

# NEUE SPICULA AUS DEM KARBON UND PERM: KONSEQUENZEN FÜR DIE EVOLUTIONSÖKOLOGIE DER HEXACTINELLIDA (PORIFERA), STRATEGIEN IHRER GERÜSTBILDUNG IM SPÄTPALÄOZOIKUM UND FRÜHEN MESOZOIKUM

Dorte Mehl & Helfried Mostler

Mit 11 Abbildungen und 6 Fototafeln

## Zusammenfassung:

Neue hexactinellide Spicula aus Sedimenten des Karbons und des Perms, sowie devonische und triassische Proben, aus Polen und den Nördlichen Kalkalpen stammend, werden untersucht. Sie werden mit Nadelgerüsten mesozoischer und rezenter Hexactinellida verglichen. Im frühen Mesozoikum hat eine ökologische und damit einhergehende phylogenetische Reorganisation innerhalb der Hexactinellida stattgefunden. Sie offenbart sich in der fossilen Überlieferung vor allem durch die Radiation der Hexasterophora mit rigiden, diktyonalen Sklerengerüsten (Hexactinosa und später auch Lychniscosa). Entgegen einer verbreiteten Auffassung sind die diktyonalen Hexactinelliden nicht auf die Zeit ab der Obertrias beschränkt. Bereits in der frühen Mitteltrias können sie in großer Formenvielfalt nachgewiesen werden. Paläozoische Hexactinosa sind bisher aus dem Oberdevon bekannt. Wie Untersuchungen an Spicula karbonischer und permischer Schlämmpfropfen ergeben, finden sich im Jungpaläozoikum einige Strategien der Gerüstbildung, die später nicht mehr realisiert wurden: Bei den Stromatidiidae bestanden sie Skelette aus lagenweise angeordneten Pentastern mit netzartig verzweigten, miteinander verschmolzenen Paratangentialstrahlen. *Irpaspongia permica* n.gen. n.sp. verwirklichte als einzige Hexactinellide die ansonsten nur von den „Lithistida“ bekannte Gerüstbildung durch Zygoose. Unter Einbeziehung der durch Auflösen von Sedimenten gewonnenen isolierten Skleren kommt den Poriferen, außer ihrer Bedeutung als ökologische Anzeiger, auch als Leitfossilien ein gewisser Wert zu.

## Abstract:

New hexactinellid spicules from Carboniferous and Permian sediments are studied together with Devonian and Triassic material from Poland and from the Northern Calcareous Alps. The findings are compared with spicular frameworks of Mesozoic and Recent Hexactinellida, which have been re-examined during the Early Mesozoic, a reorganization took place within the Hexactinellida. Within the fossil record, this implicated a radiation of Hexasterophora with rigid skeletal frameworks (Hexactinosa and Lychniscosa). Against current opinions, the dictyid hexactinellids are not restricted to the time since Late Triassic, but they are found in great diversity also in early Middle Triassic sediments. So far, Paleozoic hexactinosans are known from the Late Devonian only. Studies of spicula from Carboniferous and Permian sediments show that various methods of creating skeletal frameworks found in the Late Paleozoic were later abandoned. The Stromatidiidae possessed skeletons, which consisted of layers of oxypentasters fused by their branching, reticulated paratangential rays. *Irpaspongia permica* n.g. n.sp. is the only hexactinellid sponge known to create skeletal frameworks by 'Zygoosis', a strategy otherwise is known from the 'Lithistida' only. Under consideration of isolated spicules, which can be washed out of sediments, the Porifera may be of some stratigraphic value, besides their significance as paleoecological indicators.

## 1. Einleitung und Problemstellung

In der Klassifikation und Systematik der rezenten und fossilen Schwämme spielen Form und Anordnung ihrer mineralisierten Stützelemente eine übergeordnete Rolle. Daran hat sich, trotz des in jüngster Zeit verbesserten Kenntnisstandes über die Weichkörperorganisation der Poriferen, kaum etwas geändert.

Die Untergliederung innerhalb der hexactinelliden Schwämme kann nach unterschiedlichen Kriterien erfolgen. Die heute noch gebräuchliche Systematik der rezenten Hexactinellida geht auf SCHULZE (1887, 1887a) zurück. Sie beruht im wesentlichen auf Form und Anordnung der Mikro- und Dermalsklaren. Demnach zerfällt das Monophyllum Hexactinellida in die Schwestergruppen Amphidiscophora und Hexasterophora.

Die paläontologische Erforschung konzentriert sich traditionell vor allem auf solche Hexactinellida, welche ein rigides Sklerenskelett (Diktyonalskelett) aufbauen. Diese sogenannten „Dictyonina“ wurden von ZITTEL (1877) den „Lyssakina“ gegenübergestellt. Bei letzteren sind die Prinzipalsklaren ganz oder zumindestens teilweise reduziert (und zwar zu Diactinen oder anderen Derivaten des Hexactins). Nach heutigen Kenntnissen sind die beiden Taxa ZITTELS nicht monophyletisch. Die Megasklaren liegen häufig lose im Weichkörper oder sie können sekundär mit Kieselsäure zu rigiden Skeletten verschweißt sein. Die Bezeichnungen diktyonal und lyssakin sind demnach lediglich im morphologischen Sinne zu verwenden. Es handelt sich bei den diktyonalen Formen, dem rezenten Befund zufolge, ausschließlich um Vertreter der Hexasterophora. Die Klassifikation dieser Kieselspongien erfolgt weitgehend anhand der Form und Anordnung der Prinzipalsklaren (Hexactine und Lychniske) innerhalb der rigiden Skelette. Dementsprechend gelangte SCHRAMMEN (1912) zur Untergliederung der mesozoischen und rezenten Vertreter in Hexactinosa und Lychniscosa.

Die Prinzipalnadeln der Diktyonalskelette sensu IJIMA (1927) sind ausnahmslos Sechs-

strahler (Triaxone). Im Idealfall entsteht aus diesen verschmolzenen Triaxonen ein reguläres kubisches Gitter. In den ontogenetisch jüngsten Bereichen des Diktyonalskeletts gelangen die neugebildeten Triaxone (Hexactine bzw. Lychniske) in eine regelmäßige kubische Anordnung. Sie werden durch eine kontinuierliche Anlagerung von Skelettopal in konzentrischen Lagen (sogenannten „Siphonen“, SCHULZE, 1904) miteinander verlötet. Diese Anlagerung findet zu Lebzeiten der Schwämme kontinuierlich statt und kann als kieseliges Basalskelett bezeichnet werden, analog der Bildung sekundärer kalkiger Basalskelette bei den „Sclerospongia“. Sowohl bei der diktyonalen als auch lyssakinen Skelettorganisation sind Synapticulae (= Materialbrücken) zusätzliche Bauelemente, die zu einer Verstärkung der Skelette führen und gleichzeitig aufgrund deren unregelmäßigen Ausbildung den Skelettbau verkomplizieren. Moderne „Diktyonalskelette“ (Mesozoikum bis Rezent) werden in verschiedene Organisationstypen eingeteilt.

Dreieckige Maschen und polyactine Kreuzungsknoten (mit mehr als sechs Strahlen) sind häufig. Sie entstehen dadurch, daß sich die distalen Strahlenden benachbarter Hexactine mit den Kreuzungsknoten vereinigen.

Die Hexactinosa, obwohl erst ab dem Mesozoikum bedeutsam, lassen sich wahrscheinlich bis in das ausgehende Altpaläozoikum zurückverfolgen (vgl. 3.2.1.). Über den Ursprung der Hexactinosa innerhalb der frühpaläozoischen Hexasterophora herrschen zur Zeit keine klaren Vorstellungen. Es dürfte jedoch als gesichert gelten, daß ihre Stammform nicht – wie früher angenommen – innerhalb der Protospongiidae zu suchen sei (vgl. MOSTLER, 1986; MEHL, 1991).

In der vorliegenden Studie wollen die Autoren auf die während der Erdgeschichte verwirklichten Bauprinzipien der Sklerenskelette, insbesondere der Diktyonalskelette, eingehen. Es soll versucht werden, die Frage ihrer phylogenetischen Entstehung und stratigraphischen Entfaltung auszuleuchten. Des weiteren werden neue Skelettypen aus dem Jungpaläozoikum vorgestellt und diskutiert.

## 1.1. Material und Methoden

Ein neuer, vollkörperlich erhaltener Schwamm aus dem Oberdevon des Heiligen-Kreuz-Gebirges (Polen) wurde in die Studie mit einbezogen. Skelettbruchstücke und isolierte Spicula aus Schlammproben verschiedener Lokalitäten wurden wie folgt untersucht: Unterkarbon von Irland und Vorural; Perm von Texas; Mitteltrias (Anis, Ladin) der Nördlichen Kalkalpen und der Südalpen. Am American National Museum of National History, Smithsonian Institution, hat einer der Autoren (D.M.) Typusmaterial neu untersucht. Einige dieser Ergebnisse werden hier zu Vergleichszwecken herangezogen.

Die Sedimentproben wurden mit chemisch reiner Essigsäure (60%), im Verhältnis 1:3 mit Wasser verdünnt, aufgelöst. Skelettproben rezenter Schwämme wurden getrocknet und in heißer H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-Lösung (ca. 10%) vom Weichkörper befreit. Alle Proben wurden mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht.

## 2. Verdickte periphere Lagen, Diktyonalkanäle und Skelettarchitektur

Diktyonalgerüste bei den Hexactinosa und Lychniscosa zeigen in ihren äußeren und inneren Randbereichen häufig abweichende Ausbildungen, insbesondere in Form von sekundären Verdickungen und/oder stark unregelmäßigem Maschenbau. Die charakteristischen Ausbildungen einer solchen **Diktyonalcortex** (cf. REID, 1964) sind in der Regel gattungsspezifisch und lassen sich, insbesondere bei mesozoischen Hexactinelliden (bei denen derartige Cortexbildungen besonders ausgeprägt waren), als Bestimmungsmerkmale heranziehen. Cortextlagen nehmen in den basalen Teilen des Schwammkörpers an Dichte zu und gehören somit zum kieseligen Basalskelett, das zeitlebens des Schwammes an Masse zulegt. Spezialisierte äußere Diktyonalbereiche werden Dermallagen und solche der inneren, zum Paragaster des Schwammes zeigende Oberfläche Gastrallagen genannt. Diese Be-

zeichnungen sind als rein räumlich-morphologische Angaben zu verstehen; über die Strömungsrichtungen der Wasserbewegung innerhalb des Schwammes geben sie keine Auskunft (der Wasserstrom hängt von der Lage und Orientierung der Geißelkammern ab, diese sind jedoch nur von wenigen Hexactinellidenarten bekannt).

Im einfachsten und häufigsten Fall findet eine Verdickung und Ausbreitung insbesondere der Paratangentialstrahlen der peripheren Diktyonalhexactine statt. Diese kann so ausgeprägt sein, daß die äußersten Hexactine bzw. Lychnischen zur Unkenntlichkeit verändert werden (Fig. 1). Häufig sind die Distalstrahlen der letzten Hexactinenschicht bis hin zum völligen Fehlen reduziert. Die äußeren Paratangentialstrahlen erscheinen dann im Extremfall als Kreuze innerhalb einer dichten „Kieselhaut“ (z.B. bei der oberjurassische *Cypellia*). Solche äußere Lagen wurden in der Literatur immer als „Stauractine“ angesprochen. Da diese Spicula stets mit den Proximalstrahlen fest im Diktyonalgerüst verankert sind, handelt es sich in Wirklichkeit jedoch um Pentactine, die zum rigiden Prinzipalskelett gehören. Echte stauractine Dermalia, welche in das kieselige Basalskelett mit einbezogen wurden und somit nach dem Verwesen des Weichkörpers *in situ* erhalten blieben, sind den Autoren nur im Falle der jurassischen *Cribrospongia* bekannt (Fig. 2). Zusätzlich zur einfachen Diktyonalcortex kann eine äußere Kapsel aus mehr oder weniger dicht verwobenen Kieselsträngen ausgebildet sein (z.B. *Neoaulocystis*, Oberkreide – Rezent; *Fieldingia*, Rezent).

Hexactinellide Diktyonalskelette bestehen im Idealfall aus regelmäßigen Maschen von strenger kubischer Symmetrie (farreoider Typ cf. REID, 1964). Häufig jedoch verlaufen die Diktyonalstränge unregelmäßig zu den Körperoberflächen hin abbiegend (euretoider Typ), und das Gerüst kann zusätzlich von Kanälen durchsetzt sein (aulocalycoider Typ). Durch solche Kanalsysteme kann das Diktyonalgerüst zu einem System einschichtiger Zwischenlagen aus abgewandelten Hexactinen, deren sechs Strahlen alle in einer Ebene liegen, modifiziert sein (wie beim *Aphrocallistes*, Oberkreide – Rezent;

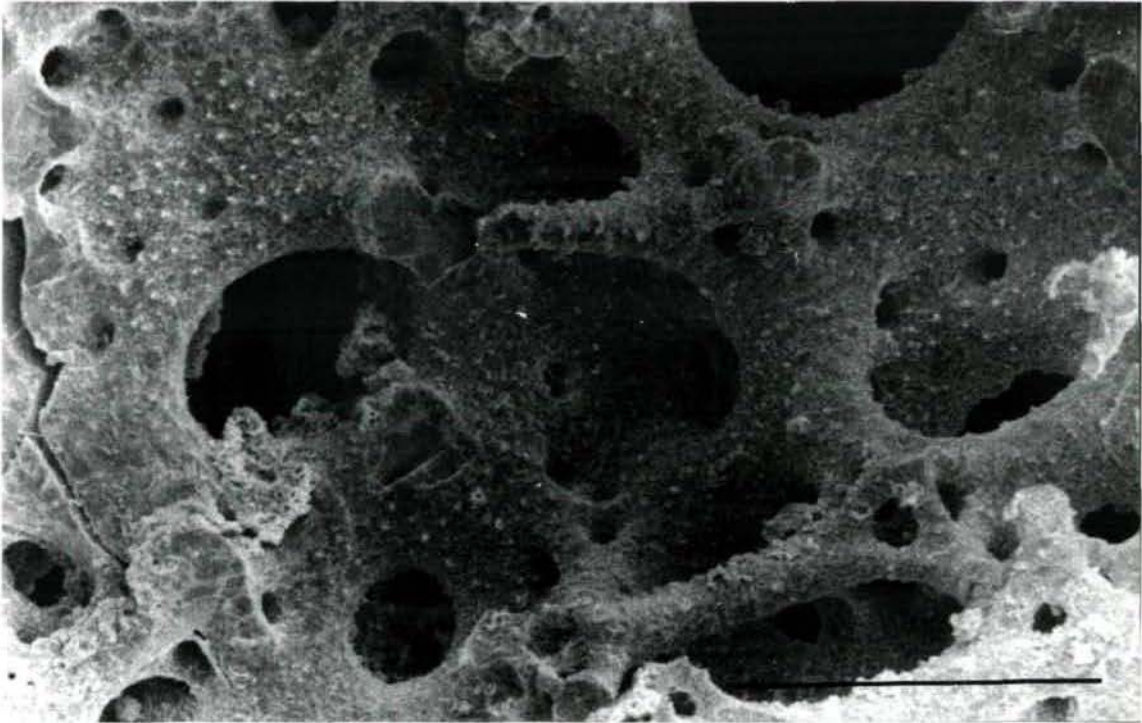


Fig. 1: *Camerospongia* sp.; Campan; äußere Diktyonalcortex aus modifizierten Lychnisken bestehend.

