

DEMOSPONGIEN MIT AUSSERGEWÖHNLICH GEBAUTEN ANATRIAENEN MEGASKLEREN

Helfried Mostler

Mit 3 Abbildungen und 6 Fototafeln

Zusammenfassung:

Anatriaene Megaskleren sind bei rezenten choristiden Demospongien weitverbreitet. In dieser Studie werden erstmals außergewöhnlich gebaute Anatriaene aus dem Unterkarbon und Perm vorgestellt, die den Choristida zugeordnet werden. Echinata Anatriaene, die aus dem Unterkarbon und Unter- bis Mittelperm stammen, sind dagegen sehr wahrscheinlich den plakiniden Poriferen (Ordnung Homosclerophorida) zuzuweisen. Es konnte erstmals belegt werden, daß auch echinata Anatriaene mit zur Spiculation der frühen Vertreter der Plakiniden zu zählen sind. Weiters wird zum ersten Mal das gesamte, breite Spektrum aller vom unteren Ordovizium bis einschließlich Unterkreide gefundenen anatriaenen Megaskleren vorgestellt. Während im Ordovizium nur zwei Typen von Anatriaenen bekanntgemacht werden konnten, lassen sich im Silur und Devon schon eine ganze Reihe neuer Bauformen von Anatriaenen nachweisen. Mit dem Unterkarbon treten neben den ungewöhnlich gebauten acanthinen Anatriaenen (Nodotriaene) viele neue Bauformen auf. Die stärkste Formendiversität wird im Perm mit 14 verschiedenen Anatriaentypen erreicht. Ein Typus davon fällt besonders heraus, weil dieser anstelle von spitz endenden Claden mit einem breit ausladenden „tatzentartig“ entwickelten Cladende abschließt. Schwämme mit derartig ausgebildeten Megaskleren (Ungulatriaene) wurden einer neuen Gattung (*Ungulaspongia* n.gen.) innerhalb der Choristida zugewiesen.

Mit der Trias geht der Formenreichtum der Anatriaene drastisch zurück; zum letzten Mal treten vollbedornete Anatriaene auf. Im Jura werden die Bauformen der Trias modifiziert, nur bei den Proanatriaenen sticht ein neuer Bautypus hervor. In der Unterkreide sind es ausschließlich langschafartige, einfach gebaute Anatriaene.

Abstract:

Anatriaene megascleres are common and widely dispersed among recent choristid demosponges. Unusually developed anatriaene spicules of mississippian age belonging to choristids are described as "ungulatriaens".

On the contrary, echinate anatriaenes from the Mississippian, Lower and Middle Permian are considered to have originated from plakinid sponges (Homosclerophorida). Until now the oldest plakinid sponges in the fossil record have been reported from the Lower Mississippian. Their spiculation is similar to that of recent placinids. Additionally, only one special type of echinate anatriaens (Nodotriaen) is developed. We propose the loss of this kind of spicule in the Upper Permian. Furthermore the broad spectrum of anatriaen megascleres from Lower Ordovician until Lower Cretaceous is described and figured in 6 tables. Within Ordovician only two types of anatriaens are abundant. During Silurian and Devonian the architecture of anatriaens increased.

The highest form diversity (14 different types of anatriaenes) occurs in the Permian. One type is especially remarkable, terminating with a broad "paw-like" clad end instead of sharply pointed clads. Sponges with megascleres of this kind (ungulatriaenes) were allocated to a new genus (*Ungulaspongia* n.gen.) among the choristids.

1. Einleitung

Triasene Megaskleren sind seit dem mittleren Kambrium bekannt; Anatriaene wurden erstmals aus dem höheren Ordovizium (Ashgill) bekanntgemacht (vgl. hierzu KEMPEN, 1990). Erst jüngst haben KOZUR et al., 1996, aus dem unteren Ordovizium der USA anatriaene Spicula nachgewie-

sen, sodaß deren Entstehung zumindest ab dem unteren Ordovizium feststeht. Sehr wahrscheinlich haben sie sich im Laufe des höheren Kambriums herausentwickelt.

In dieser kurzen Studie sollen die bisher vom unteren Ordovizium bis in die untere Kreide aus Karbonatgesteinen isolierten Anatriaene vorgestellt und hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit disku-

tiert werden. Weiters sollen insbesondere ungewöhnlich gebaute Anatriaene, die aus den reichen Kieselschwammfaunen der permischen Tiefwas-serbecken und des tieferen Slope-Bereiches stam-men, beschrieben werden.

Im Altpaläozoikum sind Anatriaene noch eher selten; ab dem Unterkarbon schon häufiger und formenreicher. Im Perm kulminiert die Formen-
vielfalt; geht in der Trias drastisch zurück und ist auch im Jura; sowohl was die Häufigkeit als auch den Formenreichtum betrifft, stark rückläufig. Während der Kreide - besonders in der Oberkreide - ist ein leichter Anstieg was die Bauformenviel-falt betrifft festzustellen.

Anhand einer reichen Fotodokumentation (6 Fototafeln) wird die Formenvielfalt dieser Me-gaskleren, soweit wir sie aus dem fossilen Befund kennen, besprochen. KEMPEN (1990: 15), der die bisher ältesten Triaene aus dem Mittelkambrium nachgewiesen hat, diskutiert, welchen Demos-
pongien die hochordovizischen Triaene angehört haben könnten. Er schließt die „Lithistida“ aus, weil ihre Megaskleren nachweislich zu dieser Zeit monaxoner Natur sind. So verbleiben für die äl-
testen triaenführenden Schwämme nur die Choristi-
da, die nach REITNER (1992: 163) dem „Aster-
Tetractinellida“-Monophyllum zuzuordnen sind.

Die hier vorgestellten Anatriaene, wie über-
haupt alle anatriaenen Spiculae scheinen im Ge-
gensatz zu anderen Triaenen (hier sind speziell die
Dichotriaene und die davon ableitbaren Formen
angesprochen) nicht als Megaskleren der lithisti-
den Schwämme aufzutreten, vielmehr sind sie bei
den Geodiiden sehr weitverbreitet, wo sie zusam-
men mit Ortho- und Plagiotriaenen, zum Teil auch
mit Mesotriaenen, vergesellschaftet auftreten.
Ihnen kommt eine Stützfunktion für die krusten-
förmig darüber angeordneten Sterraster (Rhaxe)
zu.

Anatriaene, die über das gesamte Spiculum be-
dornt, bestachelt, zum Teil mit Cladomwülsten
ausgestattet sind, lassen sich aufgrund ihrer steten
Vergesellschaftung mit Lophocalthrospen, Cal-
throspen mit analoger Bestachelung am ehesten
den plakiniden Schwämmen (Ordnung Homo-
sclerophorida) zuordnen (siehe hierzu MOSTLER,
1996, im selben Band).

2. Bauformen triaener Spicula

Triaene Megaskleren haben im Laufe der Erd-
geschichte an Formenfülle zugenommen; beson-
ders als ein Teil dieser zu Dermalspicula der lithi-
stiden Schwämme umfunktioniert wurden (Di-
chotriaene und deren Derivate; vergleiche hiezu
MOSTLER, 1986). Ab Beginn der Obertrias treten
die ersten sicheren Phyllotriaene auf, die in der
auslaufenden Trias schon ein breites Spektrum an
Formen entwickeln und zur Jura- und Kreidezeit
die stärkste Formenvielfalt erreichen. In einer Stu-
die sollen jedoch nur die Bauformen der einfachen
Triaene, insbesondere jene der Anatriaene, be-
sprochen werden.

Anatriaene sind tetraxone Megaskleren, die
ausschließlich im dermalen bis subdermalen Be-
reich der Demospongien auftreten. Sie sind stets
so positioniert, daß ihr Rhabd nach innen weist
und das Cladom sich dermal bis subdermal aus-
breitet. Das Anatriaen leitet sich wie alle Triaene
vom tetraxonen Caltrop ab, in dem drei Strahlen
(ein Strahl wird Clad bezeichnet) gleich ausgebil-
det sind (gleiche Länge und Stärke); der vierte
Strahl ist entweder kürzer, meist aber länger aus-
gebildet (der vierte ungleich lange Strahl wird
Rhabd genannt; vergleiche hiezu Abb. 1).

