

## EIN BEITRAG ZUR GENESE LIASSISCHER TOXA UND FORCIPES (SKELETTELEMENTE VON DEMOSPONGIEN)

Helfried Mostler

Mit 7 Abbildungen und 4 Fototafeln

### **Zusammenfassung:**

Die sehr unterschiedlich ausgebildeten liassischen Toxa haben sich aus teilweise bedornen, völlig bedornen und glatten Oxen entwickelt. Ein Toxon-Typus (Cricotoxon) entstand durch Reduktion der Strahlen aus einem Criccalthrops. Alle Reduktionsstadien vom cricalen Calthrops über das Tripod und Triod zum cricalen Diactin, dessen Strahlenden aufgebogen sind, lassen sich lückenlos nachweisen.

Die liassischen Forcipes, es handelt sich sowohl um glatte als auch bedornte bzw. bestachelte Typen, sind ausschließlich von glatten und bedornen, gebogenen Diactinen, nicht jedoch von Toxa ableitbar. Im Gegensatz zu den tertiären und rezenten Forcipes, deren Enden mit regenschirmartigen Gebilden ausgestattet sind, weisen alle aus dem basalen Lias stammenden Forcipes spitze Enden auf.

Toxa treten gesichert ab dem Oberkambrium, Forcipes ab dem basalen Ordovizium auf. Sie fehlen jedoch ab dem mittleren Ordovizium bis zur Mitteltrias; ab der höheren Mitteltrias treten sie noch recht selten in Erscheinung, während Übergangsformen zu Forcipes erst in der hohen Obertrias, divers ausgebildet ab dem basalen Lias, auftreten. Das Fehlen von Toxa und Forcipes ab dem mittleren Ordovizium bis in die Mitteltrias einerseits und Obertrias andererseits kann zur Zeit nicht befriedigend beantwortet werden. Mehrere Möglichkeiten zur Erklärung dieses Phänomens bieten sich an. Die mit Toxa und Forcipes ausgestatteten Demospongien haben sich in ein Refugium zurückgezogen und dort überdauert, was, bezogen auf den riesigen Zeitraum (über 200 Millionen Jahre), eher unwahrscheinlich ist, oder der Bauplan der beiden Sklerentypen wurde in der Trias bzw. im basalen Jura unabhängig neu entwickelt. Als weitere Erklärungsmöglichkeit wäre auch die Lückenhaftigkeit des fossilen Befundes anzuführen. Diese Problematik trifft für eine Reihe fossiler Mikroskleren zu.

### **Abstract:**

The very diverse Liassic toxa have evolved from thorny, partly thorny and smooth oxes. One toxon morphotype (Cricotoxon) evolved by reducing the rays of a criccalthrops. All steps of this development can be demonstrated from a cricale calthrops through a tripod, a triod to a cricale diactine. The liassic forcipes (both smooth and thorny or spiny morphotypes) were derived exclusively from smooth or thorny, curved diactines, but not from toxa. All lowermost Liassic forcipes display pointed ends, in the contrast to the Tertiary and Recent forcipes that have terminal umbrella-like structures.

The oldest well dated toxa are known from the Upper Cambrian, the oldest forcipes from the lowermost Ordovician. However, they are missing from the Middle Ordovician to the Middle Triassic. Toxa re-appeared rarely in the late Middle Triassic, whereas transitional forms to forcipes appeared only in the late Upper Triassic, diverse forcipes in the lowermost Liassic. The gap in the occurrence of toxa and forcipes from the Middle Ordovician to the Middle Triassic and Upper Triassic respectively cannot be explained satisfactorily, yet. Several explanations for this phenomenon are possible: (1) Demospongiae with toxa and forcipes survived in a relic area. Regarding the very long time gap (more than 200 my) from which toxa and forcipes are unknown, this explanation is improbable. (2) The two spicule morphotypes evolved iteratively and independently from the Lower Paleozoic forms during the Triassic and lowermost Jurassic respectively. (3) Incomplete fossil record. This problem exists for several fossil microscleres.

## 1. Einleitung

Über die Entstehung von Toxa und Forcipes herrscht zur Zeit unterschiedliche Meinung. Es wird daher versucht, anhand einer autochtonen Kieselspicula-Vergesellschaftung auf die Entwicklung der zuvor genannten Mikrosklerentypen einzugehen. Aus dem basalen Lias (angulata-Zone; oberes Hettang) der Kirchstein-Formation, einer liassischen Beckenfazies in den Nördlichen Kalkalpen, wurde eine einzige knapp 10 cm mächtige Bank mit einer sehr reichen Spiculavergesellschaftung ausgewählt. Allein die Demospongien betreffend sind es über 120 ver-