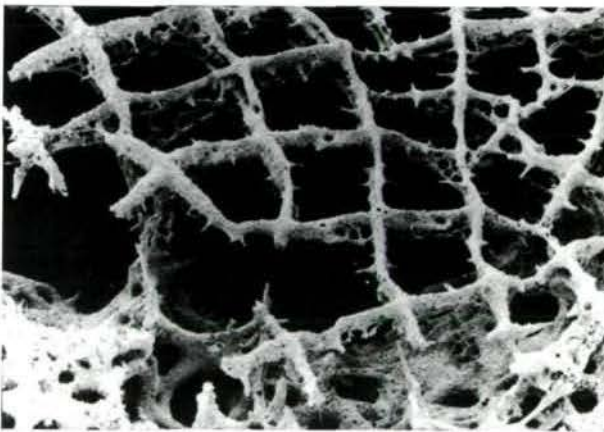


Fig. 2: *Cribrospongia reticulata* (GOLDFUSS); äußere Deckschicht aus verlöteten stauractinen Dermalsklern.

Fig. 3). Diktyonalkanäle münden an den Oberflächen der Wandaußen- bzw. Innenseite in Poren, deren Form, Größe und Anordnung für einzelne Taxa charakteristisch sind. Kanäle und Poren des Diktyonalskeletts haben in der paläontologischen Literatur Namen erhalten: Zum Paragaster hin sich öffnende Poren werden beispielsweise Postiken genannt (SCHRAMMEN,

1912); für die an der Außenseite des Schwammkörpers mündende Poren ist z. Zt. leider die Bezeichnung „Ostien“ gebräuchlich. Die Verwendung des Wortes in diesem Sinne ist insofern irreführend, da sich in der zoologischen Literatur die Bezeichnung Ostien eindeutig auf die in der Dermalmembrane bzw. im Pinacoderm befindlichen Einströmporen von ca. 10 bis maximal 50  $\mu\text{m}$  Größe bezieht (SIMPSON, 1984; u.a.). Ostien dürften in der fossilen Überlieferung kaum nachweisbar sein. Die funktionelle Bedeutung der etwa 0,5–10,0 mm großen äußeren Öffnungen, welche an den Diktyonalskeletten vor allem mesozoischer Hexactinellida häufig beobachtet werden, ist nicht gesichert. Möglicherweise könnte es sich jedoch um das genaue Gegenteil von Ostien, nämlich sekundäre Oscula, also Ausströmöffnungen, handeln. Solange im konkreten Fall über die Richtungen des Wasserstromes innerhalb des Schwammkörpers nichts Genaues bekannt ist, sollte für Kanalöffnungen an der Aussenseite des Diktyonalskeletts nur die funktionsneutrale Bezeichnung Außenporen verwendet werden.

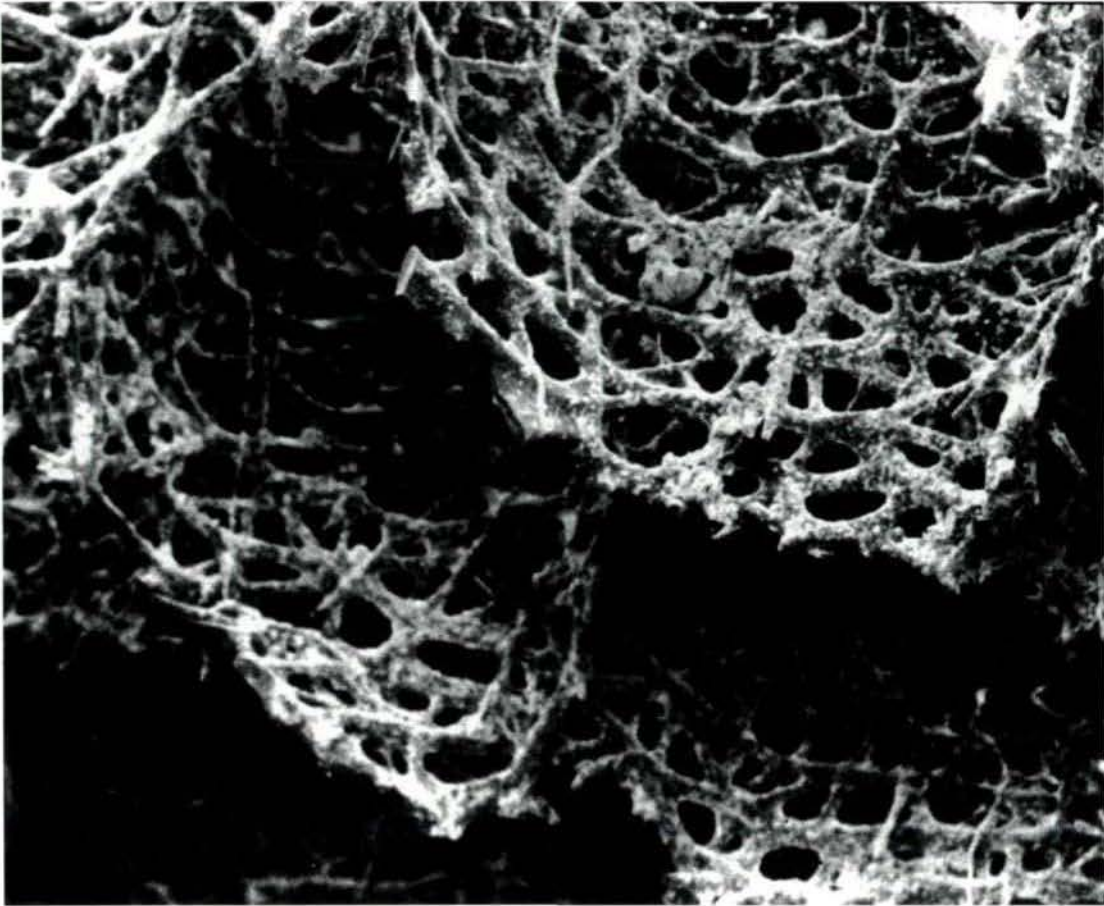
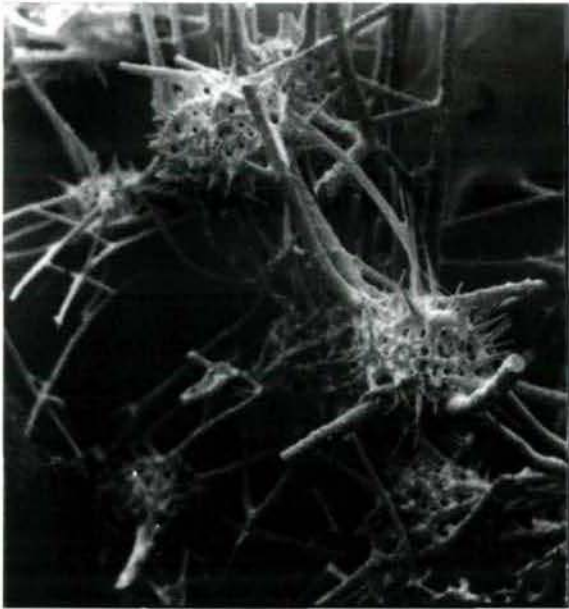


Fig. 3: *Aphrocallistes* sp.; Rezent; Diktyonalskelett mit durchgehenden Kanälen. Die Hexactine sind bis zur Unkenntlichkeit modifiziert (z.T. mit allen sechs Strahlen in einer Ebene).

Bei der rezenten *Fieldingia* besteht das (ursprünglich hexactinose) Prinzipalskelett aus ca. 1 mm großen, anscheinend hohlen „Knospen“, die völlig in unregelmäßiger Anordnung von Diktyonalsträngen verbunden sind (Fig. 4). Daß es sich hierbei tatsächlich um ein modifiziertes Diktyonalskelett handelt, das ursprünglich aus verschmolzenen Parenchymalhexactinen bestanden hat, läßt sich nur *a posteriori* aus der Tatsache erkennen, daß *Fieldingia* im Besitz von Scopulen ist und sich somit eindeutig als Teil des Monophylums Sceptrulophora (MEHL, 1992) innerhalb der Hexactinosa ausweist. In solchen Fällen ist es sehr schwierig, zwischen derart abgewandelten Diktyonalgerüsten und rigiden lyssakinen Skeletten aus verschmolzenen Diactinen zu unterscheiden (wie sie z.B. bei den rezenten Lyssakinen *Euplectella* und *Eury-*

*plegma* auftreten, Fig. 5). Dasselbe trifft für die untertriassische lyssakine Art *Cypellospongia fimbriaris* RIGBY & GOSNEY, 1983, sowie für ähnliche Arten aus dem polnischen Muschelkalk: *Hexactinoderma trammeri* und *Silesiaspongia rimosa* PISERA & BODZIOCH, 1991, zu.

Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, daß auch völlig nicht-rigide lyssakine Hexasterophora diktyonale Juvenilstadien aufweisen können. Solche diktyonale Brutknospen wurden erstmalig beim *Rhabdocalyptus mirabilis* beobachtet (SCHULZE, 1899): sie sind mittlerweile auch bei anderen rezenten Vertretern der Rossellidae dokumentiert (Fig. 6), aber aus der fossilen Überlieferung wurden sie noch nicht überzeugend nachgewiesen, auch ihre Funktion ist noch gänzlich unbekannt. Ob es sich bei den etwa



4a



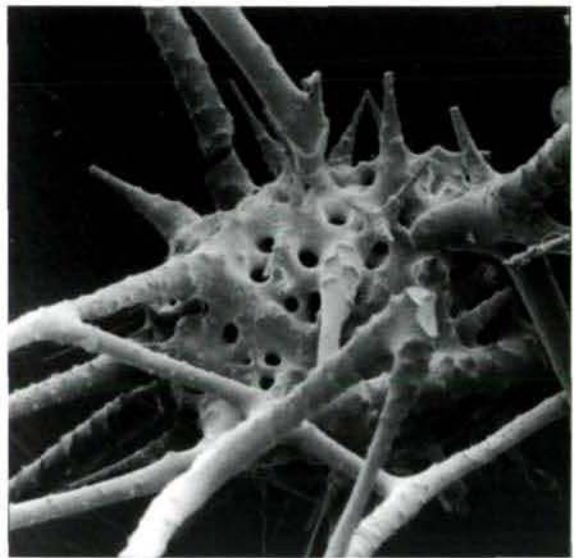
4b

**Fig. 4:** *Fieldingia lagettoïdes* KENT (British Museum Nat. Hist., Inv.-Nr. 98:12:19:8); irreguläres Sklerengerüst mit diktyonalem Knoten von noch unbekannter funktionaler Bedeutung.

300 µm großen sphärischen Kieselkörpern mit Gerüst-ähnlichem Internbau, die BENGTSOHN (1986) aus dem Oberkambrium dokumentierte, wirklich um rigide Jungknospen der Hexactinellida handelt, bleibt noch zu prüfen.

### 3. Diktyonalskelette: verschiedene Strategien

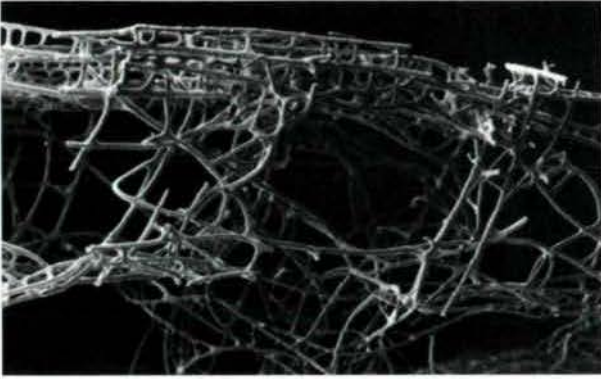
Während des Jungpaläozoikums versuchten eine Reihe von hexactinelliden Schwämmen, rigide Skelette aufzubauen. Hierzu wurden verschiedene Strategien angewandt. Zum einen wurde versucht, durch eine vielmalige Aufspaltung der vier in einer Ebene liegenden Strahlen eines Pentactins breitflächige Gitterplatten zu bilden. Der fünfte Strahl als vertikales Element fungierte als Verbindungsstrahl zu den darunter liegenden Gitterplatten, wodurch die Schwämme einen Lagenbau entwickelten, der durch einzelne Stützpfeiler getragen wird. Schwämme mit für Hexactinellida derartig ungewöhnlichem Bau werden zu den Stromatidiidae (FINKS, 1960) gestellt.



4c

Eine völlig andere Architektur verfolgt die Gattung *Irpaspongia*, indem sie die Strahlenenden der Hexactine zu Zygomen umbilden, ein Bauprinzip, wie es bisher nur die Lithistida (Demospongiae) erfolgreich angewandt haben.

Schließlich eine dritte Bauform, die regelmäßig angeordnete Hexactine zu einem kubischen Gitter verschweißen. Dieser Bauplan, hat sich, wie Untersuchungen an mesozoischen



**Fig. 5:** *Euryplegma auriculare* SCHULZE (Humboldt-Museum Berlin, Inv.-Nr. 5585); lyssakines rigides Skelett aus zu Diactinen reduzierten Triaxonen, durch Querelemente (Synapticulae) verbunden.

Hexactinelliden ergaben, bis heute fortgesetzt. Es handelt sich um die schon im Oberdevon entstandene, im Jungpaläozoikum jedoch noch nicht nachgewiesene Gruppe der Hexactinosa (Kap. 3.2.1).

