

## ZUR SKELETTARCHITEKTUR, ENTWICKLUNG UND STRATIGRAPHISCHEN BEDEUTUNG AUSGEWÄHLTER LITHISTIDER SCHWÄMME AUS DEM OBERJURA

Helfried MOSTLER & Zoltan BALOGH

Mit 3 Abbildungen und 6 Fototafeln

### Zusammenfassung:

Durch die uneinheitliche Ansprache der Desmen, die ihrerseits die Grundlage für die bisherige Systematik der Lithistida stellen, ist nach dem gegenwärtigen Forschungsstand die Bedeutung dieser zum Teil für die Aufgliederung in Unterordnungen problematisch geworden. Um die Bedeutung dieser Skleren dennoch aufzuzeigen, war es daher wichtig, ein klares Bild über die Desmenarchitektur zu erarbeiten. Anhand der Baupläne dieser konnte aufgezeigt werden, daß man auch mit isolierten Desmen bis in das Gattungsniveau, in einigen Fällen sogar bis in den Artbereich lithistider Schwämme vordringen kann. So konnte erstmals mittels isolierter Skleren aus der oberjurassischen Beckenfazies (Oberalm-Formation) *Lecanella pateraeformis* ZITTEL aus der Unterordnung der Anomocladina und *Cylindrophyma milleporata* GOLDFUSS aus der Unterordnung der Didymorina nachgewiesen werden. Es handelt sich um Arten die im Germanischen Oberjura weit verbreitet sind.

Aufgrund eines reichen Sklerenmaterials das aus den unterschiedlichsten Ablagerungsgebieten vom Karbon bis in den Oberjura reichend stammt, sowie auch aus der Sicht der hier vorgestellten oberjurassischen Lithistiden läßt sich hinsichtlich der Entwicklung dieser Schwammgruppe folgendes festhalten. Die Unterordnungen Orhocladina und Tricranocladina sind ebenso wie die Sphaerocladina (hier beschränkt auf die eigenständige paläozoische Gruppe) im Paläozoikum ausgestorben. Die im Oberjura auftretenden „Sphaerocladina“ mit demselben sphaerocladinen Grundbau wie sie bei den paläozoischen Formen entwickelt wurde, wurden in dieser Studie neu als **Neosphaerocladina** im Range einer Unterordnung benannt und sind somit als eine völlig unabhängig entstandene Gruppe zu betrachten.

Die Anomocladina die man den Sphaerocladina zuzählte zeigen keine verwandtschaftlichen Beziehungen zu diesen; sie sind vielmehr eine neue Formgruppe im Range einer Unterordnung die sich ebenfalls erst im Oberjura entwickelte. Die Dicranocladina sind keinesfalls aus den Tricranocladinen hervorgegangen, wie dies bisher vermutet wurde; sie haben sich ebenfalls eigenständig im Oberjura ebenso wie die Unterordnung Tetracladina gebildet. Damit kann schon jetzt belegt werden, daß die Lithistida im Oberjura einen neuen Evolutionsschub erfuhren, zum Teil unter Nutzung alter Baupläne. Eine ökologische Komponente könnte durchaus mit der Steuerung der plötzlichen Entwicklung einer so vielfältigen lithistiden Fauna mitgewirkt haben. Hierbei wird an die plötzliche Verfügbarkeit an Faziesräumen für eine Schwammriffbildung im Oberjura gedacht.

### Abstract:

According to the non-uniform terminology for the desma, which are the base for the previous systematic of the Lithistida, due to the present state of knowledge the significance of the desma for the subdivision into suborders became problematical.

To point out the significance of these scleres it was therefore important to create a clear idea on the architecture of the desma.

Based on their construction plans it was possible to demonstrate that also with isolated desma a determination on the level of genera, in some cases even on the level of species, is possible.

Thus, for the first time, it was possible to indicate *Lecanella pateraeformis* ZITTEL from the suborder Anomocladina and *Cylindrophyma milleporata* GOLDFUSS from the suborder Didymorina by means of isolated scleres derived from Late Jurassic basin sediments (Oberalm Formation). These species are very common in the German Late Jurassic.

Based on a rich material of scleres derived from different environments ranging in age from the Carboniferous to the Late Jurassic, and based on the Late Jurassic Lithistida described in the present paper, the following can be stated concerning the evolution of this group of porifera:

The suborders Orchocladina and Tricranocladina, as well as the Sphaerocladina (in this study confirmed to the original paleozoic group) disappeared during the Paleozoic.

The 'Sphaerocladina' with the same sphaerocladine architecture as the paleozoic forms, which first appear during the Late Jurassic, in this study are termed **Neosphaerocladina** (in the rank of a suborder) and therefore are to be considered as an independently developed group. The Anomocladina, which belong to the Sphaerocladina, do not show any relationships to them; they rather represent a new form-group in the rank of a suborder, which also developed during the Late Jurassic.

The Dicranocladina by no means evolved from the Tricranocladina. By this, at present it can be proved that the Lithistida experienced a push in their evolution during the Late Jurassic, partly by using old construction plans. An ecological component like the sudden availability of an environment favouring the formation of sponge reefs, might have controlled the sudden evolution of such a manifold lithistid fauna.

## 1. Einleitung und Problemstellung

Lithistide Schwämme sind seit dem mittleren Kambrium nachgewiesen (KRUSE 1983, RIGBY 1986). Während diese im Kambrium mit nur 3 Gattungen der Orchocladina vertreten sind nimmt ihre Entwicklung im Ordovizium explosionsartig zu. Ab dem Ordovizium sind nach RIGBY 1991 alle 5 Ordnungen des Paläozoikums bereits vertreten. Es handelt sich um die Orchocladina, Sphaerocladina, Tricranocladina, Rhizomorina und Megamorina. Unter diesen sind die Orchocladina und Tricranocladina am erfolgreichsten. Die meisten Gattungen der zuvor aufgelisteten Unterordnungen erlöschen im Laufe des Perms; jene der Orchocladina und Tricranocladina sterben überhaupt aus. Dabei überrascht die Ansicht von RIGBY (1991: 95), daß die Sphaerocladina am Ende des Devons ausgestorben sein sollen, weil gerade diese Unterordnung von SCHRAMMEN 1910 besonders auf Grund mesozoischer Lithistida aufgestellt wurde. RIGBY und STEARN (1983: 23) ordnen den Sphaerocladina nicht nur paläozoische sondern auch mesozoische Schwämme zu. Auf diese Problematik wird in dieser Studie noch eigen eingegangen.

Verfolgt man die Entwicklung der Lithistida über das Ordovizium hinaus, so ist zunächst ein Rückgang des Gattungsreichtums im Silur und Devon sehr deutlich, im Karbon und Perm leicht ansteigend, vor allem was die Orchocladina, Tricranocladina und Megamorina betrifft. Woran das relativ spärliche Auftreten von Lithistida in der Unter- und Mitteltrias liegt, ist zur Zeit nicht mit Sicherheit zu beantworten; diese

Frage wird in dieser Arbeit jedoch andiskutiert, um Wege zur Lösung dieses Problems aufzuzeigen. Wie bereits erwähnt, sind lithistide Poriferen im Gegensatz zum O.Perm in der Unter u. Mitteltrias nicht häufig, nehmen jedoch in der O.Trias deutlich zu und steigern sich was ihre Gattungszahl betrifft bis zum O.Jura, um schließlich in der U.Kreide zu kulminieren. Danach kommt es zu einem drastischen Rückgang; dennoch leben heute 50 Gattungen denen mindestens 600 nichtlithistide Gattungen gegenüberstehen.

Gewöhnlich untergliedert man die Lithistida auf Grund der stark unterschiedlichen Gestalt der Desmen in 9 Unterordnungen (LEVI 1991: 72).

Orhocladina RAUFF 1893:  
Dendroclone

Tricranocladina REID 1967:  
Tricranoclone

Sphaerocladina SCHRAMMEN 1910:  
Sphaeroclone (nach RIGBY im Devon erloschen; im Mesozoikum u. möglicherweise auch rezent durch *Vitulina* SCHMIDT vertreten)

Rhizomorina ZITTEL 1878:  
Rhizoclone (Ordovizium – rezent)

Dicranocladina SCHRAMMEN 1924:  
Dicranoclone Jura – rezent

Megamorina ZITTEL 1878:  
Megaclone Karbon – rezent)

Tetracladina ZITTEL 1878:  
Tetraclone (O.Trias – rezent)

Didymmorina RAUFF 1893:  
Didymmoclone (O.Jura)

Helomorina SCHRAMMEN 1924:  
Heloclone (Ordovizium – rezent)

Verfolgt man die Untergliederung der Lithistida in den wichtigsten zusammenfassenden Arbeiten der letzten 15 Jahre, so fällt auf, daß es bedingt durch die unterschiedliche Ansprache der Desmen bzw. durch Zusammenlegung von 2 Desmentypen auch zusätzliche Unterordnungen gibt wie z.B. die Anomocladina. In einem anderen Fall werden beispielsweise die Heloclone mit zu den Megamorinen gezählt, wodurch die Unterordnung Helomorina in der oben aufgelisteten Reihe der Unterordnungen nicht mehr aufscheinen dürfte. Heloclone und Megaclone werden zu Rhabdoclonen zusammengefaßt. Darüberhinaus sind noch eine Reihe von Desmen zu nennen wie z.B. Astroclone, Chiastoclone, Ennomoclone (vgl. hierzu REID 1970). Auf diese wird nur so weit es die oberjurassischen Lithistiden betrifft in dieser Arbeit eingegangen.

Aus dem zuvor Besprochenen läßt sich unschwer erkennen, daß die auf Desmen aufbauende Systematik uneinheitlich ist, weshalb in dieser Studie versucht werden soll, eine klare Ansprache der Desmenarchitektur herauszuarbeiten. Es geht uns aber auch darum nachzuweisen, daß mit Hilfe einer reichen Sklerenführung es durchaus möglich ist aus der Sklerenveresellschaftung einer Gesteinsprobe auf natürliche Gattungen zum Teil sogar auf Arten, gerade wenn es sich um besondere Desmen handelt, zurückzuschließen.

