

PHYLOGENIE UND EVOLUTIONSÖKOLOGIE DER HEXACTINELLIDA (PORIFERA) IM PALÄOZOIKUM

Dorte Mehl

Mit 15 Abbildungen und 7 Fototafeln

Zusammenfassung:

Die Hexactinellida, erstmals aus dem Jungproterozoikum von China nachgewiesen, sind die ältesten Tiere der Erdgeschichte, die einer heute noch lebenden Metazoengruppe eindeutig zuordenbar sind. Bereits im Mittelkambrium zeigen die Hexactinellida eine bemerkenswert hohe Diversität. Neben vielen ausgestorbenen Gruppen, wie z.B. die Protospongiidae, sind die Hauptgruppen der rezenten Hexactinellida, die Schwesterguppen Hexasterophora und Amphidiscophora, bereits seit Frühpaläozoikum bekannt. Die paläozoischen Großtaxa, Reticulosa und Brachiospongiidae, führten möglicherweise zu den rezenten Hexasterophora und Amphidiscophora. Erste Vertreter der Hexactinosa, die vor allem innerhalb der mesozoischen Spongiolithe eine wichtige Rolle spielten und auch in rezenten tiefmarinen Environments weite Verbreitung zeigen, sind seit dem Devon bekannt. Eine wahrscheinlich paraphyletische Gruppierung, die anscheinend vorwiegend auf Tiefwasserhabitats beschränkten „Rossellimorpha“, ist in ihrer Skelettarchitektur seit dem frühen Kambrium konservativ geblieben. Zu manchen Zeiten der Erdgeschichte konnten jedoch spezialisierte Gruppen der Reticulosa, z.B. die Dictyospongiidae, die Fähigkeit entwickeln, unter flachmarinen, höherenergetischen Bedingungen zu leben. Im späten Paläozoikum, insbesondere während des Perms, fand innerhalb der Hexactinellida eine hochdiverse Entwicklung verschiedener Skelettypen statt, unter anderem „Lithistiden“-ähnliche Gerüste mit Zygoose und auch Formen mit demospongioiden Nadelzügen. Der wichtigste Faunenschnitt in der Geschichte der Hexactinellida fand am Ende des Perms statt. Es gibt jedoch keinen Hinweis auf ein größeres Aussterbe-Ereignis an der Frasn/Famenne-Grenze. Die räumliche/stratigraphische Verteilung der Spongien und Vergesellschaftungen isolierter Spicula, insbesondere innerhalb frühpaläozoischer Sedimente, geben wichtige palökologische Hinweise. Eine evolutionsökologische Auswertung der Organismengruppen erweitert die palökologische Methode. Der Wert dieses Konzepts, beispielsweise für das Verständnis taphonomischer und sedimentärer Vorgänge, wird anhand einiger Beispiele der paläozoischen Porifera gezeigt.

Abstract:

The Hexactinellida, first appearing in the Late Proterozoic of China, are the earliest animals in Earth's history, which can be definitely attributed to an extant metazoan group. Already in the Middle Cambrian the hexactinellids show remarkably high diversity. Beside many specialized extinct groups, such as the Protospongiidae, the main groups of the recent Hexactinellida, the sister groups Amphidiscophora and Hexasterophora, are known since the Early Paleozoic. The large Paleozoic taxa, Reticulosa and Brachiospongiidae, known since the Cambrian and Ordovician, respectively, may have given rise to the recent Hexasterophora and Amphidiscophora. First representatives of the Hexactinosa, important sponges of the widely distributed Mesozoic spongiolithic facies and common also in recent deep sea environments, are known since the Devonian. A probably paraphyletic grouping, the "Rossellimorpha", stayed conservative in its skeletal architecture from the Early Cambrian until today, most of the time apparently restricted to deep-sea habitats, similar to those of most recent hexactinellids. During some periods of Earth's history, specialized groups of the Reticulosa, e.g. the Dictyospongiidae, developed the ability to live in shallow water under higher-energetic conditions. The Late Paleozoic, especially Permian, was a time of highly diversified spicular skeletal types within the Hexactinellida, including "lithistid"-like frameworks with zygoose and also groups with demospongioid spicule tracts. During the history of the Hexactinellida, the main faunal extinction occurred at the end of the Permian. However, no major extinction event is recorded at the Frasnian/Famennian boundary. The distribution of sponges and assemblages of isolated sponge spicules, especially for Early Paleozoic sediments, gives important paleoecological indications. An evolutionary-ecological evaluation of organismic groups expands the method of paleoecology. The value of this concept for our understanding of e.g. taphonomic and sedimentary processes is demonstrated by some examples on account of paleozoic Porifera.

1. Methodik

Die Probleme der Erforschung paläozoischer Kieselschwämme stellen sich grundsätzlich anderes als bei den mesozoischen. Zum einen ist die fossile Überlieferung nur sporadisch und beschränkt sich auf sogenannte „Fossilisations-Fenster“. Gerade in Europa sind die aufgeschlossenen Vorkommen, verglichen mit den ausgedehnten spongiolithischen Serien des Juras und den „Schwammrasen“ der Spätkreide, eher ärmlich. Zum anderen ist für die alttümlichen Hexactinelliden das Prinzip der Aktuopaläontologie nicht in dem Maße anwendbar, wie es für die mesozoischen praktiziert wurde (MEHL, 1992). Die mesozoischen Hexactinellida, insbesondere die spätkretazischen, lassen sich relativ problemlos in die rezent-taxonomische Systematik dieser Gruppe eingliedern. Bei den prätriassischen Taxa handelt es sich dagegen überwiegend um ausgestorbene Gruppen, die sowohl in ihrer Morphologie als auch in palökologischer Hinsicht von den heutigen Hexactinelliden zum Teil wenig gemein haben.

Abweichungen vom Paradigma der streng abwärts systematisierenden Taxonomie (AX, 1989; u.a.), waren aus diesen Gründen unerlässlich. Das von MEHL (1992) vorgeschlagene Konzept des **cladogenetischen Chronogramms** versucht eine Synthese zweier konkurrierender methodischer Ansätze in der biologischen Klassifikation zu erreichen: Einerseits die traditionell paläontologische, aufwärts klassifizierende Methode und andererseits das streng hierarchisch kladistische, zeitlich nicht dimensionierte taxonomische Argumentationsschema. Das cladogenetische Chronogramm beruht auf der phylogenetisch-systematischen Merkmalsanalyse nach HENNIG (1950, 1966), jedoch spielen auch paläontologische Argumente wie das paläogeographisch-zeitliche Auftreten der Merkmalskomplexe eine entscheidende Rolle. Das HENNIGSche Argumentationsschema bildet auch in dieser Arbeit die Grundlage der Ausgangshypothese, jedoch liegt der Schwerpunkt der weiteren Analyse auf dem stratigraphischen, paläogeographischen und palökologischen Auftreten der jeweiligen Gruppenmerkmale

(Autapomorphien). Aus diesen Daten lassen sich bei ständiger Kontrolle durch den Außengruppenvergleich Schlüsselfragen der Evolution, z.B. die Homoplasie-Wahrscheinlichkeit eines Merkmals, beantworten.

1.1 Das Konzept der Evolutionsökologie

Die Evolutionsökologie ist die Wissenschaft der Erschaffung ökologischer Nischen im Zuge der Speziation und der Erschließung ökologischer Zonen durch phylogenetische Radiation. Sie befaßt sich zugleich mit Fragen der Anagenese, der Adaptation und der Koevolution (v. WAHLERT, 1978). In der Paläontologie ist sie die Methode, anhand von Fossilien möglichst genaue palökologische, paläogeographische und taphonomisch-sedimentologische Aussagen zu erlangen. Derzeit arbeitet die Autorin an der Ausarbeitung einer konkreten evolutionsökologischen Methodik, die zur breiten Anwendung dieses Konzeptes für alle Organismengruppen anregen soll. Die von einigen Paläontologen (z.B. NIELSEN, 1992; u.a.) eingesetzte **Ökostratigraphie** arbeitet in eine ähnliche Richtung, nur ist die Evolutionsökologie noch stärker paläobiologisch und phylogenetisch-systematisch ausgerichtet. Diese beiden Konzepte können einander hervorragend ergänzen, und ihre Synthese wird vielleicht die paläontologische Antwort auf die Sequenzstratigraphie, in der vielfach versucht wird, ohne Rücksicht auf die Bioevolution eine Stratigraphie zu erstellen. Die Ökostratigraphie ist eine Alternative zur Sequenzstratigraphie, insbesondere für kondensierte und flachmarine Schichtenfolgen. Mit Hilfe einer kombinierten Methodik der Evolutionsökologie/ Ökostratigraphie lassen sich charakteristische Environment-Parameter, wie z.B. Sedimentationsmechanismen, Paläoströmungen und -bathymetrie erschließen. Es geht darum, für jede Organismengruppe die spezifischen aut- und synökologischen Ansprüche zu jedem gegebenen Zeitpunkt der Erdgeschichte festzulegen. Ein Abriß dieser Methodik soll den Blickwinkel und das Vorgehen der Autorin verdeutlichen.

Obwohl das Wort „Evolutionsökologie“ in der zoologischen Literatur immer wieder verwendet wird, ist es mir bisher nicht gelungen, eine konkrete Definition zu finden. Folgende Umgrenzung dieses Begriffs wird deshalb vorgeschlagen:

Evolutionsökologie:

Die ökologisch-phylogenetische Koppelung – Erschließung ökologischer Zonen und Nischen im Zuge der Speziation – und ihre Entwicklung in Zeit und Raum.

Theoretische Voraussetzungen:

1. Eine phylogenetische Systematik (HENNIG, 1950, 1966).
2. Ein dynamisches Nischenkonzept (GÜNTHER, 1950).
3. Die Verknüpfung der Entwicklung ökologischer Zonen mit der Phylogenese einer Gruppe: „Artenspaltung heißt Nischentrennung“ (SCHMITT, 1982, 1985).

Kurzformel zur Erarbeitung der Evolutionsökologie einer Gruppe (B.E.H.):

Biologie:

- Begründung der Monophylie und Erstellung des Grundmusters der Gesamtgruppe.
- Phylogenetische Beziehungen und rezente Strategien innerhalb der Gruppe.

Evolution:

- Anagenese, Koevolution, Parallelevolution. „Faunenschnitte“: Aussterbe-Ereignisse und Neuorganisation: Aufgabe bzw. Erschließung ökologischer Zonen. Evolutive Neuerwerbungen, Radiation.

Historische Entwicklung: das Ergebnis: eine Zusammenfassung der Evolutionsökologie durch die Erdgeschichte.

2. Die frühe Evolution der Hexactinelliden

Die hier vorgestellten paläontologischen Studien fußen auf phylogenetisch-systematischen Studien der Porifera MEHL & REITNER (1991), REIT-

NER (1992) und der Hexactinellida MEHL (1992) sowie auf anderen umfassenden rezentbiologischen Studien der Hexactinellida (MEHL 1992, MEHL & REISWIG, 1991; REISWIG & MEHL, 1991; SALOMON & BARTHEL, 1990; u.a.).

2.1 Jungproterozoikum und frühes Kambrium

Die fossile Überlieferung der Hexactinellida geht auf das Jungproterozoikum zurück. Aus dem Shibatan Member der Dengying Formation im Süden Chinas, stratigraphisch dem Ediacara Member in Australien gleichzusetzen, stammen die frühesten bisher bekannten Poriferenspicula (STEINER et al., 1993). Diese nur im Dünnschliff beobachteten Spicula weisen trotz ihrer starken Umkristallisation deutliche Reste axialer Zentralkanäle auf, deshalb werden sie eindeutig den Porifera zugeordnet. Es handelt sich überwiegend um monaxiale Nadeln, doch finden sich auch einige Stauractine/Hexactine (Paratangentialstrahlen triaxialer Spicula), die eindeutig den Hexactinellida zuzuordnen sind.

Somit sind die Hexactinellida die älteste nachgewiesene, heute noch existente Metazoengruppe auf der taxonomischen Ebene des Subphylums.