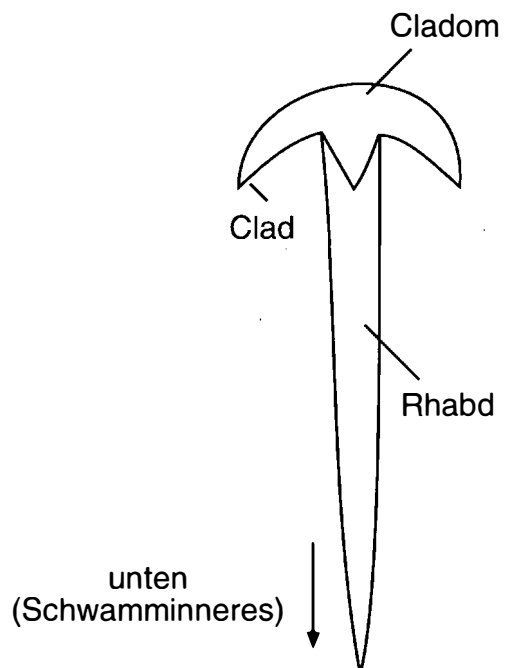


Abb. 1: Bauteile einer anatriaenen Megasklere

Die drei gleich ausgebildeten Strahlen bilden das Cladom; die einzelnen Clade (Strahlen) sind nach unten (d.h. im Schwamm nach innen) in Richtung Rhabd gebogen. Der Winkel zwischen den Claden und dem Rhabd ist je nach Form der Anatriaene maximal ein rechter, in den meisten Fällen ist er spitzwinkelig bis stark spitzwinkelig. In einzelnen Anatriaenen sind die Clade so weit zurückgebogen, daß sie parallel zum Rhabd verlaufen.

Die Anatriaene gehören zu den einfachen Triaaenen; diese sind in Abb. 2 schematisch dargestellt, wobei der Einfachheit halber nur zwei Clade dargestellt wurden; das dritte Clad, das senkrecht zur Darstellungsebene verläuft, wurde nicht berücksichtigt. Es können insgesamt folgende einfache Triaaene unterschieden werden:

Orthotriaen mit senkrecht zum Rhabd verlaufenden Claden

Plagiotriaen mit leicht nach vorne gerichteten Claden

Protriaen mit stark nach vorne gerichteten Claden (nach vorne bedeutet in Richtung der Schwammoberfläche)

Anatriaen mit nach hinten gerichteten Strahlen (nach hinten, damit ist das Schwamminnere gemeint)

Mesotriaen mit einem zusätzlichen Strahl in Verlängerung des Rhabdes

Locanatriaen (neuer Name) mit zunächst senkrecht zum Rhabd verlaufenden Claden, die meist nach dem ersten Drittel ihrer Länge zurückbiegen, d.h. in Richtung des Schwamminneren verlaufen.

Proanatriaen (neuer Name) mit zunächst nach vorne in Richtung der Schwammoberfläche gebogenen Claden, die später, etwa ab der halben Länge der Clade, nach hinten, also zum Schwamminneren, gebogen werden.

Nodotriaen (neuer Name), über das gesamte Spiculum bedornetes, bestacheltes Anatriaen mit bedorneten Wülsten auf der Oberseite des Cladoms.

Ungulatriaen (neuer Name); (ungula = lat. Tatze); man kann auch von einem ungulaten Anatriaen sprechen. Die einzelnen Clade weisen am

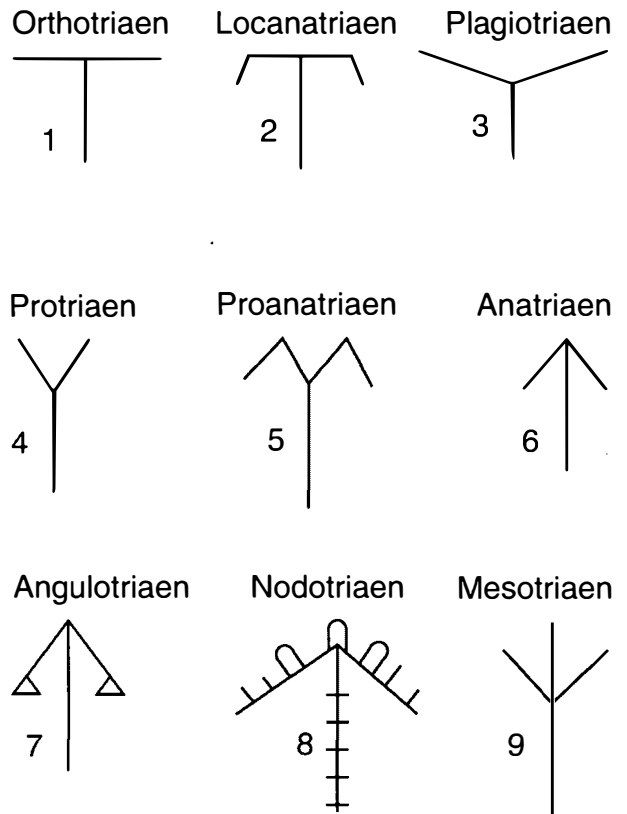


Abb. 2: Baustil der anatriaenen Megaskleren (2, 5, 7. und 8 = neue Typen). Das dritte Clad ist nicht dargestellt.

Ende eine tatzenartige Verbreiterung auf, die am Rand kräftige Dornen besitzt, die den Krallen einer Raubtierpfote ähneln (vgl. Taf. 1, Fig. 6, 9–10).

Die tiefordovizischen Anatriaene weisen im ersten Drittel der Clade einen Knick auf, der zu einer abrupten Änderung des Winkels zwischen Rhabd und Claden führt (Taf. 5, Fig. 11).

In der weiteren Folge wird in knapper Form auf die bisher aus dem Altpaläozoikum bis in die Unterkreide von uns nachgewiesenen anatriaenen Megaskleren eingegangen. Die Anatriaene, die KEMPEN (1990: 13) aus dem oberen Ordovizium dargestellt hat, sind auf Taf. 2, Fig. 1–2, nochmals wiedergegeben; sie ähneln stark jenen, die wir aus dem Llandovery des Baltikums (Geschiebe mit Conodonten datiert) gefunden haben (Taf. 2, Fig. 3). Auffallend ist die halbkreisförmige Biegung der Clade. Aus dem Obersilur (Ludlow) der Nördlichen Grauwackenzone wurden zwei Typen von Anatriaenen gefunden; auf Taf. 2, Fig. 4, ist

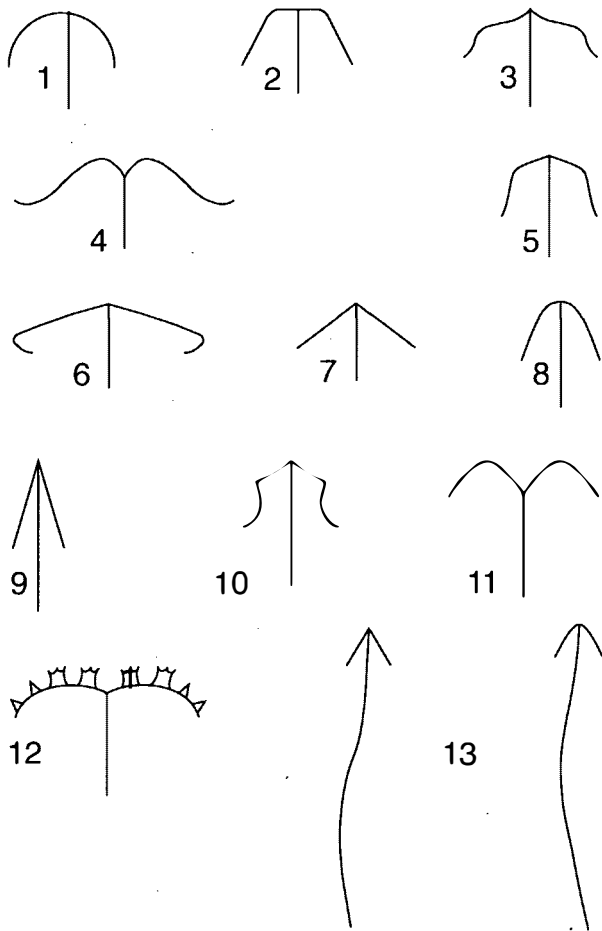


Abb. 3: Größte Formenvielfalt der Anatriaene im Perm (13 Skle-
rentypen, siehe Typengliederung im Text).