Anhand eines reichen Fotomaterials sollen Fragen ob z.B. Anomoclone einen eigenen Desmentypus darstellen, oder ob diese als Astroclone der Unterordnung Sphaerocladina zuzuordnen sind, abgeklärt werden. Zur Aufklärung dieser Fragen sollen auch noch Sphaeroclone und

Didymmoclone mit in die Diskussion einbezogen werden.

Durch die präzise Ansprache der Desmen lassen sich im Malm von Natthein Vertreter der durch SCHRAMMEN 1936 aufgestellten Familie Lecanellidae nachweisen, die auch erstmals aus dem Oberjura der Alpen (Oberalmer Schichten) bekannt gemacht werden konnten.

Den Autoren ist voll bewußt, daß es bei der derzeitigen Klassifikation der Lithistida noch viele Unklarheiten gibt. So vermerkt LEVI (1991: 73), daß noch sehr wenig über die heute lebenden lithistiden Schwämme bekannt ist. Dennoch hat sich über das Studium der Skleren rezenter desmentragender Formen klar herausgestellt, daß die Lithistida keine monophyletische Gruppe wie bisher angenommen darstellen, sondern ein typisches Polyphyllum sind (REITNER & KOHRING 1990: 220).

## 2. Zur Nomenklatur, Bau und Genese der Desmen

Unter Desmen versteht man lithistide Stützelemente die sich von den übrigen Kieselschwämmen sehr auffallend unterscheiden. SOLLAS (1888) hat sie Desmome\*) genannt. Die Bezeichnung in der Einzahl dieser Skleren ist nach SOLLAS das Desma (griech. = Band); RAUFF (1893) spricht in der Einzahl von Desmom (griech. = das Gebundene). Im angelsächsischen Sprachraum wird von Desma (Einzahl) und Desmas (Mehrzahl) gesprochen. SCHULZE & LENDENFELD (1889) meinen, daß es sprachlich richtig sei von Desm (Einzahl) Desme (Mehrzahl) zu sprechen. Schließlich hat sich Desma (Einzahl) bzw. Desmen (Mehrzahl) im deutschen Sprachraum durchgesetzt.

Nun, was versteht man unter einem Desmom bzw. unter einem Desma? Wenn man sich in der

\* In der neueren Literatur wurden diese immer wieder Desmome bezeichnet, was sicher nicht richtig ist!

Literatur umsieht, so gibt es eine Unzahl von Definitionen. Wenig aussagekräftig sind Definitionen wie: „vielverzweigte kieselige Nadeln“ oder „unregelmäßig begrenzte Skleren mit klumpigen Mineralablagerungen“ (LAUBENFELS, 1955: E29). POKORNY (1958: 11) will die Desmen nur rein morphologisch betrachtet sehen; die Anlagen aller Desmen werden entweder durch Caltrope (Vierachser) oder Rhabde (Einachser) gebildet, erkennbar an den Achsenkanälen die in der Regel nur in den Zentralteilen der Desmen nachzuweisen sind. „Das charakteristische Merkmal der Desmome ist die Endung ihrer Arme mit knorrig oder wurzelartigen Ausläufern, die so eine reichlich zergliederte Gelenkfläche ausbildet, die mit dem Arm der Nachbarnadel artikuliert.“ H. MÜLLER gibt für Desmome (es sollte richtig Desmome heißen) folgende Definition: „Skleren von monaxonen, tetraxonen oder triaxonen Grundtyp, deren Arme unregelmäßige wurzelartige oder knorrige Ausläufer und Auswüchse zeigen“. Die Definition enthält zwar das wesentlichste, nur ist ein triaxoner Grundtyp bei den Desmen nicht nachweisbar; es handelt sich bei dem hier angesprochenen Typus immer um Formen die sich vom tetraxonen-Bauplan ableiten, indem sie einen Strahl zurückbilden und somit die dreiachsige Gestalt vortäuschen.

Wird in der einen Arbeit ein Grundtyp zuviel ausgeführt, bei der Desmendefinition in einer anderen eine zuwenig aufgelistet; so z.B. SCHÖNLAUB (1973: 43): „Desmen (Desmome) sind Skelettelemente der Lithistida. Dabei handelt es sich um unregelmäßige, wurzelähnliche Nadeln die aus der Umwandlung einachsiger Formen entstanden sind („Spicula irregularia“ im Sinne RAUFF's 1894: 156)“. Durch Zygose verbinden sich die Enden eines Desmoms (Zygom) mit den benachbarten Desmen. SCHÖNLAUB zitiert in dieser Definition RAUFF 1894, der auf S. 156 ganz klar folgendes feststellt: „Alle Desmome werden entweder als einfache Caltrope mit vier Achsenkanälen, oder als einfache, kurze, glatte Stäbchen mit einem Achsenkanal zuerst angelegt“.

Die beste und umfassendste Definition für Desmen hat WIEDENMAYER (1977: 36) erstellt: „Desma (So.): A collective term denoting tetraxon or monaxon megascleres which bear irregular branching exrescences (zygomes), especially at the tips of raylike arms (clones); characteristic of Lithistida, in which the skeleton is rendered rigid by the interlocking of spicule processes (after FINKS, 1960, p. 55). The main (inceptional) body (crepis) of the spicule may be unbranched (in tricrepid and tetracrepid desmas), or anaxial (in acrepid, anaxial, or cryptaxial desmas).“

Mit dieser Definition sind alle wichtigen Merkmale zur Charakterisierung der Desmen angesprochen, und damit ergibt sich auch gleich die Notwendigkeit die Terminologie der Teilelemente von Desmen zu besprechen. In der oben zuletzt angeführten Definition wurde zuerst der Terminus **Zygom** angesprochen. Darunter versteht man das unregelmäßig zerwurzelte Armenende oder überhaupt jenen Teil einer Kieselnadel durch der die Verbindung mit dem nächsten Desma bewirkt wird (die Verbindung zwischen zwei Desmen über Zygom nennt man **Zygo**). Die Ausbildung der Zygom ist vielfältig.

- 1) zerschlitzte Zygom
  - a) wurzelig verästelt
  - b) in kurze Zäsern aufgegliedert
  - c) in Lappen zerlegt
  - d) knorrig gestaltete kleine Fortsätze bildend
- 2) unregelmäßig, polsterartige Gebilde
- 3) aus wirrem Wurzelwerk bestehende Gebilde
- 4) Zygom mit zusätzlicher Ornamentierung
  - a) mit Zäsern
  - b) mit Knöpfchen
  - c) mit Knoten
  - d) mit Warzen besetzt.

Als nächster Begriff wäre das **Crepidom** abzuklären (griech. = Grundlage). Nachdem die meisten Desmen zuerst als Einachser oder Vier-

achser angelegt werden, läßt sich die erste Anlage in den meisten Fällen gut erkennen, und dieser erstangelegte Teil einer Kieselnadel wird Anfangskörper oder Crepidom genannt (syn. Begriffe sind Crepid oder Crepis). Durch Anlagerung bzw. konzentrische Umwachsung von Kieselsäure, anfangs noch ziemlich regelmäßig, später aber ganz unabhängig von der Gestalt des Crepidoms entstehen durch unregelmäßige Kieselsäureanlagerungen insbesondere an deren Enden die Desmen (vgl. hierzu Abb. 1).

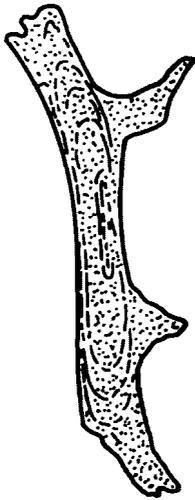


Abb. 1: Monaxiles Crepidom eines rhizomorinen Skelettelementes.

Wie aus der Definition der Desmen durch WIEDENMAYER 1977 hervorgeht, kann der Anfangskörper (das Crepidom) unverzweigt sein; dann spricht man von einem **monocrepidem Desma** (es werden auch die Begriffe monaxil oder monaxial verwendet). Verzweigte Desmen können **tricrepid** oder **tetracrepid** entwickelt sein. Hierzu sind jedoch Anmerkungen nötig. Nachdem man das Crepidom als Anfangskörper (Erstanlage) definiert hat, sorgt der Begriff tricrepid sicher für Verwirrung, zumal in der Definition von Desmen die Herleitung dieser aus monaxonen oder tetraxonen nicht aber triaxonen Skleren gefordert wird. Der Ausdruck „tricrepid“ ist deshalb irreführend, weil man wie REID (1970: 84) bei Tridern die sich vom Tetraclon ableiten, von einer Crepis spricht, die caltropher oder tripodier Natur sein kann. Ein Tri-

pod kann sich aus einem Triod (Dreiachser) entwickeln, das nur von hexactinelliden Schwämmen gebildet wird, bei den Demospongien entwickelt sich dieses aus einem Caltrop unter Reduzierung eines Armes und dieser Reduktionsvorgang ist bei dem Begriff tricrepid gemeint. Wäre dem nicht so, so würde die Definition der Desmen nach MÜLLER mit triaxonem Grundtyp richtig sein. Es gibt aber auch Desmen bei denen von einem verdickten Zentrum „Arme“ ausgehen, dann spricht man von einem acrepiden Desma (syn. anaxial, cryptaxial). An Stelle einer Crepis ist nur ein Zentrum vorhanden.

Es ist sicher aufgefallen, daß die Autoren bei Nennung der Arme diese unter Anführungsstriche gesetzt haben. Unter Arme senso stricto versteht man die einzelnen Strahlen der Skleren die **Clade** genannt werden. Für die armähnliche Ausbildung bei den Desmen wurde die Bezeichnung **Clon** eingeführt (griech. = Zweig). Alle Desmen enden mit der Silbe -clon (z.B. Tetraclon, Rhizoclon etc.). Drei gleichartig ausgebildete oder umgestaltete „Arme“ bilden das **Clonom** (vgl. Abb. 2).