Aus der frühkambischen Qiongzhusi-Zone (entspricht dem späten Atdabanium) in Shaanxi, Südwesten Chinas, sind sehr gut erhaltene *in-situ*-Spiculite mit einer hochdiversen Assoziation isolierter Spicula bekannt (ZHANG & PRATT, 1994): ? Oxyaster und Triaene der Demospongiae, Polyactine der Heteractinida (Calcarea-Stammlinienvertreter) und vor allem viele Nadeltypen der Hexactinellida. Es finden sich sowohl verschiedene Typen regulärer Hexactine, Pinule und vom Pinul abgeleitete Monactine (eine Art Uncinate) als auch Clavule und die stark abgeleiteten Oxy-stauraster (letztere sind >1 mm große vierstrahlige Oxyhexaster, vgl. MEHL & MOSTLER, in Druck). Wie auch von ZHANG & PRATT (1993) angenommen, handelt es sich bei dieser außergewöhnlich guten kieseligen Erhaltung frühkambischer Spicula um ein Fossilisationsfenster. Die Poriferen hatten im frühen Kambrium wahrscheinlich eine wesentlich weitere Verbreitung als ihre jetzige,

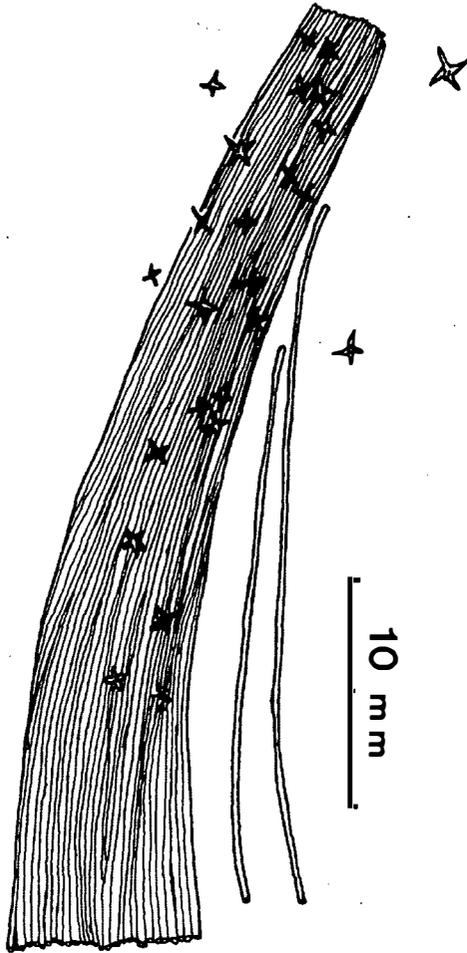


Abb. 1: Hexactinellid aus dem Tommotium von Sansha: *Hyalosinica archaica* MEHL & REITNER, 1993.

lückenhafte Überlieferung vermuten läßt. Auch zeigt die frühkambrische Verbreitung aller drei Poriferen-Großgruppen Hexactinellida, Demospongiae und Calcarea, daß die Porifera eine sehr alte und konservative Gruppe der Metazoa sind.

2.1.1 Die Spongien aus Sansha

Die ältesten bisher bekannten körperlich erhaltenen Poriferen stammen aus dem basalen Kambrium des Profils nahe dem Sansha Traffic Checkpoint (Tommotium der Yangtze-Plattform im N-Hunan). Sie sind von MEHL & REITNER, in STEINER et al. (1993), und von MEHL & ERDTMANN (1994) beschrieben. Die Schwammfossilien sind als braune Krusten, wahrscheinlich Relikte des ehemaligen Weichkörpers, auf den hell angewit-

terten Schichtflächen erkennbar, und sie zeigen verkieselte Spicula und deren Abdrücke. Es handelt sich vorherrschend (vielleicht ausschließlich?) um Hexactinellida in einer erstaunlichen Formenvielfalt, die einige bis heute anhaltende Trends der Hexactinelliden-Evolution bereits erkennen läßt. Die wichtigsten dieser neuen Taxa sollen deshalb an dieser Stelle besprochen werden.

Hyalosinica archaica MEHL & REITNER, 1993 (Abb. 1)

Von dieser Art sind bisher nur Bruchstücke des Stiels bekannt. Es handelt sich um einen Schopf aus langen, im Uhrzeigersinn gewundenen Wurzelspicula (der bisher längste, jedoch unvollständige Schopf des Holotyps ist 5,5 cm lang). Durch dieses Glasfaserprinzip entsteht eine sehr widerstandsfähige und zugleich geschmeidige Struktur. Ein solcher biegsamer Stiel als Anpassung an die Wasserströmung wurde innerhalb der Hexactinellida öfters konvergent entwickelt. Zumindest sind verschiedene, wahrscheinlich nicht näher verwandte Hexactinelliden-Gruppen durch einen solchen Stiel gekennzeichnet: außer *Hyalosinica* beispielsweise auch *Retifungus* (Devon), *Hyalostelia* (Karbon) und *Hyalonema* (Amphidiscophora, Oberkreide-Rezent); (bei *Hyalosinica* sind die langen Nadeln des Stiels im Uhrzeigersinn, bei *Retifungus* und *Hyalonema* dagegen im Gegen- uhrzeigersinn gewunden). Der Besitz eines solchen spezialisierten Stiels ist ein abgeleitetes Merkmal, das eine ideale Anpassung an wechselnde Strömungsrichtungen darstellt, damit der Schwamm mit seinem Kanalsystem immer in der Strömung eingeregelt sein kann, wodurch seine filtrierende Ernährung von der Wasserströmung unterstützt wird. Außerdem hält der lange Stiel den Schwammkörper in einer gewissen Höhe über der Sedimentoberfläche, was insbesondere bei feinkörnigem Sedimenteintrag, eventuell innerhalb nepheloider Wasserströmungen sowie bei anoxischen Bodenverhältnissen, wie sie in Chengjiang und Sansha geherrscht haben dürften (ERDTMANN et al., 1994), von Vorteil ist. Durch *Hyalosi-*

nica archaica wissen wir jetzt, daß diese Anpassung bereits im frühen Kambrium entwickelt war.

Sanshadictya microreticulata

MEHL & REITNER, 1993

(Abb. 2)

Diese Art wurde anhand eines einzigen Exemplars beschrieben, das jedoch die entscheidenden dictyospongoiden Merkmale aufweist: eine dünne Wand aus Diactinen und Stauractinen in regelmäßiger zweidimensionaler quadratischer Anordnung. Insgesamt drei Größenordnungen quadratischer Maschen sind vorhanden. Es entspricht der Organisation, die später bei den vor allem aus dem Devon von New York bekannten, retikulaten Dictyospongiidae HALL, 1884, auftritt. Ob es sich hierbei um eine Homologie handelt, ist jedoch unsicher. Die äußerst feine Retikulation in *Sanshadictya* (Maschenweite max. ca. 1 mm) unterscheidet sich von den späteren, viel größeren Formen, was jedoch für die Systematik wenig signifikant ist. Aus dem Kambrium sind, trotz der relativ vielen mittelkambrischen Funde aus dem Burgess Shale, Wheeler Shale, u.a. bisher keine weiteren Formen von dictyospongoider Retikulation bekannt.

Triticispongia diagonata

MEHL & REITNER, 1993

(Abb. 3)

Dieser Schwamm ist nur 1 cm groß, und seine Spicula messen nur ca. 0,5–1,5 mm. Er besitzt ausschließlich Stauractine in diagonaler Anordnung (vereinzelt mit einem kleinen Loch des „dritten“ Axialfilaments im Achsenkreuz, die den triaxialen Ursprung der Stauractine andeuten). Bisher sind nur zwei Exemplare von *Triticispongia* gefunden worden, und wahrscheinlich sind diese Schwämme juvenil. Es handelt sich mutmaßlich um einen Vorläufer der mittelkambrischen *Diagoniella* RAUFF, 1894 (Protospongiidae), der ebenfalls durch Stauractine in diagonaler Anordnung gekennzeichnet ist (Taf. III, Fig. 1). Da alle bisher

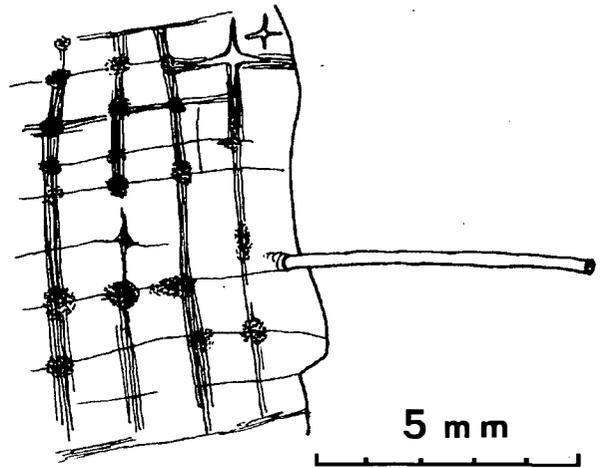


Abb. 2: Hexactinellid aus dem Tommotium von Sansha: *Sanshadictya microreticulata* MEHL & REITNER, 1993.

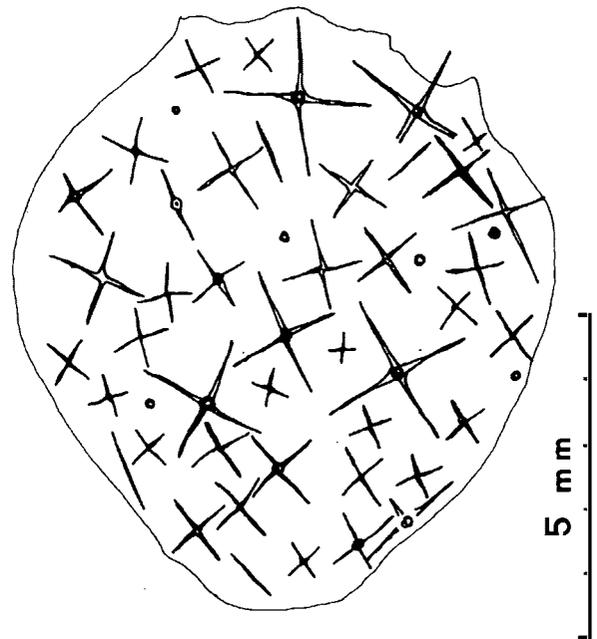


Abb. 3: Hexactinellid aus dem Tommotium von Sansha: *Triticispongia diagonata* MEHL & REITNER, 1993.

beobachteten juvenilen Hexactinelliden mit stauractinen Larvalspicula ausgestattet waren (OKADA, 1928; IJIMA, 1903, 1904) und sich ihre Spikulation im Laufe der Ontogenese stark ändern kann, ist eine sichere systematische Zuordnung der Jungschwämme oft nicht möglich. Da bisher keine größeren eindeutig dieser Art zuordenbaren Exemplare gefunden wurden, weder in Sansha noch in Chengjiang, habe ich diese Formen nicht zu *Diagoniella* gestellt, sondern sie zunächst als eigene Gattung beschrieben.

Sanshapentella dapingi
MEHL & ERDTMANN, 1994
(Taf. VII, Fig. 1)

Von dieser Art liegen bisher drei Exemplare vor. Beim Holotypus handelt es sich anscheinend um ein relativ vollständiges Exemplar, dessen Körperwand großteils erhalten ist. Der Schwamm mißt ca. 25 x 19 mm. Die für diese Art charakteristischen Spicula sind dermale Pentactine mit atrophierten Proximalstrahlen, deren lange Paratangentialstrahlen paarweise angeordnet und alle in dieselbe Richtung „umgebogen“ sind. Diese Pentactine sind randlich so orientiert, daß die ca. 3,5 mm langen Paratangentialstrahlen in den Schwammkörper hineinragen, während die kurzen Distalstrahlen anscheinend ursprünglich aus der Dermalmembran hervortraten. Innerhalb des Schwammkörpers sind Diactine und Stauractine in allen Größen zwischen 0,5 und 7 mm erkennbar (manche Stauractine zeigen im Axialkreuz ein kleines rundes Loch, das einen ursprünglich vorhandenen zentralen Strahl andeutet). Der Paratypus für *Sanshapentella dapingi*, wurde ursprünglich von MEHL & REITNER (in STEINER et al., 1993) als ?*Huanospongia* sp. beschrieben. Nachdem zwei weitere Exemplare, davon ein relativ vollständiges, derselben Art gefunden worden waren, konnte sichergestellt werden, daß es sich hierbei nicht um *Huanospongia* handelt, und die Aufstellung einer neuen Gattung *Sanshapentella* wurde somit erforderlich (MEHL & ERDTMANN, 1994). Die Typusart von *Huanospongia*, *H. delicata* QIAN & DING, 1988, ist nur anhand isolierter Spicula bekannt. Diese sind sehr kleine (0,3–0,5 mm) Hexactine und Pentactine, deren Paratangentialstrahlen alle in eine Richtung gebogen sind, ähnlich wie bei den fast um ein Zehnfaches größeren Dermal-spicula von *Sanshapentella*. Die Typusexemplare *Huanospongia* zeigen jedoch alle einen vollständig ausgebildeten Proximalstrahl, der mitten zwischen den Paratangentialstrahlen herausragt. Ein solcher mittiger Strahl fehlt *Sanshapentella*, deren Paratangentialstrahlen paarig angeordnet und verhältnismäßig sehr viel länger sind. Möglicherweise sind jedoch *Sanshapentella* und *Huanospongia* nahe ver-

wandte Gruppen und bilden ein seit dem Kambrium ausgestorbenes Monophylum. Der spezielle Megasklerentyp mit umgebogenen Paratangentialstrahlen ist in kambrischen Sedimenten (z. B. des Georgina Basins) recht häufig, aber von keinem rezenten Hexactinelliden bekannt. Sehr ähnliche Spicula, nämlich Stauractine mit langen, umgebogenen Paratangentialstrahlen, sind jedoch in einem fragmentarisch erhaltenen kretazischen Schwamm gefunden worden. Es handelt sich um einen neuen lyssakinen Hexactinelliden aus dem Coniac des Arnagerkalks (Bornholm, Dänemark), der bisher in drei Exemplaren vorliegt. Diese Form wurde zunächst mit offener Nomenklatur als Lyssakiner *inc. sed.* beschrieben (MEHL, 1992: S. 101, Text-Abb. 24). Die umgebogenen Paratangentialstrahlen des Arnager-Hexactinelliden sind jedoch, im Gegensatz zu denen von *Sanshapentella*, radial angeordnet und ragen aus dem Inneren des Schwammkörpers hervor. Bei der bekannten Konvergenzanfälligkeit dermalen Spicula (MEHL 1991, u. a.) und auch angesichts der großen zeitlichen Lücke (Frühkambrium bis Oberkreide) ist trotz der morphologischen Ähnlichkeit der beiden Nadeltypen eine Homoplasie sehr wahrscheinlich.