ein Spiculum mit einem spitz zulaufenden Cladom und nur mäßig zurückgebogenen Claden dargestellt, die im Gegensatz zu Fig. 5 der gleichen Tafel mit stark zurückgebogenen Strahlen (der Winkel zwischen den Claden und dem Rhabd ist sehr spitz) stark von zuvor genannten abstechen. Aus dem Unterdevon der Karnischen Alpen konnten wir nur einen einzigen Typus von Anatriaenen finden; sie sind durch einen nahezu ebenen zentralen Cladomabschnitt gekennzeichnet, an dem sich allmählich die Biegung der Clade nach unten heraus entwickelt.

Auffallend sind die stark bedornen bis bestachelten Anatriaene aus dem Unterkarbon von Irland. Während die Rhabde dicht mit einfachen Dornen über ihre gesamte Länge besetzt sind, weisen die Clade ebenso Dornen auf, die zum Teil Stachelgröße erreichen; außerdem sind sie durch

dornenführende Wülste charakterisiert, die sich im Mündungsbereich der drei Clade (Zentrum des Cladoms) konzentrieren und dort auch am höchsten werden (vergleiche Taf. 2, Fig. 6–10, 14, 15–17, und Taf. 6, Fig. 4, 6, 8, 10 und 14). Für diesen Spicula-Typus wurde ein neuer Begriff (Nodotriaen = wulstführendes Triaen) eingeführt. Auf diese acanthinen Anatriaene wird nochmals zurückgekommen, weil sie stets mit Lophodiac-tinen, Lophocalthropsen und Protriaenen, die alle dieselbe Art der Bedornung aufweisen, vergesellschaftet sind.

Am formenreichsten sind die Anatriaene aus dem Perm. Es konnten insgesamt 14 Typen nachgewiesen werden, die grobschematisch in Abb. 3 dargestellt sind. Die meisten davon sind auf Taf. 3 (auf der Tafel sind ausschließlich permische Anatriaene) abgebildet. Sie streuen von Locanatriaen (neuer Name; vgl. Taf. 2, Fig. 12) über nur mäßig nach unten gebogene Claden (Taf. 3, Fig. 6) zu weit ausschwingenden Claden (Taf. 3, Fig. 5). Einige weisen ein spitzes Cladomzentrum auf (Taf. 2, Fig. 11; Taf. 3, Fig. 8, 9 und 15); letztere sind durch stark zurückgebogene Clade gekennzeichnet. Besonders stechen die recht häufig auftretenden Anatriaene mit den überlangen, sehr zarten Rhabden hervor (Taf. 3, Fig. 10 und 11). Sehr typisch sind die Proanatriaene (neuer Name) mit den zunächst nach oben gerichteten Claden, wie wir sie von den Protriaenen kennen, die dann im scharfen Bogen nach hinten (nach innen) gebogen sind und parallel zum Rhabd verlaufen (Taf. 3, Fig. 7). Gar nicht so selten sind Anatriaene, an denen ein Clad nahe dem Strahlenende aufspaltet (Taf. 3, Fig. 8, 13). Die auf Taf. 3, Fig. 12 und 14, abgebildeten Megaskleren erinnern im ersten Augenblick an Ankerspicula hexactineller Schwämme; bei diesen weist der Stachelkopf allerdings vier Strahlen auf; die abgebildeten Exemplare haben aber nur drei Clade. Ein acanthines Anatriaen mit nur mäßig zurückgebogenen Claden erinnert zum Teil schon an Plagiotriaene (nur sind bei den Plagiotriaenen die Clade am Strahlenende nicht nach unten gebogen). Die Bedornung, zum Teil Bestachelung, erinnert an die Nodotriaene des Unterkarbons, die sich nach Meinung des Verfassers bis in das Perm halten

(gleiche Taf. 3, Fig. 16). Der wohl auffallendste Typus im Perm wird von den bisher nur auf das Perm beschränkte Ungulatrien (Taf. 1, Fig. 1–11) gestellt. Sie dürften einer einzigen Gattung, die nur auf das Perm beschränkt ist, angehören (siehe hierzu Kapitel 4).

Aus der Untertrias sind bisher keine Anatriaene bekannt geworden. Die ältesten triadischen Anatriaene stammen aus der Mitteltrias der Südalpen und der Nördlichen Kalkalpen. Bisher konnten nur 3 Typen (siehe Taf. 4, Fig. 1–3) nachgewiesen werden, die jenen aus dem Perm stark ähneln. Die Obertrias ist dagegen mit 5 Anatriaentypen vertreten. Es sind einmal breite Skleren, deren Clade nur mäßig nach unten gebogen sind (Taf. 4, Fig. 2). Auffallend sind die Proanatriaene mit den kurzen massiven Claden (Taf. 4, Fig. 10) oder jene Anatriaene, die überlange zarte Rhabde aufweisen und nahezu mit jenen aus dem Perm identisch sind (Taf. 4, Fig. 6). Es treten aber auch bedornete Anatriaene, deren Bedornung über das gesamte Spiculum verteilt ist, auf. Ein eigener Typus und stärker von den permischen Echinanatriaenen abweichend stellt die Fig. 4 der Taf. 4 dar, während das unter Fig. 7 abgebildete Echinanatriaen nur eine lockere Bedornung aufweist; es handelt sich um eine costamorphes Anatriaen, einen Sklerentypus, der nur bei den Vertretern der Familie Costamorphiidae MOSTLER 1986 auftritt.

Die Anatriaene im Lias schließen zum Teil an jene der Obertrias an (Taf. 4, Fig. 11 ein Proanatriaen), zum Teil sind es neue Formen, wie beispielsweise das Proanatriaen auf Fig. 16 derselben Tafel. Neu sind Anatriaene mit in Richtung zum Rhabd hingebogenen Claden (Taf. 4, Fig. 15), ebenso wie die massiven Anatriaene mit diesen Claden und stark zurückgebogenen kurzen Claden. Mit dem Oberjura tritt kaum mehr eine neue Form von anatriaenen Megaskleren auf. Aus Nattenheim hat REIF (1967: Taf. 14, Fig. 8) ein Anatriaen mit sehr kleinen Claden und einem Rhabd, das im Mündungsbereich zum Cladom am breitesten ist, abgebildet. Es handelt sich um einen Typus, der von allen anderen oberjuraschen Anatriaenen abweicht. Die meisten oberjuraschen Anatriaene sind solche mit langem, zartem Rhabd, völlig analog entwickelt, wie jene aus dem Unterjura

(vergleiche hierzu Taf. 4, Fig. 12, 13 und 17). Auch in der Unterkreide tritt wenig Änderung in dem Aufbau der Triaene auf, vorherrschend sind eben die gerade zuvor genannten Typen, seltener sind es Formen, die ein weit ausladendes Cladom aufweisen, deren Cladspitzen etwas nach unten bzw. hinten gebogen sind (vergleiche Taf. 4, Fig. 18–20).

Stratigraphisch läßt sich ausschließlich mit Hilfe von Anatriaenen wenig verwerthen. Charakteristisch für das Perm, dieses betrifft das Unter- und basale Oberperm, sind die Ungulatriene. Für das Unterkarbon sehr typisch sind die bedorneten Anatriaene mit den stark nach hinten gerückten Claden. In der Obertrias sind es ebenfalls die bedorneten Clade, insbesondere die costamorphes Anatriaene, die charakteristisch für die hohe Obertrias sind. Der Lias fällt gerade noch durch wenige Proanatriaene auf; danach ist mit Hilfe von Anatriaenen auch grobstratigraphisch keine Aussage möglich.