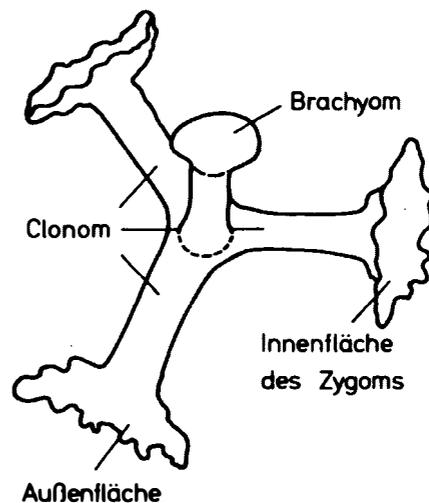


Abb. 2: Tetraclon mit 3 gleichartig entwickelten Clonen die zusammen das Clonom bilden. Der vierte reduzierte „Arm“ ist am Außenendeknopfartig verbreitert und wird daher als **Brachyom** bezeichnet.

Der vom Clonom abweichend entwickelte Arm wird als Brachyom bezeichnet. Das Brachyom ist meist ohne Zygom, kann aber auch ein Zygom aufweisen. FINKS 1971 verwendet den Begriff Clonom unrichtig, wenn er bei der Unterscheidung von Tricranocladina und Dicranocladina von 2, 3 und 4 Clonomen spricht; es müßte richtig heißen 2-, 3- und 4-strahlige Clonome, weil es sich um Desmen die aus 2, 3 und 4 gleichwertigen Clonen bestehen handelt.

Hinsichtlich der Spiculogenesis sei folgendes festgehalten. Die Crepis wird durch die sukzessive Bildung von Kieselsäurelagen gebildet (im Durchlichtmikroskop deutlich sichtbarer Lagenbau, vgl. Abb.1); sie zeigt einen klar definierbaren geometrischen Aufbau (z.B. monaxone Struktur). Der Lagenbau der Crepis wird vom (organischen) Filament gesteuert; man bezeichnet die um das Filament abgeschiedene Kieselsäure als **Silicalemma**. Diese kann aus zweierlei Arten von Kieselsäure bestehen. Der interne Kieselsäuremantel ist stets sehr dicht zusammengesetzt, während die periphere Kieselsäurelage einen lockeren, granularen Aufbau zeigt.

Sobald der Bau der Crepis fertiggestellt ist, folgt ein Wachstumsstillstand. Erst danach setzt die Bildung der unterschiedlich gestalteten Zygame ein. Wie schon SOLLAS 1888 aufgefallen, findet vor dem Wachstum zygomaler Bauformen in vielen Fällen eine örtliche „Erosion“ des Lagenbaues der Crepis statt. Gut beobachtbar ist dies bei den Heloclonen, die quer zur monaxonen Anlage des Spiculums für die Kontaktfläche der Nachbarskleren mehrere tiefe Eindellungen zeigen, die durch eine tiefgreifende Erosion an der Crepis hervorgerufen wurde. Erst danach wird der Außenbereich des Zygons (Randaufwulstung) gebildet; (vgl. hierzu Abb.3). Dies setzt jedoch voraus, daß die Desmen von den Collencyten in die endgültige Position gerückt wurden. Damit ist die Zygomwerdung zweifelsohne als ein zweiter  $\text{SiO}_2$ -Bildungsprozeß zu verstehen, der der Anpassung der Zygame an die Nachbarskleren (Zygoose) dient. Unklar ist, ob die bei der „Erosion“ freiwerdende Kieselsäure für die weitere Zygombildung z.B. um den

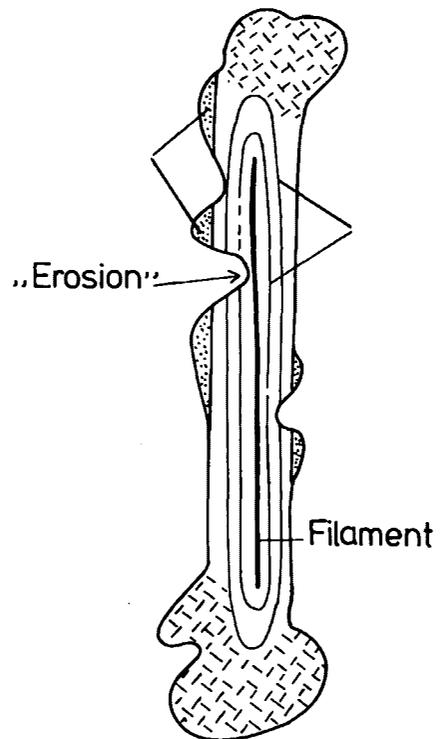


Abb. 3: Heloclon an dem die mehrfache Kieselsäurebildung dargestellt ist.

- 1 „Dichte“ Kieselsäure um das Filament im Lagenbau; danach Wachstumsstillstand und Erosion
- 2 „lockere“ Kieselsäure an den Enden für den Zygombau
- 3 neuerdings Kieselsäureausscheidung für die Bildung der Wülste die nach der Erosion aufgebaut werden.

querenden Skleren einen besseren Halt in Form eines Wulstes zu ermöglichen, einem weiteren Kieselsäureprozeß zuzuordnen ist und ob hiebei die zuvor freiwerdende Kieselsäure hiezu verwendet wurde.

Soweit bisher bekannt, haben die meisten jurassischen und kretazischen Lithistiden neben den das Hauptgerüst (Stützskelett) bildenden Desmen Dermalstrahlen entwickelt; es sind dies Triaene, Dichotriaene bzw. deren Abkömmlinge wie Phyllotriaene, Symphyllotriaene etc. Sie fehlen bei den paläozoischen Lithistiden. MOSTLER 1989 hat aus unterjurassischen Beckensedimenten der Nördlichen Kalkalpen Dicho- und Phyllotriaene beschrieben, die einen engverflochtenen Dermal skelettaufbau entwickelten und deren Kontaktflächen völlig den Zygom von Desmen gleichzustellen sind.

Diese zeigen einen Feinbau, der einen dreiphasigen Kieselsäureaufbau vermuten läßt.

1. Ein streng geometrischer Bau (glatt begrenztes Caltrop) der Silicemma mit sehr dichten Kieselsäurelagen.
2. Die Bildung granularer Kieselsäure die vom streng geometrischen Bau eines Dichotriaens zum Phyllostriaen führt.
3. Sekundäre Kieselsäure zur Bildung zygomaler Auswüchse.

Ja selbst die vom corticalen Abschnitt in das Choanosom hineinreichenden Dichotriaene mit langem Rhabd entwickelten im Bereich des Cladoms zygomale Strukturen. Diese Bauelemente sind nur für die mesozoischen Lithistida charakteristisch und wurden bisher nur in der Obertrias und im basalen Jura nachgewiesen (vgl. MOSTLER 1989).

### 3. Diskussion über einige ausgewählte Desmentypen aus dem Oberjura

Im Oberjura beginnt eine neue Blütezeit der lithistiden Schwämme, die in der Oberkreide kulminiert. Daher sind z.B. die Beckensedimente reich an Desmen unterschiedlichsten Baustils. Im folgenden sind alle im Oberjura bisher bekannt gemachten Desmen aufgelistet.

Anomoclone  
Astroclone  
Sphaeroclone  
Didymmoclone  
Dicranoclone  
Rhizoclone  
Megaclone  
Heloclone

Davon sollen folgende Desmen speziell besprochen und hinsichtlich ihrer taxonomischen und entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung an diskutiert werden:

Anomoclone  
Astroclone  
Sphaeroclone  
Didymmoclone

Mit dem Begriff **Anomoclone** unmittelbar in Verbindung zu bringen sind die **Ennomoclone** (RAUFF 1893), weil er die Ennomoclone (griech. = gesetzmäßig) als Skelettelemente der Anomocladina ZITTEL (= Ennomocladina) betrachtet. Damit begann die Verwirrung weil RAUFF's Ennomoclone zweifelsohne einmal Tricranoclone wie sie z.B. bei *Hindia* auftreten darstellen, zum anderen auch Desmen miteinbezogen werden die den typischen Baustil von Sphaeroclonen wiedergeben. Somit stecken im Ennomoclone zwei grundverschiedene Desmentypen die verschiedenen Unterordnungen angehören.

1895 hat RAUFF den Begriff Anomoclone geschaffen, die ebenfalls den Anomocladina zugeordnet werden und diese als weiteren Desmentypus mit unregelmäßigen Baustil den gesetzmäßig aufgebauten Ennomoclonen gegenüberstellt. Die Anomoclone im Sinne RAUFF 1895 erinnern, wie REID 1970 aufführt auch an Chiasmoclone, Didymmoclone oder dicke Rhizoclone. Somit war der Begriff Anomoclone viel zu breit für eine klare Ansprache der Desmen gefaßt worden. SCHRAMMEN 1936 hat den Begriff Anomoclone wieder aufgenommen und diesen für einen sehr gut ansprechbaren Desmentypus verwendet. REID 1970 meint, daß es sich bei den Anomoclonen SCHRAMMEN's, die er als unregelmäßige sphaeroclonare Desmen bezeichnet, besser von Astroclonen sprechen sollte. **Astroclone** von REID 1970 erstmals aufgestellt, sind nach diesem Autor Formen die von typischen Sphaeroclonen in Formen mit nach allen Richtungen ausstrahlenden Armen übergehen. Um diese Definition zu verstehen, ist es auch noch erforderlich zu erfahren, was man unter einem **Sphaeroclone** versteht. SCHRAMMEN 1910 versteht darunter anaxiale Desmen mit mehreren Armen (Clonen) die nur in eine Richtung von einem kugelförmigen Zentrum ausstrahlen, das auf der armfreien Seite durch Dornen, Stacheln oder kleinen warzigen Auswüchsen gekennzeichnet ist.

Um den Begriffsinhalt von Anomoclonen im Sinne SCHRAMMEN's 1936 zu verstehen, war es notwendig den Weg über Ennomoclone zum

Anomoclon im Sinne RAUFF's, Astroclone und Sphaeroclon zu gehen, um so die Komplexität der unterschiedlichen Betrachtungsweisen und ihre Vermischung mit systematischen Begriffen transparent zu machen.