Solactiniella plumata MEHL & REITNER, 1993
(Abb. 4)

Diese Art scheint Sansha anscheinend relativ häufig zu sein. Außer dem in STEINER et al. (1993) beschriebenen Holotypus sind in einer späteren Aufsammlung durch ERDTMANN noch weitere Exemplare gefunden worden (MEHL, unveröff. Obs.). Die Spicula sind überwiegend in radialer, an der Peripherie auch plumoser (blumenstraußartiger) Anordnung. Bisher wurden in *Solactiniella plumata* nur Diactine und vereinzelt fragliche Stauractine beobachtet. Der hexactinellide Status dieser Art ist somit noch nicht absolut gesichert, sie ist jedoch aufgrund der extrem groben Spikulation, die wir nur von den Hexactinelliden kennen, sehr wahrscheinlich. Falls sich diese Zuordnung bestätigt, ist *Solactiniella* der erste Vertreter einer bis heute durchgehenden, paraphyletischen Gruppierung lyssakiner Hexactinelli-

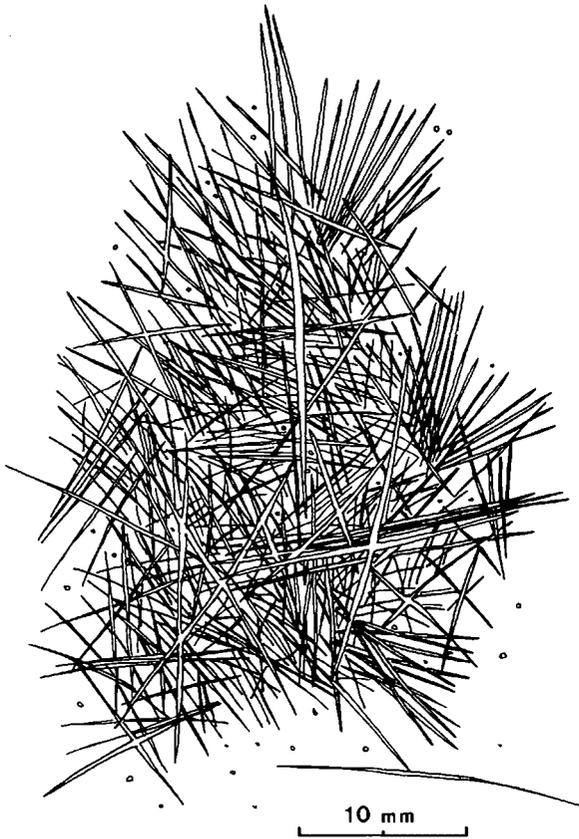


Abb. 4: Hexactinellid aus dem Tommotium von Sansha: *Solaciniella plumata* MEHL & REITNER, 1993.

den. Diese konservativen Formen, die durch dichte Bündel diactiner Spicula in unregelmäßiger Orientierung ausgezeichnet sind, werden hier als „Rossellimorpha“ bezeichnet.

2.1.2 Die Gruppierung „Rossellimorpha“

Es ist wichtig festzustellen, daß mit dem Namen „Rossellimorpha“ **kein** natürliches monophyletisches Taxon gemeint ist. Bezeichnet wird damit jener große, durch Autapomorphien nicht auflösbare „Pool“ an fossilen und rezenten Hexactinelliden, die nur durch plesiomorphe Merkmale charakterisiert sind, also bestenfalls eine paraphyletische Gruppierung bilden. Von ähnlicher Organisation sind nach eigener Beobachtung die meisten, wenn nicht sämtliche, der aus Chengjiang (Yunnan, China) stammenden Spongien (Atdabatium-Alters, also nur wenig jünger als die Fauna von Sansha). Einige dieser Spongien

wurden von CHEN et al. (1990) als Demospongiae einer neuen Gattung *Quadrolaminiella* beschrieben. Nach der Größe und Anordnung der Spicula zu urteilen, dürfte es sich hierbei jedoch um Hexactinellida handeln. Außerdem sind in einem Exemplar auch Stauractine festgestellt worden (MEHL, unveröff. Obs.). Die rossellimorphe Organisation ist somit ein sehr alter hexactinellider Bauplan. Es handelt sich um relativ dickwandige lyssakine Formen, häufig mit Wandlücken versehen, deren Spicula überwiegend zu Diactinen reduziert und in unregelmäßiger Orientierung, häufig tangential zu den Außenporen, sind. Aus diesem uralten Grundplan sind im Laufe der Erdgeschichte immer wieder ähnliche Formen hervorgegangen, beispielsweise die Rufospongidae n. fam. (= *Rufospongia* / *Taleolaspongia* / *Bulbospongia*-Gruppe) aus dem Mitteldevon; (RIGBY & MEHL, in Druck, Text-Abb. 9). Heute noch ist diese Skelettarchitektur innerhalb der lyssakinen Hexactinellida weit verbreitet, wie bei den meisten Amphidiscophora SCHULZE, 1887, und bei den Rosselliidae SCHULZE, 1887. Eine solche Formengruppe (hier: die „Rossellimorpha“), deren Position innerhalb eines bestimmten Monophylums (hier: die Hexactinellida) aufgrund ihrer Armut an abgeleiteten Merkmalen unsicher ist, wird adokimische Gruppe (gr. *adokimos* = unecht) genannt (BÖGER, 1989). Die „Rossellimorpha“ stellen den ultrakonservativen Grundstock dar, aus dem sich im Laufe der Erdgeschichte abgeleitete Merkmale immer wieder entwickelten. Wahrscheinlich konnte der „rossellimorphe“ Grundplan derart konservativ bleiben, weil sich die Umweltbedingungen der Habitate dieser Schwämme wenig veränderten. An geringere Tiefen und bewegtes Wasser angepaßte Hexactinelliden, die sich im Laufe der Erdgeschichte immer wieder entwickelt haben, waren vergleichsweise kurzlebige, durch abgeleitete Merkmale gekennzeichnete Gruppen.

2.2 Die Taphonomie mittelkambrischer Fossilisationsfenster

Das mittlere Kambrium ist eine Zeit starker Radiation der Hexactinellida. Wahrscheinlich wur-

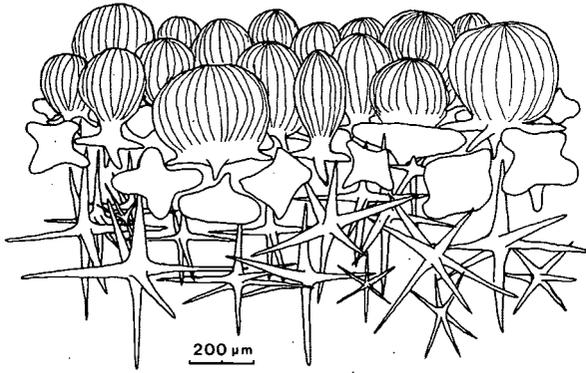


Abb. 5: Hypothetische Rekonstruktion des Sklerenskeletts von *Thoracospongia follispiculata* n. g., n. sp. (anhand isolierter Spicula aus dem mittelmkambrischen Georgina Basin, Australien); Beschreibung siehe Anhang.

den durch diese Schwämme neue ökologische Zonen erfolgreich geschaffen, wobei verschiedene Strategien „ausprobiert“ wurden. Wir haben aus dieser Zeit einige Fossilisationsfenster, z.B. den Burgess Shale, (Kanada) und den Wheeler Shale (Utah, USA), wo die Schwämme in ausgezeichnete körperlicher Erhaltung vorliegen. Diese Erhaltung ist das Ergebnis schneller Einbettung durch die feinste Tontrübe von Schüttungserignissen. Die Spongien der Burgess-Shale-Platten zeigen häufig sowohl arten- als auch größenmäßig eine diskrete Verteilung: Auf einer nur ca. 5 x 7 cm großen Platte befinden sich beispielsweise über 30 Exemplare von *Choia ridley* WALCOTT (Demospongiae), alle in der Größenordnung von maximal 1 cm (Taf. VI, Fig. 3). Zur Erklärung dieses Sortierungseffekts wird ein schonender Transport mit dem sehr feinkörnigen distalen Abschnitt eines Trübstroms, der durch einen Sturm oder Sedimentrutschung ausgelöst wurde. Ähnliche Sedimentationsmechanismen sind auch für die ausgezeichneten frühkambrischen Fossil-Lagerstätten von China, z.B. in Chengjiang, verantwortlich, wo die plötzliche Einbettung wahrscheinlich durch Tempestite verursacht wurde (ERDTMANN et al., 1994; HOU et al., 1991). Möglich wäre jedoch auch eine sehr schnelle Einbettung im Zusammenhang mit trübstoffreichen Nepheloidlagen, wie sie rezent vorwiegend in der Tiefsee beobachtet werden (BISCAYE & EITREIM, 1977; EITREIM et al., 1976), jedoch auch aus Wassertie-

fen von 15–70 m beschrieben sind (ZOUTENDYK & DUVENAGE, 1989).

Die Spongien des Burgess Pass (Kanada) wurden erstmalig von WALCOTT (1920) beschrieben und später von RIGBY (1986) neu bearbeitet. Aus dieser Lokalität kennen wir einige vorzüglich erhaltene Hexactinelliden. Die Protospongiidae sind hier mit den Arten *Protospongia hicksi* WALCOTT und *Diagoniella hindei* WALCOTT vertreten. Es finden sich aus dem Burgess bzw. Wheeler Shale auch die ersten typischen „Rossellimorphen“, wie *Stephenospongia magnipora* RIGBY, 1986, und *Ratcliffespongia wheeleri* RIGBY & CHURCH, 1990, mit feinen, großteils diactinen Nadeln, die tangential um ovale Wandlücken herum angeordnet sind.

2.3 Spicula aus dem Georgina Basin

(Taf. I; Taf. II, Fig. 1–7; Taf. III, Fig. 4–5; Taf. IV, Fig. 2; Taf. VII, Fig. 4; Abb. 5)

Aus dem Mittelkambrium des Georgina Basins (Südaustralien) stammt eine gut erhaltene Fauna, die unter anderem isolierte Sklerite von Chancelorien und Poriferenspicula enthält, welche derzeit noch durch die Autorin in Arbeit sind. An Poriferen finden sich außer octactinen und hexiradiaten *?Eiffelia*-Nadeln der Heteractinida diverse Spicula der Demospongiae. Diese sind z.B. dendroclone Desmen (wahrscheinlich von *Rankenella mors* GATEHOUSE, 1968, der früheste als Körperfossil dokumentierte „Lithistide“, ebenfalls aus dem Georgina Basin; KRUSE, 1983). An Mikroskleren sind Sigmene und (wahrscheinliche) Oxyaster vorhanden. Außerdem gibt es eine reiche Assoziation hexactinellider Spicula. Unter anderem sind viele, teilweise mehrere Millimeter große Clavule vertreten, davon eine mit terminal abgestumpftem Distalende (Taf. I, Fig. 1). Es handelt sich hierbei um den bisher frühesten Vertreter dieses Spiculatyps, der ansonsten nur aus dem späten Kambrium von Iran bekannt ist und zur Aufstellung der Art *Nabaviella elegans* MOSTLER & MOSLEH-YAZDI, 1976, führte. Außerdem findet sich ein eigenartiger Nadeltyp, der hier als **Kometiaster** bezeichnet werden soll. Es sind Triaxone, bei denen ein bis

drei Hauptstrahlen in eine große Zahl bedornter, S-förmig geschwungener Sekundärstrahlen aufgespalten sind (Taf. III, Fig. 4–5). Sicher stehen diese Hexaster-ähnlichen Spicula mit der aus dem Ordovizium ebenfalls nur als isolierte Nadeln bekannten Art *Kometia cruciforme* in einer phyletischen Linie. Ein neuer, sehr massiger Typ (wahrscheinlich) dermalen Pinule wird hier zu einer neuen Art *Thoracospongia follispiculata* (siehe Anhang; Taf. II, Fig. 1–7; Abb. 5) gestellt. Zur äußeren Cortex dieser Schwämme gehörten möglicherweise außerdem die in denselben Proben häufigen, extrem geschwollenen Triaxone: Hexactine, Pentactine und vor allem Stauractine sowie Diactine (Taf. IV, Fig. 2; Taf. I, Fig. 2–8; Taf. VII, Fig. 4). Warum die Schwämme im Kambrium derart massige, panzerähnliche Dermalpicula entwickelten, ist unbekannt. Da sie aller Wahrscheinlichkeit nach nur unter Ruhigwasserbedingungen lebten, scheint eine Stabilisierung des Schwammskeletts einer äußeren Turbulenz gegenüber kaum entscheidend gewesen zu sein. Möglicherweise dienten solche massiven Dermalgallen dem Schutz gegen irgendwelche Räuber (z.B. schwammfressende Fische oder weidende Mollusken).