Das Jungpaläozoikum ist für eine Reihe von hexactinelliden Schwämmen eine Zeit der

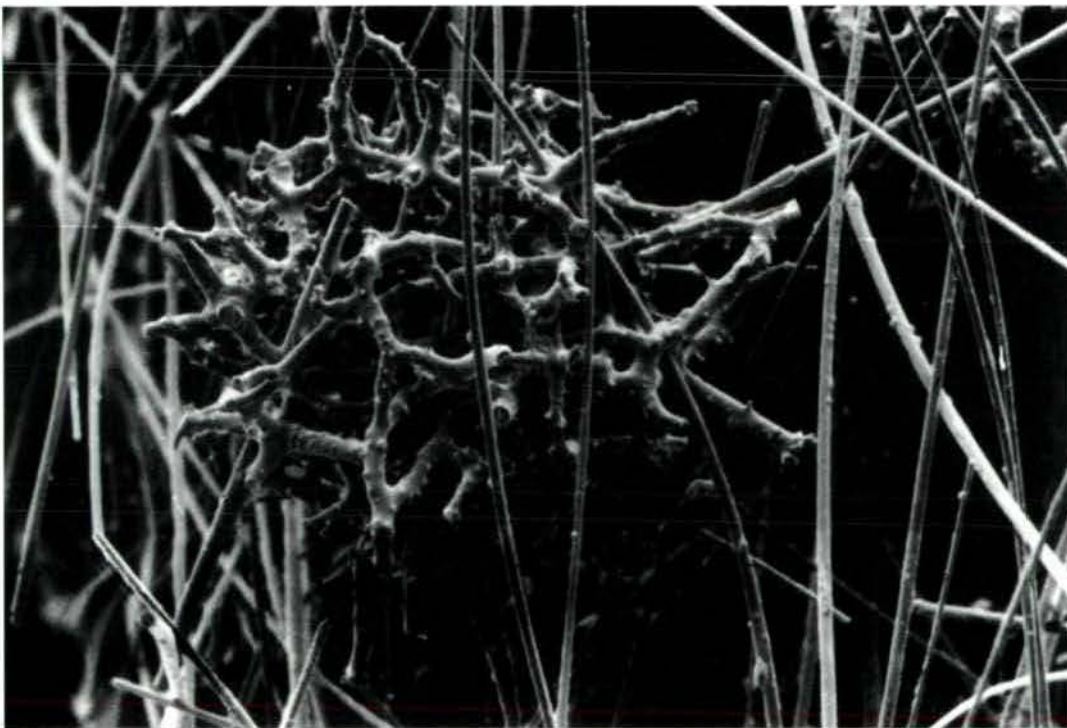
Experimentierfreudigkeit, in der verschiedene Baupläne zur Bildung eines rigiden Skeletts verwirklicht wurden, die sich aber für einen stabilen Bau eines rigiden Skeletts in den meisten Fällen nicht durchgesetzt haben.

### 3.1. Oxyhexaster-Derivate

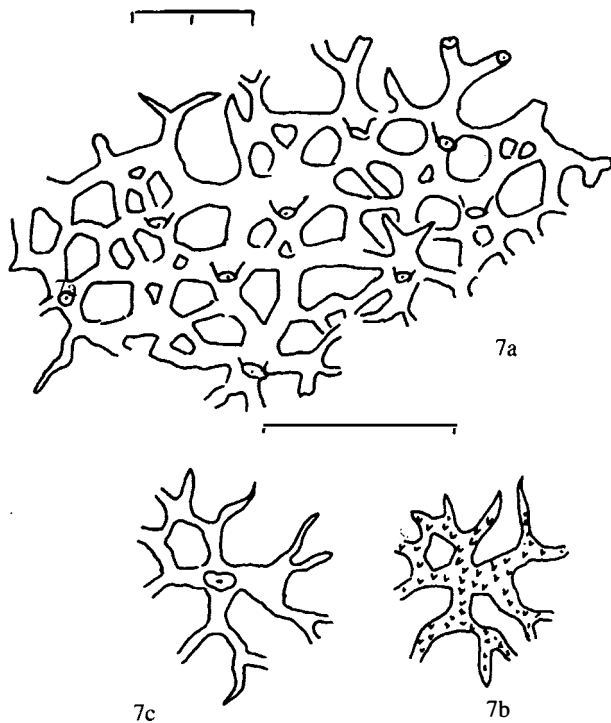
#### 3.1.1. Stromatidiidae FINKS 1960

Nach FINKS (1960) handelt es sich um hexactinellide Schwämme, deren Skelett aus Lagen von pentactinen, mit dichotom verzweigten Strahlen besteht, die innerhalb einer Lage zu einem kontinuierlichen Netz verschweißt sind. Die Familie ist bisher nur durch eine Gattung vertreten, und zwar durch *Stromatidium* GIRTY, ein Schwamm mit hemisphärischem Aufbau, der durch die hochgewölbte Übereinanderfolge von Sklerenlagen, über vereinzelte Vertikalelemente verbunden, verursacht wird.

*Stromatidium typicale* GIRTY (1909) wurde folgendermaßen beschrieben: dichotom,



**Fig. 6:** *Staurocalypus glaber* IJIMA (British Museum Nat. Hist., Inv.-Nr. 12.11.92); rigide Brutknospe an einigen Skleren des Mutterschwammes festgewachsen.



**Fig. 7:** *Stomatidium typicale* GIRTY, 1909 (National Museum of Natural History (Smithsonian Inst.), USNM 118134) mit dichotom verzweigten, z.T. verschmolzenen Paratangentialstrahlen.

7a: Teilanschnitt vom Holotypus  
 7b: Pentactin von oben, stark bedornt  
 7c: Pentactin von unten (glatt)  
 Pfeile = abgebrochene Proximalstrahlen.

nicht rechtwinklige Verzweigung von tangentialen Strahlen, die ein nicht quadratisches Gitter bilden. Die distale Oberfläche jedes tangentialen Strahls und der gesamte proximale Strahl weisen eine zarte Bedornung auf. Die Dornen selbst sind manchmal bifurcat entwickelt.

FINKS (1960: 137) bildet ein Sklerenbruchstück von *St. typicale* GIRTY ab. Einer der Autoren (D.M.) hat am Smithsonian Institute in Washington den Holotypus von *St. typicale* studiert und Ausschnitte davon gezeichnet (vgl. Fig. 7a und b). Zweifelsohne ist das Grundbauelement ein Oxyptentaster (Taf. 2, Fig. 1 und 3). Es sind alle fünf Strahlen des Pentactins bifurcat. Selbst isolierte junge Skleren zeigen schon die komplette Bauform eines Oxyptentasters (Taf. 1, Fig. 8; Taf. 3, Fig. 2). Die Bedornung ist an der Oberseite der vier in einer Ebene liegenden

Strahlen (Paratangentialstrahlen) sehr dicht. Die Unterseite ist mit Ausnahme weniger Skleren generell nicht oder nur schwach bedornt. Der fünfte, vertikale Strahl (Proximalstrahl) weist nur im Aufspaltungsbereich eine Bedornung auf. Durch weitere Aufspaltung (zweite Bifurcation) verschmelzen die vier Strahlen zu einer primär vierporigen Platte, deren Poren eine sechseckige Begrenzung aufweisen. Sie entsprechen völlig dem Bauplan von Holothurienskleriten vom Typus *Priscopedatus* (Primärkreuz mit Primärporen; vgl. Taf. 1, Fig. 2, 6, 7, 10), mit denen sie zu verwechseln sind. Durch die weitere an diesem Bauplan festhaltende Aufspaltung entstehen sehr große Platten, deren Porenzahl 100 überschreiten kann (z.B. Taf. 1, Fig. 5).

Die Orientierung der Skleren ergibt sich aus der Lage dieser im Schwammkörper (siehe Fig. 8). Die Paratangentialstrahlen des Pentasters sind Lagenbildner und weisen in der Regel an der Oberfläche eine dichte Bedornung auf (Taf. 2, Fig. 2, 6–9), während die Unterseite, von wenigen Ausnahmen abgesehen, nicht oder nur schwach bedornt ist (Taf. 1, Fig. 1–4, 6, 9, 10; Taf. 2, Fig. 2, 5). Ausnahmen bilden die Skleren der Fig. 5 und 7 von Taf. 1, bzw. 4 von Taf. 3, die viele Dornen sowohl auf der Unter- als auch auf der Oberseite aufweisen. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine neue Art. Von der Aufstellung einer neuen Art wurde jedoch abgesehen, da unseres Erachtens noch zu wenig Material vorliegt.

Auffallend ist, daß die vielporigen großen Skleren, die man **Clatripentaster** (Gitterpentaster) nennen sollte, eine Wölbung nach oben aufweisen (Taf. 2, Fig. 2–3), was mit dem Gesamtbau des Schwammes in Zusammenhang steht (vgl. Fig. 8).

Die Verbindung zu den einzelnen Lagen wird durch den fünften, vertikal stehenden Strahl, der ebenfalls aufgespaltet ist, hergestellt. Wie bereits erwähnt, ist dieser ab der Bifurcation meist bedornt. Die Bedornung des gespalteten Strahls greift in die dichte Bedornung der darunter liegenden Gitterpentasteroberfläche ein, wodurch eine innige Verbindung ermöglicht wird. Offenbar stellt das hier verfolgte Bauprinzip eine



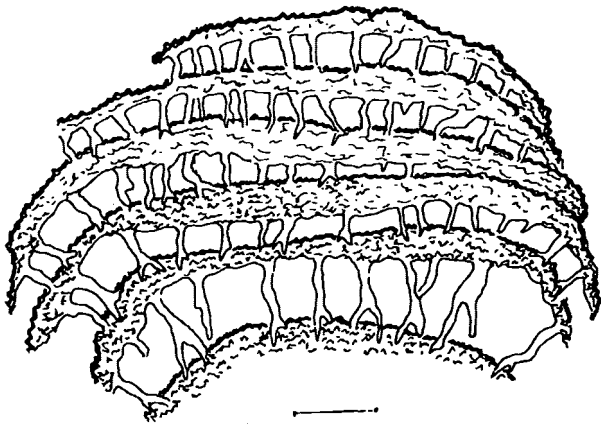


Fig. 8: Zeichnung des vergrößerten Schwammfragmentes von *Stromatidium typicale* GIRTY, das FINKS 1960 auf Tafel 44, Fig. 7 abgebildet hat. Es zeigt die einzelnen Lagen der verschweißten Oxyptaster.

Vergrößerung der Sklerenoberfläche zu verschweißten Lagen und eine Beschränkung der vertikalen Verbindung auf wenige Stützelemente dar (Fig. 8).

Abschließend sei noch kurz auf die Feinskulptur der Dornen eingegangen. Bei den Dornen, die bis zu richtigen Stacheln anwachsen können, handelt es sich in den seltensten Fällen um glatte, spitz zulaufende Gebilde, sondern um komplex aufgebaute Außenskulpturelemente. Einmal sind es stark elongierte, bis zu Stachelgröße angewachsene Formen, die rund um die Längsachse kleine Dörnchen zweiter Ordnung aufweisen (Taf. 3, Fig. 3), zum anderen sind es aufgespaltete Dornen (Taf. 3, Fig. 1, 5), bzw. mit vielen Dörnchen bedeckte, pustelartige Gebilde (Taf. 2, Fig. 8). Das Ineinandergreifen mit Hilfe solcher komplex strukturierten Dornen erinnert an die Zygom-Strategie der „Lithistiden“ bzw. *Iraspongia*.

Poriferen mit Clatriptastern vom Typus *Stromatidium* wurden bisher nur aus dem Perm nachgewiesen.

### 3.1.2. Stiodermatidae FINKS, 1960

Aus permischen Kalken von Texas konnten im unlöslichen Rückstand Hexactine nachgewiesen werden, die noch miteinander verbunden

sind. Die Strahlen der Hexactine sind im proximalen Abschnitt glatt, ab Strahlenmitte unregelmäßig bestachelt, und schließen mit einem unregelmäßig lappig aufgeblähten, z.T. wurzelig ausgebildeten Strahlenende ab. Sie werden von uns zu einer neuen Gattung gestellt.

Das Hauptcharakteristikum dieser Familie ist die rigide Dermalschicht, bestehend aus grossen Hexactinen mit aufgeblähten distalen und z.T. tangentialen Strahlen. Diese sind mit kleineren, unregelmäßig geformten Hexactinen zu einer rigiden Lage verwoben (vgl. Taf. 5, Fig. 17, 19–21). Nach FINKS (1960) gehören dazu folgende Gattungen: *Stioderma* FINKS, 1960; *Hyalostelia* ZITTEL, 1878 (pars); *Rhakistella* WELLER, 1930.

Aus dem Karbon von North Wales (Ydale Series) hat HINDE (1887: 167) ähnlich ausgebildete, miteinander verschmolzene Hexactine beschrieben und auf seiner Taf. 8, Fig. 4, abgebildet; sie sind hier stärker vergrößert in Fig. 9 wiedergegeben. HINDE (1887) hat für diese Form die Gattung *Acanthactinella* aufgestellt, *A. benniei* (HINDE, 1887) = *Holasterella benniei* HINDE, 1883.

Nach den Abbildungen HINDEs zu urteilen (vgl. Fig. 9), gehört die Gattung *Acanthactinella* wahrscheinlich ebenfalls zu den Stiodermatidae, wengleich diese von FINKS (1960) selbst (ausschließlich aufgrund der Größen) abgelehnt wurde. Isolierte und z.T. miteinander verlötete Hexactine, die wir den Stiodermatiden zuordnen, wurden aus permischen Sedimenten (Ural, Texas) herausgelöst. Die gesamte Variationsbreite dieses Sklerentypus ist in Taf. 5 dargestellt. Die kugelig aufgeblähten Exemplare (Taf. 5, Fig. 1–7) entsprechen weitestgehend den Dermalsklern des Holotypus von *Stioderma coscinum* (vgl. FINKS, 1960: Taf. 49, Fig. 3–4). Unregelmäßige, lappig ausgebildete Spicula (Taf. 5, Fig. 13, 16–21), die innig miteinander verwoben sind, bilden das andere Extrem dieser Formengruppe. Zwischen diesen und den erstgenannten sind sämtliche Übergänge verwirklicht (Taf. 5, Fig. 10–12, 14–15).

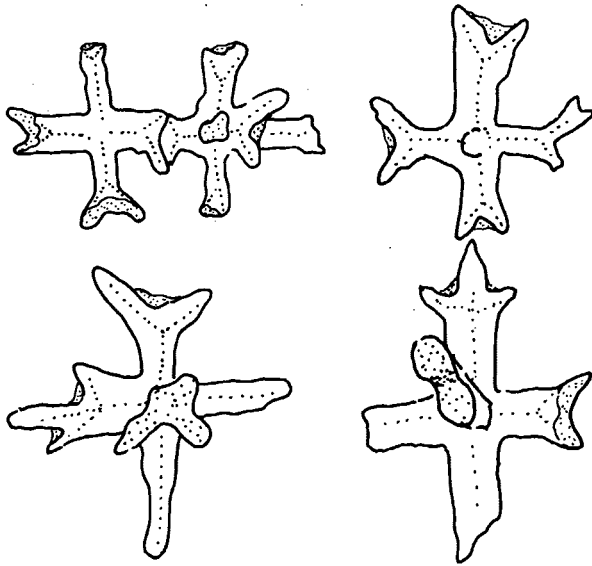


Fig. 9: *Acanthactinella benniei* HINDE. Vergrößerte hexasteroide Skleren, z.T. verwachsen mit primitiven Ansätzen von Zygomem (siehe HINDE, 1887, Taf. 8, Fig. 4, 4d, h und i. (Vergr. = 10 x)

### 3.1.3. Verlötung der Hexactine durch Zygoose

Eine völlig andere Skelettarchitektur für den Aufbau eines mehr oder minder rigiden Skeletts verfolgen jene hexactinelliden Poriferen, die wir der Familie Stiodermatidae zuordnen. Damit wird im Grunde ein Bauprinzip verfolgt, wie wir es nur bei den „Lithistida“ (Demospongiae) kennen. Bei letzteren werden die Kontaktflächen Zygoose genannt und die Verbindung als Zygoose bezeichnet.

#### *Irpaspongia* n. gen.

Typusart *Irpaspongia permica* n. gen. n. sp.