Die von SCHRAMMEN (1936: Taf. 21 Fig. 1-3) abgebildeten Anomoclone von *Lecanella pateraeformis* zeigen in keinem Fall ein verdicktes Zentrum von dem die Strahlen (Clone) nach allen Richtungen ausgehen. Damit scheidet ein wichtiges Merkmal das für die Verwirrung bei der Zuordnung von Skleren sorgte aus. Die Anomoclone sind somit keinesfalls mit den Astroclonen im Sinne von REID gleichbedeutend wie dies z.B. RIGBY & STEARN (1983: 23) annahmen. Eine kugelige Verdickung zeigen zweifelsohne die Sphaeroclon, die unterscheiden sich aber von den Anomoclonen und Astroclonen durch Clone die nur von einer Seite des kugeligen Zentrums abgehen. Somit sind unseres Erachtens die Anomoclone im Sinne SCHRAMMEN's 1936 gut abgrenzbar von den Astroclonen einerseits und Sphaeroclonen andererseits. Die Definition für Anomoclone muß demnach folgendermaßen lauten: „Desmen deren Clone von einem unverdickten Zentrum nach allen Seiten abstrahlen.“; meistens sind es 6 Clone, die Clonzahl schwankt zwischen 5 und 9 (vgl. hierzu Taf. 1, Fig 1–12; Taf. 4, Fig. 1–5, 9, 11)

Wie schon SCHRAMMEN 1936 bei *Lecanella* aufzeigt (Taf. 21, Fig. 2, dritte Sklere von rechts, untere Reihe) sind mit den Anomoclonen Desmen mitvergesellschaftet, die generell den Anomoclonen stark ähneln, jedoch nicht an allen Clonen Zygome ausbilden. SCHRAMMEN hat diese Typen nicht extra erwähnt. Unserer Meinung nach ist es jedoch wichtig darauf hinzuweisen, weil wir eine Reihe von Skleren dieses Typs in unserem Material beobachten konnten. Es handelt sich um Dermalskleren die mit einer oder zwei Spitzen zur Oberfläche aufragen, den Kontakt zu den Nachbarskleren nur seitlich und nach unten über die mit Zygomen ausgestatteten Clone herstellen konnten. Dieser

Sklerentypus ist nichts anderes als ein abgewandeltes Anomoclon bei dem 1-2 Clone ursprünglich mit Zygomen ausgebildet in spitzendende Strahlen umgewandelt wurden.

Dermalskleren mit nur 1 spitzendenden Strahl sind auf Taf. 2, Fig. 1-2, 4 und 7 sowie auf Taf. 3, Fig. 1 und 4 abgebildet. Weiters gibt es solche Skleren mit 2 spitzendenden Strahlen wovon 1 Strahl wesentlich kleiner ist (Taf. 2, Fig. 3), oder es wurden zwei kleinere gleich hohe Strahlen ausgebildet (Taf. 2, Fig. 8 und 11; Taf. 3, Fig. 3), oder aber gleich lange relativ hohe Strahlen entwickelt (Taf. 2, Fig. 6 und 12). Selten treten solche mit einem Strahlenansatz in Form eines Buckels auf (vgl. hierzu Taf. 3, Fig. 2).

Ganz bewußt haben wir in die Desmendiskussion der Anomoclone auch die Didymoclone miteinbezogen, weil es solche gibt deren jeweilige Hälfte völlig einem anomoclonen Sklerenbau entspricht. Es steht aber außer Zweifel, daß das Didymoclon einen eigenständigen Sklerentypus darstellt. Die Verschweißung von 2 anomoclonen Desmen erfolgte über einen breiten Verbindungsbalken, der auf jeden Fall breiter ist als alle anderen freistehenden Strahlen. Der Bauplan entspricht völlig 2 Anomoclonen die sehr wahrscheinlich noch im Zellverband verschweißt wurden. Es könnte die Anlage auch über ein monaxiles Crepidon erfolgt sein. Damit soll aufgezeigt werden, daß es recht unterschiedlich entwickelte Didymoclone gibt, von denen hier 2 Typen näher diskutiert werden sollen. Didymoclone mit anomocloner Grundausbildung und Didymoclone mit sphaeroclonaler Bauform.

#### **4. Lassen sich Lithistida-Gattungen an Hand isolierter Desmen erkennen?**

Generell muß eine Ansprache auf Gattungsebene bei den lithistiden Schwämmen abgelehnt werden. Ursprünglich hat man jedem Desmentypus eine Unterordnung zugeordnet. Zum Großteil hat sich diese systematische Vorgangsweise wie in dieser Studie eingangs diskutiert

erhalten (vgl. LEVI 1991 : 72). Erschwert wird diese durch die nicht einheitliche Ansprache der Desmen die bereits in Kapitel 3 dargestellt wurde.

Greift man z.B. die Rhizomorina mit den für sie charakteristischen Rhizoclonen heraus, so konnte TRAMMER 1979 aufzeigen, daß z.B. *Reiswigia ramosa* TRAMMER aus dem unteren Oxford von wenigstens 4 Rhizoclonentypen aufgebaut wird; es handelt sich um lineare, bipolare, pseudoradiale und irreguläre Rhizoclone, vergesellschaftet mit Megarhizoclonen unterschiedlichster Bauart. Bisher sehen wir keine Möglichkeit anhand von Rhizoclonen eine systematische Zuordnung unterhalb der Ordnungsbasis vornehmen zu können. Zudem kommt noch, daß Rhizoclone bei anderen Unterordnungen, wenn auch seltener auftreten, so z.B. bei den Orchocladina. Analog verhält es sich bei den Megamorina die Megaclone betreffend. Von den im Oberjura auftretenden Lithistiden bestehen Chancen mit Hilfe von Skleren auf das Familienniveau zu gelangen; Bei den Sphaerocladina, Dicronocladina, Tetracladina, Helomorina und bei den Didymmorina ist es zum Teil möglich vereinzelt auf Gattungsebene vorzudringen; bei den Anomocladina wenn auch sehr selten auf das Artniveau zu gelangen.

Zunächst aber einige Bemerkungen zur Systematik.

Die Megamorina ZITTEL 1878 werden von DE LAUBENFELS so definiert, daß deren einziger Desmentypus das Megaclon ist. Nach RIGBY & STEARN (1983) ist diese Unterordnung durch Heloclone und Megaclone charakterisiert, während LEVI (1991) wieder auf die ursprüngliche Systematik von ZITTEL (1878) und SCHRANNEN (1924) zurückgreift. Im Kapitel über die Entwicklung lithistider Schwämme wird nochmals auf diese Problematik eingegangen.

Noch schwieriger wird es bei den Sphaerocladina SCHRANNEN (1910). Im Treatise on Invertebrate Palaeontology (LAUBENFELS

1955) ist diese Unterordnung gar nicht aufgeführt; sie verbirgt sich in der Unterordnung Eutaxicladina RAUFF 1893, die sich aus Dicronoclonen und Sphaeroclonen zusammensetzt und somit 2 gut eingeführte Unterordnungen zusammenfaßt. Nach RIGBY & STEARN (1983) setzen sich die Sphaerocladina aus Sphaeroclonen, Astroclonen und Anomoclonen zusammen (vgl. hierzu Kapitel 3). RIGBY (1991) dagegen sieht in den Sphaerocladinen eine auf das Sphaeroclon beschränkte Unterordnung und ist überhaupt der Meinung, daß wahrscheinlich alle Vertreter dieser Unterordnung im Devon aussterben. In dieser Aussage erkennt man nur im ersten Moment ein Problem, weil diese Unterordnung speziell für jurassische und kretazische Schwämme aufgestellt wurde, und die Sphaeroclone dieser bestens mit jenen aus dem Paläozoikum übereinstimmen. SCHRANNEN (1936: 107) schreibt, daß die Sphaeroclone des Paläozoikums schwer von jenen des Mesozoikums auseinanderzuhalten seien. Die Ansicht von RIGBY (1991), daß die Sphaeroclonida im Devon erloschen seien (er gibt dafür keine Gründe an), dürfte darauf zurückzuführen sein, daß man vom Unterkarbon bis in den Oberjura bisher keine Sphaerocladina nachweisen konnte. Das würde unserer Meinung nach bedeuten, daß die oberjurassischen sowie kretazischen und neogenen Arten sich unabhängig von den paläozoischen Formen neu entwickelt haben bzw. neu angelegt wurden. So hat schon BERGQUIST 1978 darauf hingewiesen, daß desmen-tragende Formen zweimal unabhängig Desmen entwickelt haben. Was die Sphaerocladina betrifft, so hat einer der Autoren (MOSTLER) Kiesel-schwammfaunen aus verschiedensten Faziesgebieten des Karbons, Perm und der Trias stammend studiert und hiebei trotz starker Präsenz der Lithistida nie Sphaeroclone gefunden. Dies trifft auch für die reichen unter- und mitteljurassischen Faunen zu. Die ersten Sphaeroclone hat MOSTLER aus dem Unteren Oxford nachweisen können. Diese unterscheiden sich unseres Erachtens in einigen Nuancen von jenen des Paläozoikums. Ein wesentlicher Unterschied besteht im vorwiegend tuberkularen Bewuchs der

nicht mit Clonen besetzten Seite des kugeligen Zentrums. Ein Teil der jurassischen Formen weist gut ausgebildete Tuberkel auf; andere wiederum weisen Stacheln die aufspalten (Taf. 6, Fig. 6) oder überhaupt längere gegabelte Spitzen auf (vgl. Taf. 5, Fig. 5, 6, 10; Taf. 6, Fig. 8–9). Die aus dem Paläozoikum sind mit kleinen spitzendenden Stacheln besetzt.

Die Anomocladina ZITTEL 1878, emend SCHRAMMEN (1936) wurden von LAUBENFELS (1955: E64) im Sinne von ZITTEL geführt. Demnach sind es Formen von tetracladinem Typ mit Sphaeroclonen und auch Anomoclonen vereinigt und somit für eine vernünftige Systematik unbrauchbar. Bei RIGBY & STEARN (1983) sind die Lithistida mit Anomoclonen in die Sphaerocladina eingeflossen. Da RIGBY (1991) nur Sphaeroclone zu den Sphaerocladina zählt, sind die Anomoclone wieder hinsichtlich ihrer systematischen Zuordnung offen. Wir plädieren daher die Anomoclone wie sie im Kapitel 3 neu definiert wurden im Sinne von SCHRAMMEN (1936) wieder als Gerüstbildner zu einer Unterordnung zu erheben und sie von den Sphaerocladina loszulösen. Sonst müßte man die Sphaerocladina erweitern und die Anomocladina taxonomisch in ihrer systematischen Stellung abwerten. Auf Grund unseres umfangreichen Materials, das auch in mehreren Fototafeln dokumentiert ist, lassen sich die isolierten Anomoclone zweifelsohne auf die Gattung *Lecanella* zurückführen; die Skleren stimmen sogar im Detail mit *Lecanella pateraeformis* ZITTEL überein. Somit ist das Anomoclon, wie in dieser Studie definiert, die Autapomorphie des Taxons Lecanellidae SCHRAMMEN 1936.