3. Die Hexactinelliden-Evolution im Altpaläozoikum

3.1 Spätkambrium

Aus dem späten Kambrium sind die Hexactinellida fast ausschließlich aufgrund isolierter Spicula bekannt, und die Funde erscheinen im Verhältnis zu den mittelkambrischen Vorkommen vergleichsweise arm. Recht diverse Spicula-Vergesellschaftungen sind aus dem Spät-Kambrium von Iran (MOSTLER & MOSLEH-YAZDI, 1976) und aus Queensland (BENGTSON, 1986) bekannt. Manche Spiculatypen, z.B. die als *Nabaviella elegans* MOSTLER & MOSLEH-YAZDI publizierten „Hemidiskens“ mit einer distalen, klumpenartigen Verdickung, sind jetzt jedoch auch aus dem mittelkambrischen Georgina Basin (s. u.) nachgewie-

sen. Die bekannten Assoziationen spätkambri- scher und ordovizischer Hexactinelliden-Spicula sind sehr ähnlich. Aus dem Kambrium von Queensland stammen Propeller-ähnliche Pinule (Dermalpicula), *Konyrium mariae* BENGTSON und eigenartige Häkchen-Skleren (*Silicunculus australiensis* BENGTSON), die möglicherweise frühe Wurzelspicula sind. Dem *Silicunculus australiensis* sehr ähnliche Formen sind z.B. auch aus dem Ordovizium bekannt (WEBBY & TROTTER, 1993). Aus dem Spätkambrium hat BENGTSON (1986) bemerkenswerte, nur ca. 250 µm große, anscheinend aus einem rigiden Gerüst von triaxialen Spicula bestehende „Kugeln“ mit einem großen zentralen Hohlraum unter dem Namen *Echidnina runnegari* beschrieben. Diese werden vom Autor als spiculäre Hüllen von Larven oder Gemmulae hexactinellider Schwämme interpretiert. Sowohl Larven mit rigiden Skeletten, als auch irgendwelche Gemmulae sind jedoch ansonsten von den Hexactinellida unbekannt. Am ehesten erinnern die Kugeln an rigide Knospen, allerdings ohne ersichtliche Spuren einer ehemaligen Anheftung, die bei Knospen vorhanden sein müßten. Rigide Knospen von ca. 500 µm Durchmesser sind von den rezenten, im Adultzustand nicht-rigiden Rosselliidae bekannt (z.B. *Staurocalyptus glaber* IJIMA, 1897; vgl. MEHL, 1992).

Falls es sich bei *Echidnina runnegari* wirklich um Schwämme handelt, und nicht etwa um Radiolarien (was nicht auszuschließen ist) sind sie vielleicht als planktonische Rhagons (Jungschwämme) zu deuten. Dies jedoch wäre eine bisher unbekannte, eigenständige Verbreitungsstrategie innerhalb der Porifera (vgl. REITNER, 1992).

3.2 Ordovizium

Die Vorkommen ordovizischer Hexactinelliden, wie bereits die des Spätkambriums, erscheinen im Vergleich zur mittelkambrischen Formenfülle relativ verarmt. Dieser Eindruck liegt vor allem daran, daß aus dem Ordovizium nur relativ wenige körperlich erhaltene Hexactinelliden beschrieben sind. Im Ordovizium war jedoch die gesamte Bandbreite paläozoischer Hexactinelliden

in großer Vielfalt entwickelt. Viele körperlich erhaltene Vertreter der Protospongiidae aus dem Ordovizium von Little Métis (Kanada) finden sich unter den von DAWSON, 1888 und 1889 (in DAWSON & HINDE, 1888 und 1889; vgl. „nomenclatural note“ von CLARK, 1982), beschriebenen Arten. Das Studium des Typusmaterials dieser Taxa ist jedoch erschwert, da DAWSON (zu Dokumentationszwecken) die Fossilien mit weißer Farbe bemalt hat. Die weißen Linien und Kreuze sind in der Regel neben, teilweise aber auch über den pyritisierten, ohnehin schwer erkennbaren Spicula aufgebracht. Die von DAWSON (1889) wiedergegebenen bemalten Typen sind darüber hinaus z.T. erheblich ergänzt worden. So wurden viele „Spicula“ einfach dazugemalt (vgl. Taf. III, Fig. 2). Die im Redpath Museum, Montreal, befindliche DAWSON-Sammlung enthält vorwiegend Vertreter der Protospongiidae *sensu stricto*, darunter auch Exemplare, an deren stauractinen Spicula (trotz der Bemalung) die triaxiale Natur erkennbar ist (vgl. Absatz über die Protospongiidae). Ein weiteres, vergleichbares Beispiel aus dem Ordovizium ist die protospongiidae Art *Asthenospongia acantha*, RIGBY et al. (1981), die überwiegend Stauractine, jedoch auch einige Hexactine besitzt.

Als früheste eindeutig dictyospongioide Form (von dem kleinen Fragment, *Sanshadictya microreticulata*, aus dem Tommotian abgesehen) ist *Tiddalickia* RIGBY & WEBBY, 1988, aus dem späten Ordovizium anzuführen, die gleich von zwei Lokalitäten bekannt ist: *T. quadrata* RIGBY & WEBBY, 1988, aus Australien und *T. manitobensis* RIGBY & LEITH, 1989, aus Manitoba, Kanada. Aus dem Ordovizium kennen wir ferner einige morphologische Übergangsformen zwischen dem protospongioiden und dem dictyospongioiden Bauplan. Ein Beispiel dafür ist *Cyatophycus* WALCOTT, 1879, der innerhalb eines dictyospongioiden, retikulären Skeletts aus Diactinen noch viele Stauractine aufweist. Es gibt aus dieser Zeit jedoch noch weitere Formen, die sich schwer einem der Hexactinelliden-Großtaxa zuordnen lassen. *Warembaia concentrica* RIGBY & WEBBY, 1988, besitzt eine diktyonale Dermallage von zwei bis drei Schichten aus verlöteten Triaxonen. Darunter liegen die Hexactine in irregulärer, nicht-rigider

Anordnung. Die äußerste dermale Hexactinenschicht ist durch kugelig geschwollene Distalstrahlen, regelmäßig wie Perlen auf einer Schnur aufgereiht, gekennzeichnet. Bei genauer Betrachtung der Nahaufnahme dieser Dermalseite (RIGBY & WEBBY, 1988: Pl. 43, Fig. 2) scheint das Skelett jedoch nicht der kubischen Verschmelzung von Hexactinen eines echten Diktyonalgerüsts zu entsprechen. Eher erinnert es an eine Verlötung durch Synapticula, analog manchen lyssakinen Hexasterophorida (z.B. *Euryplegma auriculare* SCHULZE, 1887). Die Autorin möchte deshalb *Warembaia* derzeit nicht zu den Hexactinosa s. str. rechnen (vgl. hierzu auch MEHL & MOSTLER, 1993). Erneute Untersuchungen des in Sydney befindlichen Typusmaterials zu RIGBY & WEBBY (1988) sollen diese Frage endgültig klären.

Die Gattung *Brachiospongia* MARSH, 1867, namensgebend für die Brachiospongiidae BEECHER, 1889, ist ab dem späten Ordovizium nachgewiesen. Außer der Typusart *Brachiospongia digitata* (OWEN, 1858) (Taf. VI, Fig. 1) wurden aus dem Ordovizium von Kentucky noch viele Arten dieser Gattung beschrieben, die sich von der Typusart nur in makroskopischen Merkmalen, wie Körpergröße oder Zahl der Arm-ähnlichen Fortsätze, unterscheiden. Wahrscheinlich gehören diese „Arten“ zum Teil in die Variationsbreite von *B. digitata*; dies könnte z.B. für *B. minimus* JILLSON, 1953, der Fall sein.

Die hexactinellide Großgruppe Hexasterophora ist seit dem basalen Ordovizium nachgewiesen: Die ältesten bisher bekannten Oxyhexaster stammen aus dem tiefen Ordovizium Schwedens (MOSTLER, 1986). Geschiebeblöcke von Braderup, Sylt (tiefes Mittelordovizium), enthalten nach eigenen Beobachtungen in der Sammlung von HACHT bereits verschiedene Oxyhexastertypen.

3.3 Palökologie der Poriferen im Ordovizium und das Problem der selektiven Überlieferung

Die Dokumentation der Hexactinellida des Ordoviziums ist überwiegend auf isolierte Spicula

aus Lösungsrückständen beschränkt. Wie im folgenden verdeutlicht werden soll, dürfte das weitgehende Fehlen vollständiger Schwämme, seit dem späten Kambrium bemerkbar, vor allem auf mangelhafte Überlieferung zurückzuführen sein. Zwei Beispiele spongienführender Schichten des tieferen Ordoviziums wurden daraufhin untersucht: 1) Geschiebe aus dem *Obulus*-Sandstein des tiefen Mittelordoviziums von Braderup, Sylt (im Zusammenarbeit mit VON HACHT, Hamburg); 2) das frühe Ordovizium der San-Juan-Formation in der Präkordillere, Argentinien, die bisher reichste Spongienlokalität des Ordoviziums von Südamerika (in Zusammenarbeit mit LEHNERT, Arbeitsgruppe BUGGISCH, Univ. Erlangen).

ad 1) Im Geschiebe, besonders aus dem Glimmersand von Sylt, sind vollkörperlich erhaltene Spongien sehr häufig (z.B. VON HACHT, 1987, und 1987a). Nach eigenen Beobachtungen in der spongienreichen Grube 3 in Braderup auf Sylt sowie in den Privatsammlungen LANGE und VON HACHT findet sich dort eine sehr reiche Vergesellschaftung Desmen-tragender Demospongiae („Lithistida“), vereinzelt auch isolierte hexactinellide Wurzelschöpfe, aber kein einziger vollständiger hexactinellider Schwamm. Studien herausgelöster Spicula aus dem Kaolinsandstein ergeben jedoch einen anderen Befund: Geschiebeblöcke des basalen Mittelordoviziums enthalten fast ausschließlich Hexactinelliden-Spicula. Diese Faunen sind recht divers und enthalten außer Hexastern unter anderem auch Stauractine, Oxyhexaster, Uncinate und diverse Ankerspicula. Ab dem Mittelordovizium treten erstmals monocrepide Desmen von den Anthaspidellidae („Lithistida“) und anderen Demospongiae-Nadeln in großer Formenfülle auf, gleichzeitig sind die Hexactinelliden fast völlig verschwunden. Diese Verteilung weist auf eine Verflachung im Mittelordovizium hin und läßt sich mit der allgemeinen Regression auf der Scano-baltischen Plattform ab dem mittleren Caradoc (OPALINSKI & HARLAND, 1981; OWEN et al., 1990) gut korrelieren.

ad 2) Aus dem Mittelordovizium der San-Juan-Formation ist eine reiche „Lithistiden“-Fauna bekannt; die Hexactinellida waren bisher nur von Wurzelschöpfen und isolierten Hexactinen, die

Heteractinida nur von einem einzigen isolierten Octactin bekannt (BERESI & RIGBY, 1993). Aus den zahlreichen Proben aus verschiedenen ökologischen Bereichen, die durch LEHNERT mit Hilfe von Conodonten datiert wurden, waren nur wenige spiculaführend. Die nur sporadische (fensterartige) Erhaltung der Skleren wird dadurch deutlich, daß z. B. Schlammproben aus Schichten des höchsten Arenigs – basalen Llanvirns, die sehr reich an körperlich erhaltenen Schwämmen sind, überhaupt keine isolierten Nadeln geliefert haben. Die Analyse der wenigen spiculaführenden Lösungsrückstände läßt jedoch interessante Rückschlüsse über die Ökologie der Spongien zu. Die höchstdiverse Spicula-Zusammensetzung weist eine Probe aus Schwamm-, Algen-, Stromatoporoïden-Plattformriffen des Spät-Arenigs auf. Sie enthält viele Oxen und diverse Typen der Triaene, zusammen mit zahlreichen verschiedenen Typen der Octactine. Es sind also die Demospongiae und die Heteractinida in großer Formenfülle vertreten. In den gleichaltrigen hochenergetischen Bereichen der Plattform, in denen nur Stromatoporoïdenriffe auftreten, finden sich ausschließlich Heteractiniden. Die Interplattform-„Becken“ (Llanvim, Llandeilo) zeigen eine relativ wenig diverse Assoziation, die nur aus Hexactinelliden besteht. Aus dieser Verteilung ergibt sich für das frühe und mittlere Ordovizium dieser Region eine sehr scharfe Ökozoonierung durch die Poriferen: Die Heteractinida finden sich in den Bewegtwasserzonen, in den etwas ruhigeren Interriff- und Patch-Reef-Bereichen treten diese zusammen mit einer reichen Demospongiaefauna, unter anderem Desmen-tragenden Formen, auf. Die Ruhigwasser-, Slope- bis Interplattform-Bereiche enthalten ausschließlich hexactinellide Schwämme. Diese „Becken“ waren wahrscheinlich relativ flach, jedenfalls nicht mit der heutigen abyssalen Zone vergleichbar. Aufgrund der im Ordovizium wahrscheinlich noch relativ flachen Oxykline der Ozeane dürfte in der anoxischen Tiefsee noch kein benthisches Leben möglich gewesen sein.

Bei der Ökozoonierung mit Hilfe von Schwammnadeln ist große Vorsicht geboten. Rezent-Beobachtungen aus der Arktis und dem Mittelmeer haben ergeben, daß die Spicula-Verteilungen in

keinem Fall die ursprüngliche Poriferenfauna genau widerspiegeln, sondern immer durch selektive Lösungsvorgänge und Transport stark verfälscht waren (REITNER & MÜLLER-WILLE, 1993; LINDENBERGER, 1993). Die Verteilung isolierter Spicula kann bestenfalls für qualitative, nicht aber quantitative Aussagen über die ursprüngliche Biocoenose herangezogen werden. Unter Berücksichtigung der Sedimentologie und der übrigen Fauna, vor allem auch der körperlich erhaltenen Schwämme, geben die isolierten Spicula manchmal doch nützliche Hinweise sowohl auf Taphonomie als auch Palökologie eines Ablagerungsraumes.