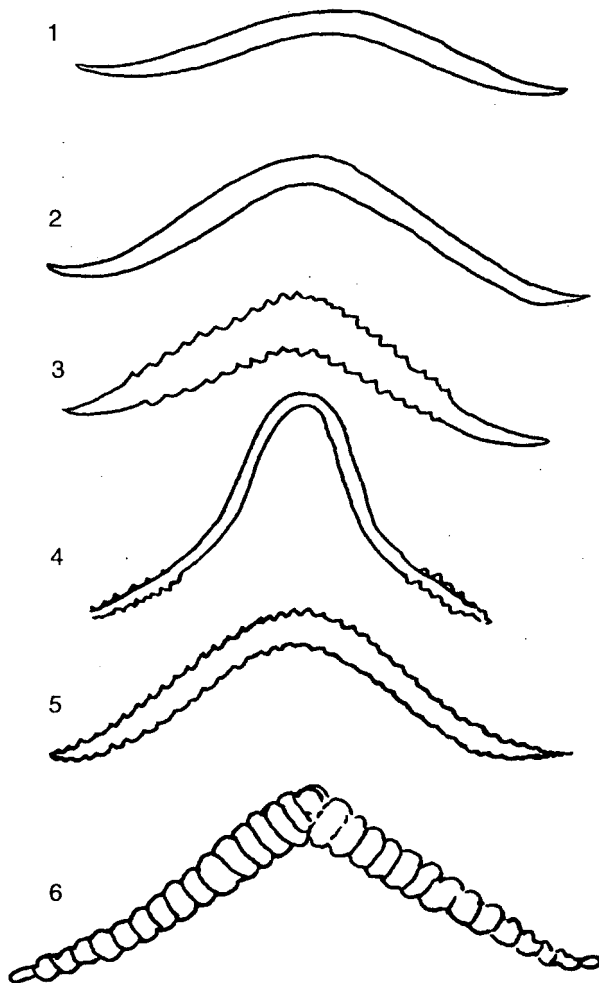


Abb. 1: Verschiedene Typen von glatten, teilweise und voll bedornen Toxa und Cricotoxa.

schiedene Spicula-Typen, von denen mindestens zwei Drittel massenhaft auftreten. Aus einer ca. 300 g schweren Kieselkalkprobe wurden 65 Zellen voll Spicula ausgelesen (pro Zelle im Durchschnitt 800 Skleren, d. h. es lagen zur Bearbeitung über 50.000 Spicula vor). Um eine möglichst kurze Zeitspanne zu erfassen, damit die Problematik des evolutiven Aspektes so gering als möglich gehalten werden kann, wurde nur eine einzige, 2 cm hohe Gesteinsscheibe herausgeschnitten und daraus die Spongien-Skleren isoliert. Die stratigraphische Einordnung erfolgte vor allem mit Hilfe von Radiolarien (vgl. KOZUR & MOSTLER, 1990).

Noch 1994 schrieb WIEDENMAYER, daß die ältesten bisher nachgewiesenen Toxa aus der Mitteltrias (MOSTLER, 1976) stammen. Hierbei handelt es sich um glatte Toxa. Mittlerweile haben DONG & KNOLL, 1996, aus dem oberen Kambrium *Acanthoxea* beschrieben und abgebildet, die zum Teil zweifelsfrei als bedornete Toxa anzusprechen sind. KOZUR et al., 1997, haben aus dem basalen Ordovizium glatte Toxa nachweisen können. Somit sind Demospongien, die Mikroskleren vom Typus Toxon ausbilden, mindestens seit dem Oberkambrium vertreten. Toxa sind taxononisch wenig aussagekräftig, zumal sie sowohl innerhalb der Spirophorida, Haplosclerida und Poecilosclerida auftreten. Forcipes dagegen sind hinsichtlich der Taxonomie weitaus besser verwertbar, weil sie auf sechs Gattungen der Poecilosclerida beschränkt sind (*Asbestopluma*, *Forcepia*, *Leptolabis*, *Trachiforcepia*, *Clinolabis* und *Labisoplita*).

Was die stratigraphische Verbreitung Forcipes-führender Poecilosclerida betrifft, so dürften diese – den Abbildungen von DONG & KNOLL, 1996, zu entnehmen – schon im Oberkambrium auftreten. Sie wurden ohne Kommentar von diesen Autoren als U-förmige Skleren beschrieben. Gesichert sind die von KOZUR et al., 1997, aus dem basalen Ordovizium nachgewiesenen bedorneten Forcipes. Damit gehen Forcipes-führende Poecilosclerida mindestens auf das basale Ordovizium zurück. Problematisch bleibt jedoch das Fehlen dieser im Zeitraum vom mittleren Ordovizium bis in die hohe Obertrias. Damit stellt sich die Frage, ob die liassischen Demospongien den Bauplan von For-

ceps unabhängig von den altpaläozoischen Formen nochmals neu entwickelt haben, oder unsere Kenntnisse über die Schwammfaunen des höheren Altpaläozoikums, des Jungpaläozoikums und der Trias sind nicht ausreichend. Was den Zeitraum Karbon, Perm und Trias betrifft, so verfügt der Autor über mehrere tausend Proben, in welchen trotz reichster Spicula-Diversität keine Spur von Forcipes entdeckt werden konnte.

Im folgenden sollen die wichtigsten Bautypen von Toxen und Forcipes beschrieben bzw. deren Entstehung diskutiert werden.

## 2. Zur Architektur der Toxa und Forcipes

Die Toxa lassen sich in vier Großgruppen aufgliedern:

- glatte Toxa, die aus glatten Oxen hervorgegangen sind (vgl. hierzu Abb. 1, Fig. 1–2)
- zum Teil bedornete Toxa, die aus teilweise bedorneten Oxen hervorgegangen sind (Abb. 1, Fig. 3–4)
- vollbedornete Toxa, die von vollbedorneten Oxen stammen (vgl. Abb. 1, Fig. 5)
- beringte (cricale) Toxa, die sich aus beringten Oxen entwickelt haben; allerdings muß hier angemerkt werden, daß diese beringten (cricalen) Oxen von beringten Calthropsen (Criccalthrops) abgeleitet werden müssen (Abb. 1, Fig. 6).