Die Didymorina RAUFF 1893 werden durch DE LAUBENFELS 1955 den Anomocladina ZITTEL einverleibt. Somit setzen sich die Anomocladina im Sinne LAUBENFELS aus Anomoclonen, Sphaeroclonen?, Astroclonen und Didymoclonen zusammen, was natürlich für Verwirrung sorgt. RIGBY & STEARN (1983) die die Didymmorina im Sinne von RAUFF auffassen, beschreiben die Skleren d.h. die Didymoclone als zwei Sphaeroclone die durch einen

Schaft, der zwischen den beiden Skleren vermittelt, verbunden sind. Es sei jedoch gesichert, daß die Didymoclone ein Desma bilden, welches sich aus einem crepidalen Strongyl gebildet hätte.

Die von uns auf Tafel 3-6 abgebildeten Didymoclone sind wie bereits erwähnt, in 2 Morphotypen untergliederbar. Die einen (Taf. 3, Fig. 5-9, 11; Taf. 4, Fig. 6-8, 10-11) gleichen völlig zwei miteinander verbundenen Anomoclonen, die anderen (Taf. 5, Fig. 1-4; Taf. 6, Fig. 1-4, 7, 10, 12) sind nicht von zwei verwachsenen Sphaeroclonen zu unterscheiden; daher auch die Bezeichnungen **anomoclonen** und **sphaeroclonen Didymoclon**. Letzteres entspricht bis ins Detail den Desmen der Gattung *Cylindrophyma* ZITTEL, die der Familie *Cylindrophymidae* SCHRAMMEN 1936 angehören. Wir nehmen an, daß diese Desmen für die Gattung *Cylindrophyma* typisch sind. Die Didymoclone der Gattung *Linochone* SCHRAMMEN (1936) unterscheiden sich durch die geringere Clonzahl und durch die Verästelung der Clonenden. *Cosncinodiscus* SCHRAMMEN ist durch die Kleinheit und durch die Aufspaltung der Clone leicht von diesen zu unterscheiden. Für die anomocloniden Didymoclone kennt man bisher keine ganz körperlich erhaltenen Schwämme. Unserer Meinung nach handelt es sich um eine bisher nicht beschriebene Gattung, wollen aber von einer Gattungsaufstellung absehen, bevor wir nicht die komplett erhaltenen Lithistiden aus dem Oberjura untersucht haben.

Auf Grund der genauen Ansprache bestimmter Desmen ist es durchaus möglich, wenn auch nur isolierte Skleren vorliegen, wie wir belegen konnten, mit deren Hilfe bis auf die natürliche Art zurückzuschließen. Es gelang uns ebenso nachzuweisen, daß sowohl im Germanischen als auch im Alpenen Oberjura Vertreter der Familie Lecanellidae SCHRAMMEN mit der Art *Lecanella pateraeformis* ZITTEL (Anomocladina) aber auch solche der Familie *Cylindrophymidae* SCHRAMMEN und zwar *Cylindrophyma milleporata* GOLDFUSS (Didymmorina) den Meeresboden besiedelt haben. Die anomoclonen Didymoclone gehören einer weiteren wichtigen

bisher unbenannten Gattung an, die recht häufig im Oberjura auftritt und stets mit den zuvor genannten Arten vergesellschaftet ist.

## 5. Entwicklung und stratigraphische Bedeutung einiger ausgewählter Lithistida

Belastet mit der unterschiedlichen Auffassung was die Desmenansprache betrifft, wollen wir versuchen aus der Sicht der jurassischen Lithistida und den reichen Faunen die einem der Verfasser (MOSTLER) aus dem Karbon, Perm, Trias sowie aus dem Unteren und Mittleren Jura vorliegen, etwas zum Verständnis der Entwicklung dieser beizutragen und trachten daraus auch einiges über die stratigraphische Verwertbarkeit der lithistiden Schwämme abzuleiten. Beginnen wir nochmals mit den Megamorina die so verstanden werden, daß ihre Arten sowohl von Megaclonen als auch von Heloclone aufgebaut werden. Wir wollten hier versuchen aufzuklären warum die Megaclone alleine die Grundbauform für die Megamorina sind und die Heloclone eine eigene Gruppe von Desmen stellen die die Grundform für die Helomorina bilden. Megaclone sind sicher erst ab dem U. Karbon nachweisbar und treten ohne Unterbrechung auch heute noch auf. Die Heloclone dagegen sind ab dem Ordovizium bekannt und heute, wenn auch spärlich z.B. in den Gattungen *Costifer*, *Sleritoderma* vertreten. Die beiden Sklerentypen setzen demnach verschieden zeitlich ein, was unserer Ansicht bereits ein genügender Beweis hierfür ist die beiden genetisch zu trennen und somit diese eigenen Unterordnungen zuzuweisen. Wir plädieren daher dafür Megamorina und Helamorina, wie das schon SCHRAMMEN (1910), LAGNEAU-HERENGER (1962) und REID (1963) getan haben, als zwei eigene Ordnungen aufzufassen.

Weder den Megaclonen noch den Heloclone kommt eine stratigraphische Bedeutung zu,; weil z.B. die Heloclone wenig variable Merkmale aufweisen, die Megaclone trotz vieler

Merkmale wenig an ihrer Grundbauform ändern.

Die Sphaerocladina SCHRAMMEN 1910 (jedochunter Ausgrenzung der Anomoclone) treten in Form von echten Sphaeroclonen erstmals im Ordovizium auf und sind bis in das Devon hinein weit verbreitet. Sie scheinen erst wieder im Oberjura auf. Obwohl inzwischen sehr viel Material vom Unterkarbon bis in den mittleren Jura von MOSTLER untersucht wurde, fehlt aus dieser Zeitspanne (immerhin sind es 200 Millionen Jahre) jede Spur von Sphaeroclonen. Die Frage einer zweimaligen voneinander unabhängigen Entwicklung gleicher Desmen wurde schon zuvor andiskutiert. Die typischen Sphaeroclone stammen vom *Astylospongia*; diese Gattung wurde bereits von ROEMER 1860 aufgestellt und später zum Generotypus der Sphaerocladina erhoben. Die Desmen dieser Gattung wurden erstmals aus altpaläozoischen Gesteinen bekannt und haben somit die Priorität. Die Frage ist nun welcher Unterordnung soll man die ab dem Oberjura auftretenden Gattungen mit sphaerocladinen Desmen zuordnen bzw. welchen Namen sollte man an diese neu entstandene Formengruppe vergeben. Wir schlagen hierfür einen neuen Namen im Range einer Unterordnung nämlich **Neosphaerocladina** vor.

Stratigraphisch sind die Sphaeroclone gut brauchbar, wenn z.B. in jurassischen Beckensedimenten, wie das sehr häufig der Fall ist, Ammoniten fehlen. Auf jeden Fall kann man oberjurassische Sphaeroclone von kretazischen aber auch von kaenozoischen, vor allem was die Ausbildung der clonfreien Zone im aufgeblähten Zentrum betrifft, unterscheiden.

Obwohl in dieser Studie die Dicranocladina SCHRAMMEN 1924 nicht direkt angesprochen wurden, soll dennoch im Zusammenhang mit dem vermuteten Vorläufer die im Paläozoikum in Form der Tricranocladina auftreten kurz eingegangen werden. FINKS (1971) vermutet einen Übergang von den Tricranocladina mit der hierfür typischen Gattung *Hindia* die nur im Paläozoikum präsent war zu den Dicranocladinen, speziell zur Gattung *Dicranoclonella* die

erst im Oberjura einsetzt. Ein Konnex von Tricranocladina zu Dicranocladina wird von uns abgelehnt, einmal aus der Sicht, daß die Tricranocladina zwar noch im hohen Perm auftreten, in der gesamten Trias, im Unter- und Mitteljura (eine Zeitspanne von mindestens 75 Millionen Jahren) es keine Spur von Tricranocladinen oder gar Übergänge zu den Dicranocladinen gibt, ganz abgesehen von der völlig anders gestalteten Dermalspikulation. Die Dicranocladina haben sich als völlig neue Formengruppe erst im Oberjura entwickelt und leben heute in den Corallistidae und Neopeltidae weiter. Die Dicranoclone können bisher nur sehr eingeschränkt stratigraphisch genutzt werden; es fehlt allerdings bisher eine genaue Bearbeitung der dicranoclonen Skleren. Die Didymmorina treten vielleicht schon im höchsten Dogger auf, in stratigraphisch abgesicherten Schichtfolgen sind sie erst ab dem basalen Oberjura bekannt und sind auch auf den Oberjura beschränkt. Daher eignen sie sich stratigraphisch für eine Grobgliederung recht gut.

