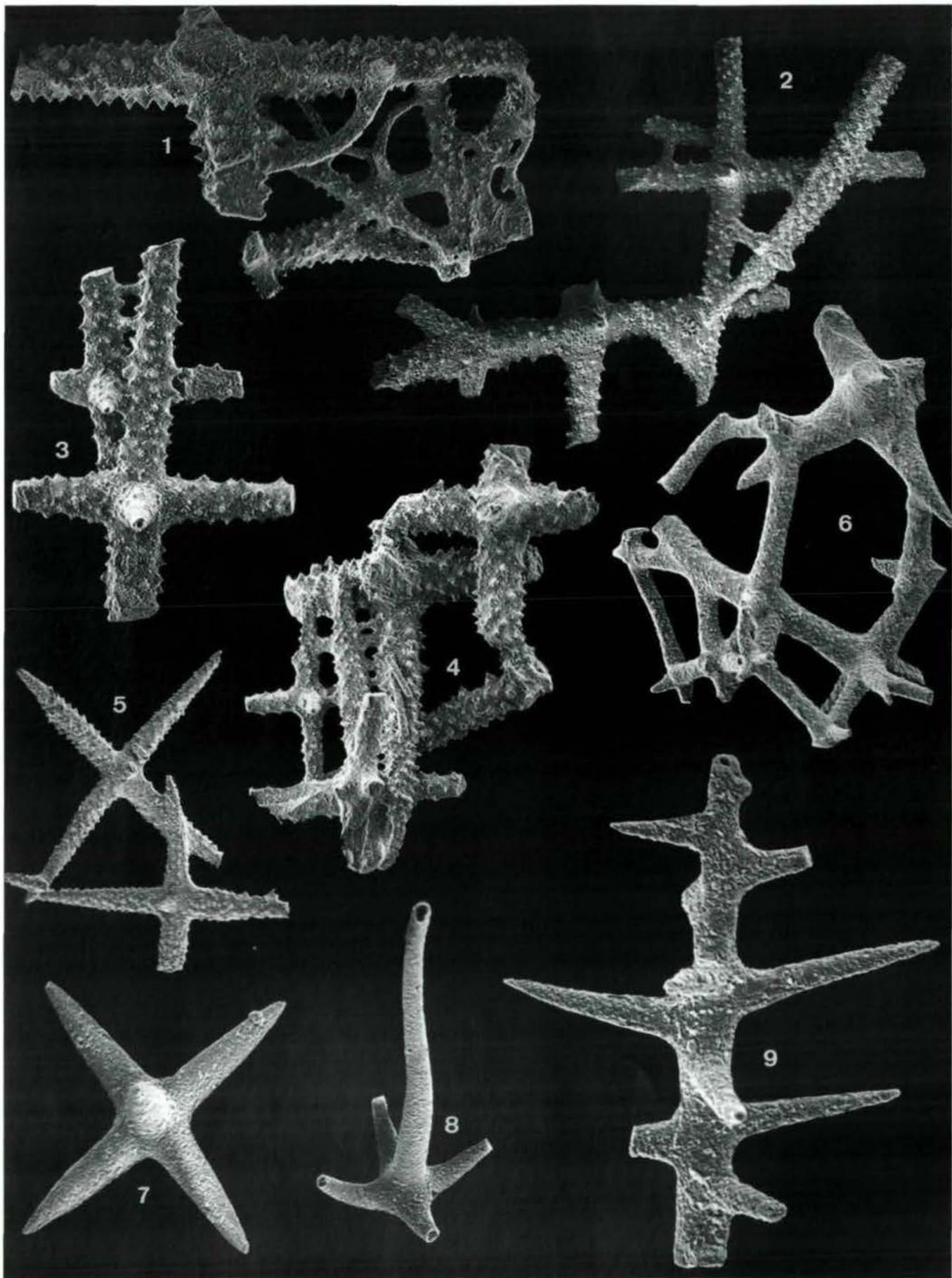


Tafel 10