Nach VAN SOEST et al. 1991 werden glatte Toxa des Genus *Acarinus* (Poecilosclerida) in drei Typen unterteilt:

- „Ochsenhorn“-Toxa: relativ massive, stark gewölbte Formen (Abb. 2, Fig. 1 und 2)
- dünne, tief gebogene Toxa (Abb. 2, Fig. 3 und 4)
- „accolade“-Toxa: lange, dünne, flach gebogene Formen (Abb. 2, Fig. 5 und 6)

Das Toxon wurde folgendermaßen definiert: RAUFF 1894 spricht von flitzbogenförmigen Nadeln (Tox); DENDY, 1921, sieht im Toxon einfach gebogene monaxone Spicula; WIEDENMAYER,

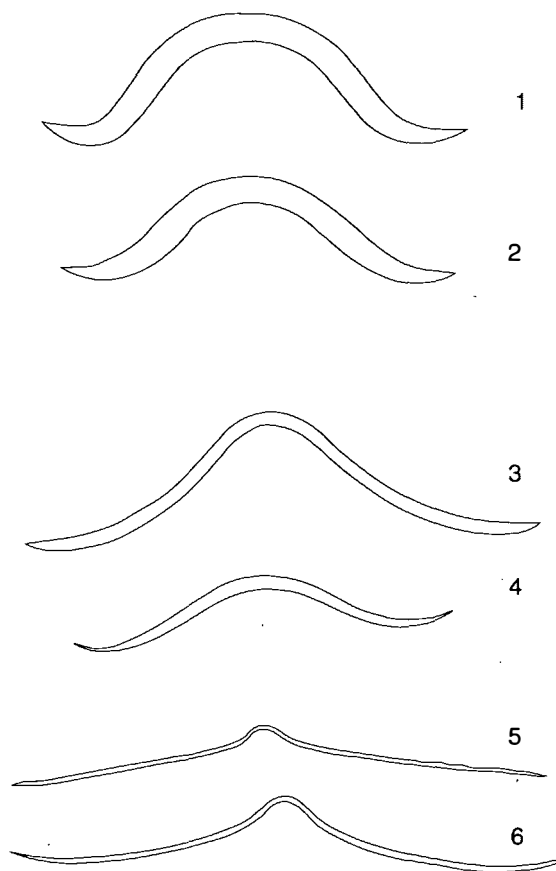
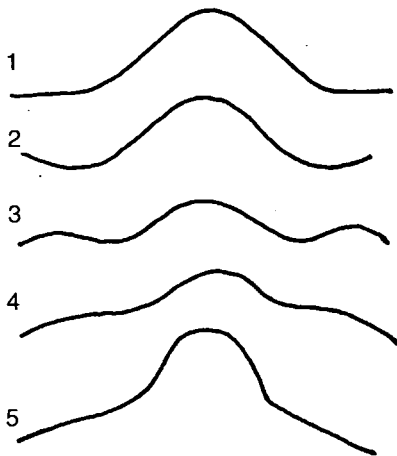


Abb. 2: Drei Typen von glatten Toxa der Gattung *Acarinus*.

1977, definiert das Toxon als bogenförmige Mikrosklere.

Trägt man alle Bautypen der Toxa, vor allem was die Ausbildung der Mikroskleren betrifft, zusammen, so ergibt sich folgendes Bild (siehe hierzu Abb. 3). Einmal ist das Ende völlig horizontal, zum anderen gegenläufig hochgewölbt ausgebildet; es treten auch Formen auf, wo ein zweiter Bogen an jedem Ende entwickelt ist. Ein weiterer Typus, bei dem die Enden leicht nach unten gewölbt sind und schlußendlich ein Typus mit gerade nach unten gerichteten Sklerenenenden. Am häufigsten ist der unter Abb. 3, Fig. 2, geführte Typus anzutreffen.

Nachfolgend sind die auf Taf. 1, Fig. 4, 6, 8, 10 und 12, abgebildeten Toxa kurz besprochen. Auf das auf Taf. 4, Fig. 15, abgebildete cricale Toxon wird noch besonders im Zusammenhang mit den cricalen Calthropsen eingegangen.



**Abb. 3:** Hauptformen von Toxa (Verlauf der Sklerenenden).

Das Toxon auf Taf. 1, Fig. 4, zeigt einen sehr flachen Bogen und ein kurzes gegenläufig gerichtetes Sklerenende. Bei Fig. 8 ist es ähnlich, nur ist das gegenläufige Ende eher horizontal entwickelt, während das Exemplar auf Taf. 1, Fig. 6, einen hochgewölbten Bogen mit sehr kurzen gegenläufigen Enden wiedergibt. In Taf. 1, Fig. 10, dagegen handelt es sich um Formen, die schon den „ochsenhornähnlichen“ Toxa entsprechen, während das Toxon der Taf. 1, Fig. 12, einen sehr engen Bogenbereich ausgebildet hat und daher die Enden mindestens dreimal so lang sind, wie der Bogenabschnitt selbst. Die Toxon-Enden sind gestreckt und nach unten gerichtet.

Allein bei diesen Formen ist eine relativ starke Variabilität innerhalb des Lias feststellbar, was nicht zu verwundern braucht, weil Toxa bereits ab der Mitteltrias, wenn zu dieser Zeit auch seltener, auftreten.

Völlig anders steht es um ein Toxon, das sich aus einem cricalen Diactin entwickelt hat bzw. direkt aus einem cricalen Triod unter Reduktion eines Strahles entstanden ist, das allerdings mindestens zwei gebogene Strahlen aufweisen müßte. Derartige Triode konnten aber, obwohl Tausende von solchen Sklerentypen vorliegen, nicht nachgewiesen werden. Es hat sich vielmehr aus einem cricalen Diactin entwickelt. In diesem Zusammenhang erscheint es uns sehr wichtig, auf die Ausgangsformen der Diactine, aus denen schließlich ein cricales Toxon entstanden ist, hinzuweisen.