**Derivatio nominis:** Nach der nordischen Göttin Irpa.

**Diagnose:** Bisher sind nur die Skleren bekannt, die durch eine „Zygoose“ an den Strahlenenden miteinander verbunden sind. Es sind Hexactine, deren sechs Strahlen ab der Strahlenmitte bestachelt sind und besonders durch ihr lappenartig erweitertes Strahlenende, das intern noch zerwurzelt sein kann, auffallen.

#### *Irpaspongia permica* n. gen. n. sp.

(Taf. 4, Fig. 1–15)

**Derivatio nominis:** Nach dem ausschließlichen Auftreten im Perm benannt.

**Diagnose:** Da monospezifisch, entspricht sie jener der Gattung.

**Holotypus:** Alle Skleren auf Taf. 4, Fig. 1, 4, 8.

**Locustypicus:** Bone Canyon, westl. Guadalupe Mts. (Bone Spring Formation).

**Stratum typicum:** Mittlerer Abschnitt der basalen Bone Spring Formation.

**Material:** 65 Exemplare.

**Beschreibung:** Die Hexactine sollen aufgrund ihrer Ausbildung von Zygomem **Zygomhexactine** genannt werden. Die Zygoome sind wahrscheinlich durch Rückbildung von bi- bis tri-, bzw. polyfurcaten Hexactinen (Oxyhexaster) entstanden, indem sie, ähnlich wie bei den Skleren von *Acanthactinella*, den bifurcaten Innenraum verbreiterten. Bei mehrmaliger Strahlenaufspaltung konnte sich der Raum entsprechend der Aufspaltung vergrößern. Auf diese Weise konnten Zygoome entstehen, wie sie z.B. auf Taf. 4, Fig. 3, oben abgebildet sind (wie breitflächig und außerdem verwurzelt die Zygoome sein können, zeigt der Strahl links unten in Fig. 3 auf Taf. 4). Die Art der Zygoose (Verbindung der Armenden) ist auf Taf. 4, Fig. 8, abgebildet. Die Begrenzungen am Rand der Zygoome (Taf. 4, Fig. 1, oben, Fig. 4, unten links, Fig. 10, oben links) werden als Löcher, die Stachel umschließen können, gedeutet. Die Hexactine sind nur z.T. strenggenommen Oxyhexactine, z.T. ist die rechtwinklige Lage der einzelnen Strahlen zueinander nicht realisiert. Abweichungen vom rechten Winkel sind häufig (Taf. 4, Fig. 12; verbogene Strahlen Taf. 4, Fig. 1, 2) und das aus der Zygoose entstandene Gerüst dürfte vom exakt kubischen Gitterbau weit entfernt gewesen sein (Taf. 4, Fig. 8).

### 3.2.1. Hexactinosa Schrammen

Prinzipalsklere dieser Gruppe sind ausschließlich Hexactine, welche in einem kieselligen Basalskelett umhüllt sind und mehr oder weniger regelmäßige rigide Gerüste bilden. Im einfachsten Fall entsteht ein hochsymmetrisch kubisches Gitter, wie das der hexactinosen Gattung *Farrea* BOWERBANK (Oberkreide bis Rezent); ein solches Skelett wird demnach „farreoid“ genannt (REID, 1964). Seit dem Mesozoikum sind die Hexactinosa weltweit verbreitet. Bereits in der Obertrias spielten sie eine wichtige Rolle. KEUPP et al. (1989) beschrieben aus Dünnschliffen aus den Cipit-Kalke der Cassianer Schichten (Karn, Südtirol) eindeutig diktyonale Hexactinelliden. Trotz des mangelhaften Erhaltungszustandes ließen sich einige dieser Spongien grob zuordnen. So konnte aufgrund der inneren Kammerung ?*Casearia* sp. identifiziert werden. Durch andere Merkmale, wie den Besitz einer basalen Wurzelknolle, ließ sich ein Schwamm als eine fragliche ?*Cribrospongia* d'ORBIGNY, 1849 (= „*Tremadictyon*“ ZITTEL, 1877), bestimmen. PISERA & BODZIOCH (1991) weisen darauf hin, daß es sich bei angeblich frühtriassischen Hexactinosen, z.B. „*Tremadictyon*“ *roemeri* RAUFF, 1937, sowie „*Tremadictyon*“ cf. *roemeri* aus dem Anis (TICHY, 1975) aller Wahrscheinlichkeit nach in beiden Fällen um lyssakine Hexactinelliden handelt. Diktyonale Hexactinelliden, u.a. *Casearia*, wurden jedoch auch von WENDT et al. und von WU XICHUN (1990; fälschlicherweise als *Lychniscosa* bestimmt) aus der Obertrias von Sichuan (China) dokumentiert. Diese obertriassischen Vergesellschaftungen erinnern an Hexactinellidenfaunen des Juras. Hexactinosa werden in dieser Studie erstmals aus der Mitteltrias (Pelson, Illyr, Fassan) nachgewiesen. Ihre Skelettmorphologie war schon zu dieser Zeit von hoher Diversität. Das neue Material aus dem Anis der Alpen enthält Gerüstbruchstücke von kubisch, netzähnlicher (farreoider) Symmetrie (Taf. 6, Fig. 2, 5) bis hin zu irregulär gebogenen Diktyonalsträngen des euretoiden Types (Taf. 6, Fig. 6–8).

Es gibt jedoch Hinweise auf die Existenz der Hexactinosa bereits im Altpaläozoikum. Aus verschiedenen Lokalitäten des Devons wurden mehrfach Hexactinellidenskelette des diktyonalen Types abgebildet (FRAIPONT, 1911; RIGBY, 1981; TERMIER et al., 1981; HURCEWICZ, 1985; PISERA & BODZIOCH, 1991). Besonders gut erhaltene Exemplare wurden aus dem Heiligen-Kreuz-Gebirge (Polen) von RIGBY et al. (1981: Taf. 4) gezeigt. Diese REM-Fotos sind unseres Erachtens eine zweifelsfreie Dokumentation eines hexactinelliden Diktyonal skeletts, wenngleich PISERA & BODZIOCH (1991) der Ansicht sind, daß es sich hierbei ebenso um einen „Lithistiden“ handeln könnte. Um den eindeutig diktyonalen Charakter dieser Sklerenskelette zu bestätigen, zeigen wir auf Taf. 6, Fig. 10 u. 11, Bruchstücke eines neuen, aus derselben Lokalität stammenden Schwammes. Das von PISERA & BODZIOCH (1991: Fig. 4) aus einem ebenfalls vom Heiligen-Kreuz-Gebirge stammenden Dünnschliff abgebildete Skelett ist ein Diktyonalgerüst von grosser Regelmäßigkeit. Es hat Ähnlichkeit mit den netzartigen, farreoiden Hexactinosa-Skeletten, die seit der Untertrias anzutreffen sind (vgl. REID, 1958–64; SCHRAMMEN, 1912; MEHL, 1992; u.a.). Aus dem Oberdevon von Belgien (TERMIER et al., 1981) und jetzt auch von Elbingerode (Harz, BRD) (MEHL, in Vorb.) sind eindeutige Diktyonalskelette bekannt; die Existenz solcher Schwämme im Oberdevon muß somit als gesichert gelten. Aufgrund des bisherigen Fehlens diktyonaler Hexactinelliden aus dem Karbon und Perm nehmen PISERA & BODZIOCH (1991) an, daß eventuelle Diktyonalskelette aus dem Devon gegebenenfalls von den Hexactinosa des Mesozoikums unabhängig entstanden seien. Angesichts der sporadischen Dokumentation vollkörperlich erhaltener Hexactinellida aus dem Jungpaläozoikum überhaupt, läßt sich unseres Erachtens derzeit noch nicht entscheiden, inwiefern es sich bei den paläozoischen Diktyonalen tatsächlich um eine konvergente Entwicklung handelt. Der fehlende Nachweis jungpaläozoischer Vertreter der Hexactinosa könnte ebenso gut auf mangelhafte Doku-

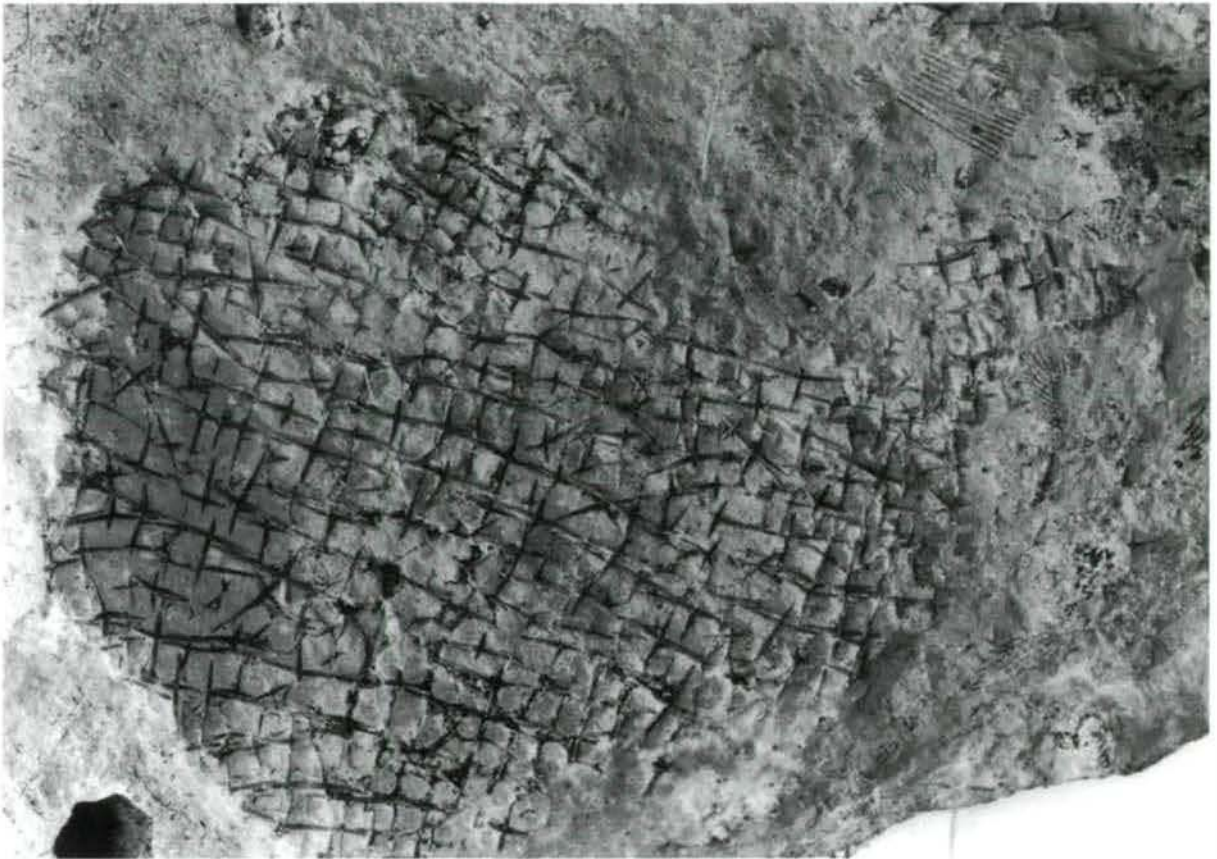


Fig. 10: *Mattaspongia apaches* RIGBY; paratype (Geological Survey of Canada, 248(X).1). Mit freundlicher Erlaubnis von Prof. Dr. J.K. Rigby (Provo, Utah).

mentation und/oder Überlieferung zurückzuführen sein. Einziger Hinweis in der Literatur auf die diktyonalen Hexactinelliden im Jungpaläozoikum ist die aus dem Unterkarbon beschriebene Gattung *Tinusvillia* CASTER, 1939. Der Erhaltungszustand der von CASTER abgebildeten Schwämme läßt unseres Erachtens über den Charakter der Sklerenskelette keine endgültige Aussage zu.

Die durch RIGBY & WEBBY (1988) beschriebene Art *Wareembaia concentrica* aus dem Ordovizium von Australien soll nach Angaben dieser Autoren eine Dermallage von echter diktyonaler Organisation besitzen. Aus mehreren Gründen möchten wir von dieser Form als möglichen Stammlinienvertreter der Hexactinosa absehen: Erstens erscheinen uns die in oben genannter Publikation abgebildeten Dermallagen (Pl. 41, Fig. 4; Pl. 42, Fig. 6; Pl. 43, FigS. 1, 2)

nicht als eindeutig aus Hexactinen (sondern vielleicht durch Synapticulae verbundenen Diactinen?) bestehend. Ferner besteht der ganz überwiegende Teil des Schwammes aus Diactinen, weshalb sich ein hexactinoses Diktyonalskelett von dieser Form nicht ableiten läßt. Deshalb scheidet *Wareembaia* (die von RIGBY & WEBBY, 1988, übrigens ohne nähere Begründung, zu den Amphidiscosa gestellt wurde) als mögliche Stammform der Hexactinosa aus. Ebenso als den Hexactinosa zugehörig entschieden ablehnen möchten wir die nur mit stauractinen Spicula versehenen Protospongiidae (MEHL, 1991; MOSTLER, 1986). Als Stammlinienvertreter der Hexactinosa kommen dagegen solche Formen in Frage, die als Prinzipalspicula (noch unverlötete) Hexactine in regelmäßiger kubischer Anordnung aufweisen. Als Beispiel einer solchen Sklerenorganisation verdient vor allem die

durch RIGBY (1970) aus dem Oberdevon von Alberta beschriebene Art *Mattaspongia apaches* besondere Beachtung (Fig. 10).

### 3.2.2. Lychniscosa SCHRAMMEN

Als Lychnisk bezeichnete RAUFF (1893–94) ein Hexactin, dessen Kreuzungsknoten von insgesamt 12 diagonal zu den Hauptstrahlen verlaufenden Querverstrebungen umgeben ist und dadurch in seinem oktaedrischen Umriß entfernt an eine kleine Laterne erinnert.