Innerhalb der San- Juan-Formation ist die Spicula-Verteilung so eindeutig, daß unter Berücksichtigung der Körperfossilien eine Spongienzonierung gerechtfertigt ist. Die Befunde aus den Proben des mittelordovizischen Kaolinsandsteins von Braderup, wo sich Demospongiae und Hexactinellida gegenseitig weitgehend ausschließen, scheinen diese Ökozonierung zu bestätigen. Sekundäre Lösungsprozesse, die innerhalb verschiedener Environments selektiv zwischen Kieselnadeln der Demospongiae und der Hexactinellida diskriminieren könnten, wären als Ursache des gegenseitigen Ausschließens beider Gruppen jedoch denkbar. Eine Biozonierung, welche die Hexactinellida weitgehend auf tiefere Slope- und Beckenbereiche beschränkt, könnte für das geringe Überlieferungspotential körperlich erhaltener Hexactinelliden aus dem Spätkambrium und dem Ordovizium verantwortlich sein. Eine hochdiverse Kieselschwamm-Assoziation der spätordovizischen Malongulli-Formation (New South Wales, Australien) wurde von RIGBY & WEBBY (1988) bearbeitet. Die dort gefundenen körperlich erhaltenen Schwämme stammen aus allochthonen Blöcken von feinkörnigen, Spicula-, Radiolarien-, Graptoliten- und Trilobiten-reichen Sedimenten eines hemipelagischen Environments, das sich im Hangenden einer ertrunkenen Karbonatplattform entwickelte. Die Spongien-Assoziation setzt sich überwiegend aus Desmen-tragenden Demospongiae sowie Hexactinelliden zusammen, nur vereinzelt treten sog. „Sphinctozoen“ auf. Es ist bezeichnend, daß die Kieselschwämme, vor allem

die Hexactinellida, immer aus Ablagerungen der Beckenfazies stammen, während die „Sphinctozoen“ in Sedimenten eines deutlich höherenergetischen Environments gefunden wurden. RIGBY & WEBBY (1988) führen diese Verteilung darauf zurück, daß die Hexactinelliden und Demospongiae im Interplattformbecken-/Slope-Environment lebten, während die „Sphinctozoen“ in flachem Wasser lebten. Die von WEBBY & TROTTER (1993) von derselben Lokalität veröffentlichte Spicula-Assoziation scheint diese Annahme zu bestätigen: Sie stammt aus Blöcken einer Graptoliten-Spicula-führenden Wechsellagerung von pelagischen, siltigen Mergeln und enthält fast ausschließlich hexactinellide Spicula.

3.4 Silur

Aus dem Spätsilur von Skandinavien sind die bisher ältesten zweifelsfreien Amphidysken dokumentiert (MOSTLER, 1986). Somit ist das Taxon Amphidyscophora spätestens ab dem Silur eindeutig nachgewiesen.

3.4.1 Brachiospongiidae und „Rossellimorpha“

Die Brachiospongioidea waren während des Silurs weit verbreitet. Z.B. sind die Pelicaspongiidae RIGBY, 1970, mit *Vaurealispongia* und *Twenhofella* RIGBY, 1974, die bereits im späten Ordovizium einsetzten, auch aus dem Mittelsilur bekannt (RIGBY et al., 1979). Viele Hexactinellida des Silurs stammen aus der kanadischen Arktis, wo die reichsten Lagerstätten silurischer Kieselschwämme vorkommen. Es sind vor allem lithistide Demospongiae, die jedoch manchmal auch mit Hexactinelliden vergesellschaftet sind (DE FREITAS, 1991; u.a.). Beschrieben sind auch einige silurische Arten der durch einen *Hyalonema*-ähnlichen Wurzelschopf gekennzeichneten Gattung *Hyalostelia*, z.B. *H. anticostiana* aus Kanada (Twenhofel, 1928). Viele der silurischen Hexactinelliden sind jedoch solche Lyssakine *incertae sedis*, die in dieser Arbeit als „Rossellimorpha“ bezeichnet werden. Ein charakteristischer Vertreter ist

Malumispongium RIGBY (1967): dickwandig mit großen Wandlöchern, um welche die Triaxone in unregelmäßiger Anordnung gruppiert sind. Weitere Beispiele sind *Lumectospongia* und *Corticulospongia* RIGBY et al., 1989; die überwiegend diactine Megaskleren (bei *Lumectospongia* sind diese Uncinate) aufweisen. Aus dem Holotypus zu *Corticulospongia* haben RIGBY et al. (1989) außerdem Oxyhexaster gefunden, wodurch diese Gattung eindeutig dem Taxon Hexasterophora zugeordnet werden kann.

3.4.2 Reticulosa

Vertreter der retikulaten Hexactinelliden zeigen bereits im späten Silur auffallende Ähnlichkeit mit den Dictyospongiidae *sensu stricto* des Devons von New York. *Dictyospongia apache* RIGBY, 1989, ebenfalls aus dem Mittelsilur der kanadischen Arktis, besitzt ein retikuliertes Skelett aus Hexactin-abgeleiteten Spicula mit quadratischen Maschen in mindestens vier Größenordnungen. *Protospongia conica* RIGBY & HARRIS, 1979, von derselben Lokalität besitzt eine typisch protospongioider Retikulation; allerdings zeigen einige ihrer „Stauractine“ deutliche Knöpfe atrophiertes Distalstrahlen (pers. Obs. am Holotypus). Eine andere als *Diagoniella tubulare* RIGBY & HARRIS, 1979, beschriebene Art (aus Silur/Devon-Grenzsichten von Nevada) bedarf der weiteren Erläuterung und Revision. Sie und die Art „*D.*“ *nevadensis* RIGBY & STUART, 1988 (ebenfalls Silur/Devon, Nevada), werden hier zu der Gattung *Hexatractiella* n. gen. gestellt (siehe Anhang). Nach eigenen Beobachtungen des Typusmaterials unterscheiden sich die beiden Arten lediglich in der Körperform und in den Dimensionen ihrer Skelettmaschen, ihre Spicula und Skelettarchitektur sind jedoch identisch. Aus denselben Schichten von Nevada wurde vor kurzem eine neue Hexactinelliden-Fauna bearbeitet (MEHL et al., 1993). Dabei stellte sich heraus, daß die bei „*Diagoniella*“ *nevadensis* zunächst als Stauractine und Diactine interpretierten Spicula (RIGBY & STUART, 1988) größtenteils, wenn nicht ausschließlich, abgewandelte Hexactine sind. Es wurde ge-

zeigt, daß die prominenten Längszüge vermeintlicher Diactine in Wirklichkeit aus stark abgewandelten Triaxonen mit einem oder zwei extrem verlängerten Paratangentialstrahlen aufgebaut sind (Abb. 6–7; Taf. IV, Fig. 4). Diese Spikulation stellt eine Übergangsform zum dictyospongioiden Typ Skelett dar und ist ein Beispiel dafür, wie aus Hexactinen-tragenden, retikulaten Hexactinelliden die dictyospongiide Organisation entwickelt wurde. Es handelt sich bei den diactinen Nadelzügen der Dictyospongiidae um eine aus Hexactinen entwickelte Spikulation, die mit jener der ausschließlich Stauractinen-tragenden Gattung *Diagoniella* (z.B. *Diagoniella robisoni*; Taf. III, Fig. 1) sicher nicht homolog ist.

Aus den Silur/Devon-Grenzsichten von Nevada stammen einige Arten der Gattung *Gabelia* RIGBY & MURPHY, 1983 (RIGBY et al., 1991). *Gabelia* mit ihrer regulären, protospongioiden Spikulation ist ein weiteres Beispiel aus dieser Zeit für die Entstehung einer retikulären Anordnung von Triaxonen mit der Tendenz zur Bildung longitudinaler Nadelzüge.

3.5 Spongien-Lagerstätten des Devons und die Frasné/Famenne-Grenze

Die Hexactinellida des frühen Devons sind kaum bekannt. Eine Blüte der Hexactinelliden fing erst mit dem Beginn des Frasné an und setzte sich anscheinend über die Frasné/Famenne-Grenze bis in das Mississippian hinein fort. Diese Expansion hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß spezialisierte Gruppen der Hexactinellida im späten Devon und Mississippian auch höherenergetische Flachwassergebiete (vgl. z.B. RIGBY & KEYES, 1990) besiedeln konnten. Eine sehr ergiebige Spongien-Fundstelle aus dem Silur/Devon-Grenzbereich ist die oben erwähnte Roberts-Mountains-Formation (Starvation Canyon, Nevada), die außer vereinzelt Demospongien ausschließlich Hexactinelliden der Gruppe *Reticulosa* geliefert hat. Die Fauna aus dem Starvation Canyon liefert neben wichtigen Daten über protospongiide-dictyospongiide „Übergangsformen“ auch interessante Hinweise auf Palökologie und

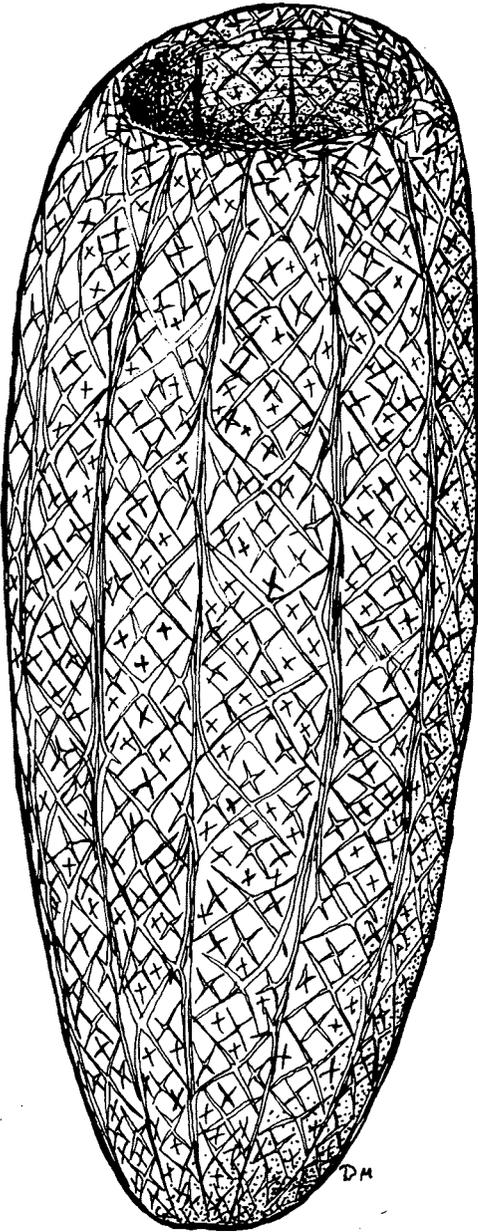


Abb. 6: *Hexatractiella nevadensis* aus Silur/Devon-Grenzschichten im Starvation Canyon, Nevada, USA. Die Längszüge von Spicula sind aus abgewandelten Hexactinen zusammengesetzt; Beschreibung siehe Anhang.

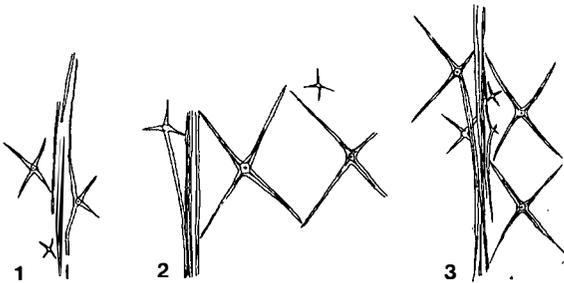


Abb. 7: Detailansicht der longitudinalen Spiculazüge in *Hexatractiella nevadensis*.

Taphonomie dieser Schwämme (MEHL et al., 1993). So läßt sich beispielsweise aus der Verteilung der Schwammfossilien auf den Schichtflächen (Taf. VI, Fig. 2) erkennen, daß die Spongien wahrscheinlich in diskreten, monospezifischen Biocoenosen lebten. Sie sind innerhalb tonreicher Sedimentwolken (vielleicht nur über kurze Abstände) transportiert worden, bevor sie von derselben Tontrübe eine schnelle Einbettung erfuhren (Abb. 12). Eine ähnliche Taphonomie läßt sich für die Lagerstätte im Burgess Shale ableiten (vgl. Taf. VI, Fig. 3)

Aus dem Mitteldevon sind einige Spongien-Lagerstätten bekannt, beispielsweise der Bundenbacher Schiefer (siehe unten) und die sehr reiche Hexactinelliden-Lokalität der Simpson Park Range, Nevada (RIGBY & MEHL, in Druck). Letztere hat Reticulosa geliefert und „Rossellimorpha“: z.B. den bisher jüngsten Vertreter der Gattung *Teganiella*, sowie die Rufospongidae n. fam. (= *Rufospongia-Taleolaspongia-Bulbospongia*-Gruppe) mit großer Affinität zu den rezenten Rosselliiden. Die Taphonomie dieser Schwammfossilien bestätigt die obenstehenden Vorstellungen über die Biocoenosen der Hexactinelliden in diskreten, monospezifischen Clusters (RIGBY & MEHL, in Druck). Aus Mittel/Oberdevon-Grenzschichten von Madfeld (Hessen, BRD) stammt ein Exemplar der Art *Gabelia fascicula* RIGBY et al., 1991 (s. Anhang). Es handelt sich hierbei um den bisher einzigen Fund eines Hexactinelliden der nordamerikanischen Faunenprovinz in Europa. Der Fund zeigt jedoch zugleich, daß die scheinbare Isolation der europäischen von den amerikanischen Faunen vor allem ein Problem fehlender Lagerstätten, aber auch mangelnder Dokumentation der europäischen Hexactinellida sein dürfte. Diese Hypothese wird durch die Revision der hexactinelliden Art *Cyatophycus rhenana* (SCHLÜTER, 1892) aus dem Bundenbacher Schiefer bestätigt (s. u.).