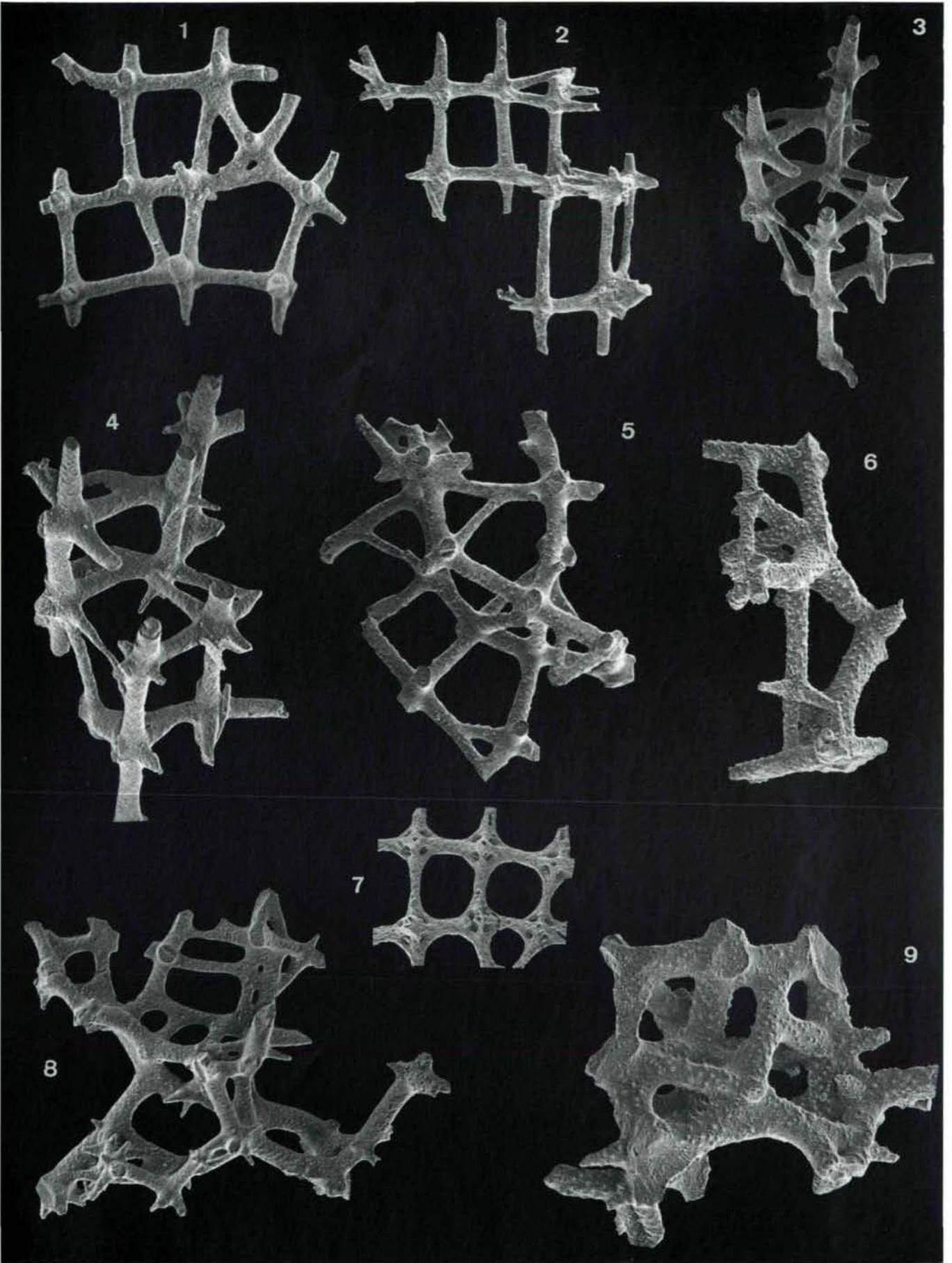


Tafel 11





Tafel 13



Tafel 14