## Literatur

- BERGQUIST, P. R. (1978): Sponges. 268 S., Hutchinson.
- BURTON, M. (1929): Part II. The „Lithistidae“, with a critical survey of the desma-forming sponges. – Union of South Africa, Fisheries and marine biological Survey, Rep. 7, 12 S. Pretoria.
- FINKS, R.M. (1960): The evolution and ecologic history of sponges during Paleozoic times. In: FRY, W.G. (ed.): The biology of the Porifera. – Symp. Zool. Soc. Geol. London, no. 25, Academic Press, 3–22.
- FINKS, R.M. (1960): Late Paleozoic Sponge Faunas of the Texas Region. – Bull. of the American Museum of Natural History, 120, Article 1, New York.
- GARRONE, R., SIMPSON, T.L. & POTTU-BOUMENDIL, J. (1981): Ultrastructure and Deposition of Silica in Sponges. – In: SIMPSON, T.L. & VOLCANI, B.E. (eds): Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems, 495–525, Springer-Verlag.
- HARTMAN, W.D.; WENDT, J.W. & WIEDENMAYER, F. (1980): Living and fossil sponges – notes for a short course. – Sedimenta VIII, University of Miami, 274 S.
- HINDE, G.J. (1880): Fossil sponge spicules from the Upper Chalk. – Phil.Diss., 83 S., München.
- HINDE, G. (1883): Catalogue of the fossil sponges in the Geological Department of the British Museum. – 1–248, London.
- HINDE, G. (1886): On beds of sponge-remains in the Lower and Upper Greensand of the south of England. Summary. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, 176, 447–448, London.
- HINDE, G.J. (1888): A monograph of the British fossil sponges. – Paleontograph. Soc. London, pt. 2, 93–188.
- KRUSE, P.D. 1983. Middle Cambrian ‘Archaeocyathus’ from the Georgina Basin is an anthaspidellid sponge. Alcheringa, 7: 49–58.
- LAGNEAU-HERENGER, L. 1962. Contribution a l'etude des spongiaires siliceux du Cretace inferieur. Mémoires de la Société Géologique de France, 95, 252 p.
- LENDENFELD, R.v. (1903): Tetraxonia. – Das Tierreich, 19, 1–168.
- LENDENFELD, R.v. (1907): Tetraxonia. – Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee Exped. „Valdivia“, 11, i–iv, 59–374.
- LEVI, C. (1973): Systématique de la classe des Démospongiaria (Démospogones). – In: Traité de la Zoologie, GRASSE, P.-P. (Ed.), Masson et Cie., Paris, 3. Fasc. 1, 577–631.
- MOSTLER, H. (1976): Poriferenspiculae der alpinen Trias. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Bd. 6=5, S. 1–42, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1986): Ein Beitrag zur Entwicklung phyllotriaeener Megaskleren (Demospongea) aus oberjurassischen Beckensedimenten (Oberalmer Schichten, Nördliche Kalkalpen). – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 13, 13, 297–329, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1989b): Mit „Zygomen“ ausgestattete Dermalia von Kieselschwämmen (Demospongiae) aus pelagischen Sedimenten der Obertrias und des unteren Jura (Nördliche Kalkalpen). – Jb. Geol. B.-A., 132, 4, 701–726, Wien.
- POKORNY, V.: Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. – Band III, 453 S., 528 Abb., Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1958.

- RAUFF, H. (1893–94): Palaeospongiologie. Erster und allgemeiner Teil und zweiter Teil, erste Hälfte. – Palaeontographica, 40, Stuttgart.
- REID, R.E.H. (1963): A classification of the Demospongia. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 4, 196–207.
- REID, R.E.H. (1970): Tetraxons and demosponge phylogeny. – In: FRY, W.G. (ed.): The biology of the Porifera. Symposia Zool. Soc. London, 25, 63–89, London.
- REITNER, J. (1990): Taxonomie, Paläobiologie und der Versuch einer phylogenetischen Systematik von Porifera mit einem sekundären, kalkigen Basalskelett. – Berliner Geowiss. Abh., Ser. A, im Druck.
- REITNER, J. & KOHRING R.: Taxonomische Bedeutung freier Skleren in Carpospongia globosa. – In: EICHWALD, 1830 und Aulocopium aurantium OSWALD, 1850 (Demospongiae, „Lithistida“) (Oberordovizium) aus dem Kaolinsand von Braderup/Sylt, Inst. f. Paläont., Berlin. (= Nummer 23??)
- REITNER, J. & KEUPP H. (1991): Fossil and Recent Sponges. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest. (Nummer 24??)
- RIGBY J.K.: Evolution of Paleozoic Heteractinid Calcareous Sponges and Demosponges – Patterns and Records S.83–101. REITNER J. & KEUPP H. (Eds.): Fossil and Recent Sponges. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg 1991. (Nummer 25??)
- RIGBY J.K. & STEARN, C.W. (1983): Sponges and spongiomorphs. Notes for a short course. – Studies in Geology, 7. Univ. Tennessee, Dept. of Geol. Sciences.
- SCHÖNLAUB, H.P. (1973): Schwamm-Spiculae aus dem Rechnitzer Schiefergebirge und ihr stratigraphischer Wert, Jb. Geol. B.-A. Bd. 116, S. 35–49, Wien.
- SCHRAMMEN, A. (1910–1912): Die Kiesel-spongien der Oberen Kreide von Nordwestdeutschland, Teil I. Tetraxonia, Monaxonia und Silicea incert. sedis. Teil 2. Triaxonia (Hexactinellida). – Palaeontographica, Suppl. 5, 385 S., Stuttgart.
- SCHRAMMEN, A. (1924): Die Kiesel-spongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. III. – Monogr. geol. palaeont. 1 (2), 1–159, Berlin.
- SCHRAMMEN, A. (1936): Die Kiesel-spongien des Oberen Jura von Süddeutschland. – Palaeontographica, 84, 149–194, Stuttgart.
- SCHULZE, F.E. & LENDENFELD, R.v. (1889): Über die Beziehung der Spongiennadeln. Abh. k. Akad. Wiss. Berlin, 1–35, Berlin.
- SOLLAS, W.J. (1888): Report on the Tetractinellida collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873–1876. – Rep. Sci. H.M.S. "Challenger", 25, i–clxvi + 1–458.
- WIEDENMAYER, F. (1977): Shallow-water sponges of the western Bahamas. – Birkhäuser, Basel (Experientia Suppl. 28), 287 S.
- ZITTEL, K.A. (1878): Studien über fossile Spongien. II. Lithistidae. – Abh. math.-phys. Cl. könig. Bayer. Akad. Wiss., 13, (Abth. 1), 67–154; München.

*Anschrift der Verfasser:*

*Univ.-Prof. Dr. Helfried Mostler, Dr. Zoltan Balogh, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck, Austria*

eingereicht: 18. Nov. 1993

angenommen: 15. Jan. 1994

Herzlich danken möchten wir dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich für die gewährten Personal- und Reisekosten (Projekt Nr. P 9218-GEO)

## Tafelerläuterungen

### Tafel 1

(Alle abgebildete Skleren sind Anomoclone; sie sind die typischen Desmen von *Lecanella pateraeformis* ZITTEL)

Fig. 1–4: Anomoclone aus dem Oberjura von Nattheim (Vgr. alle 100 x)

Fig. 5–6: Anomoclone aus den oberjurassischen Oberalmer Schichten der Nördlichen Kalkalpen (Vgr. 100 x; 90 x)

Fig. 7, 8, 10, 11: Isolierte Anomoclone von Nattheim (7–8 Vgr. 100 x; 110 x; 110 x)

Fig. 9 u. 12: Im Verband auftretende Anomoclone aus dem Oberjura von Nattheim (Vgr. 80 x; 85 x)

### Tafel 2

(Fig. 1–8, 11–12: alles zu Dermalspicula umgewandelte Anomoclone, alle sind 100 x vgr).

Fig. 1–2, 4 u. 7: Abgewandelte Anomoclone mit einem langen spitzendenden Arm (1–2 aus Nattheim, 7 aus den Oberalmer Schichten)

Fig. 3: Anomoclone mit 2 spitzendenden Strahlen; einer davon ist wesentlich kleiner

Fig. 5–6 u. 12: Anomoclone mit 2 langen spitzendenden Strahlen (Nattheim)

Fig. 8 u. 11: Anomoclone mit 2 kurzen spitzendenden Strahlen (Nattheim)

Fig. 9 u. 10: Extrem ausgebildete Anomoclone aus den Oberalmer Schichten, die 2 anderen bisher nicht benannten Gattungen angehören.

### Tafel 3

(Fig. 1–4: alle Desmen stammen aus den oberjurassischen Oberalmer Schichten der Nördlichen Kalkalpen)

Fig. 1 u. 4: Abgewandelte Anomoclone mit einem spitzendenden Strahl (Vgr. 110 x)

Fig. 2: Veränderte Anomoclone mit einer buckeligen Erhebung anstelle eines Armes (Vgr. 115 x)

Fig. 3: Abgewandeltes Anomoclone mit 2 kleinen spitzendenden Strahlen (Vgr. 110 x)

Fig. 5–9, 11: anomoclonide Didymoclone einer neuen, in dieser Arbeit nicht benannten Gattung (Oberjura von Nattheim); Vgr. 100 x

Fig. 10: Ein stark abgewandeltes Anomoclone mit nur 2 zygomal entwickelten Armen; 2 Arme sind leicht gebogen, 2 weitere stark mehrfach gebogen mit Andeutung von Einschnürungen (Oberjura von Nattheim); Vgr. 100 x.

### Tafel 4

(Fig. 1–5, 9, 11 u. 12: alles Desmen aus den Oberalmer Schichten Oberjura der Nördl. Kalkalpen; Vgr. 1–5, 110 x; 9 = 80 x 11–12 = 90 x)

Fig. 1 u. 2: Langgezogene Anomoclone mit relativ großen stark ausladenden zum Teil auch in die Länge gezogenen Zygomen. Die einzelnen Arme sind eher kurz. (Vgr. 110 x)

Fig. 3: Im ursprünglichen Verband erhaltene Anomoclone (typisch sind die langen Arme); Vgr. 100 x

Fig. 4, 9, 11: Anomoclone mit zum Teil stark ungleich langen Armen (Vgr. 110 x, 90 x, 85 x)

- Fig. 5: Ein zu Dermalskleren umgewandeltes Anomoclon von der Unterseite her betrachtet, vor allem um die stark langgezogenen zygomalen Strukturen aufzuzeigen (Vgr. 100 x)
- Fig. 6–8, 10 u. 13: Anomoclonide Didymoclone (Vgr. alle 100 x)
- Fig. 12: Mehrere spitzendende Arme aufweisendes Anomoclon (Vgr. 95 x)