Es kann lückenlos belegt werden, daß aus einem beringten (cricalen) Calthrops (Abb. 4, Fig. 1) durch Reduktion des vierten Strahles zunächst ein Tripod entstanden ist; in der weiteren Folge hat sich ein Triod herausgebildet (vgl. hierzu Abb. 4, Fig. 2 bzw. 3), und aus dem Triod entstand unter Reduktion eines weiteren Strahles ein cricales Diactin, erkennbar an einer Reliktstruktur des dritten Strahles, der schlußendlich völlig verlorengeht und woraus geknickte Diactine entstehen; der Knick stellt den Winkel zwischen den übriggebliebenen zwei Strahlen des ursprünglichen Drei-strahlers dar (vgl. hierzu Taf. 4, Fig. 10–13). Die Entwicklung vom Triod zum Diactin ist der Textabb. 5 zu entnehmen. In der weiteren Folge entsteht dann auch das in Textabb. 5, Fig. 5 dargestellte cricale Toxon, wobei hier diskutiert werden muß, ob man diese Formen auch zu den Toxa rechnen soll.

Es kann kein Zweifel bestehen, daß sich die Toxa aus Diactinen, meist aus Oxen – ganz gleich ob sie glatt, teilweise bedornt, ganz bedornt oder auch beringt sind – entwickelt haben. Die Entstehung der Forcipes aus Toxen dagegen – wie dies z.B. DENDY, 1921, propagiert; auch WIEDENMAYER, 1977, schließt sich dieser Meinung an – ist eher in Zweifel zu ziehen.

HAJDU & VAN SOEST, 1994, meinen, daß die Erklärung, alle Forcipes seien aus Toxa hervorgegangen, als eine generelle Erklärung nicht zutreffen kann, weil z.B. viele Forcipes bedornt sind, während bedornete Toxa eher selten vorkommen. Hier sei gleich erwähnt, daß der Autor zwar auch der Meinung ist, daß sich die meisten – vielleicht alle – Forcipes nicht aus dem Toxon ableiten, sondern – wie lückenlos aus dem Lias bewiesen werden kann – gebogene Diactine, die durchgehend bedornt bis bestacheln sind, bis hin zur Bildung von extremen Forcipes-Typen führen (vgl. hierzu Taf. 1, Fig. 1, 3, 5, 7, 9, 11). Das auf Taf. 1, Fig. 2, abgebildete Forceps, welches ebenfalls durchgehend bedornt ist, stellt einen anderen Typus dar, dessen Ausgangsform bisher unbekannt sind.

Aber auch die glatten Forcipes entwickeln sich aus gebogenen Oxen. Es wurden eine Reihe von liassischen Formen von schwacher bis starker U-

förmiger Biegung auf Taf. 2, Fig. 1–9, abgebildet. Zum anderen wurden Skleren mit einem breiten, horizontal verlaufenden Mittelabschnitt ausgebildet (siehe hierzu Taf. 2, Fig. 15–19).

Generell wurde in der liassischen Schwammfauna beobachtet, daß sehr viele Diactine gebogen und auch mehrmals gebogen sind. Es scheint sich hier um ein Experimentierfeld von Diactinen, die sich in verschiedene Richtungen durchbiegen, zu handeln, vor allem, weil sie nicht gleichmäßig gebogen sind, oder um eine Demospongienart, die speziell diesen unregelmäßig gebauten Sklerentypus ausgebildet hat.

WIEDENMAYER, 1994, bezieht sich auf die von MOSTLER, 1990, publizierte Arbeit, und zwar auf die Abbildungen der Taf. 2 (Fig. 8, 9 und 15), in denen er Übergangsformen zu Forcipes sieht. Die Frage, die sich stellt, ist, ob der Spiculatypus Forcipes grundsätzlich so definiert ist, daß auch glatte, spitz endende, U-förmig gebogene Skleren als Forcipes betrachtet werden können, zumal viele Forcipes knopfförmige oder schirmchenförmige Strahlenenden aufweisen (siehe Abb. 6).

Die aus dem basalen Lias stammenden Forcipes zeigen unabhängig davon, ob sie glatt oder bedornt sind, keine knopf- oder schirmchenartig entwickelten Sklerenenden.

RAUFF, 1894, der den Begriff Forceps nie gebraucht, sondern von Lapid spricht und damit die kleine Zange bzw. Pinzette bezeichnet, meint eigentümliche zangenförmige Nadelformen. WIEDENMAYER, 1977, sieht im Forceps eine Sigmatosklere, die sich aus dem Toxon herausentwickelt hat und an Pinzetten oder Zuckerrangen erinnert. Derselbe Autor bildet 1994 eine ganze Reihe von verschiedenen Forcipes ab. Besonders wichtig sind die in Fig. 30, 12a–c dargestellten drei Typen von Forcipes der heute lebenden Form *Forcipia fabricans*, wovon eine glatt ist und spitze Enden aufweist, während die zwei anderen Typen über das ganze Spiculum bedornt sind und regenschirmförmige Enden aufweisen. Es sind also glatte und bedornte in einer Art vorhanden. Damit ist gesichert, daß auch die glatten, U-förmig gebogenen Spicula, deren Enden spitz ausgebildet sind, als Forcipes anzusprechen sind. Wie bereits erwähnt – die Ausgangs-

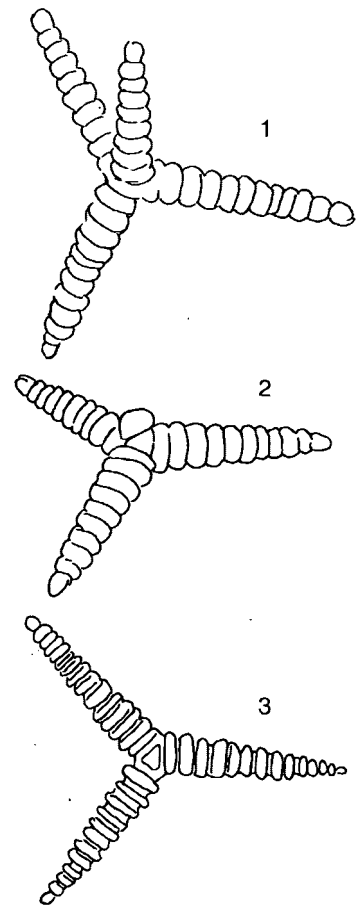


Abb. 4: Entwicklung eines cricalen Triods aus einem Cricalthrops.

formen der mit Ampeln versehenen Strahlenenden sind unbekannt, auf keinen Fall aber auf Toxa zurückzuführen. Die von WIEDENMAYER abgebildeten Forcipes sind in Abb. 7 wiedergegeben.