4. Systematische Beschreibung

Klasse Demospongiae SOLLAS, 1875

Ordnung Choristida SOLLAS, 1888

Familie unbekannt

Ungulaspongia n.gen.

Derivatio nominis: Nach dem Ungulatrien benannt.

Diagnose: Choristide Schwämme mit Megaskleren, die in Form von Ungulatrienen entwickelt sind.

Typusart: *Ungulaspongia permica* n.gen. n.sp.

Ungulaspongia permica n.sp.

(Taf. 1, Fig. 1–11)

Derivatio nominis: Nach dem ausschließlichen Auftreten im Perm benannt.

Holotypus: Taf. 1, Fig. 11

Locus typicus: Iren Mountains Ranch; Glass Mountains

Stratum typicum: Road Canyon Formation (Spongiolith)

Diagnose: Da bisher monospezifisch, siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung: Die diese choristiden Schwämme aufbauenden Megaskleren sind langschafartige Triaene, deren Clade von flach nach unten gebogen (der Winkel zwischen den Claden und dem Rhabd liegt bei 90°; Taf. 1, Fig. 4) bis stark nach innen gebogenen (nur 20–30°; Taf. 1, Fig. 5) schwankt. Typisch für diese Art von Anatriaenen sind die tatzenartigen Erweiterungen, die an der Stelle auftreten, wo Cladspitzen entwickelt sind. Daher auch die neue Bezeichnung Ungulatriaen (= Tatzentriaen). Die Unterseite mit der tatzenartigen Erweiterung ist unterschiedlich ausgebildet. Einmal sind es breite, nahezu völlig ebene Tatzen (Taf. 1, Fig. 5, 7, 8), die stark vergrößert (Taf. 1, Fig. 9–10) eine Umschließung durch viele „Zähnen“ (20–24) aufweisen, zum anderen „richtige krallenartige“ Ausbildung des Tatzenrandes zeigen (10–12 „Zähne“). Die Ungulatriaene mit den kräftigen aber wenigen Zähnen sind durch Clade, die nur flach nach unten gebogen sind, charakterisiert, während die Clade mit den breiten Tatzen ausgestattet, einen sehr spitzen Winkel mit dem Rhabd einschließen. Ob dieser Unterschied nur eine Variationsbreite der Spicula innerhalb einer Art darstellt, oder ob es sich hierbei um zwei Arten handelt, muß offen gelassen werden.

Bemerkungen: Die Megaskleren dieser neuen Art treten nur im Perm mit Schwerpunkt im Unterperm von Texas auf.

5. Diskussion

Während man die ältesten Anatriaene zweifelsohne den Choristiden zuordnen kann, sind es spätestens ab dem Unterkarbon auch die Homosclerophorida, die Anatriaene in ihr Skelett einbauen. Dies ist insofern überraschend, weil die modernen Vertreter der Familie Plakinidae mit Si-

cherheit keine Anatriaene entwickeln. Anatriaene Spicula treten in einer neuen Gruppe der Plakiniden im Zeitabschnitt Unterkarbon bis Mittelperm (Irland, Sizilien, Texas) auf.

Spätestens ab der Trias entwickelt eine Gruppe von Schwämmen (Costamorphiidae MOSTLER), acanthine Anatriaene die nach LEVI, 1973, einer eigenen Ordnung (Desmophorida) angehören. LEVI hat die Desmophorida mit folgender Begründung aufgestellt:

Da es unter den Lithistida Familien gibt, die neben den Desmen (Stützskelett) im peripheren Bereich Dermalpicula aufweisen, die sonst nur bei den Choristida auftreten und somit eine Spiculation besitzen, die zwei Ordnungen übergreift. Um dieser Problematik auszuweichen, wurden den Lithistida die Desmophorida gegenübergestellt.

Die lithistiden Schwämme, die vorwiegend Dichotriaene (Spicula dichotriaenen Typs treten ab dem Unterkarbon auf), Phyllotriaene (die vom Autor ab der basalen Obertrias nachgewiesen wurden) scheinen jedoch Anatriaene als Dermalpicula nicht auszubilden. Obwohl wenigstens drei Ordnungen der Demospongien Anatriaene zum Aufbau ihres Spicularapparates entwickeln, lassen sich diese aufgrund ihrer besonderen Baumerkmale einerseits und ihrer Vergesellschaftung mit anderen Sklerentypen andererseits recht gut auf Familien- und Gattungsebene auseinanderhalten.

Anatriaene sind unter den Triaenen stark untervertreten. Obwohl es sich um merkmalsarme Spicula handelt, haben die Schwämme der zuvor besprochenen drei Ordnungen eine Vielfalt von z.T. stark dekorierten Anatriaenen seit ihrer Entstehung im unteren Ordovizium entwickelt.

Literatur

- KEMPEN, T.M.G. van (1990): The oldest tetraxon megascleres. – In: RÜTZLER, K. (ed.), *New perspectives in sponge biology*. – Smithsonian Institution Press, 9–16.
- KOZUR, H., MOSTLER, H. & REPETZKI, J. (1996): Early Ordovician Sponge spicules from USA (Hexactinellidae, De-

- mospongiae and heteractinid Calcareous Porifera), im selben Band.
- LEVI, C. (1957): Ontogeny and Systematics in Sponges. – *Systematic Zool.*, **6**, 174–183.
- LEVI, C. (1973): Systématique de la classe des Démospongiaria (Démosponges). – In: GRASSÉ, P.-P. (ed.): *Traité de Zool.*, **3**, 577–631.
- MOSTLER, H. (1986): Ein Beitrag zur Entwicklung phylloteriaener Megaskleren (Demospongiae) aus oberjurassischen Beckensedimenten (Oberalmer Schichten, Nördliche Kalkalpen). – *Geol. Paläont. Mitt. Ibk.*, **13**, 297–329.
- MOSTLER, H. (1996): Plakinide Schwämme (Homoscleromorpha) aus dem Jungpaläozoikum und Mesozoikum, im selben Band.
- REIF, W.-E. (1967): Schwammspicula aus dem Weissen Jura Zeta von Nattheim (Schwäbische Alb). – *Paleontographica (A)* **127**, 85–102.
- REITNER, J. (1992): „Corraline Spongien“ Der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse. – *Berl. geowiss. Abh., E*, **1**, 1–352.

Anschrift des Verfassers:

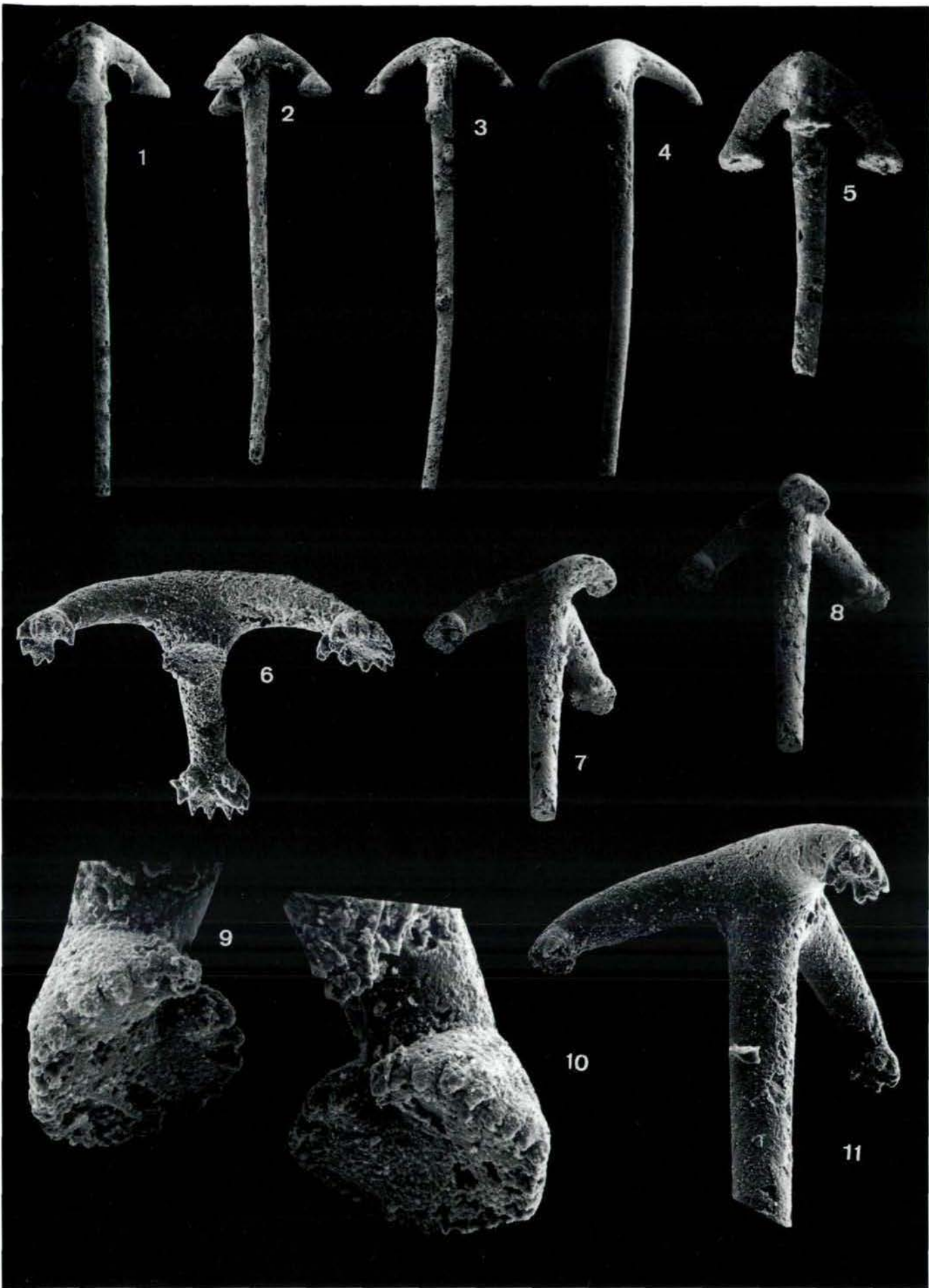
Univ.-Prof. Dr. Helfried Mostler, Institut für Geologie und Paläontologie Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck, Austria.

Tafel 1

(Fig. 1–11 alles Angulatriaene (Skleren von *Angulaspongites permica* n.gen. n.sp.) aus dem Perm; Vergrößerungen Fig. 3–5; Fig. 7–8 = 100 x, Fig. 1 = 80 x; Fig. 2 = 70 x; Fig. 6 = 200 x; Fig. 9–10 = 500 x; Fig. 11 = 300 x)

Fig. 1–2; 5; 7–10: Angulatriaene mit breit ausladenden, stark bezahnten „tatzenartigen“ Cladenden.

Fig. 3–4; 6; 11: Angulatriaene mit wenig breiten Cladenden, die eine geringe Bezaehlung aufweisen, jedoch kräftige Zähne entwickelt haben, die „Krallen“ ähneln.



Tafel 2

Vgr.: Fig. 7 = 60 x; Fig. 9 = 70 x; Fig. 10 = 80 x; Fig. 13 = 100 x; Fig. 14–15 = 120 x; Fig. 16 = 150 x; Fig. 17 = 100 x.

Fig. 1–2: Anatriaene aus dem Ashgill (der Arbeit von Kempen 1990: Fig. 3b1 und c entnommen), Vgr. = 100 x.

Fig. 3: Anatriaen mit halbkreisförmig gebogenen Claden (unteres Silur; Baltikum), Vgr. = 140 x.

Fig. 4: Anatriaen mit spitz zulaufendem Cladom und mäßig zurückgebogenen Claden (Obersilur der Nördlichen Grauwackenzone, Salzburg); Vgr. = 60 x.

Fig. 5: Anatriaen mit spitz zulaufendem Cladom und stark zurückgebogenen Claden (Obersilur der Nördlichen Grauwackenzone, Salzburg); Vgr. = 100 x.

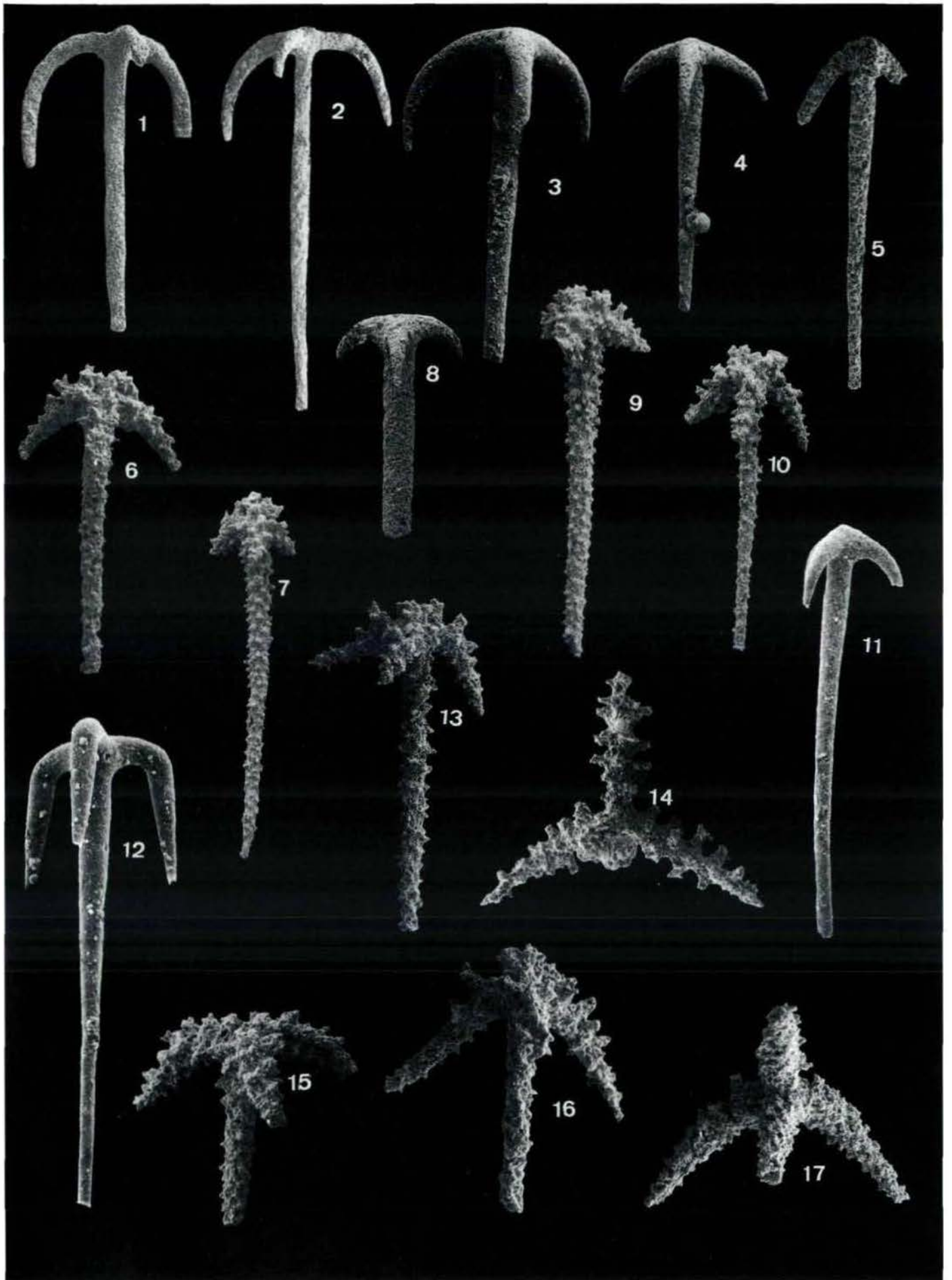
Fig. 6–7; 9–10; 13–17 (alle Skleren stammen aus dem Unterkarbon Irlands): acanthine Anatriaene mit Wülsten auf dem Cladom bzw. auf die Clade übergreifend (Nodotriaene).