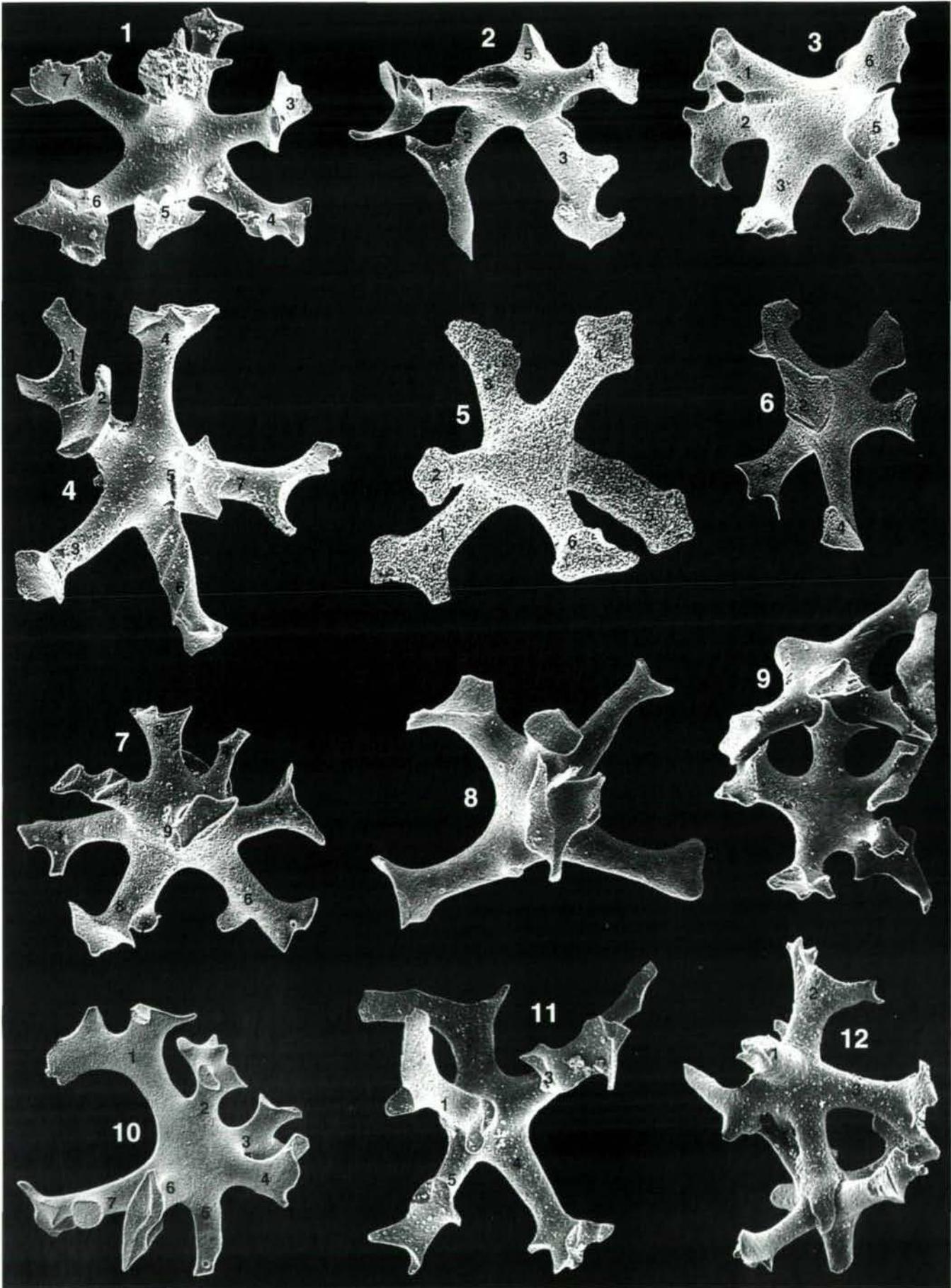
### Tafel 5

- Fig. 1–4: sphaeroclonide Didymoclone der Gattung *Cylindrophyma* ZITTEL aus Nattheim Vgr. 100 x
- Fig. 5–6, 10: Sphaeroclone mit gegabelten Auswüchsen an den armfreien Abschnitt des Spiculums (Oberalmer Schichten) Vgr. 110 x
- Fig. 7–8: Typische Sphaeroclone mit warzigem Rücken der armlosen Zone (Vgr. 110 x)
- Fig. 9, 11–12: Extrem ausgebildete Anomoclone der Oberalmer Schichten (Vgr. 115 x)

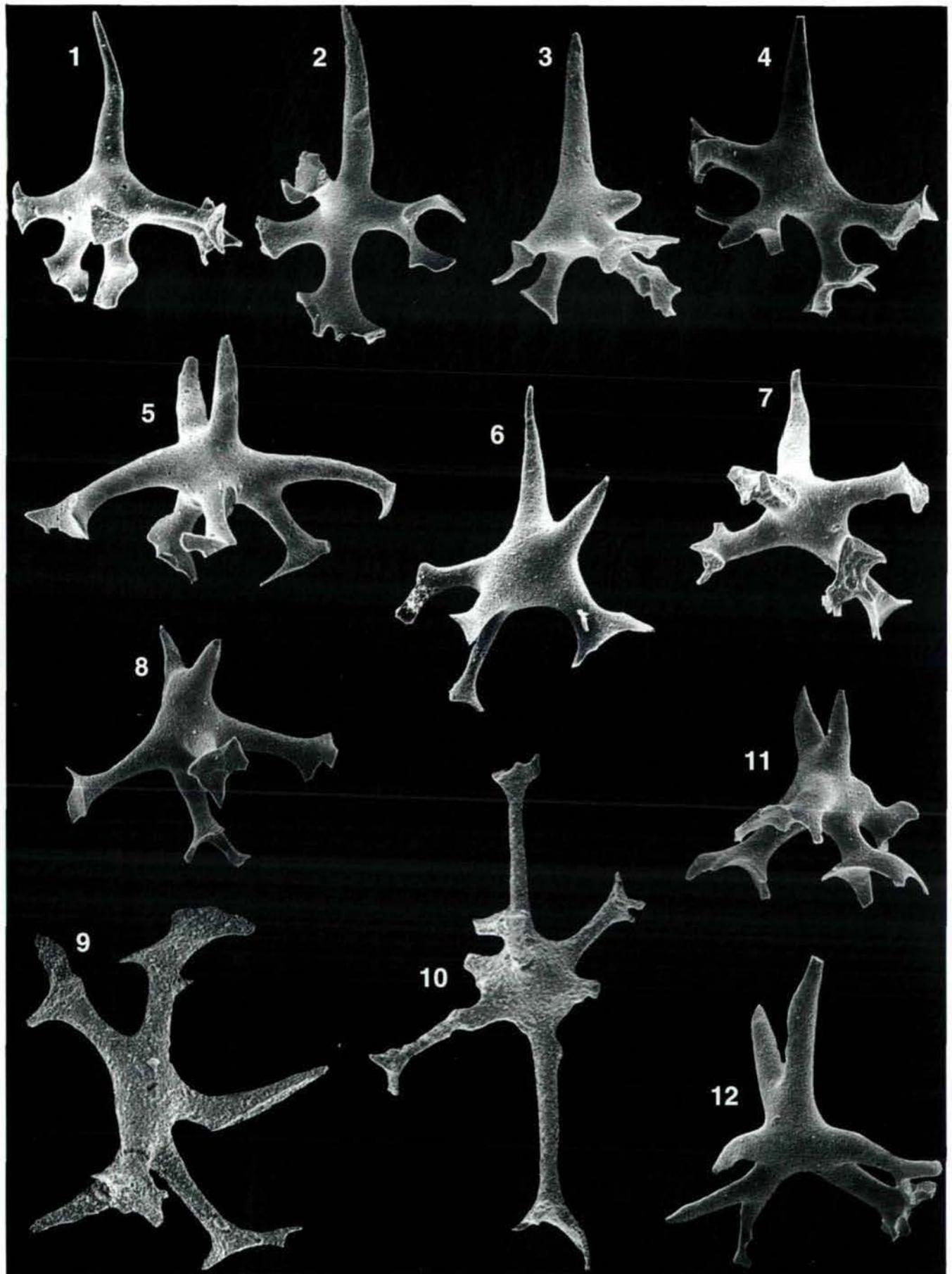
### Tafel 6

- Fig. 1–4, 7, 10–11: sphaeroclonide Didymoclone die jeweilige Sphaeroclone-Seite ist zur gegenüberliegenden stark verdreht wie z.B. in Fig. 2 u. 3 dargestellt (Oberjura von Nattheim) Vgr. 110 x
- Fig. 5 ? Abgewandeltes Anomoclon der Oberalmer Schichten (Vgr. 115 x)
- Fig. 6: Sphaeroclon der Oberalmer Schichten (Vgr. 100 x)
- Fig. 8 u. 9: Abgewandeltes Sphaeroclon mit starken Auswüchsen auf dem armfreien Teil des Spiculums (Oberalmer Schichten) Vgr. von 8 = 90 x von 9 = 110 x