HAJDU et al., 1994, haben die poeciloscleriden Spongien aufgrund der Bearbeitung von über 300 Genera in drei neue Subordnungen untergliedert. Die neue Unterordnung Microcyonina setzt sich aus palmaten Chelen und diversen Toxa zusammen. Palmate Chele konnten in derselben liassischen Probe nachgewiesen werden, genauso wie viele verschieden ausgebildeten Toxa. Obwohl für die neue Subordnung Microcyonina cladotylote Spicula charakteristisch sind, fehlen diese nicht nur im Lias, sondern im ganzen Jura. Sehr häufig dagegen sind Micalostyle (gebogene Style) sowie bedornte Tylostyle, alles Skleren, die zum

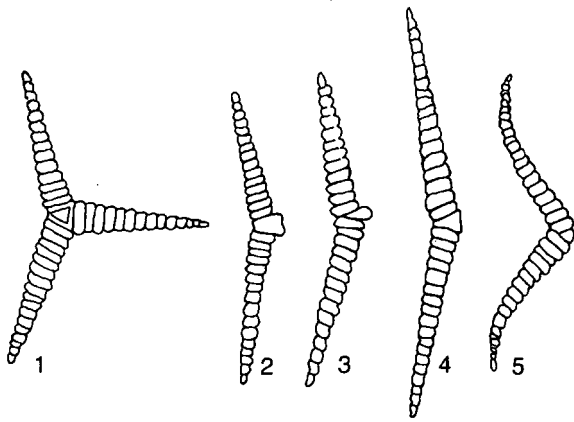


Abb. 5: Entstehung eines cricalen Diactins aus einem Cricotriod bis hin zum cricalen Toxon.

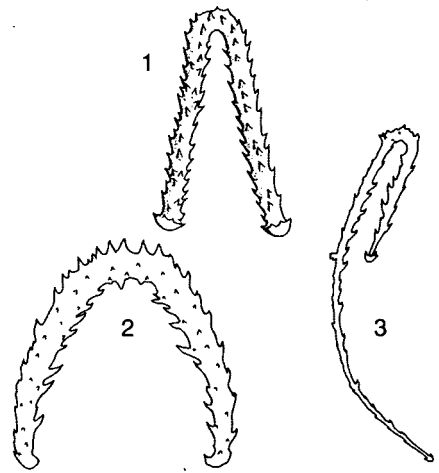


Abb. 6: Forcipes mit schirmchenförmigen Enden: Fig. 1: *Forcepia biceps*; Fig. 2: „*Lisodendoryx*“ *firma*; Fig. 3: *Forcepia forcipis*.