Aus dem Frasné sind sehr viele Hexactinelliden fast aller paläozoischer Gruppen überliefert, nur die Protospongiidae scheinen im Devon endgültig erloschen zu sein. Die Hexactinosa treten erstmalig im Frasné auf, an mehreren verschiedenen Lokalitäten der Welt zugleich (siehe unten). Eben-

falls Frasné-Alters ist *Mattaspongia* RIGBY, 1970, aus der Mount Hawk Formation von Alberta. Die Spikulation dieser Form ist für die phylogenetische Ableitung der Hexactinosa von Interesse: Nach eigener Beobachtung des Typusmaterials besitzt *Mattaspongia* ausschließlich Hexactine, die in regelmäßigen vertikalen und horizontalen Zügen angeordnet sind, wobei sich die Strahlen benachbarter Hexactine überlappen (Taf. IV, Fig. 1). Wäre dieses Hexactinenskelett von einer Hülle aus sekundär ausgeschiedenem SiO_2 umgeben, ergäbe sich ein regelmäßiges, farreoides Diktyonalskelett der Hexactinosa. Da *Mattaspongia* etwa gleichzeitig mit den frühesten Hexactinosa auftritt, kommt diese Gattung als potentieller Vertreter des Adelphotaxons (Schwestergruppe) der Hexactinosa in Frage. Ebenfalls aus dem Frasné von Alberta stammt *Pelicaspongia sterrea* RIGBY (1970), die Typusart der brachiospongioiden Pelicaspongiidae RIGBY. Es ist der früheste Vertreter dieses Taxons, das ansonsten überwiegend aus Schichten Famenne-Alters des Canning Basins, Westaustralien (RIGBY, 1986), nachgewiesen wurde. Weitere, ebenfalls die Frasné/Famenne-Grenze überschreitende Taxa sind *Teganiella* RIGBY, 1979, und *Gabelia* RIGBY & MURPHY, 1983. Mit dem Beginn des Frasné ist eine Radiation auch der Dictyospongiidae HALL & CLARKE, 1898, zu verzeichnen, die im US-Bundesstaat New York unvermittelt einsetzen. Nach HALL & CLARKE (1898) fand im „Chemung“ ein sprunghafter Anstieg in Zahl und Diversität der dictyospongiiden Gattungen statt, eine Tendenz die noch während des „Chemungs“ kulminierte. Viele Dictyospongiidae setzten sich jedoch bis in das Mississippian hinein fort. So sind beispielsweise die von HALL & CLARKE (1898) aufgeführten Gattungen *Clathrospongia* (seit dem Givet), *Dictyospongia* und *Hydriodictya* (seit dem Frasné) auch aus dem Mississippian bekannt (RIGBY & KEYES, 1990; RIGBY & AUSICH, 1981). Die von HALL & CLARKE (1898) verwendeten lithostratigraphischen Begriffe („Chemung“, „Waverly“, etc.) sind alte lithostratigraphische Namen, hinter denen sich diachrone Einheiten verbergen. So deckt sich das „Chemung“ in Hancock (Pennsylvanian, Maryland) nur mit dem späten Frasné; in den Draper

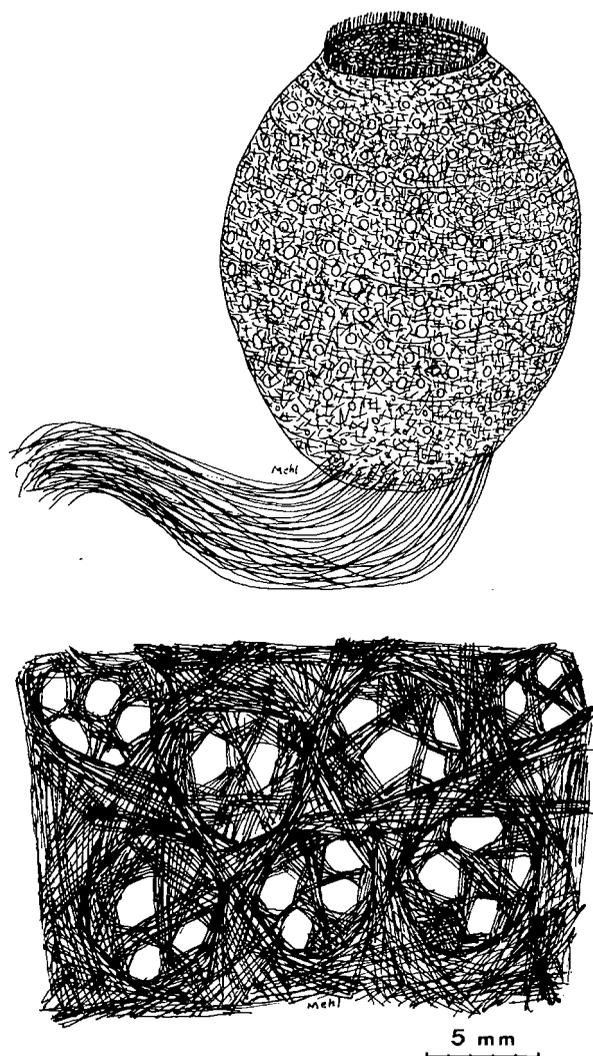


Abb. 8-9: Hexactinelliden vom Typ „Rossellimorpha“ aus dem Mitteldevon von Simpson Park Range, Nevada. 8) *Teganiella ovata*; 9) *Rufuspongia triporata* mit charakteristisch doppellagiger Wand von der Oskularseite aus gesehen. Durch die großen runden inneren Öffnungen hindurch sind die kleineren Außenporen erkennbar. Dieser Schwamm zeigt die tangentielle Diactinen-Anordnung, die auch für die rezenten Rosselliidae kennzeichnend ist.

Mts., in Blue Field (West Virginia) sowie in Lackawanna und Lycoming (Pennsylvanian) dagegen mit dem Frasné bis Famenne (die stratigraphischen Daten sind dem „Oil and gas investigations chart OC-64“, OLIVER et al., 1988, entnommen). Es soll versucht werden, die Chemung-Fazies an ihren vielen verschiedenen Lokalitäten mit den Gattungen und Arten der Dictyospongiidae in eine chronologisch gesicherte Stratigraphie zu übersetzen, mit dem Ziel, eine aktuelle Verbrei-

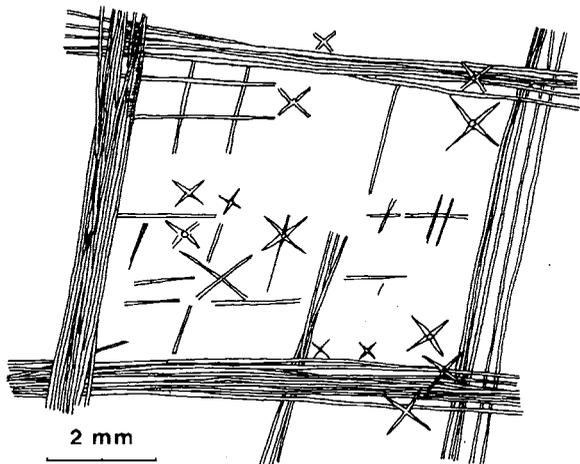


Abb. 10: Detail der Spicula-Anordnung von *Cyathophucus rhenana* (SCHLÜTER, 1892). Exemplar aus der Grube Unter-eschenbach, Bundenbacher Schiefer (Unterdevon, Westdeutschland), leg. BRASSEL (SNG 218).

tungstabelle der Dictyospongiidae des Devons von New York zu erstellen. Dadurch soll die Frage geklärt werden, ob an der Frasné/Famenne-Grenze vielleicht tatsächlich ein Faunenschnitt der Dictyospongiidae stattgefunden haben sollte, wie von MCGHEE (1982) vertreten wird. Die bisher vorhandenen Daten widersprechen jedoch dieser Hypothese, da – soweit bekannt – die meisten Hexactinellida diese Grenze überschreiten.

3.6 Spongien des Bundenbacher Schiefers (Hunsrückschiefers)

Eine der wenigen devonischen Kieselschwamm-Lagerstätten in Europa ist der Bundenbacher Schiefer (Hunsrückschiefer, Siegen – basales Ems) des Rheinischen Schiefergebirges. Im Rahmen dieser Untersuchungen wurden Schwämme und Schwamm-ähnliche Problematika aus verschiedenen Hunsrückschiefer-Sammlungen untersucht, u.a. im Senckenberg-Museum, dem Landesamt für Denkmalpflege in Mainz, und vielen Privatsammlungen, die mir dank großzügiger Kooperationsbereitschaft der Sammler zugänglich waren. Sie stammen aus den Gruben Eschenbach, Unter-Eschenbach und Ober-Eschenbach bei Bundenbach. Schwämme sind im Bundenbacher Schiefer relativ selten (KUTSCHER, 1980), und bis-

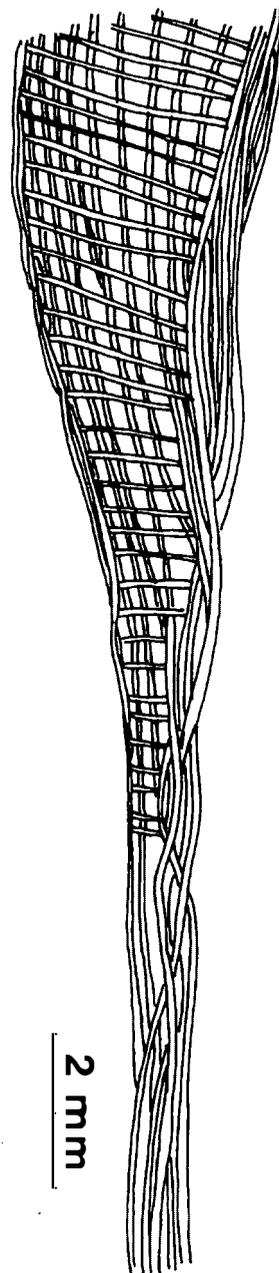


Abb. 11: Detail der Spicula-Anordnung von *Retifungus rudens* RIETSCHEL, 1970. Originalexemplar zu KOTT & WUTTKE (1987).

her wurden aus dieser Lokalität nur drei Spongien-Arten beschrieben: *Protospongia rhenana* SCHLÜTER, 1892, *Asteriscosella nassovica* CHRIST, 1925, und *Retifungus rudens* RIETSCHEL, 1970. Bei *Asteriscosella* handelt es sich wahrscheinlich um einen Vertreter der Demospongiae mit Affinität zur kambrischen *Choia ridley* WALCOTT, 1920. Die zwei anderen Arten sind retikulatae, bisher nur aus dem Bundenbacher Schiefer bekannte

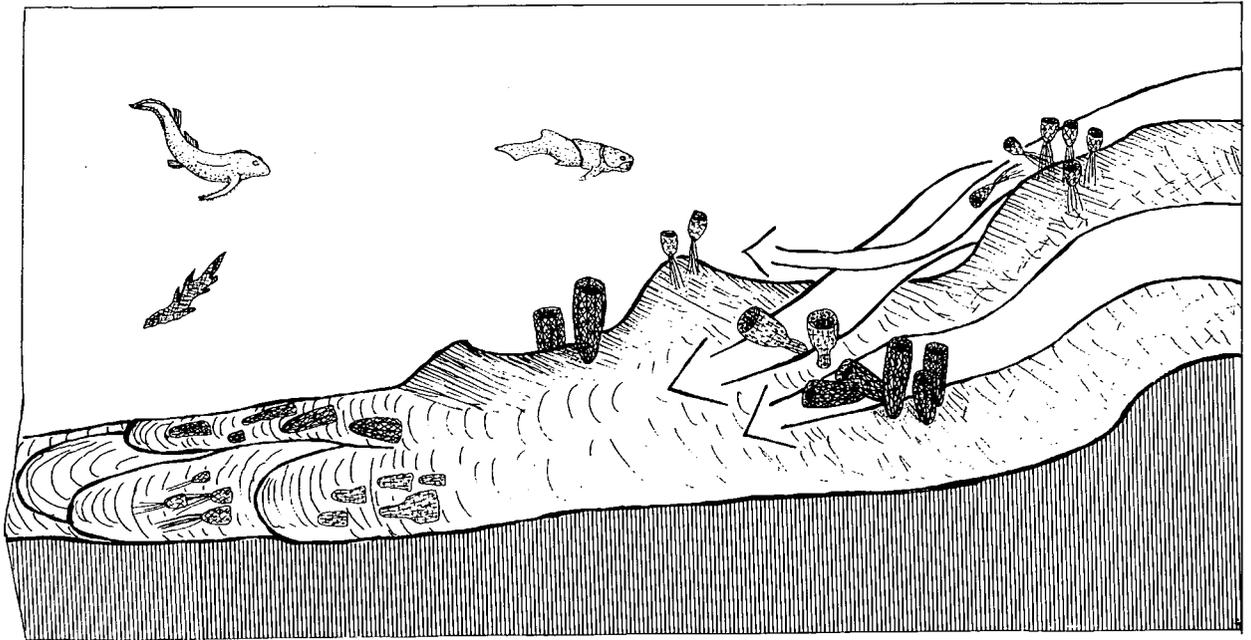


Abb. 12: Palökologisches Modell des Lebensraumes der Silur/Devon-Grenzschichten, Starvation Canyon, Nevada. Die sedimentologische Rekonstruktion basiert auf der Taphonomie der Poriferen. Demnach standen die Schwämme in diskreten Gruppierungen, nach Arten weitgehend getrennt, ähnlich wie es Rezent im Nordatlantischen Ozean zu beobachten ist. Weitere Erläuterungen im Text.