Die Lychniske tragenden Hexactinellida, die Lychniscosa, sind stets von diktyonaler Organisation: Ihre Prinzipalspicula sind Triaxone, die vom Skelettopal in konzentrischen Lagen umschlossen sind. Im Idealfall bilden sie Diktyonalgerüste in regelmäßiger kubischer Anordnung, aber es gibt hier, wie bei den Hexactinosa, unregelmäßig modifizierte Formen. Beobachtungen am rezenten *Neoaulocystis* ZHURALEVA scheinen zu bestätigen, daß die Lychniske zunächst isoliert gebildet werden, um dann in ihrer fertigen Ausführung dem Diktyonalgerüst angeschweißt zu werden (MARSHALL & MEYER, 1877; vgl. auch Diskussionen zu diesem Thema durch REIF & ROBINSON, 1976; MOSTLER, 1990; MEHL, 1991a, 1992). Vor allem aus diesem Grunde sind die Autoren der Ansicht, daß eine Entstehung der lychniscosen Diktyonalskelette unabhängig von jenen der Hexactinosa wahrscheinlich ist. Die Lychniscosa sind erst ab dem mittleren Jura (Bathonium) eindeutig nachgewiesen. Diese rezent fast erloschene Gruppe erlebte während des späteren Mesozoikums ihre Blüte. Innerhalb der hochdiversen lychniscosen Vergesellschaftung der norddeutschen Oberkreide sind sämtliche, von den Hexactinosa bekannten, diktyonalen Kanalsysteme analog entstanden. Sogar zu den einschichtigen hexactinosen Diktyonalskelette der Farreidae findet sich aus der Oberkreide eine lychniscose Analogie: *Calypirella bertae* SCHRAMMEN (Fig. 11). Da Synapticulae innerhalb sämtlicher rigider Skeletttypen der Hexactinellida weit verbreitet sind, kann es u.U. auch innerhalb der Hex-

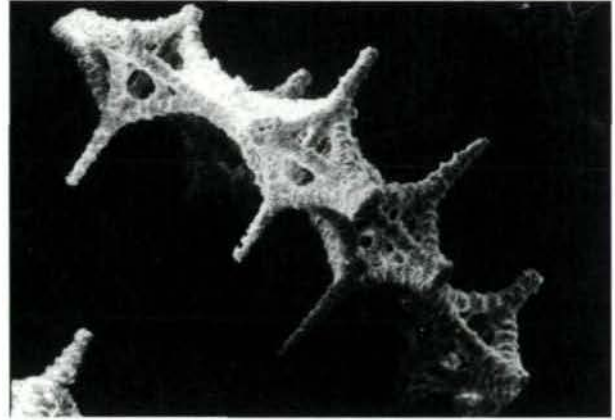


Fig. 11: *Calypirella bertae* SCHRAMMEN (British Museum Nat. Hist., Inv.-Nr. P. 7564); Diktyonalskelett aus nureiner Lage von Lychnisken bestehend (analog der farreoiden Skelettarchitektur bei den Hexactinosa).

actinosa zur Bildung Lychniske-ähnlicher Kreuzungsknoten kommen. Um Täuschungen durch solche Pseudolychnisken zu vermeiden, möchten die Autoren dafür plädieren, den Namen Lychniscosa nur für solche Vertreter der Hexasterophora zu verwenden, deren Prinzipalnadeln größtenteils Lychniske sind. Als Lychniske wiederum sollten nur Triaxone mit 12 um den Kreuzungsknoten regelmäßig angeordneten Querverstrebungen bezeichnet werden. Nach dieser Charakterisierung gehören Gruppen wie die Dactylocalycidae, entgegen der Zuordnung durch REID (1957), nicht zu den Lychniscosa.

Heute sind die Lychniscosa fast ausgestorben. Als einzige rezente Vertreter sind (bisher) zwei Gattungen mit drei Arten bekannt: *Neoaulocystis grayi* (BOWERBANK), *Neoaulocystis zitteli* (MARSHALL & MEYER) und *Dia-pleura maasi* IJIMA.

## 4. Stratigraphische Entfaltung

Trotz der schon im tiefen Kambrium in großer Vielfalt vorhandenen Hexactine, unter denen einige aufgrund ihres breiten Wachstums zur Skelettverstärkung beigetragen haben müssen, hat eine Verschweißung dieser nach bisherigen Kenntnissen erst im späten Devon stattgefunden. Hexactinellida mit dieser neu ausgestat-

teten Skelettarchitektur sind nach dem bisherigen Wissensstand erst wieder ab der Mitteltrias bekannt. Das Jungpaläozoikum ist eine Zeit der Experimentierfreudigkeit für die Hexactinellida, was die Verschmelzung von Oxyhexastern und deren Derivaten anlangt.

So werden in einem Fall Baumuster der Verschweißung verwendet, wie sie bei den „Lithistiden“ (Demospongiae) über den Weg der Zygoose erfolgreich eingesetzt wurden. Diese Art der Verbindung von Einzelskelettelementen zu kubischen Gerüsten zeigt, daß dieses Baumuster mit Erfolg auch bei den Hexactinellida angewendet wurde. Warum dieser Bauplan später nicht realisiert wurde, entzieht sich unserer Kenntnis.

Eine völlig anders geartete Konstruktion wurde von Vertretern der Familie Stromatidiidae gewählt, die den Versuch unternahmen, den Verschweißungsbauplan in horizontaler Richtung voranzutreiben, unter starker Vernachlässigung der vertikalen Komponente, die nur in Form einiger weniger am Ende verzweigten Strahlen den Konnex zur nächst darunter liegenden Lateralplatte herstellten. Die „Lateralplatten“ stellten ein Porennetz dar, welches sich aus einem Oxyhexaster, dem der Distalstrahl fehlt, entwickelten. Das Porennetz entstand durch Verschmelzung der Strahlenenden, die mehrfach aufgespalten sind. In oftmaliger Wiederholung dieser Strategie wurden Porenplatten mit bis zu über 100 Poren und damit großer Fläche gebildet.

Erst mit dem Beginn der Mitteltrias konnten sich die Hexactinellida mit hexactinosem Diktyonalskelett weit verbreiten und ihre Formenfülle zur Obertrias hin rasch ausbauen. Über deren explosive Verbreitung können nur Vermutungen angestellt werden. Tethysweit wird diesen Formen, bedingt durch das Zerbrechen der riesigen Karbonatplattformen, ein morphologisch reich strukturiertes Siedlungsgebiet angeboten, wie es zuvor nicht verfügbar war. Die Hexactinellida zählen in der neu entstandenen Beckenrandfazies zu den Pioniersiedlern. Sie teilen diesen Siedlungsraum mit Brachiopoden und Crinoiden. Mit der Herausgestaltung tieferer Beckenböden gesellten sich zu den Hexacti-

nellida reiche Demospongienfaunen. Ein starker Formenwuchs ist im Lias zu verzeichnen, der über den mittleren Jura anhält, vor allem entwickelten sich die dictyiden Schwämme sehr rasch und ihre Ausbreitung kulminierte erstmals nach dem Einsetzen der Lychniscosa im hohen Mitteljura. Ein überwiegender Teil der oberjurassischen Kieselschwämme ist noch in der Unterkreide bis einschließlich Alb nachgewiesen (LAGNEAU-HERENGER, 1962). Danach erlöschen die meisten jurassischen Formen. Die größte Formenfülle der Hexactinosa und Lychniscosa wird in der späten Oberkreide (Campan) erreicht. An der Kreide/Tertiär-Grenze scheint eine Verarmung speziell der Lychniscosa bereits stattgefunden zu haben. Auch die Hexactinosa erleiden einen Rückgang, jedoch scheint sich das Aussterben sukzessive über längere Zeit hingezogen zu haben. Sämtliche rezenten Vertreter der Hexactinellida waren nach MEHL (1992) wahrscheinlich bereits in der Oberkreide vorhanden.

Stratigraphisch eingrenzbar ist allein anhand der dictyiden Hexactinellida nur sehr grob die Perm/Trias-Grenze, zumal Vertreter der Stromatidiidae und Irpaspongidae im Laufe des Oberperms erlöschen und neue Formen allmählich erst in der Untertrias einsetzen. Als stratigraphischer Marker kann das Erstauftreten von Scapulen im basalen Ladin herangezogen werden.

Der basale Jura ist durch das Einsetzen der Rossellidae *sensu stricto* und diverser neuer Hexactinosa gekennzeichnet (MOSTLER, 1990), wodurch die Trias/Jura-Grenze mit Hilfe der Hexactinelliden gut faßbar wird. Noch etwas unscharf ist das Erstauftreten der Lychniscosa. Ihr bisher ältester Nachweis ist höheres Bathonian, das stratigraphische Datum wurde mit Hilfe von Radiolarienzonen festgelegt.

Die Jura/Kreide-Grenze läßt sich mit Hexactinosen und Lychniscosen nicht fassen, weil beide Gruppen diese Grenze in breiter Formenfülle überschreiten. Eine stratigraphisch verwertbare Zäsur ist am Ende der Unterkreide durch das Erlöschen der oberjurassischen Faunen gegeben. Die hohe Oberkreide, insbesondere das Campan, ist durch das Vorkommen cha-

rakteristischer, auf diese Zeit beschränkter Gruppen der Lychniscosa, wie z.B. *Calyptrella*, *Coeloptychium*, *Polyblastidium*, die bereits im Gelände gut erkennbar sind, gekennzeichnet.

## 5. Evolutionsökologie der Hexactinellida im Jungpaläozoikum und Mesozoikum

Bisher in bezug auf Kieselschwämme interessante Faziesräume des Jungpaläozoikums betreffen solche der Tiefwasserentwicklung (Wassertiefen zwischen 200 und 300 m) einerseits und solche des tieferen Litorals (Wassertiefen zwischen 30 und 100 m) andererseits. Ausgesprochene Flachwasserbildungen, von einer Ausnahme im Perm abgesehen, und Ablagerungen des Bathyals (Radiolarite) haben nach unseren bisherigen Untersuchungen keine Kieselschwammskelette erbracht, ganz im Gegensatz zu den triassischen und jurassischen Radiolariten, die stets eine spärliche Spiculavergesellschaftung, ausschließlich den Demospongien angehörend, aufweisen.

Für palökologische Fragestellungen ist es zunächst auch erforderlich, die Fazies der Epikontinentalentwicklung von jenen der geosynklinalen Bildungen getrennt zu erfassen. Der zur Diskussion stehende Zeitraum reicht vom basalen Jungpaläozoikum (Unterkarbon) hinauf bis an das Ende des Mesozoikums.

Im Unterkarbon, beispielsweise von Afghanistan und Irland (Geosynklinalentwicklung), sind in der Beckenfazies (Tiefwasserfazies siehe oben) Demospongien eher zurücktretend, während Hexactinelliden dominieren (charakteristisch für diese Faunen sind Spiculavergesellschaftungen, aus Spirhexastern verschiedenster Art, deutlich differenzierten Echinhexastern und kleinen, glatten Oxyhexastern bestehend). Aus den daran angrenzenden Flachwasserarealen sind keine Kieselschwämme überliefert.

Die Ablagerungen des tieferen Litorals im epikontinentalen Raum sind durch eine reiche „Lithistiden“-Assoziation gekennzeichnet; Hexactinelliden treten nur untergeordnet auf. Im

sehr flachen Wasser (Schelfareal von Texas) sind nach FINKS (1960) neben dominierenden Kalkschwämmen reiche Demospongienfaunen feststellbar, während die Hexactinelliden nur mit einer Gattung (*Stioderma*) vertreten sind. Analog sind die Verhältnisse im Perm, was den geosynklinalen Sedimentationsraum betrifft. So ließ sich eine Dominanz der Hexactinelliden innerhalb der Tiefwasserfazies von Sizilien und im Ural nachweisen (vgl. KOZUR & MOSTLER, 1989), in welchen auch *Irpaspongia* gefunden wurde. Die Demospongiae, obwohl reichlich vorhanden, sind artenarm und individuenreich. Die Hexactinelliden sind vor allem mit Hemidiscosa, Amphidiscosa, wie auch durch eine Vielfalt von Reticulosa, vertreten.

Kieselschwämme aus dem Epikontinentalmeer sind zur selben Zeit in allen Flachwasserarealen der nordamerikanischen Mid-Continent-Region (es handelt sich hier um riesige Schelfareale mit Intraplattformbecken) präsent. Charakteristisch für das Flachwasser sind sehr reiche Kalkschwammfaunen, stets mit vielen Demospongien vergesellschaftet. An Hexactinelliden ist meist nur eine Gattung (entweder *Stioderma* oder *Stereodictyum*) vertreten (FINKS, 1960). Die innerhalb der Schelfareale eingeschalteten Becken (als Beckensedimente treten vor allem Kieselkalke auf) weisen eine sehr reiche Kieselschwammfauna auf, die sehr deutlich von Hexactinelliden dominiert wird. Nach FINKS (1960: 33) sind es vor allem *Microstaura*, *Endoplegma*, *Polylophidium*, *Docoderma*, *Carphites* und *Acanthocoryna*, sowie *Stromatidium* (mit ? Gerüsten aus Phyllopentactinen). Zusätzlich treten noch Vertreter der Gattungen *Stereodictyum* und *Stioderma* auf, die hier getrennt aufgeführt werden, weil sie als einzige Vertreter der Gruppe auch im Flachwasser überdauern, bzw. sich auf das Flachwasser spezialisieren konnten.

Während der frühen Mitteltrias waren die riesigen Schelfgebiete für Kieselschwämme nicht besiedelbar (Werfener Schelf, unteranische Karbonatplattformen in den Nördlichen Kalkalpen und Südalpen, aber auch im Epikontinentalbereich, wie z.B. im Germanischen

Becken). Erst mit dem Einsetzen verstärkter tektonetischer Prozesse, die eine starke Zerrungstektonik auslösten, hat sich z.B. im Ostabschnitt des Germanischen Beckens die Herausbildung des Polnischen Beckens (eine Grabenstruktur) entwickelt. Mit dieser Dehnungstektonik, die einem initialen Rifting entspricht, wurde der Zugang zur Nordtethys (MOSTLER, 1993), d.h. zum offenen Meer ermöglicht, wodurch die Kieselschwämme in das Germanische Triasbecken einwandern und die niedergebrochenen Karbonatplattformschollen besiedeln konnten. Dasselbe Stadium durchlief in der Mitteltrias auch der nordalpine (geosynklinale) Raum, wobei ebenfalls die Karbonatplattformen zerbrachen. Die kleinräumige Faziesaufsplitterung (Bruchschollenmuster) lieferte neue Siedlungsräume der Kieselschwämme, die zunächst ausschließlich von Hexactinelliden genutzt wurden. Es handelt sich um Sedimentationsgebiete, deren Wassertiefe zwischen 30 und 100 m schwankte.

In der Alpen Mitteltrias wird der Hinabzug zu Tiefwasserarealen rapide fortgesetzt, so daß bereits im Ladin Beckentiefen von 250–1000 m (letzte sind aus den Buchensteiner Schichten der Südalpen nachgewiesen) erreicht wurden. Der Beckenboden wurde von einer reichen Kieselschwammfauna besiedelt, wobei in der fossilen Überlieferung Demospongiae und Hexactinellida sich ungefähr die Waage halten.

Die nicht im Zerbrechungsprozeß einbezogenen Flachwasserräume, vor allem die Randbereiche zu den Tiefwasserbecken, bzw. die im Randbereich zu den Tiefwasserbecken gebildeten Riffe, boten den Kieselschwämmen zusätzliche neue Einnischungsmöglichkeiten in der basalen Obertrias (Cordevol), wie dies KEUPP et al. (1989) aus den Südtiroler Dolomiten nachgewiesen haben. Es werden sowohl Hexactinellida als auch Demospongiae beschrieben, wobei letztere wohl etwas vorherrschen. Aus der noch verbleibenden Obertrias (Jul bis Rhät) sind nur die Tiefwasserablagerungen kieselschwammführend. Alle sind durch sehr reiche Faunen ausge-

zeichnet, die sich aus Demospongien und Hexactinelliden etwa zur gleichen Teilen zusammensetzen; örtlich können Hexactinelliden vorherrschen.