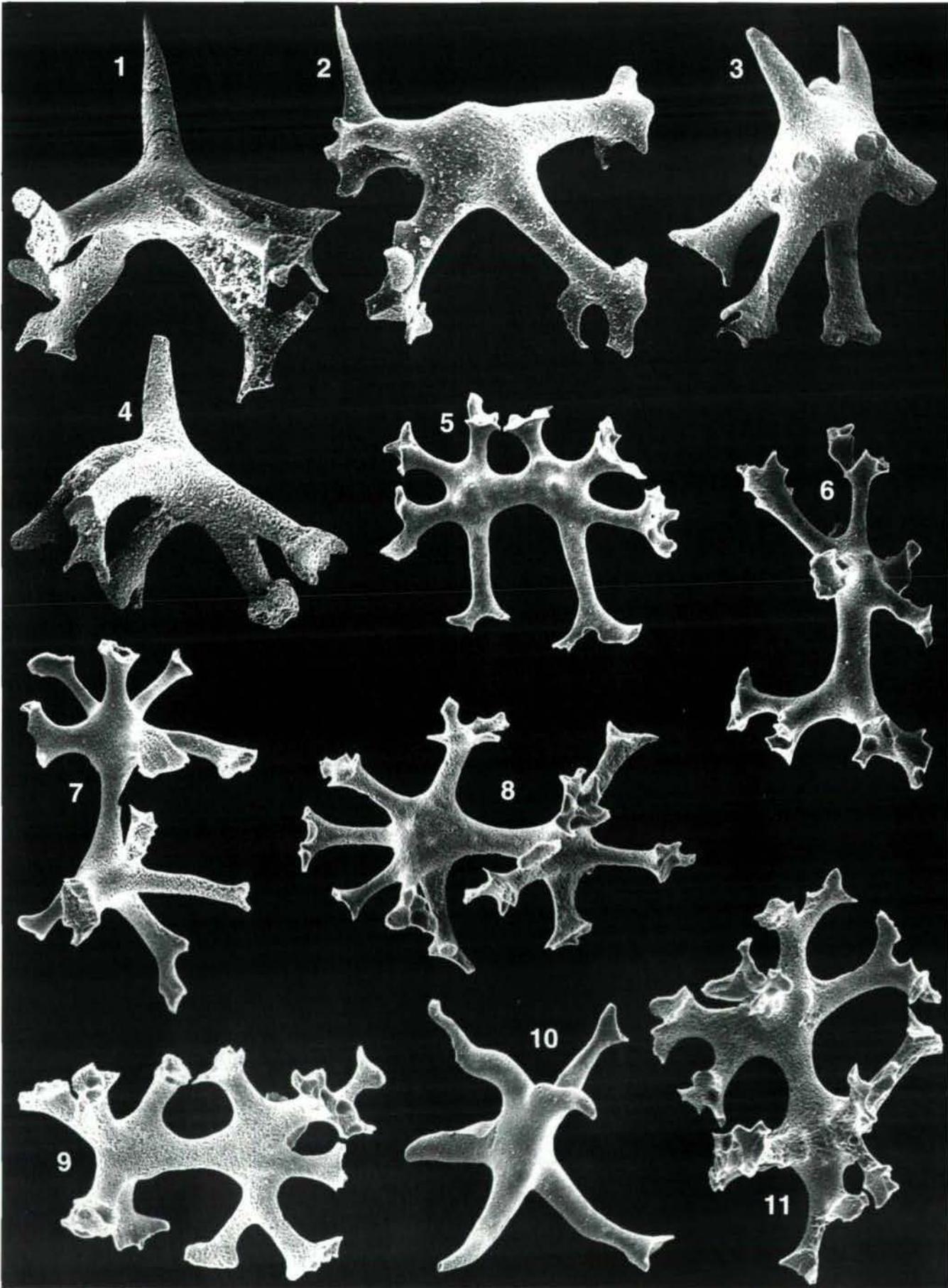
Tafel 1



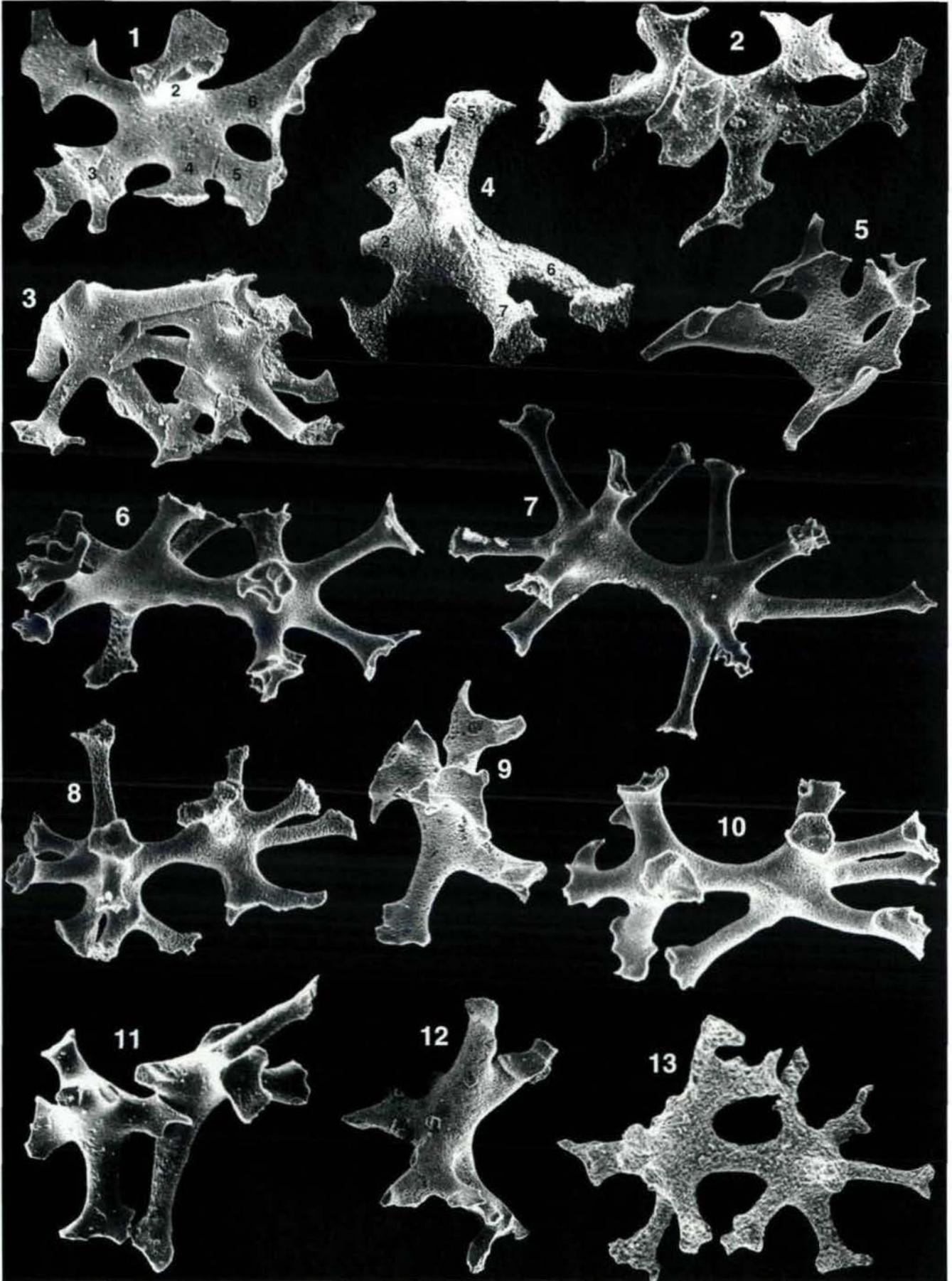
Tafel 2



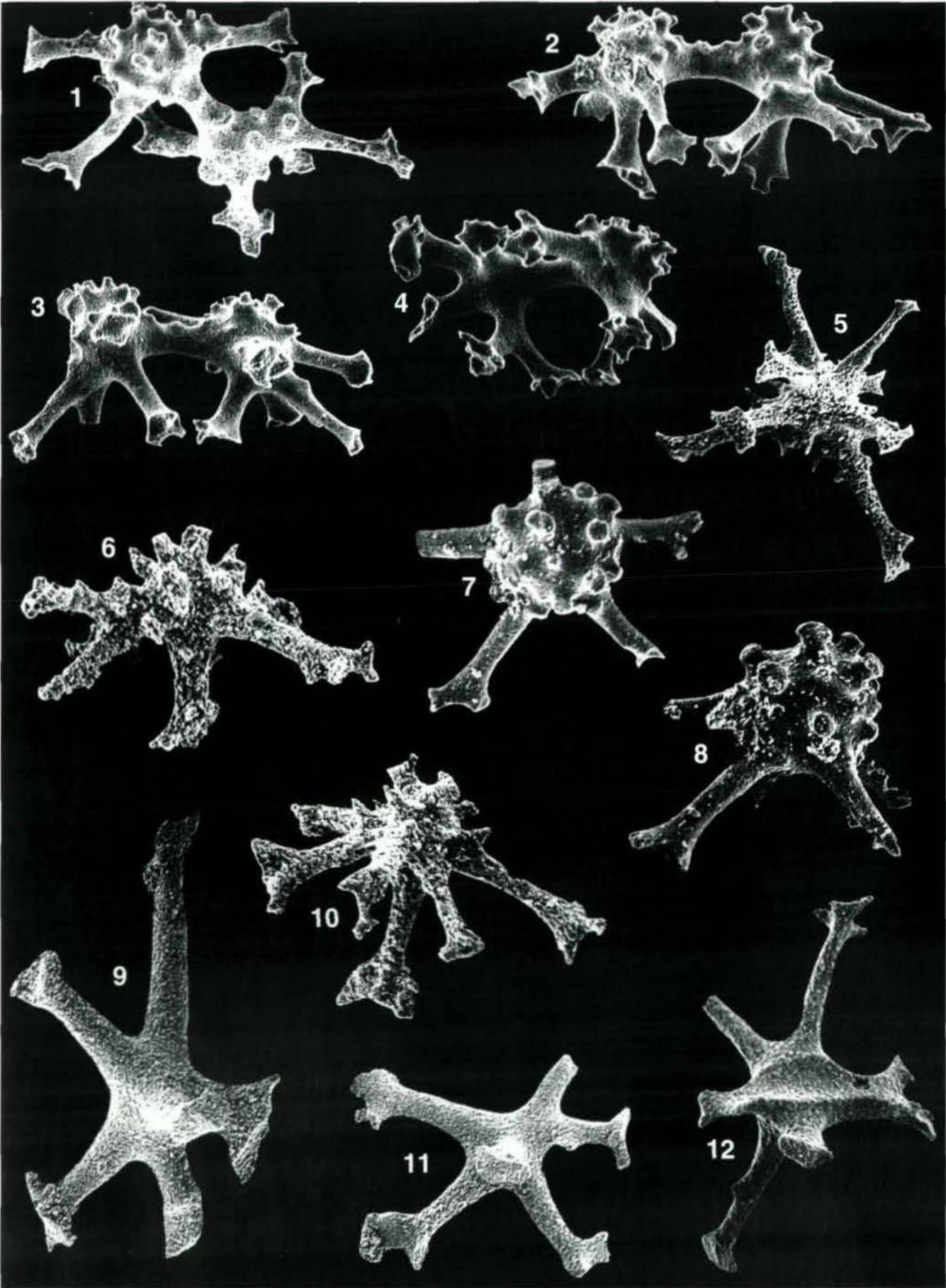
Tafel 3



Tafel 4



Tafel 5



Tafel 6