hexactinellide Arten. Im Laufe dieser Untersuchungen konnte ich noch zwei weitere, bisher unbeschriebene Demospongiae sowie einen Heteractiniden (Calcarea) (*Astraeospongium* n. sp.?) identifizieren. Diese Spongien liegen alle in zum Teil ausgezeichneter pyritischer Erhaltung vor. *Retifungus rudens* RIETSCHEL, 1970, ist von dictyospongioider Organisation, mit gewundenen Zügen aus sehr langen, ausschließlich diactinen Spicula, die sich von der Basis des seilartig gewundenen Stiels bis an den oberen Rand des Kelchs erstrecken können. Die Spicula des fragmentarisch erhaltenen Holotypus sind nach eigener Beobachtung mangelhaft erhalten und weisen an vielen Stellen kleine Brüche auf, sodaß sie aussehen wie aneinander gereihte kleine Nadeln. Dieses Erscheinungsbild ist wohl der Grund für eine Fehlinterpretation durch KOTT & WUTTKE (1987). Aufgrund von Studien des Holotypus gelangten die Autoren zu dem Schluß, daß das Schwammenskelett aus vertikal/horizontal verlaufenden Skleroprotein-Fasern besteht, in denen kleine Oxen eingelagert wären. Ein weiteres, vollständigeres und außergewöhnlich gut erhaltenes Exem-

plar von *Retifungus rudens*, auch in der Arbeit von KOTT & WUTTKE (1987) veröffentlicht, läßt jedoch sehr instruktiv die Funktionsmorphologie der dictyospongioiden Skelettbauweise erkennen: Die sehr langen Diactine liegen in gewundenen Bündeln, die in Längs- und Querreihen miteinander verflochten sind (Abb. 11). Diese Anordnung, die nach dem Glasfaser-Prinzip eine optimale Stabilität bei gleichzeitiger Elastizität gewährleistet, ist auch für Lebensräume unter starken Strömungen ideal, wie an Standorten der rezenten *Hyalonema*, z.B. im Arktischen Ozean, beobachtet werden kann (REITNER, unveröff. Videofilm von der deutschen Arktis-Expedition 1990). Daß der Ablagerungsraum, zumindest zeitweilig, von solchen Strömungen heimgesucht wurde, ist anhand der Einregelung und Ausrichtung der Fossilien, z.B. der Arme von Ophiuren, unschwer erkennbar. Mit seinem langen, gedrehten Stiel, ähnlich dem tomotischen *Hyalosinica archaica* MEHL & REITNER (vgl. Abb. 1) oder dem rezenten *Hyalonema* GRAY war *Retifungus rudens* auch bei Strömungen aus wechselnden Richtungen optimal angepaßt. Die andere hexactinellide Art aus dem

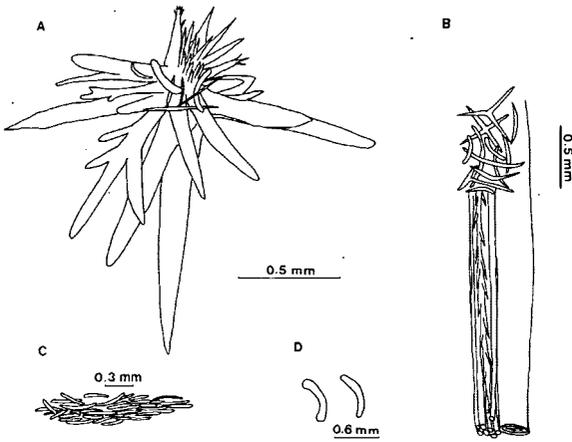


Abb. 13: Holotypus zu *Docoderma rigida* FINKS, 1960, mit vielen demospongioiden Spicula. A) Dermalpentactin mit Oxen und Strongylen; B) Ausschnitt der diactinen Wurzelspicula mit Stauractinen, Oxen, Strongylen und Toxen; C) dichte Züge von Oxen und Strongylen aus dem subdermalen Bereich direkt unterhalb der Dermalpentactine; D) einzelne Strongyle aus demselben Bereich.

Bundenbacher Schiefer wurde von SCHLÜTER (1892) als *Protospongia rhenana* beschrieben, jedoch zuletzt von MÜLLER (1967) als „Dictyospongiide gen. inc. *rhenana* SCHLÜTER“ abgebildet. Studien umfangreichen Materials, unter anderem eines ausgezeichnet erhaltenen Exemplars aus der Sammlung BRASSEL (Flensburg), haben ergeben, daß diese Schwämme tatsächlich eine dictyospongioidere Retikulation aufweisen. Die Art *rhenana* besitzt überwiegend gebündelte Diactine, die in vertikalen-horizontalen Längszügen geflochten, jedoch nicht gewunden sind. Außerdem besitzt der Schwamm aber noch viele kleine Triaxone (Hexactine und ?Stauractine) (Abb. 10; Taf. VII, Fig. 3). Die Spicula-Architektur stellt einen Übergang von der protospongioiden zur dictyospongioiden Organization dar. Deshalb ist die Art *rhenana* am ehesten zur *Cyathophycus* WALCOTT, 1879, zu stellen, einer Gattung, die ansonsten nur aus Nordamerika bekannt ist. Dadurch wäre eine weitere Verbindung zwischen der amerikanischen und der europäischen Faunenprovinz gefunden (wie *Gabelia fascicula* aus dem Sauerland, vgl. Anhang). Ihrer Organisation nach dürfte *Cyathophycus rhenana*, ähnlich wie *Retifungus rudens*, nach dem Glasfaser-Prinzip große Stabilität besitzen haben.

4. Hexactinelliden-Evolution im Jungpaläozoikum

4.1 Karbon

Reticulosa

Während des Mississippian waren die Hexactinellida sowohl auf dem Schelf, als auch in der Beckenfazies weit verbreitet. Die Reticulosa spielten weiterhin eine große Rolle. Viele Vertreter der Dictyospongiidae sind aus Ablagerungen relativ flachen Wassers deltalischer Fazies (RIGBY & AUSICH, 1981) bzw. sogar aus der Channelfazies des Intertidals (RIGBY & KEYES, 1990) bekannt. Die Dictyospongiidae aus dem Mississippian von New York waren weiterhin in großer Formenfülle präsent. Von *Griphodictya epiphanes* HALL & CLARKE, 1898, sind neben Paraclavulen auch Oxyhexaster beschrieben, weshalb die Dictyospongiidae als Gesamtgruppe zu den Hexasterophora gestellt werden. Aus ähnlich flacher marinen Environments des Mississippians von New York stammen die Titusvillidae CASTER, 1939 (CASTER, 1941). Diese anscheinend lyssakinen, durch Hexactine in regulärer, kubischer Anordnung gekennzeichneten Hexactinelliden könnten, wie die Gattung *Mattaspongia* aus dem Devon (vgl. Taf. IV, Fig. 1), ebenfalls als Adelphotaxon (Schwestergruppe) der Hexactinosa in Frage kommen. Der Erhaltungszustand der bisher beschriebenen *Titusvillia*-Exemplare erlaubt darüber jedoch keine endgültige Aussage. Aus der Beckenfazies des Mississippians, beispielsweise von Afghanistan und Irland, gibt es reiche Spicula-Vergesellschaftungen verschiedenster Hexastertypen (Spirhexaster, Echinhexaster, u.a.). Schlammproben ausgesprochener Flachwassersedimente derselben Zeit haben dagegen keine Spicula von Kiesel-schwämmen erbracht (MEHL & MOSTLER, 1993).

4.1.1 Brachiospongiidae und „Rossellimorpha“

Aus dem mittleren und späten Karbon sind die Hexactinellida als Körperfossilien relativ selten erhalten. Hierbei handelt es sich überwiegend um

Vertreter der Brachiospongioidea, die anscheinend in größeren Wassertiefen lebten (siehe unten).

Aus dem Karbon von England stammen viele Arten der vor allem hier verbreiteten *Hyalostelia* ZITTEL, 1879 (Typusart *H. smithii*), von HINDE (1887–1912) illustriert. *Hyalostelia smithii* (YOUNG & YOUNG, 1877) ist aus den frühkarbonischen Serien von Ayrshire, England (HINDE, 1888) sowie aus dem Ural (TSCHERNYSCHEW, 1898) bekannt. *Hyalostelia* wird zu den Brachiospongioidea gestellt und zeigt Affinitäten zur permischen *Stioderma* FINKS (REID, 1968; s. u.). Die aus dem Perm beschriebenen Stiodermatidae FINKS, 1960, treten bereits im Karbon auf (MOSTLER, mündl. Mitt.). Gut erhaltene Exemplare aus dem Pennsylvanian von Arkansas und Texas, die nach eigener Beobachtung einer neuen *Stioderma*-Art angehören, befinden sich derzeit noch in Bearbeitung (RIGBY, Provo, Utah). Auch die Docodermatidae FINKS, 1960, sind aller Wahrscheinlichkeit nach schon seit dem frühen Karbon vertreten. Die Dermalia von *Tholiasterella* HINDE, 1887 (in FINKS, 1960: Pl. 40, Figs. 4–7, dargestellt) aus dem Frühkarbon von Ayrshire sind denen des permischen *Docoderma rigida* FINKS, 1960, äußerst ähnlich.

Auch einige Lyssakine *incertae sedis* vom Typ „Rossellimorpha“ sind aus dem späten Unterkarbon beschrieben, z.B. *Teganiella* RIGBY, 1979 (aus Kalken eines Interplattformbeckens), und *Pileospongia* RIGBY et al. (1979).

4.1.2 Amphidiscophora

Sehr selten in der gesamten fossilen Überlieferung sind eindeutige amphidiscophoride Hexactinelliden in körperlicher Erhaltung. Solche Fossilien mit Amphidiskiten *in situ* sind bisher nur aus dem Karbon beschrieben worden, zum einen aus dem Ural (LIBROVITCH, 1929), zum anderen aus Uruguay (KLING & REIF, 1969). Freundlicherweise wurde durch REIF die Ausleihe der Typen sowie weiteren Materials vom *locus typicus* aus Uruguay (Phosphatkonkretionen des späten Karbons aus dem Rio Negro) gestattet. Zwei Arten sind von dieser Lokalität beschrieben: *Itararella gracilis* und *Microhemidiscia ortmanni* (Taf. V, Fig. 4), letztere

ein Vertreter der seit der Spätkreide ausgestorbenen Gruppe Hemidiscaria SCHRAMMEN, 1924. Diese Schwämme sind sehr klein, nur ca. 1–2 cm in Längsrichtung, was vielleicht auf eine selektive Erhaltung der kleinen Exemplare innerhalb der Phosphatkonkretionen zurückzuführen ist. Die beiden Arten haben pentactine Dermalia, aber keine dermalen Pinule, wie es bei den rezenten Amphidiscophora häufig der Fall ist. Der Holotypus zu *Itararella gracilis* KLING & REIF zeigt Amphidiskiten in zwei Größenordnungen: Mesamphidiskiten in dermalen Position, senkrecht zur äußeren Oberfläche, sowie parenchymale Makramphidiske (35–77 µm bzw. 110–145 µm cf. KLING & REIF, 1969). Im Paratypoid Nr. 3 konnten außerdem vereinzelt Pinule in parenchymaler Position beobachtet werden. Der Holotypus zu *Microhemidiscia ortmanni* besitzt Hemidiskiten von anscheinend nur einer Größenordnung (115–140 µm cf. KLING & REIF, 1969), die sich häufig, aber nicht ausschließlich, in dermalen Position befinden. *Itararella gracilis* besitzt einen Wurzelschopf aus langen Ankerspicula, der weit in den Spongocoelraum hineinreicht und dort einen „Zentralkonus“ bildet. Dieses Merkmal ist bei vielen rezenten Amphidiscophora, aber nur innerhalb dieser Gruppe, zu beobachten. Interessanterweise hat auch die brachiospongiide Art, *Strobilospongia tuberosa* BEECHER, 1889, einen solchen Konus, aus den Proximalenden der Wurzelspicula in den Oskularraum hineinragend, aufgrund dessen die Brachiospongiidae möglicherweise zu den Amphidiscophora zu stellen sind (siehe unten).