Das Jura-Schelfmeer ist durch die riesige Ausdehnung von Poriferenbiohermen, von Nordafrika über Spanien, Frankreich nach Deutschland, von dort über das Vorfeld der Alpen bis nach Polen reichend, charakterisiert, eine Entwicklung von Poriferenriffen, wie sie zu keiner anderen Zeit in der Erdgeschichte aufgetreten ist. Die Kieselspongien (Hexactinellida und sogenannte „Lithistida“) bilden z.T. rigide Gerüste, stellenweise sind sie sogar mit Korallen vergesellschaftet (GAILLARD, 1983; TRAMMER, 1982, 1989; LANG, 1989; WARME et al., 1988, etc.). Eine in mancherlei Hinsicht ähnliche frühere Fazies stellen lediglich die Cipitkalk des Cordevols dar. Hier kommen die Kieselschwämme jedoch nur vereinzelt vor, was möglicherweise überlieferungsbedingt ist (vgl. KEUPP et al., 1989), dafür sind die sogenannten „Sclerospongiae“ reichlich vertreten. An jurassischen Schichten des tieferen Beckens (nur aus Geosynklinalbereichen bekannt) wurden bisher vor allem der Kirchsteinkalk (basaler Lias) und die Oberalmer Schichten (vom mittleren Kimmeridge bis zum höchsten Tithon) untersucht (MOSTLER, 1989). Diese Faziesbereiche weisen während des Jura weiterhin eine eigene hochdiverse Vergesellschaftung auf. Im Gegensatz zur Flachwasserfazies sind hier die Amphidiscophora, Rossellidae sowie ? Docodermatidae vertreten. Das Verhältnis Hexactinellida:Demospongiae ist in diesen Sedimenten etwa 1:1. Innerhalb der Spongien-Mounds lassen sich über diese Relation, vom makroskopischen Befund allein ausgehend, schwierig Entscheidungen treffen, zumal mit Säure aufgelöste Sedimente massenhaft lose Desmen enthalten, die das frühzeitige Auseinanderfallen vieler Demospongiae, noch bevor eine Mumifizierung stattfinden konnte, implizieren. Dasselbe trifft für die nicht rigiden, lyssakinen Hexactinelliden zu.



In der Oberkreide hat sich die „Plattform-Assoziation“ größeren Wassertiefen (um 200 m) anpassen müssen. Gleichzeitig scheint eine gewisse Durchmischung der beiden Faunenvergesellschaftungen stattgefunden zu haben. Die diktyonalen Hexactinosa und Lychniscosa zeigen während der höheren Oberkreide ihre maximale Entfaltung. Außerdem sind von SCHRAMMEN (1924), ORTMANN (1912), GRUBER & REITNER (1990) aus Sedimenten der Norddeutschen Oberkreide *Discohexaster* und verschiedene amphidiscophoride *Spicula* gefunden worden. Die *Rossellidae* wurden aus kretazischen Sedimenten erst vor kurzem nachgewiesen; die *Euplectellidae* sind nur durch vereinzelte Funde der Gattung *Regadella* dokumentiert (SCHRAMMEN, 1912; SALOMON, 1989). Das Fehlen dieser Formen innerhalb der klassischen spongienführenden Kreideschichten Nordeuropas dürfte zumindestens für die *Euplectellidae* ein taphonomisches Phänomen sein. Bei den *Rossellidae* könnte es sich jedoch durchaus um eine primäre Abwesenheit aus palökologischen Gründen handeln, zumal diese Gruppe bisher nur aus der tiefen Beckenfazies des Kirchsteinkalkes nachgewiesen wurde (MOSTLER, 1989). Erst in jüngster Zeit wurden körperlich erhaltene *Rossellidae* aus dem Coniac (Arnager Kalk, Bornholm, Dänemark) gefunden (MEHL, 1992). Interessanterweise sind diese mit einer großen Zahl diverser lyssakiner Formen (darunter auch Vertreter der Amphidiscophora: *Pheronema*, *Hyalonema*) vergesellschaftet. Diktyonale Poriferen beschränken sich im Arnager Kalk auf wenige ökologische Durchläufer (*Aphrocallistes*, „*Eurete*“) sowie einen einzigen unsicheren *Lychniscosen*, während die *Euplectellidae* bisher ganz fehlen. *Demospongiae* sind nur vereinzelt vertreten (wie z.B. *Plinthosella*). Aus noch unbekanntem Gründen findet sich in dieser sicher nicht allzu tiefen Fazies des Arnager Kalks eine Hexactinelliden-Assoziation, die am ehesten mit rezenten Vergesellschaftungen der Antarktis bzw. der jurassischen Slope-Becken-Assoziation vergleichbar sein dürfte.

## 6. Schlußfolgerungen

Innerhalb der Hexasterophora scheinen Sklerenskelette von diktyonaler Organisation mindestens zweimal unabhängig entstanden zu sein.

- 1) Aus Hexactinen  
Hexactinosa SCHRAMMEN (Oberdevon bis rezent)
- 2) Aus Lychnisken  
Lychniscosa SCHRAMMEN (Bathonian bis rezent)

*Irpaspongia* n. gen. ist nach bisherigem Kenntnisstand nur aus der Beckenfazies bekannt. Über die Entstehung der **Hexactinosa** im späten Frühpaläozoikum kann derzeit nichts Endgültiges ausgesagt werden. Aus dem Jungpaläozoikum ist diese Gruppe nicht dokumentiert worden. Erst ab der Mitteltrias haben sich die Hexactinosa auf dem Schelf eingemischt und erlangen zugleich erstmalig als wichtige Faunenkomponente ökologische Bedeutung. Ihre Radiation setzt sich während des Oberjura und insbesondere der Oberkreide fort.

Die **Lychniscosa** sind erst während des mittleren Jura, scheinbar von den Hexactinosa unabhängig, entstanden. Sie haben sich auf dem Schelf sehr rasch entwickelt und gelangen während der höheren Oberkreide zu großer Formenvielfalt. Rezent sind die Lychniscosa (bis auf drei bekannte Arten) fast erloschen.

Während des Jungpaläozoikums sind die Hexactinellida überwiegend auf die Beckenfazies beschränkt. In der Zeit von der Mitteltrias bis Ende Unterkreide sind zwei Vergesellschaftungen deutlich erkennbar:

- 1) eine Schelfgemeinschaft, die zum ganz überwiegenden Teil aus diktyonalen Formen (Hexactinosa und ab dem Bathonian die Lychniscosa) besteht.
- 2) eine Slope-Becken-Assoziation, die höhere Diversität aufweist als die gleichzeitig im Flachwasser vorhandene. Sie enthält Vertreter der Amphidiscophora sowie eine reiche

lyssakine Hexasterophora-Fauna. Diktyonale Formen sind in dieser Fazies eher zurücktend.

Nach dem Faunenschnitt in der frühen Oberkreide scheinen die beiden Faunengemeinschaften in gewissem Maße zu verschmelzen. Auf den Tiefplattformbereichen der späten Oberkreide Norddeutschlands erreichen die rigiden Formen ihre maximale Diversität. Zugleich sind hier die Amphidiscophora sowie diverse *Lyssakine inc. sedis* durch isolierte Mikrosklenen belegt.

Für das gesamte Jungpaläozoikum ist die auffallend konstante Vergesellschaftung der Kieselspongien mit Crinoiden und verschiedenen Brachiopoden charakteristisch. Diese Assoziation bleibt in der Flachwasserfazies der Alpen Trias konstant. Während des späteren Mesozoikums hat sie sich weitgehend aufgelöst.

### Danksagung

Die Autoren danken der DFG für die Förderung des Forschungsprojektes „Kieselschwämme“ (Dorte Mehl; Ke 322/5–3) und dem FWF für die Gelände- und Materialkosten (Helfried Mostler; P 9218 – GEO).

Weiters sind wir Herrn Prof. Dr. J. Keith Rigby (Brigham Young University, Provo, Utah), Herrn Dr. sc. Heinz Kozur, Budapest, sowie Herrn Dr. Zoltan Balogh, Universität Innsbruck, zu Dank verpflichtet.

### Literatur

- BENGTSON, S. (1986): Siliceous microfossils from the Upper Cambrian of Queensland.– *Alcheringa*, **10**, 195–216, Adelaide.
- BODZIOCH, A. (1991): Sponge bioherms from Upper Silesia (Southern Poland).– In: REITNER, J. & KEUPP, H. (eds.), *Fossil & Recent Sponges*, (Proc. Int. Porifera Symp. Berlin 1988), 477–485, Berlin ect. (Springer).
- CASTER, K.E. (1939): Siliceous sponges from Mississippian and Devonian strata of the Penn-York embayment. – *Jour. Paleont.*, **13**, 1–20, Tulsa, Oklahoma.
- FINKS, R.M. (1960): Late Paleozoic sponge faunas of the Texas Region. The siliceous sponges. – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **120**, 1, 1–160, New York.
- FRAIPONT, C. (1911): Une hexactinellide nouvelle du Devonien belge (calcaires frasnien) *Pseudopemmatites fourmarieri* g. et sp. n. – *Ann. (Mém.) Soc. Géol. de Belgique*, **38**, 197–206, Bruxelles.
- GAILLARD, C. (1983): Les biohermes spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura Merédional. – *Doc. Lab. Géol. Lyon*, **90**, 1–515, Lyon.
- GIRTY, G.H. (1909): The Guadalupian fauna.– Prof. Paper U.S. Geol. Surv., **58**, 1–651, Tulsa.
- GRUBER, G. & REITNER, J. (1990): Isolierte Mikro- und Megaskleren aus dem Untercampan von Höver (Nordwestdeutschland) und Bemerkungen zur Phylogenie der Geodidae (Demospongiae). – *Berliner Geowiss. Abh. (A)*, **137**, 107–117, Berlin.
- HINDE, G.J. (1887): A monograph of the British fossil sponges. Part II Sponges of the Paleozoic group. – *Palaeontographica*, **1887**, 93–188, London.
- HURCEWICZ, H. (1985): Gabki z osadów franu w Wietrzni i Kowali w Górach Swietokrzyskich.– *Kwart. Geol.*, **29**, 2, 271–300, Warszawa.
- IJIMA, I. (1927): Hexactinellida of the Siboga Expedition. – In: WEBER, M. (ed.), *Uitkomsten op zoologisch, botanisch, oceanographisch et geologisch gebied versameld in Nederlansk Oost-Indie 1899–1900*, **6**, 1–372, Leiden (E.J. Brill).
- KEUPP, H., REITNER, J. & SALOMON, D. (1989): Kieselschwämme (Hexactinellida und „Lithistida“) aus den Cipit-Kalken der Cassianer Schichten (Karn, Südtirol). – *Berliner Geowiss. Abh. (A)*, **106**, 221–241, Berlin.
- LAGNEAU-HÉRENGER, L. (1962): Contribution à l'étude des spongiaires siliceux du Crétacé inférieur. – *Mém. Soc. géol. France n. sér.*, **41**, 1–252, Paris.
- LANG, B. (198): Die Schwamm-Biohermfazies der Nördlichen Frankenalb (Ursprung, Oxford, Malm): Mikrofazies, Palökologie, Paläontologie. – *Facies*, **20**, 199–274, Erlangen.
- MARSHALL, W. & MEYER, A.B. (1877): Über einige neue und wenig bekannte phillippinische Hexactinelliden. – *Mitt. K. Zool. Mus. Dresden*, **2**, 263–278, Dresden.

- MEHL, D. (1991): Are Protospongiidae the stem group of modern Hexactinellida?.- In: REITNER, J. & KEUPP, H. (eds.): Fossil & Recent Sponges, (Proc. Int. Porifera Symp. Berlin 1988), 43–53, Berlin ect. (Springer).
- MEHL, D. (1991a): Note on the taxon *Lychniscosa* (Hexactinellida, Porifera) and the problem of pseudolychniscs. – Fossil Cnidaria, **20**, 1.1, 46–49, Münster.
- MEHL, D. (1992): Die Entwicklung der Hexactinellida seit dem Mesozoikum – Paläobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie. – Berliner Geowiss. Abh., E, **2**, 1–164, Berlin.
- MOSTLER, H. (1986): Beitrag zur stratigraphischen Verbreitung und phylogenetischen Stellung der Amphidiscophora und Hexasterophora (Hexactinellida, Porifera). – Mitt. österr. geol. Ges., **78**, 319–359, Wien.
- MOSTLER, H. (1989): Mikroskleren hexactinellider Schwämme aus dem Lias der Nördlichen Kalkalpen. – Jb. Geol. B.-A., **132**, 687–700, Wien.
- MOSTLER, H. (1990): Hexactinellide Poriferen aus pelagischen Kieselkalken (unterer Lias, Nördliche Kalkalpen).- Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **17**, 143–178, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1991): Vergleiche zwischem Alpinem und Germanischem Muschelkalk. – Abstr. Symp. Schöntal, Aug. 1991, Muschelkalk. Stratigraphie/Sedimentologie/Palökologie, Schöntal.
- MOSTLER, H. (1993): Das Germanische Muschelkalkbecken und seine Beziehungen zum tethyalen Muschelkalkmeer. – In: HAGDORN, H. & SEILACKER, A. (eds.), Muschelkalk (Ergebnisse des Schöntaler Symp. 1991), Sonderbände Ges. Naturk. Württemberg, **2**, Stuttgart.
- ORTMANN, P. (1912): Die Mikroskleren der Kreidespongien der senonen Kreide. – N. Jb. Min., Geol., Paläont., **2**, 130–149, Stuttgart.
- PISERA, A. & BODZIOCH, A. (1991): Middle Triassic lyssacinoid sponges from Upper Silesia (southern Poland), and the history of hexactinoid and lychniscoid sponges. – Acta Geol. Polonica, **41**, 3/4, 193–207, Warszawa.
- RAUFF, H. (1893–94): Palaeospongiologie. – 232 S., Stuttgart (E. Schweizerbart).
- RAUFF, H. (1937): Spongien. – In: ASSMANN, P. (ed.): Revision der Fauna der Wirbellosen der oberschlesischen Trias. – Abh. preuß. geol. L.-A., N.F., **170**, 7–14, Berlin.
- REID, R.E.H. (1957): Notes on the hexactinellid sponges. II. *Dactylocalyx* Stutchbury and the family Dactylocalycidae GRAY. – Ann. Mag. Nat. Hist., **12**, **10**, 821–826, London.
- REID, R.E.H. (1958–64): Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northern Ireland. – Part I. (1958) Palaeontographical Society, **1957**, i–xlvi. Part II (1958) Palaeontographical Society, **1958**, 1–26. Part III (1961), Palaeontographical Society, **1961**, 27–48. Part IV (1964) Palaeontographical Society, **1963**: xlix–cliv, London.
- REIF, W.-E. & ROBINSON, J.A. (1976): On functional morphology of the skeleton in lychnisc sponges (Porifera, Hexactinellida). – Paläont. Z., **50**, 1/2, 57–69, Stuttgart.
- RIGBY, J.K. (1970): Two new Upper Devonian hexactinellid sponges from Alberta. – Jour. Paleont., **44**, 7–16, Tulsa, Oklahoma.
- 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, Warschau.
- RIGBY, J.K. & GOSNEY, T.C. (1983): First reported Triassic lyssakid sponges from North America. – Jour. Paleont., **57**, 787–796, Tulsa, Oklahoma.
- RIGBY, J.K. & WEBBY, B.D. (1988): Late Ordovician sponges from the Malongulli Formation of central New South Wales, Australia. – Palaeontographica Americana, **56**, 1–145, New York.
- SALOMON, D. (1990): Ein neuer lyssakiner Kieselchwamm, *Regadrella leptotoichica* (Hexasterophora, Hexactinellida) aus dem Untercenoman von Baddeckenstedt (Nordwestdeutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1990, 6, 342–352, Stuttgart.
- SCHRAMMEN, A. (1912): Die Kiesel-spongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. II Teil Triaxonia (Hexactinellida).- Paläontographica, Suppl. Bd. **5**, 177–385, Stuttgart.
- SCHRAMMEN, A. (1924): Die Kiesel-spongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. III. und letzter Teil. Mit Beiträgen zur Stammesgeschichte. – Monographien zur Geologie und Paläontologie, Ser. 1, **2**, 1–159, Berlin (Borntraeger).
- SCHRAMMEN, A. (1937): Die Kiesel-spongien des oberen Jura von Süddeutschland. B. besonderer Teil. – Palaeontographica, **84**, Abt. A, 1–194, London.
- SCHULZE, F.E. (1887): Über den Bau und das System der Hexactinelliden. – Phys. Abh. königl. preuß. Akad. Wiss., 1886, 1, 1–97, Berlin.
- SCHULZE, F.E. (1887a): Report on the Hexactinellida.- In: MURRAY, J. (ed.): Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76, **21**, 1–513, London.
- SCHULZE, F.E. (1899): Amerikanische Hexactinellida nach dem Material der Albatross-Expedition. – 126 S., Jena (Gustav Fischer).
- SCHULZE, F.E. (1904): Hexactinellida. – In: CHUN, C. (ed.): Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898–1899, **4**, 1–266, Jena (Gustav Fischer).
- SIMPSON, T.L. (1984): The Cell Biology of Sponges. – 662 S., New York, Berlin, ect. (Springer).
- TERMIER, H.; TERMIER, G. & TSIEN, H.H. (1981): Spongiaires des calcaires récifaux du Frasnien de