Fig. 14: (Ansicht von unten)

Fig. 8: Anatriaene mit sehr flachem Cladomzentrum und mäßig zurückgebogenen Claden.

Fig. 11: Anatriaene mit stark in der Mitte zugespitztem Cladom (Unterperm von Sizilien); Vgr. 120 x.

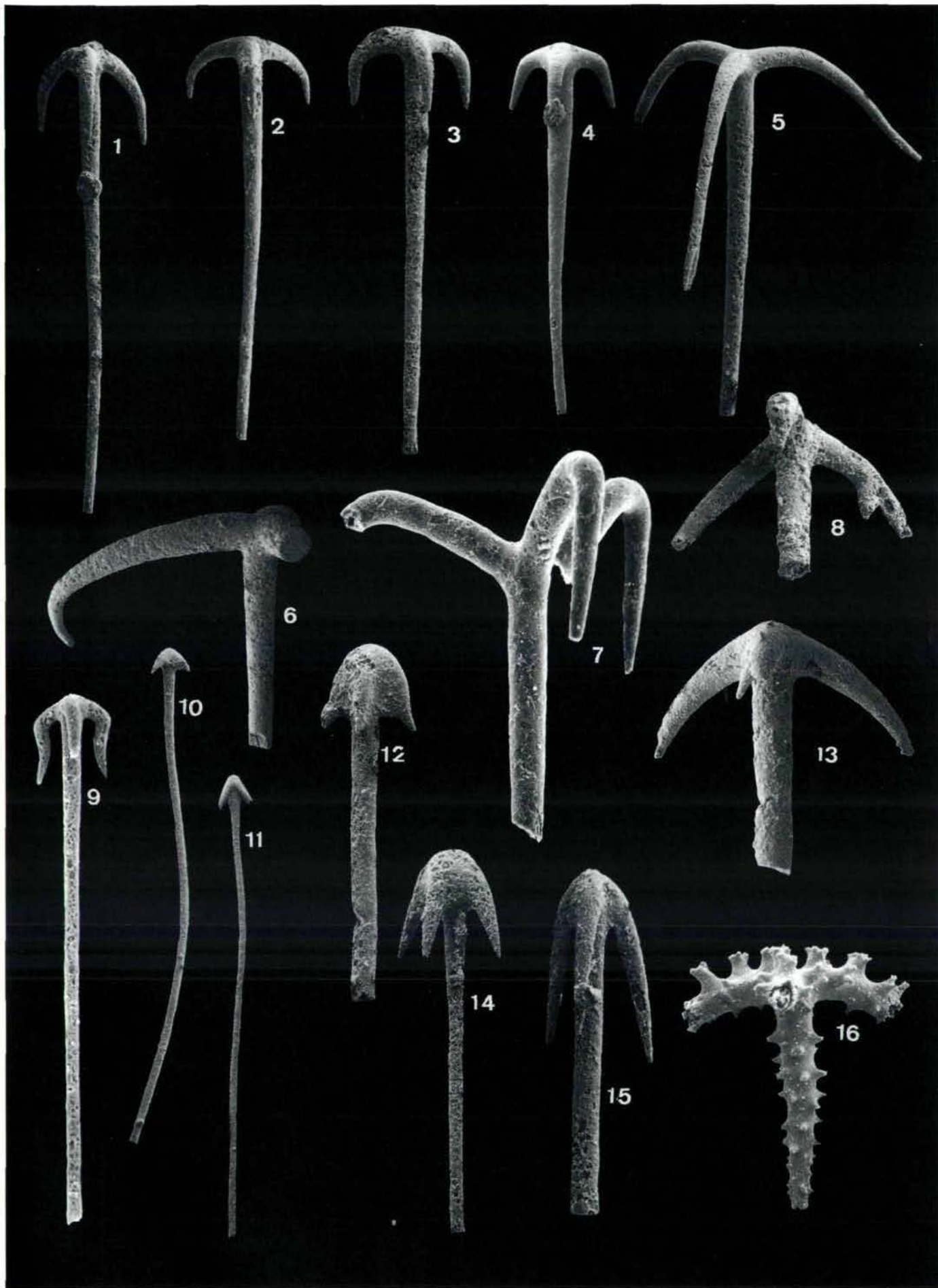
Fig. 12: Anatriaene aus dem Unterperm des Ural, die Clade sind im ersten Drittel ihrer Länge stark zurückgebogen und nahezu parallel zur Rhabdachse verlaufend.



Tafel 3

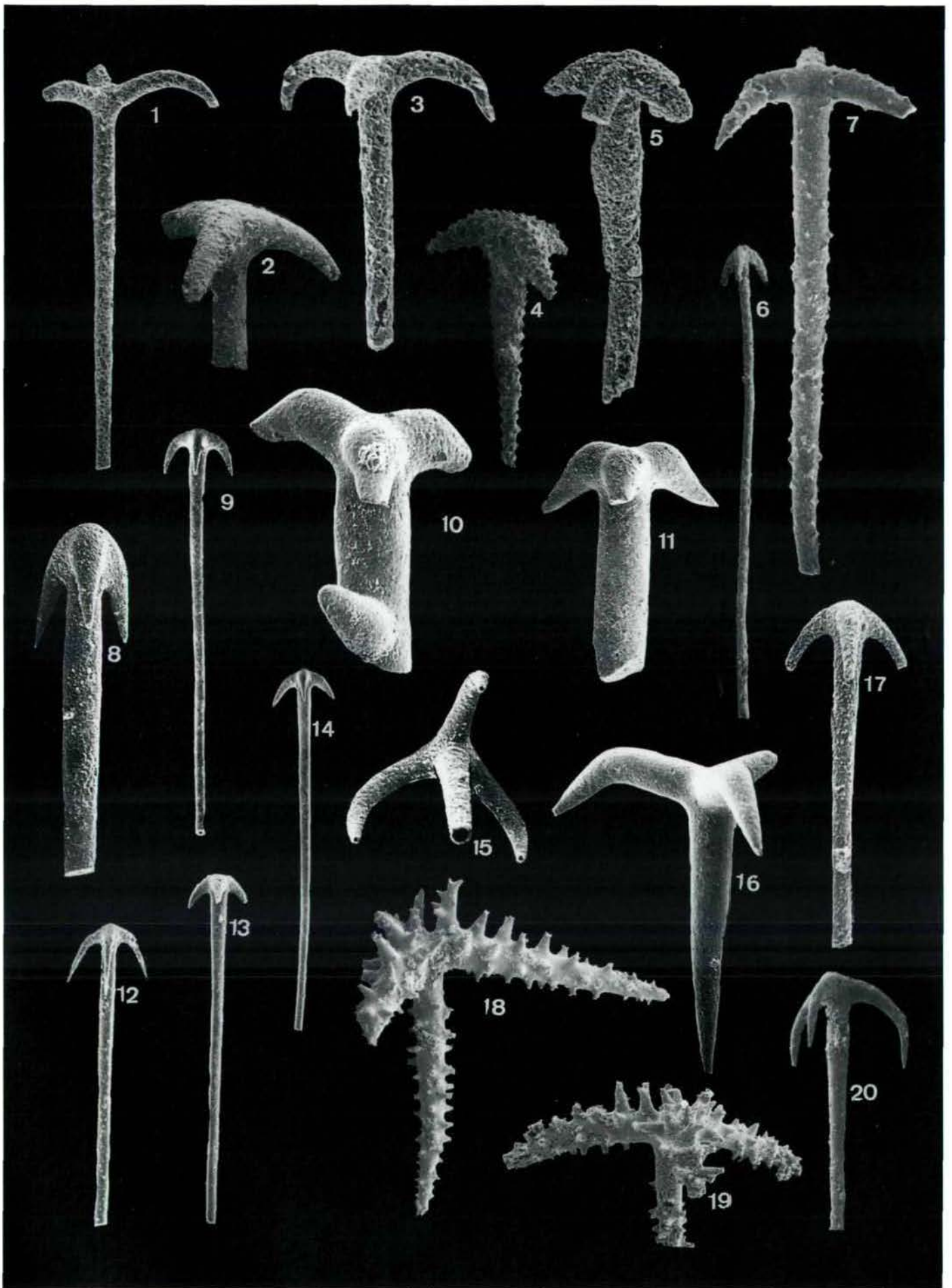
(Mit Ausnahme von Fig. 8 und 13 stammen alle Anatriaene aus dem Unterperm, der Rest vom Oberperm.)