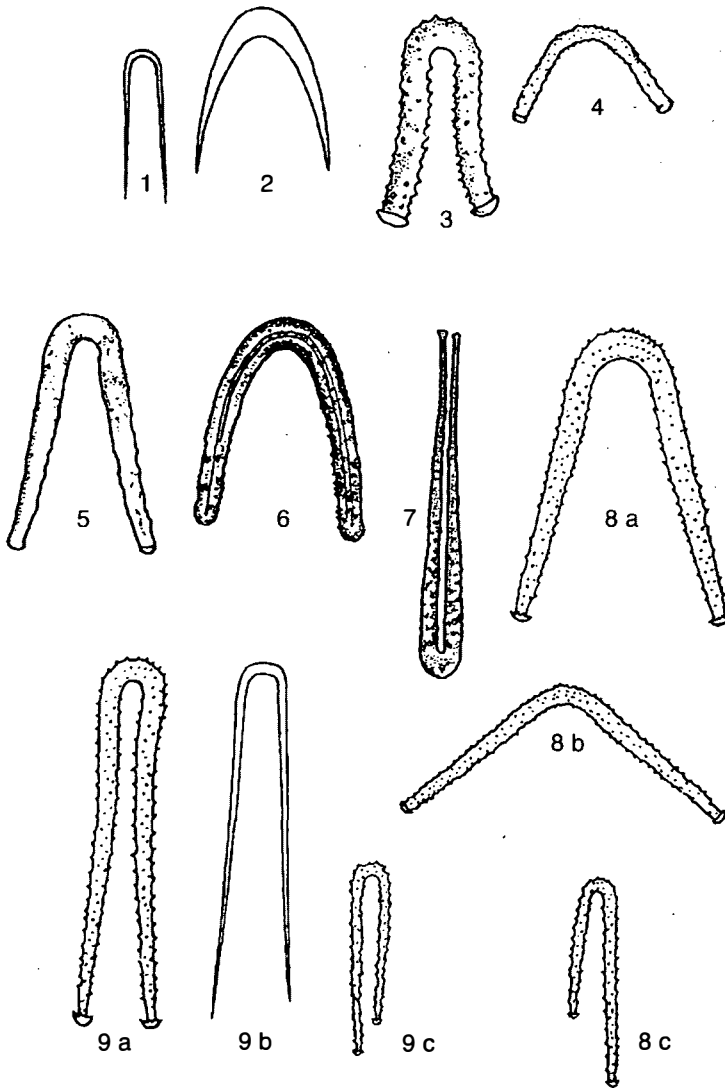


Abb. 7: Alle von WIEDENMAYER, 1974, Fig. 30, abgebildeten Forcipes sind hier zusammengefaßt wiedergegeben; Fig. 1-2: glatte Forcipes aus der Kreide nach RÜST, 1885; Fig. 3-4: bedornete Forcipes aus dem Grenzgebiet Eozän-Oligozän; Fig. 5-6: fein bedornete Forcipes aus dem frühen Miozän; Fig. 7: Forcipes, fein bestachelt, aus dem mittleren Eozän; Fig. 8a-8c: drei Typen von Forcipes von der heute lebenden *Forcepia topsenti*; Fig. 9a-9c: drei Typen von Forcipes, eine davon ist glatt, von der heute lebenden *Forcepia fabricans*.

Sklereninventar der neuen Unterordnung Microyonina zu zählen sind.

Mit den Forcipes jedoch ist eine ganz enge Gruppe von Poeciloscleriden angesprochen. Wie zuvor erwähnt, sind es nur sechs rezente Gattungen, die Mikrosklere vom Typus Forceps ausbilden.

### Stratigraphische Verbreitung

Toxa als auch Forcipes treten bereits im Oberkambrium bzw. basalen Ordovizium auf, sind dann über einen Zeitraum vom mittleren Ordovizium bis zur Mitteltrias, das betrifft die Toxa, bzw. bis zur Obertrias, betrifft die Forcipes, nicht nachweisbar. Mit Beginn des Lias treten sehr viel Forcipes auf. Übergänge von gebogenen Diactinen zur Forcipes sind aber bereits im Nor beobachtbar, nur fehlen bedornete Forcipes. Vereinzelt konnte der Autor Forcipes aus dem Oberjura und aus der Unterkreide (Oberalmer Schichten, Roßfeldschichten) nachweisen. Forcipes aus der Unterkreide wurden schon früher bekanntgemacht z.B. durch RÜST, 1885; besonders häufig sind Forcipes mit Ampeln an den Enden eigentlich erst im Tertiär (vgl. hierzu WIEDENMAYER, 1994); sie stehen, was die Architektur der Forcipes betrifft, den rezenten Formen sehr nahe.

### Literatur

- DONG, X. & KNOLL, A.H. (1996): Middle and late Cambrian sponge spicules from Hunan, China. – *J. Paleont.*, **70**, 2, 173–184.
- HAJDU, E., VAN SOEST, R.W.M. & HOOPER, J.N.A. (1994): Proposal for a phylogenetic subordinal classification of poecilosclerid sponges. – In: VAN SOEST, VAN KEMPEN & BRAEKMAN (eds.): *Sponges in Time and Space*, Rotterdam.
- HARTMANN, W.D. (1981): Form and Distribution of Silica in Sponges. – In: SIMPSON, T.L. & VOLCANI, B.E. (eds.): *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems*, 453–493, Springer-Verlag.
- KOZUR, H. & MOSTLER, H. (1990): Saturnaliacea DEFLANDRE and some other stratigraphically important radiolaria

from the Hettangien of Lenggries/Isar (Bavaria, Northern Calcareous Alps). – *Geol.-Paläont. Mitt. Innsbruck*, **17**, 179–248, Innsbruck.

- KOZUR, H.W., MOSTLER, H. & REPETSKY, J.E. (1996): 'Modern' siliceous sponges from the lowermost Ordovician Windfall Formation of the Antelope Range, SW of Eureka, Nevada (im selben Band).
- MOSTLER, H. (1976): Poriferenspiculae der alpinen Trias. – *Geol.-Paläont. Mitt. Innsbruck*, **6**, 5, 1–42, Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1990): Mikrosklere von Demospongien (Porifera) aus dem basalen Jura der Nördlichen Kalkalpen. – *Geol.-Paläont. Mitt. Innsbruck*, **17**, 119–142, Innsbruck.
- SOEST, R.W.M.VAN, HOOPER, J.N.A. & HIEMSTRA, F. (1991): Taxonomy, phylogeny and biogeography of the marine sponge genus *Acamus* (Porifera: Poecilosclerida). – *Beaufortia*, **42**, 3, 49–88, Rotterdam.
- WIEDENMAYER, F. (1989): Demospongiae (Porifera) from northern Bass Strait, southern Australia. – *Memoirs of the Museum of Victoria*, **50**, 1, 1–242, Melbourne.
- WIEDENMAYER, F. (1994): Contributions to the knowledge of post-Palaeozoic neritic and archibenthal sponges (Porifera). – *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **116**, 147 S., Basel.