- l'Ardenne. – Bull. Soc. Géol. Belgique, **90**, 287–298, Bruxelles.
- TICHY, G. (1975): Der erste körperlich erhaltene Kieselchwamm (*Tremadictyon cf. roemeri*) aus der Trias (Anis) der Alpen. – Verh. Geol. B.-A., 1975, 2/3, 67–73, Wien.
- TRAMMER, J. (1982): Lower to Middle Oxfordian sponges of the Polish Jura. – Acta Geol. Polonica, **32**, 1/2, 1–39, Warszawa.
- TRAMMER, J. (1989): Middle to Upper Oxfordian sponges of the Polish Jura. – Acta Geol. Polonica, **39**, 3/4, 1–39, Warszawa.
- WARME, J.E.; BURKE, R.B.; CREVELLO, P.D.; HALLIWELL-HAZLETT, B. & LETSCH, D.K. (1988): Evolution of the Jurassic High Atlas Rift, Morocco: Transtension, structural and eustatic control on carbonate facies, tectonic inversion. – Guidebook, Amer. Ass. Petrol. Geol. Mediterr. Basins Conf. Nice, 1988, Fieldtrip 9, Tulsa, Oklahoma.
- Anschrift der Verfasser:*  
*Dr. Dorte Mehl, Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin, Malteserstr. 74–100, Haus D, D-1000 Berlin 46, Bundesrepublik Deutschland; Univ.-Prof. Dr. Helfried Mostler, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck, Austria*
- eingereicht: 2. Februar 1993      angenommen: 12. März 1993

## Tafelerläuterungen

### Tafel 1 (alle Skleren von *Stromatidium typicale* GIRTY 1909) (Oberperm von Texas)

- Fig. 1: Unteransicht von Clatripentaster mit zunächst streng bifurcater Aufspaltung; in der dritten Generation der Aufspaltung sind unregelmäßige Poren beobachtbar, die sich durch das Herausbiegen aus der Fläche bei der Aufspaltung der Strahlen ergeben. Örtlich verwachsen die nach oben abgewinkelten Strahlen, wiederum mit der Gitterplatte (40 x).
- Fig. 2: Clatripentaster mit z.T. unregelmäßiger Aufspaltung. Es handelt sich um die dornenfreie Unterseite; selbst die äußersten Strahlen sind unten nicht bedornt (70 x).
- Fig. 3: Das Gitterpentaster weist am Ende der äußersten Strahlen auch auf der Unterseite Dornen auf (40 x).
- Fig. 4: Große Gitterplatte mit regelmäßiger Aufspaltung der Strahlen; Unterseite ist mäßig bedornt (60 x).
- Fig. 5: Die Hälfte eines Clatripentasters mit ursprünglich über 100 Poren; Unterseite ebenfalls bedornt (40 x).
- Fig. 6: Unregelmäßige Aufspaltung, schon in der zweiten Generation; Unterseite ist glatt (70 x).
- Fig. 7: Bedornte Unterseite eines Pentasters (50 x).
- Fig. 8: Juveniles Exemplar eines Pentasters; Ansicht von unten (150 x).
- Fig. 9: Clatripentaster, von unten gesehen, mit starker Bedornung der Randstrahlen (60 x).
- Fig. 10: Unterseite einer Gitterplatte, unregelmäßig aufgespaltet (80 x).

### Tafel 2 (alle Skleren von *Stromatidium typicale* GIRTY 1909) (Oberperm von Texas)

- Fig. 1, 3: Oxyptentaster, der Grundstein der Gitterplatten. Die Orientierung in Fig. 1 ist entsprechend der Lage des Pentasters im gesamten Schwammkörper, d.h. die vier in einer Ebene angeordneten Strahlen sind oben, der fünfte, vertikale, Strahl ist nach unten gerichtet. In Fig. 3 sieht man senkrecht auf den fünften Strahl (170 x).
- Fig. 2: Clatripentaster, von der Seite beobachtet. Man erkennt die starke Bedornung auf der Oberseite. Die Unterseite ist glatt, aber auch der fünfte Strahl ist im bifurcaten Abschnitt, im Gegensatz zu den Skleren von Fig. 1 und 3, nicht bedornt (170 x).
- Fig. 4: zeigt die starke Bedornung auf der Oberseite eines Clatripentasters (170 x).
- Fig. 5: die glatte Unterseite und gleichzeitig auch die schwache Bedornung der Oberseite eines Pentasters zeigend (Seitenansicht; 80 x).
- Fig. 6, 7: Stark bedornte (Dornengruppen) Oberseite von Gitterplatten (70 x).
- Fig. 8: Bruchstück eines massiven Clatripentasters, mit bedornten Pusteln übersät (Ansicht von oben; 50 x).
- Fig. 9: Schwach bedornte Oberseite eines Gitterpentasters; in der Mitte ist ein massiver Dorn entwickelt (50 x).

### Tafel 3 (alle Skleren von *Stromatidium typicale* GIRTY 1909) (Perm von Texas)

- Fig. 1: Stark vergrößerte Oberseite eines Gitterpentasters, um die Art der Bedornung aufzuzeigen (300 x).
- Fig. 2: Juveniles Oxyptentaster (Oberseite; 170 x).
- Fig. 3: Stark vergrößerte Oberseite einer breiten Gitterplatte mit langgezogenen Dornen, die von vielen kleinen Dornen umsäumt sind (200 x).
- Fig. 4: Bedornte Unterseite eines unregelmäßig aufgespalteten Clatripentasters (170 x).
- Fig. 5: Bedornung des äußersten Strahlenkreuzes (mehrspeitzige Domen bis Dornengruppen; 300 x).
- Fig. 6: Sklere mit Ansatz zu zwei Bifurcationen (Ansicht von oben; 80 x).

**Tafel 4** (alle Skleren von *Irpaspongia permica* n. gen. n. sp. (Holotypus); alle Vergrößerungen 40 x) aus dem Perm von Texas (Geol. Inst. Ibk., Nr. ME/MO 730)

- Fig. 1: Zygomhexactin mit unregelmäßiger Bedornung bzw. Bestachelung ab der Strahlenmitte und unterschiedlich breit ausgebildeten Zygomen; der Strahl links außen ist an der Zygomfläche intern noch stark zerwurzelt.
- Fig. 2, 3: Zeigen am Strahlenende oben besonders stark lappige Zygome.
- Fig. 4, 18: Hexaster mit breiten, intern zerwurzelt Zygomen, mit z.T. halbrunden Begrenzungen, die als Umschließungen von Stacheln gedeutet werden.
- Fig. 5-7, 11-15: Bruchstücke von Zygomhexactinen.
- Fig. 8: Noch über Zygoose in Verbindung stehende Zygomhexactine.
- Fig. 9: Breites Zygom, am oberen Strahl eines Hexactins sichtbar.
- Fig. 12: Stark vom rechten Winkel abweichende Strahlen eines Zygomhexactins.

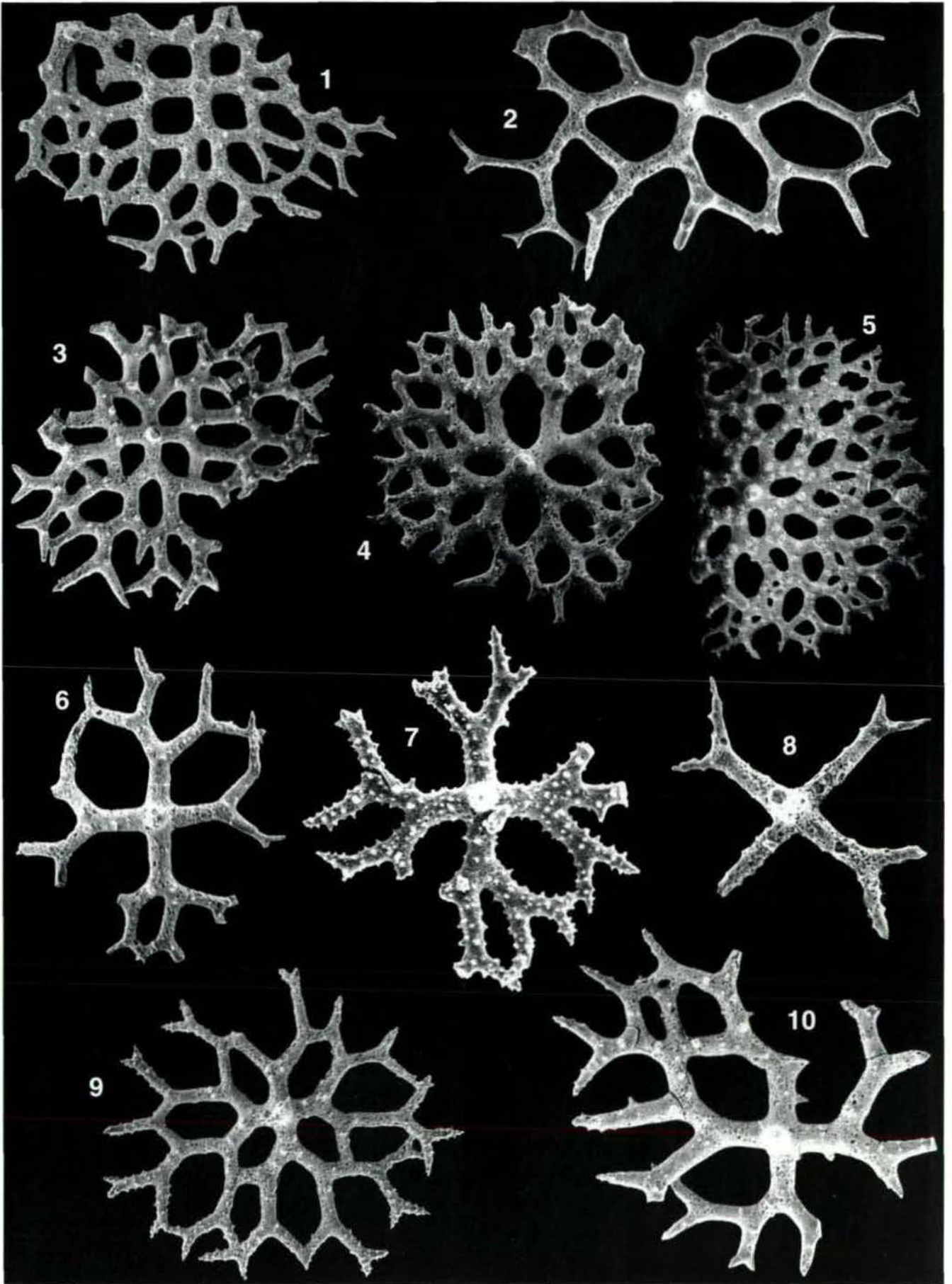
**Tafel 5** Dermalskleren der Stiodermatidae FINKS (alle aus dem Perm von Texas)

- Fig. 1-7: Skleren mit kugelig aufgeblähtem Distalstrahl; z.T. sind Paratangentialstrahlen im mittleren Abschnitt ebenfalls geschwollen. Sie alle ähneln stark jenen Skleren, die FINKS vom Holotypus *Stioderma coscinum* FINKS 1960 abbildet (50 x, 40 x, 42 x, 30 x, 50 x, 45 x, 35 x).
- Fig. 8-9: Allseitig angeschwollene Skleren, die etwas kleiner sind und als vermittelnde Spicula zum Aufbau innig miteinander verbundener Sklerenlagen führen (90 x, 85 x).
- Fig. 10-12, 14-15: Weniger angeschwollene, z.T. lappig entwickelte Skleren (45 x, 50 x, 35 x, 55 x).
- Fig. 13, 16, 18: Stark unregelmäßig mit z.T. lagig angeordneten Lappen ausgestattete Skleren (55 x, 40 x, 60 x).
- Fig. 17, 19-21: Innig miteinander verwobene Hexactine unterschiedlicher Größe mit langgezogenen Strahlen, deren Lappen  $\pm$  parallel zur Strahlenachse orientiert sind (40 x, 45 x, 38 x, 40 x).