- Fig. 1: Anatriaene mit langem, schmalen Rhabd und stark zurückgebogenen Claden (Vgr. = 90 x).
- Fig. 2: Anatriaene mit flachem, breit entwickeltem Cladom und mäßig zurückgebogenen Claden (Vgr. = 80 x).
- Fig. 3: Locanatriaen (Vgr. = 100 x).
- Fig. 4: Anatriaen mit breitem, in der Mitte mäßig erhabenem Cladom; die Clade sind nach dem ersten Drittel ihrer Länge knickartig zurückgebogen (Vgr. = 100 x).
- Fig. 5: Anatriaen mit sehr langen, schmalen, geschwungenen Claden (Vgr. = 80 x).
- Fig. 6: Anatriaen mit schwach nach unten gebogenen Claden, die im letzten Viertel ihrer Länge in Richtung Rhabd gebogen sind (Vgr. = 40 x).
- Fig. 7: Proanatriaen; Cladende verläuft parallel zum Rhabd (Vgr. = 200 x).
- Fig. 8: Anatriaen mit schräg zurückgebogenem Cladom, ein Clad weist einen Sekundärstrahl auf (Vgr. = 150 x).
- Fig. 9: Anatriaen mit sehr langem gerade verlaufenden Rhabd; das Cladom ist im Zentrum spitz entwickelt. Von der Spitze verlaufen die Clade zunächst flach nach hinten, ändern im ersten Drittel ihrer Länge abrupt die Richtung in Annäherung an das Rhabd, um schlußendlich am Cladende wieder zu divergieren.
- Fig. 10: Anatriaen mit überlangem geschwungenem Rhabd und kleinem Cladom, das im Zentrum eine abgerundete Spitze aufweist (Vgr. = 50 x).
- Fig. 11: Sehr langes Anatriaen (Rhabd ist gebogen) mit steil nach hinten weisenden Claden (Vgr. = 120 x).
- Fig. 12: Anatriaen mit einem stark in der Mitte abgeflachten Cladom. Die einzelnen Clade sind seitlich komprimiert, daher sehr dünn und mit dem Rhabd direkt verwachsen (Vgr. = 90 x).
- Fig. 13: Anatriaen mit sekundärem Strahl auf einem der Clade (Vgr. = 160 x).
- Fig. 14: Das Cladom dieses Anatriaen-Typs ist im Zentrum schmal; die relativ langen Clade sind weit nach hinten gezogen (Vgr. = 120 x).
- Fig. 15: Anatriaen mit massivem Cladom (Vgr. = 170 x).
- Fig. 16: Allseits bedornetes bzw. bestacheltes Anatriaen (Nodotriaen) mit langen, schwach nach innen geneigten Claden (Vgr. = 100 x).