*Anschrift des Verfassers:*

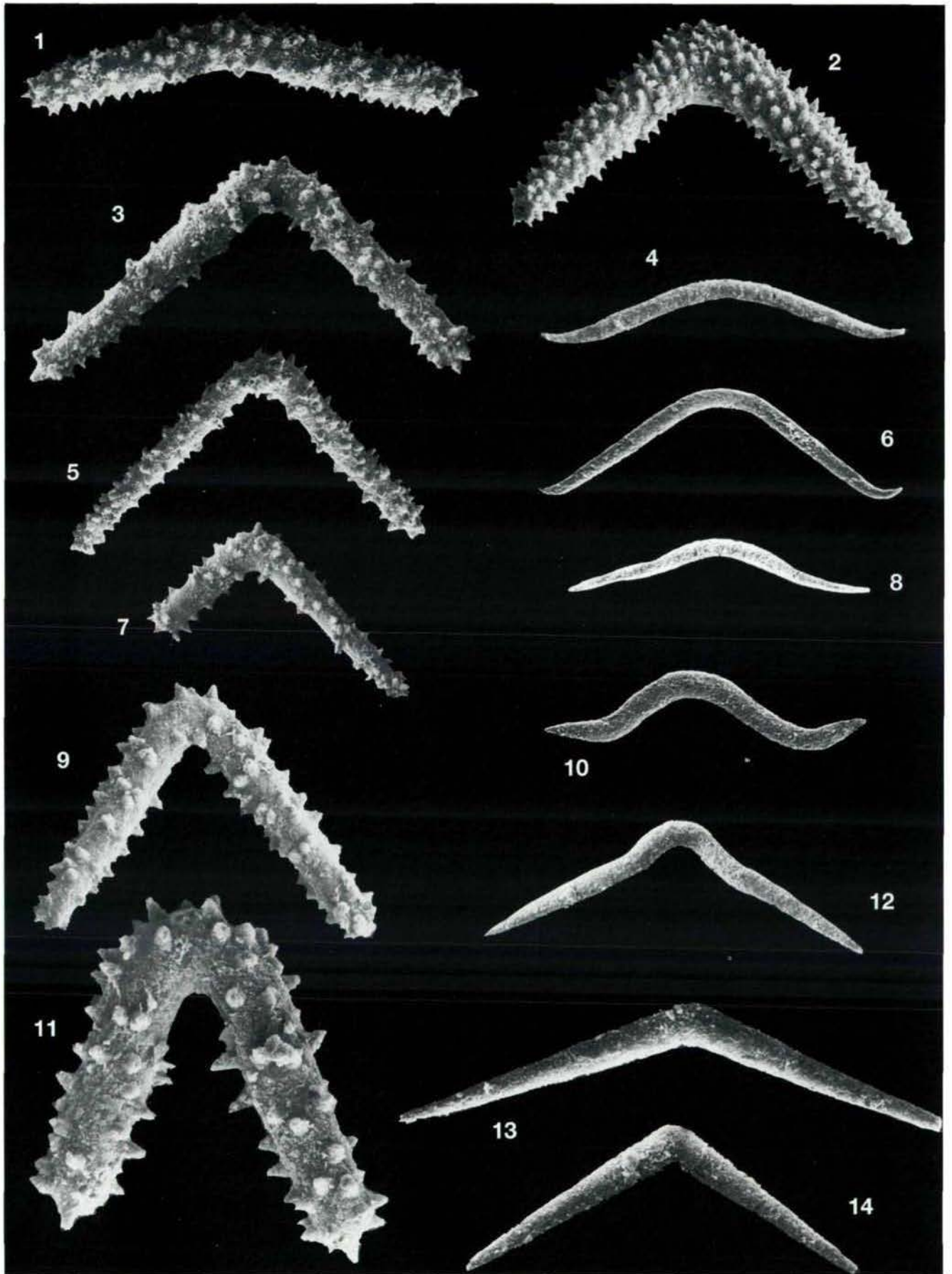
*Univ.-Prof. Dr. Helfried Mostler, Institut für Geologie und Paläontologie Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck, Austria.*

Alle auf den vier Tafeln abgebildeten Skleren stammen aus einer einzigen Probe (SH 130) aus dem basalen Lias des Kirchsteinkalkes.

## Tafel 1

- Fig. 1: Schwach gebogenes, bedornetes bzw. bestacheltes Diactin; aus diesem Diactin entstanden die nachfolgend beschriebenen Forcipes (Vgr. 200 x).
- Fig. 2: Forceps mit einer sehr dichten Bedornung (Vgr. 300 x).
- Fig. 3, 5, 7, 9, 11: verschieden stark gebogene Forcipes mit Bestachelung und spitzen Enden (Fig. 3: Vgr. 300 x; Fig. 5 und 7: Vgr. 200 x; Fig. 9: Vgr. 300 x; Fig. 11: 380 x).
- Fig. 4: Flaches Toxon mit Ansatz von gegenläufig gebogenen Rhabdenden (Vgr. 300 x).
- Fig. 6: Stärker gebogenes Toxon, das nahezu das gesamte Spiculum was die Biegung betrifft, erfaßt und nur sehr kurze gegenläufig hochgebogene spitze Enden aufweist (Vgr. 300 x).
- Fig. 8: Sehr flaches Toxon mit längeren, leicht nach unten gebogenen bzw. nahezu gerade verlaufenden Enden (Vgr 300 x).
- Fig. 10: Typus des „ochsenhornähnlichen“ Toxons (Vgr. 300 x).
- Fig. 12: Eigener Toxon-Typus, der nach oben gewölbte Abschnitt ist sehr kurz, die Armenden sind lang und weisen nach unten (Vgr. 200 x).
- Fig. 13, 14: Knickartig gebogene glatte Diactine, möglicherweise aus einem glatten Triod hervorgegangen; Fig. 13: Vgr. 250 x; Fig. 14: Vgr. 300 x.