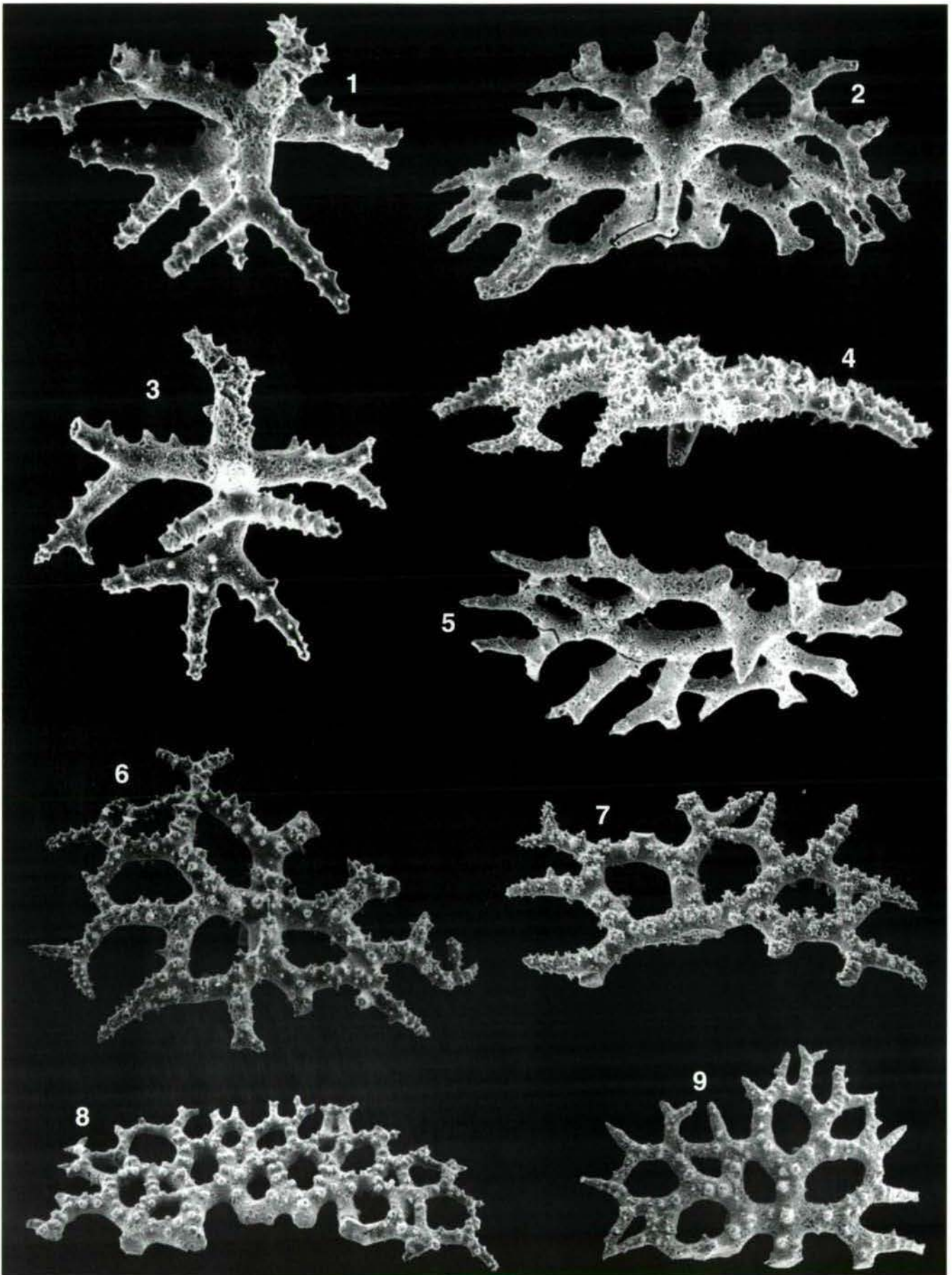
**Tafel 6** Diktyonale Skelette der Hexactinosa (Organisationstypen nach REID 1964) (alle aus dem Anis der Nördlichen Kalkalpen)

- Fig. 1, 2, 5: Farreoider Typus (70 x, 70 x, 90 x).
- Fig. 3-4, 9: Vermittelnde Skelette möglicherweise zwischen den regelmäßig und unregelmäßig verschweißten Typen (70 x, 82 x, 40 x).
- Fig. 6-8: Unregelmäßig ausgebildete Gerüste (euretoid-aulocalycoidaler Typus) (95 x, 62 x, 72 x).
- Fig. 10-11: Diktyonales Skelett aus verlöteten Hexactinen von einem neuen Schwamm aus dem Oberdevon des Heiligen-Kreuz-Gebietes (86 x, 84 x).

Tafel 1

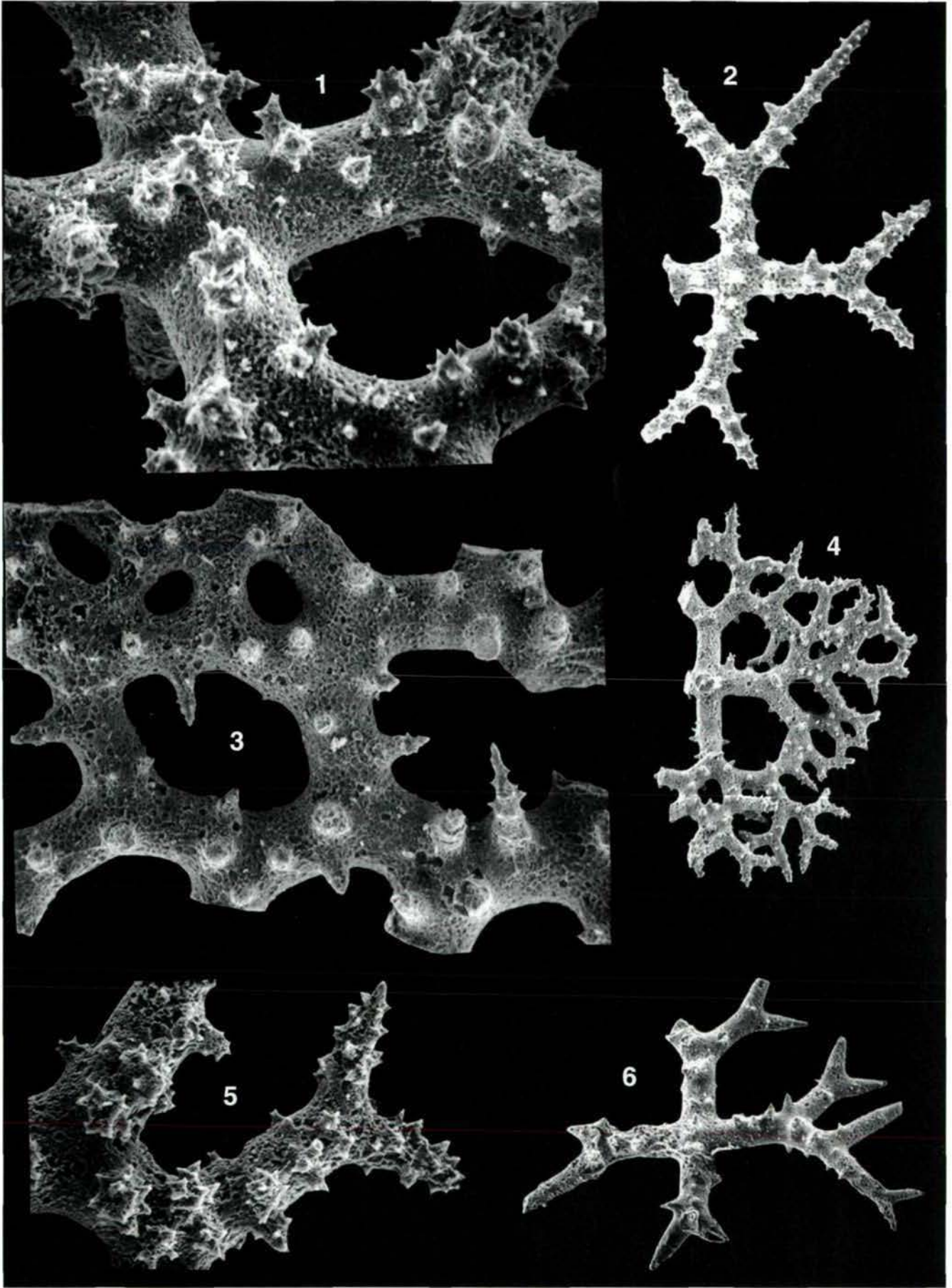


Tafel 2

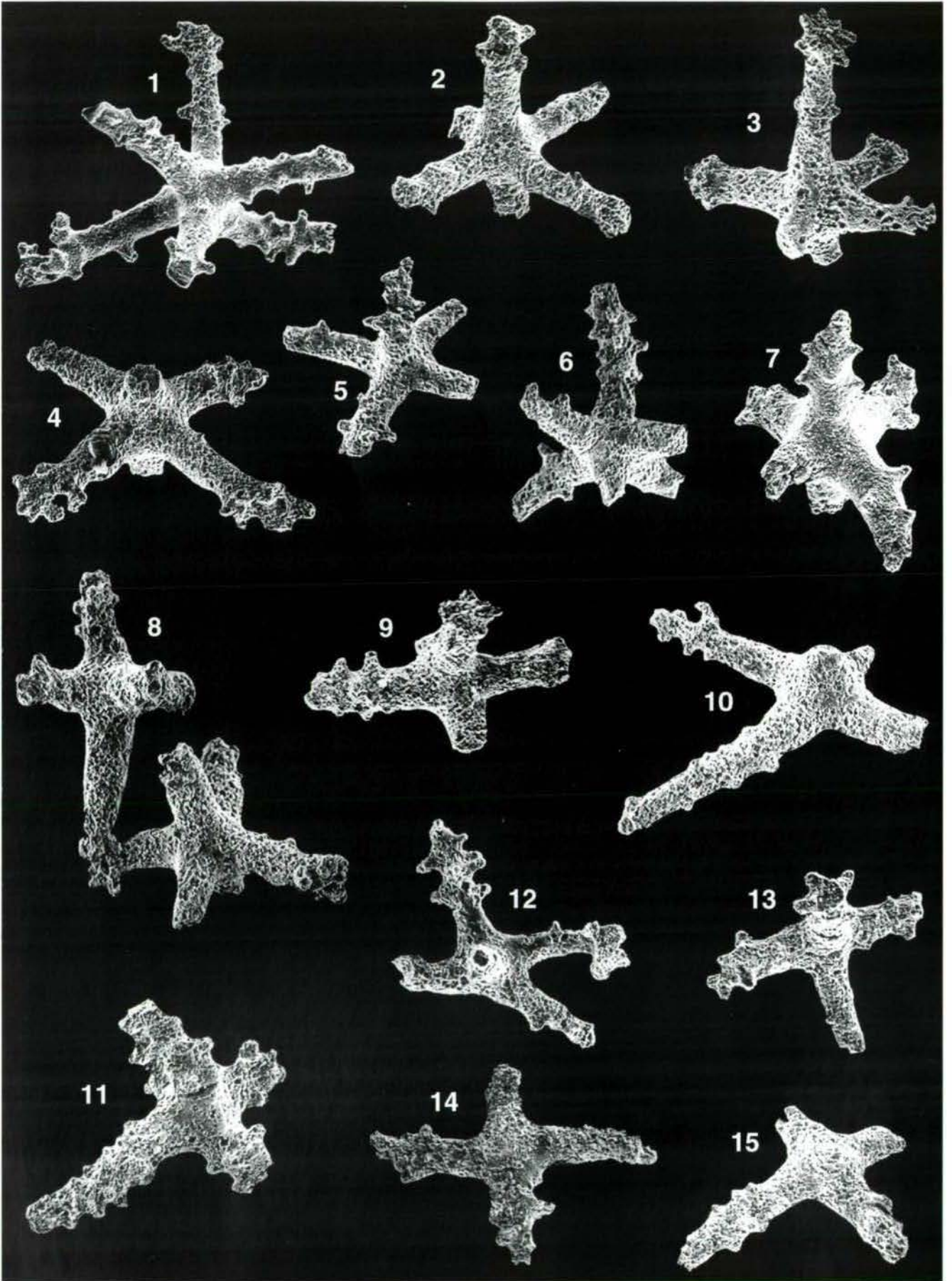




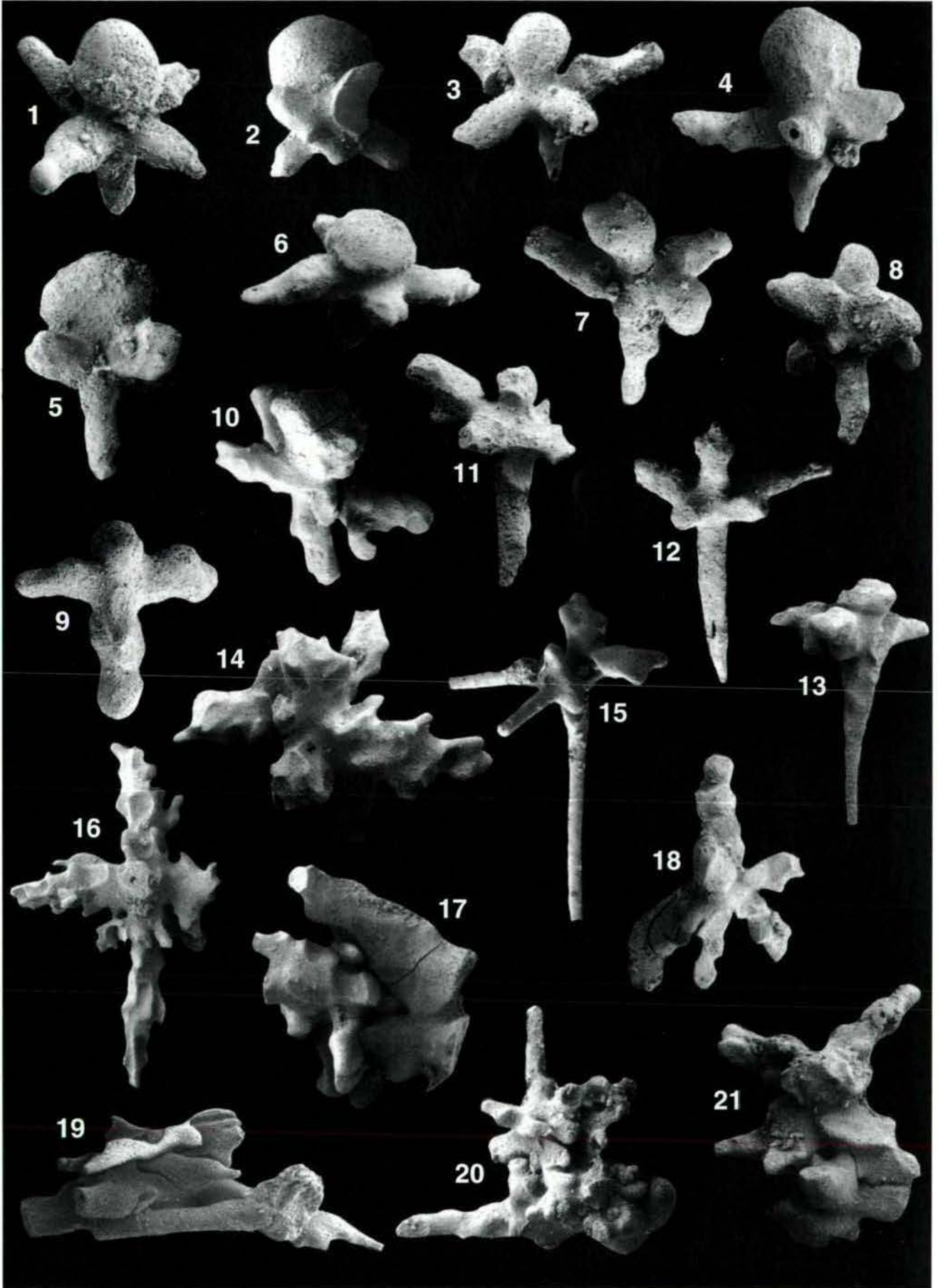
Tafel 3



Tafel 4



Tafel 5



Tafel 6