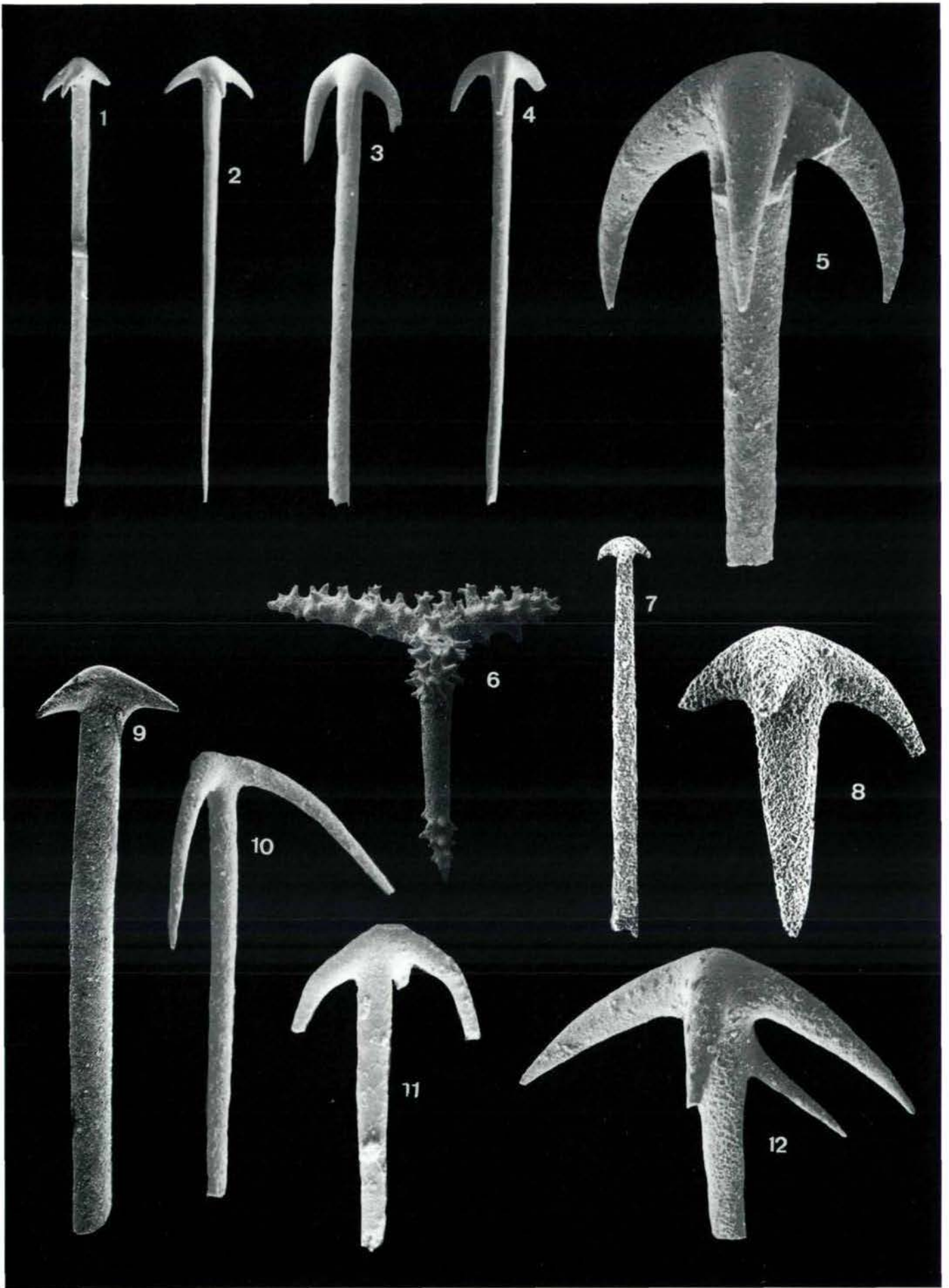
Tafel 4

- Fig. 1: Anatriaen mit relativ langen gebogenen Claden; diese verlaufen zuerst nach oben und drehen allmählich nach hinten (Proanatriaen). Es handelt sich um ein Triaen der Mitteltrias (Vgr. = 150 x).
- Fig. 2: Massives Anatriaen mit schwach zurückgebogenen Claden (Nor; Vgr. = 130 x).
- Fig. 3: (Mitteltrias) Anatriaen mit schwach zurückgebogenen Claden.
- Fig. 4: Acanthines Anatriaen, sowohl das Rhabd als auch das Cladom sind allseitig bedornt; es fehlen aber die bedorneten Wülste, um von einem Nodotriaen sprechen zu können (Vgr. = 120 x) (aus obemorischem Pötschenkalk).
- Fig. 5: Anatriaen mit kurzen massiven Claden und einem Rhabd, das unmittelbar vor Erreichen des Cladoms eine Ausbauchung zeigt (Mitteltrias; Vgr. = 170 x).
- Fig. 6: Ungewöhnlich langes Anatriaen mit sehr dünnem geschwungenem Rhabd und drei sehr schmalen, weit zurückgebogenen Claden (mittelnorischer Pötschenkalk; Vgr. = 60 x).
- Fig. 7: Ein mit Halbringen versehenes Anatriaen, auf dem eine mäßige Bedornung feststellbar ist. Costamorphes Anatriaen der obemorischen Zlambachschichten.
- Fig. 8: (Lias) Anatriaen mit globosem Rhabdom und einem relativ breit angelegten Rhabd (Vgr. = 300 x).
- Fig. 9: Anatriaen aus dem liassischen Kirchsteinkalk mit langem, geradem Rhabd und halbkreisartig gebogenen Claden.
- Fig. 10: Proanatriaen aus dem obemorischen Pötschenkalk; charakteristisch ist ein Strahl, aus dem oberen Teil des Rhabdes stammend. Das Cladom ist zunächst protriaen angelegt und mit einem scharfen Knick zurückgebogen. Es handelt sich um ein Proanatriaen (Vgr. = 150 x).
- Fig. 11: Anatriaen aus dem liassischen Kirchsteinkalk; ein Proanatriaen, das nur mäßig zurückgebogen ist und ein sehr breites Rhabd aufweist.
- Fig. 12: Oberjurassisches Anatriaen, das aus einem mäßig spitzen zentralen Rhabdabschnitt besteht und sich aus stark zurückgebogenen Claden zusammensetzt (Vgr. = 100 x).
- Fig. 14: Anatriaen mit sehr langem, leicht gebogenem Rhabd und drei kurzen sehr spitz verlaufenden Claden (Vgr. = 50 x), aus dem Lias stammend.
- Fig. 15: Anatriaen von unten her betrachtet. Es zeigt die nach unten gerichteten und im letzten Drittel ihrer Länge einwärts gedrehten Clade.
- Fig. 16: Massives Proanatriaen, wobei der aufsteigende Teil der Clade länger ist, als der nach hinten geneigte (Vgr. = 100 x) (liassischer Kirchsteinkalk).
- Fig. 17: Oberjurassisches Triaen aus Nattheim mit einem abgerundeten zentralen Teil des Rhabdoms. Die einzelnen Clade sind stark nach unten gebogen (Vgr. = 100 x).
- Fig. 18, 19: Zwei typische Nodotriaene aus dem Unterperm (Vgr. = 150 x).
- Fig. 20: Ein Anatriaen mit spitzem zentralem Rhabdomabschnitt und stark zurückgebogenen, eher schmalen Claden, aus dem Unterkarbon von Irland stammend (Vgr. = 120 x).



Tafel 5

- Fig. 1: Anatriaen aus dem liassischen Kirchsteinkalk mit sehr langem Rhabd, einem spitz abgerundeten zentralen Teil des Cladoms und besonders spitz endenden, schräg abfallenden Claden (Vgr. = 100 x).
- Fig. 2: Vollkommen erhaltenes Anatriaen mit schwach zurückgebogenen, spitz endenden Claden und spitzem, zentralem Cladombereich (Vgr. = 50 x) (Mitteltrias von Recoaro).
- Fig. 3: Anatriaen mit langem, geradegestrecktem Rhabd und drei stark nach unten gebogenen Claden. Das Cladom ist so aufgebaut, daß es zuerst um das spitze Zentralfeld flach absteigende Clade zeigt, die dann in einem relativ scharfen Knick steiler zurückbiegen (Vgr. = 100 x) (liassischer Kirchsteinkalk).
- Fig. 4: Triaen mit langem Rhabd und drei regelmäßig halbkreisförmig nach unten gebogenen Claden (Vgr. = 70 x) (Lias).
- Fig. 5: Liassisches Anatriaen mit halbkreisförmig nach unten gebogenen Claden, die sehr spitz enden. Charakteristisch ist der relativ breite Hals am oberen Ende des Rhabds.
- Fig. 6: Plagiotriaen; ein Clad ist leicht nach unten gebogen, es stellt somit eine Übergangsform zwischen stark bedornen Plagiotriaenen und einem Nodotriaen dar. Das Spiculum stammt aus dem Unterperm von Texas (Vgr. = 70 x).
- Fig. 7: Auffallend ist das sich nach unten stark verbreiternde Rhabd (Vgr. = 80 x) (Oberjura von Nattheim).
- Fig. 8: Kurzes, rasch an Dicke abnehmendes Rhabd mit drei massiven Claden. Anatriaen, aus dem Oberjura stammend (Vgr. = 150 x).
- Fig. 9: Anatriaen mit relativ dickem langem Rhabd und drei kurzen nur wenig zurückgebogenen, spitz endenden Claden (Vgr. = 100 x) (Oberjura).
- Fig. 10: Anatriaen aus dem Lias mit ungleich langen Claden, die auch ungleiche Winkel zum Rhabd einschließen.
- Fig. 11: Das älteste bisher bekannte Anatriaen, aus dem unteren Ordovizium der USA stammend. Der zentrale Teil des Rhabdoms ist flach; ab der Hälfte der Rhabdlänge ein Knick, in dem der distale Teil der Clade steiler zurückbiegt (Vgr. = 150 x).
- Fig. 12: Anatriaen mit einem Sekundärstrahl am proximalen Teil des Rhabdes; auffallend sind die langen, schwach zurückgebogenen Clade (Vgr. = 150 x) (Mitteltrias von Recoaro).



Tafel 6

- Fig. 1: Proanatriaen, aus dem Unterkarbon von Irland stammend (Vgr. = 150 x).
- Fig. 2: Anatriaen mit halbrund gebogenen Claden aus dem Unterkarbon von Irland (Vgr. = 80 x).
- Fig. 3: Anatriaen mit einem Cladom dessen Clade einen spitzen Winkel mit dem Rhabd einschließen, Unterkarbon von Irland (Vgr. = 50 x).
- Fig. 4: Anatriaen mit mäßig gebogenen Claden, Unterperm USA (Vgr. = 180 x).
- Fig. 5, 7–9: Nodotriaene aus dem Unterkarbon Irlands, Rhabd und Cladom sind bedornt (Vgr. = 100 x).
- Fig. 6: Locanatriaen aus dem Unterkarbon von Irland (Vgr. = 80 x).
- Fig. 10: Nodotriaener Typus ohne zentrale Wülste und mit nur mäßig gebogenen Claden, Unterkarbon von Irland (Vgr. = 100 x).
- Fig. 11: Anatriaen mit sehr mäßig gebogenen Claden, Unterkarbon von Irland (Vgr. = 120 x).
- Fig. 12: Stark bestacheltes mäßig gebogenes Anatriaen, sowohl Rhabd als auch Cladom ist bestachelt (Vgr. = 120 x).
- Fig. 13: Anatriaen mit einem im proximalen Abschnitt sehr breiten Rhabd und langen Claden, die mit dem Rhabd einen Winkel von 45° einschließen, Unterperm vom Ural (Vgr. = 80 x).
- Fig. 14: Nodotriaen aus dem Unterkarbon des Ural, nur das Rhabd ist bedornt (Vgr. = 70 x).
- Fig. 15: Anatriaen, aus dem basalsten Ordoviz der USA stammend (Vgr. = 120 x).
- Fig. 16: Plagiotriaen aus dem Unterkarbon von Texas (Vgr. = 100 x).
- Fig. 17: Anatriaen mit einem sehr langen Rhabd, das auf seiner ganzen Länge gleiche Breite aufweist, und einem kleinen halbrund gebogenen Cladom, aus dem Malm der Fränkischen Alb (Vgr. = 50 x).