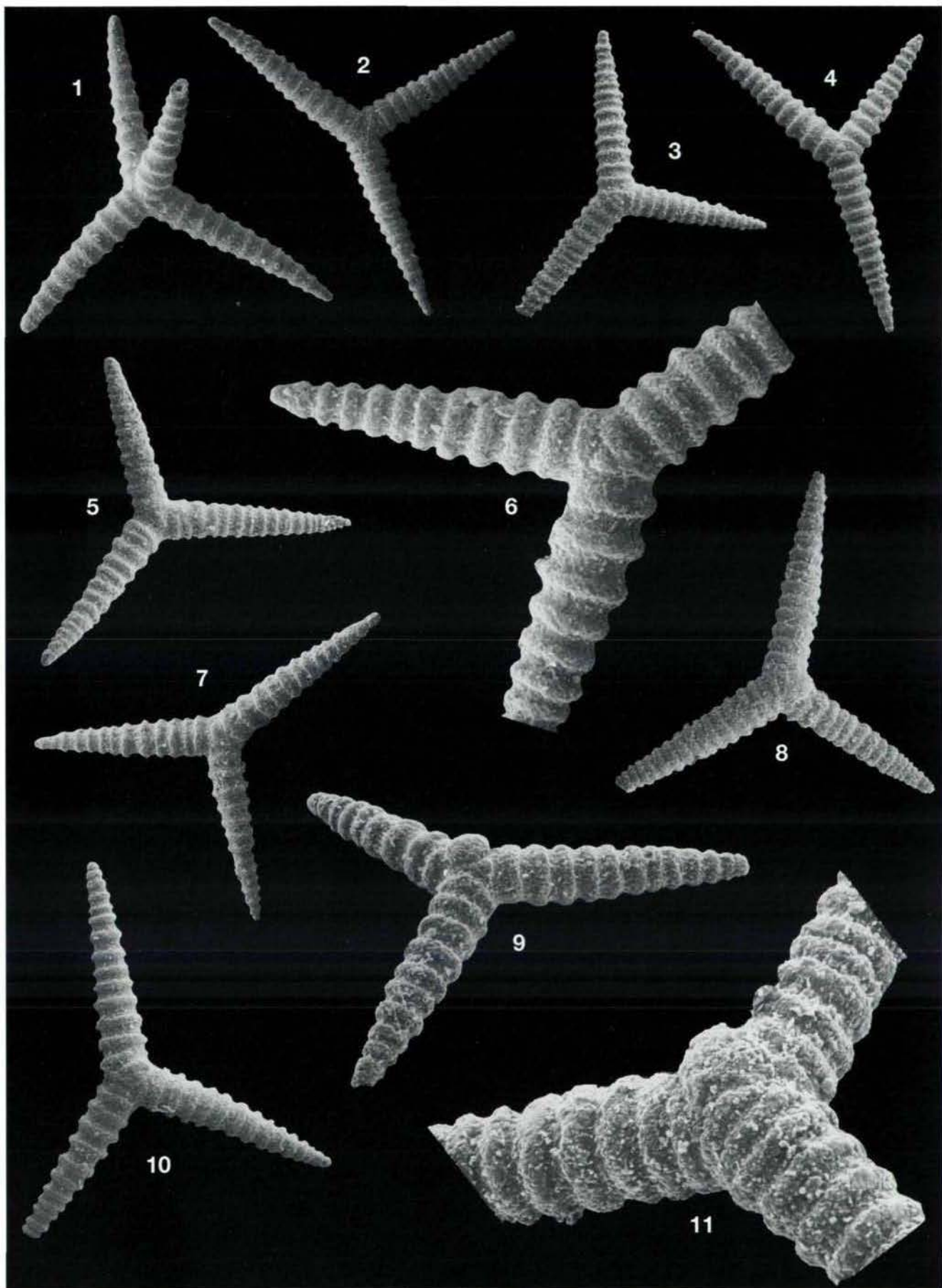
## Tafel 2

- Fig. 1-9: Gebogene, glatte Diactine mit allen Übergängen zu Forcipes; die Biegung ist deutlich rund ausgebildet und auf einen schmalen Bereich beschränkt (Fig. 1-3 und 5-9: Vgr. 200 x; Fig. 4: 300 x).
- Fig. 10-12: Ungleichmäßig S-förmig gebogene Skleren (unregelmäßig ausgebildete Sigmata); Vgr. 200 x.
- Fig. 13 und 15: ähnlich einem Forcipes mit zwei Biegungen (Vgr. 200 x).
- Fig. 14: Forceps mit breiter Biegung (Vgr. 200 x).
- Fig. 16-19: Alle Übergänge vom Diactin (C-förmig gebogen) zu forcipesähnlichen Skleren, die einen breiten meist horizontalen Zwischenbiegungsbereich aufweisen (Fig. 16-18: Vgr. 300 x; Fig. 19: 200 x).
- Fig. 20: Doppelt gebogenes glattes Diactin (Vgr. 250 x).



### Tafel 3

- Fig. 1: Criccalthrops (Vgr. 300 x).  
Fig. 2, 4, 5, 7, 10: Cricale Triode mit unterschiedlichen Winkeln zwischen den einzelnen Armen (sämtliche Vgr. 300 x)  
Fig. 3: cricales Tripod (Vgr. 250 x).  
Fig. 6: Vergrößerung des Mündungsbereiches der drei Strahlen eines cricalen Triods (Vgr. 550 x).  
Fig. 8: cricales Tripod mit einem rudimentären vierten Ast (Aufsicht).  
Fig. 9: cricales Tripod mit einem deutlich erkennbaren relikthischen vierten Strahl (Seitenansicht; Vgr. 400 x).  
Fig. 11: Vergrößerung von Fig. 9: 600 x.



#### **Tafel 4**

- Fig. 1–8: Cricale Diactine, die im Mittelteil gebogen bis geknickt sind (sämtliche Vgr. 200 x).  
Fig. 9: Cricales Triod als Ausgangsform für die nachfolgend abgebildeten Diactine (Vgr. 150 x).  
Fig. 10–12: Diactine mit reliktischem dritten Arm; Fig. 10 und 12: Vgr. 300 x; Fig. 11: Vgr. 350 x.  
Fig. 13: Vergrößerung von Fig. 12.  
Fig. 14: Cricales Diactin, aus einem Triod hervorgegangen (Vgr. 200 x).  
Fig. 15: Cricales Toxon (Vgr. 200 x).