4.2 Perm

Hexactinellida in körperlicher Erhaltung aus dem Perm sind nicht häufig. Die einzige bisher bekannte ergiebige Lokalität ist das Perm von Texas, dessen Schwammfaunen von mehreren Autoren, z.B. GIRTY (1908), KING (1933, 1938), vor allem aber FINKS (1960) bearbeitet wurden. Das Typusmaterial zu FINKS (1960) wurde im Rahmen dieser Arbeit neu untersucht. Aus anderen Lokalitäten sind nur sporadische Funde bekannt (z.B. aus dem Perm von Südchina; RIGBY & JIASONG,

1988). Das Perm von West-Texas, gerade das Guadalupian der Glass Mts. (Beckenfazies), hat jedoch sowohl bezüglich der Diversität als auch der Individuenzahl sehr reiche Kieselschwammfaunen geliefert (siehe unten). Deshalb ist die Annahme naheliegend, daß es sich hierbei wieder um ein Fossilisations-Fenster handeln könnte, und daß die sporadische Überlieferung keinesfalls der tatsächlichen Verbreitung der Hexactinellida im Perm entspricht. Untersuchungen isolierter Schwammspicula aus verschiedenen Sedimenten bestätigen diese Vermutung. Innerhalb der Spicula-Assoziationen aus der Beckenfazies, z.B. des frühen Perms vom Vorural, ist eine deutliche Dominanz der Hexactinellida festzustellen (KOZUR & MOSTLER, 1989). Dabei ist die Diversität vor allem der Hexactertypen (z.B. die nur im Jungpaläozoikum bekannten Echin- und Spirhexaster) der Amphi- und Hemidiskiten auffallend groß. Ferner haben KOZUR & MOSTLER (1989: Taf. 20, Fig. 1) aus dem Perm des Vorurals ein „vom Hexactin abzuleitendes, achtstrahliges Spiculum“ dokumentiert, dessen Symmetrie mit der des rezenten *Discoctaster* identisch ist. Der Besitz von *Discoctaster*-Spicula ist eine Autapomorphie der *Acanthascinae* IJMA, 1898, eine Gruppe der *Rosellidae sensu stricto*, die ansonsten erst ab dem Lias eindeutig nachgewiesen ist (MEHL, 1992). Das Perm war eine Zeit, in der viele neue Typen rigider bzw. semirigider Skelette auftraten, die später nicht mehr verwirklicht wurden. Ein Beispiel ist das Gerüst aus Clatripentastern (MEHL & MOSTLER, 1993) in *Stromatidium typicale* GIRTY, 1908. Die ansonsten nur bei den lithistiden *Demospongiae* auftretende Gerüstbildung durch Zygoose (von Hexactinen, deren aufgespaltene Strahlenden klauenartig ineinandergreifen) ist in *Iraspongia permica* MEHL & MOSTLER, 1993, realisiert.

4.2.1 Hexactinelliden aus dem Perm von West Texas

Reticulosa

Aus den permischen Glass Mountains, einer Plattformrand- bis Interplattform-Beckenfazies des Capitan Reefs in West Texas, stammt eine der

interessantesten und besterhaltenen Faunen „altertümlicher“ Hexactinellida. Die Spongien aus West-Texas wurden von FINKS (1960) monographisch bearbeitet, und das Typusmaterial wurde im Rahmen dieser Arbeit nochmals Gegenstand eingehender Studien. Die Hexactinelliden, darunter die „Brachiospongioidea“ dominierten die Kieselschwammfauna innerhalb der Glass Mountains (Beckenfazies).

Eindeutige *Reticulosa* innerhalb der FINKS-Collection sind 1) *Stereodictyum*, bisher jüngster Vertreter der Dictyospongiide, 2) *Microstaura* und 3) *Endoplegma*.

ad 1) *Stereodictyum orthoplectum* FINKS, 1960, ist von typisch dictyospongiider Spikulati-on mit ausschließlich dünnen Diactinen in parallelen Bündeln, die von Kieselsäure umhüllt sind. Die relativ dicke Körperwand (beim Holotypus ca. 40 µm) ist nur aus solchen Diactinen-Bündeln in horizontalen und vertikalen Zügen aufgebaut. *Stereodictyum* tritt als erster Hexactinellider innerhalb der Schelffazies der Wolfcampian Formation (Glass Mountains) auf. Dieses Erstauftreten und das sich unmittelbar anschließende Massenvorkommen von *Stereodictyum* markiert das Einsetzen des Wolfcampian in West-Texas (FINKS, 1960). Die Dictyospongiidae sind im Gegensatz zu den meisten Hexactinelliden dieser Zeit nicht auf die Beckenfazies beschränkt. In West-Texas tritt *Stereodictyum* zugleich in Bereichen der Plattform, des Slopes und der Beckenfazies auf.

ad 2) *Microstaura doliolum* FINKS, 1960, besitzt kleine (nur ca. 200–500 µm lange), schlanke Hexactine in regelmäßiger kubischer Anordnung, die sehr an ein hexactinoses Dictyonalskelett erinnert. Nur die sekundäre SiO₂-Umhüllung, das rigide kieselige Basalskelett der Hexactinosa, fehlt in *Microstaura*. An der äußeren Oberfläche, des Paratypus 127649b wurden außer pentactinen Dermalia bedornete Oxen und Strongyle beobachtet, die aber möglicherweise nicht zum Schwamm gehören. *Microstaura* ist eine der lyssakinen Schwammgruppen, die aufgrund der Organisation ihrer Prinzipalspicula in regelmäßigen, kubi-

schen Maschen möglicherweise dem Hexactinosa-Adelphotaxon zuzuordnen sind.

ad 3) *Endoplegma calathus* FINKS, 1960, besitzt einen Wurzelschopf und ist durch relativ große (5–10 mm), regelmäßig angeordnete Hexactine und pentactine Dermalia gekennzeichnet. Kleine Oxen kleiden sowohl die äußere Oberfläche als auch das Spongocoel aus.

4.2.2 Brachiospongioidea und „Rossellimorpha“

Zu den „Brachiospongioidea“ des Perms von Texas rechnet FINKS (1960) folgende Gattungen: *Docoderma* FINKS, *Carphites* FINKS, *Acanthocoryna* FINKS, *Stioderma* FINKS, *Stromatidium* GIRTY und „Lyssacine species 3“. Außerdem ist die später beschriebene *Toomeyospongia apacheensis* RIGBY et al., 1982 (ebenfalls aus dem Guadalupian von West-Texas), wahrscheinlich zu den Stiodermatidae zu stellen.

Docodermatidae

Docoderma rigida ist durch sehr große (oft mehrere cm) abgewandelte Dermal-Pentactine mit wurzelähnlichen Auswüchsen und oft mit zusätzlichen Paratangentialstrahlen charakterisiert. Diese Dermalia sind über ihre „wuchernden“ Auswüchse verschmolzen und bilden die rigide Außenschicht des Schwammes. Der Holotypus zeigt ferner kräftige Bündel von bis 10 mm dicken Wurzelspicula, die tief in das Spongocoel hineinragen (ähnlich dem Zentralconus von *Strobilospongia*, Brachiospongiidae, und bei vielen Amphidiscophora, s. o.). Zahlreiche, ca. 0,3–1,5 mm große fusiforme Oxen bilden dichte hypodermale Nadelzüge. Außerdem finden sich häufig „Triaene“, die jedoch alle morphologischen Übergänge zu den „normalen“ hexactinelliden Tauactinen zeigen.

In *Docoderma rigida* und *Docoderma papillosum* FINKS, 1960 finden sich Bündel von ca. 0,5 mm langen Oxen und Strongylen (Abb. 13).

Carphites plectus FINKS, 1960, *Carphites diabolensis* FINKS, 1960 (Taf. II, Figs. 8–9; Taf. V, Fig. 5), zeigen eine ähnliche Sklerenkonstruktion

mit großen Dermal-Pentactinen, die mit wurzelähnlichen Auswüchsen versehen sind, sowie parallel der äußeren Oberfläche prominente Züge von fusiformen Oxen und „Triaenen“.

Beim Holotypus von *Acanthocoryna stauronema* FINKS, 1960, sind außerdem „Toxen“ zu beobachten.

Bei den Docodermatidae finden sich interessanterweise große Mengen von Spicula, die ansonsten nur innerhalb der Demospongiae bekannt sind: Es handelt sich um fusiforme Oxen, Strongyle und „Toxen“ (Abb. 13; Taf. II, Fig. 8–9; Taf. V, Fig. 5). Diese Spicula unterlagern in der Regel die großen, prominenten Dermal-Pentactine und ziehen sich hier in dichten Nadelzügen an parenchymalen Diactinen entlang. Die Regelmäßigkeit ihrer Anordnung sowie das konsequente Auftreten solcher Nadeln bei allen *Docoderma*-Arten schließen eine fremde Herkunft dieser demospongioiden Spicula aus. Ihr Vorkommen bei diesen permischen Hexactinelliden ist ein einmaliges Beispiel für eine Homoplasie zwischen Demospongiae und Hexactinellida.

Stiodermatidae

Die Typusart *Stioderma coscinum* FINKS, 1960, besitzt große, hexactine Dermalia, deren Distal- und teilweise auch Paratangentialstrahlen kugelig angeschwollen sind. Die äußere Oberfläche und das Spongocoel sind mit rigiden Schichten aus glatten, z.T. geblähten Hexactinen ausgekleidet, jedoch ohne die für *Docoderma* charakteristischen Auswüchse. Der Holotypus zu *Stioderma coscinum* zeigt einen kräftigen zentralen Wurzelschopf, der wohl ursprünglich (die Nadeln sind leider abgebrochen) tief in den Spongocoelraum hineinragte (Zentralconus!). Bei den Stiodermatidae sind, im Gegensatz zu den Docodermatidae, anscheinend demospongioiden Spicula vorhanden.

Hexactinellida incertae sedis

Stromatidiidae

Die Typusart *Stromatidium typicale* GIRTY, 1909, hat ein einzigartiges Prinzip zur Bildung eines rigiden Skeletts realisiert. Durch die Bildung

horizontaler Lagen von Pentactinen mit plattenartig verzweigten Paratangentialstrahlen (=Claripentaster MEHL & MOSTLER, 1993), die wiederum mit denen benachbarter Spicula verschmelzen, entstehen rigide Gerüste. Diese Strategie unterscheidet sich markant von jeder anderen Skelettarchitektur, einschließlich jener der Brachiospongioidea, daß eine Zuordnung von *Stromatidium typicale* schwerfällt, zumal nur wenige Skelettfragmente und isolierte Spicula der Art bekannt sind.

„Rossellimorpha“

Lyssakine unsicherer Zuordnung vom Typ „Rossellimorpha“ sind *Polylophidium discus* FINKS, 1960 (vom Autor zu den Teganiidae de LAUBENFELS, 1955 gestellt), sowie sämtliche der von FINKS als „Lyssacine species“ Typ 1 bzw. 2 beschrifteten Hexactinelliden. *Polylophidium* mit seinen vielen Wurzelschöpfen sieht den rezenten Rosselliidae (Hexasterophora) sehr ähnlich, könnte jedoch auch den Pheronematidae (*Pheronema* LEIDY, 1868, Amphidiscophora) angehören. Leider ist es mir trotz intensiver Nachforschung nicht gelungen, irgendwelche Mikrosklieren zu finden, um diese Frage zu klären.

„Pileolitidae“

Die Typusart ist *Pileolites* FINKS, 1960 (Taf. V, Fig. 6; Taf. VI, Figs. 4–5). Dieser nur wenige cm große Schwamm ist flachbödig, ohne Wurzelschopf, mit einem weiten flachen Paragaster, wo (ausführende) Kanäle in kleinen (ca. 200 µm), runden Poren münden. Innerhalb der Kanäle befinden sich große, senkrecht stehende Diactine, die aus den Poren herausragen. Die äußere Oberfläche ist als dichte Diktyonalcortex ausgebildet und mit kleinen (ca. 100 µm) Pusteln von den geschwollenen Destalstrahlen der Dermalhexactine übersät (Taf. VI, Fig. 5). Das Sklerengerüst ist äußerst unregelmäßig und besteht aus mehreren den Oscularraum überspannenden Lagen von Spicula, die keine besondere Orientierung zeigen. Innerhalb jeder dieser Lagen befinden sich bis zu 4 mm lange, horizontale Elemente, die dem Anschein nach aus jeweils zwei subparallelen, über Synapticulae zusammenhängenden Kieselsträngen bestehen. FINKS (1969: 139) hält diese für

Diactine, die über kleine silikatische Brücken (Synapticulae) verschmolzen sind. Nach eigenen Beobachtungen des Typenmaterials von *Pileolites baccatus* besitzt diese Art jedoch keine eindeutigen hexaradiaten Spicula mit rechtwinklig zueinander stehenden Strahlen. Demzufolge finden sich im Skelett auch keine nur annähernd kubischen Maschen. Die einzelnen Elemente, aus denen sich das Gerüst zusammensetzt, sehen weder Hexactinen noch Diactinen ähnlich, dagegen erinnern sie an Tetractone (vgl. Taf. V, Fig. 6; Taf. VI, Fig. 4).

Wahrscheinlich gehört *Pileolites* nicht zu den Hexactinellida, sondern ist ein Vertreter der Demospongiae („Lithistida“). Die der Familie Pileolitidae später noch zugeordneten Arten, bei denen es sich mit Sicherheit um Hexactinellida handelt, z.B. *Hexactinoderma trammeri* PISERA & BODZIOCH, 1991, wären demnach anderen Taxa zuzuordnen.

5. Einige wichtige Gruppen paläozoischer Hexactinellida: ihre Phylogenie und Evolution

Reticulosa REID, 1958

Die Reticulosa sind wahrscheinlich eine sehr früh in der Erdgeschichte auftretende monophyletische Gruppe der Hexasterophora. Von *Griphodictya epiphanes* haben HALL & CLARKE (1989) Oxyhexaster beschrieben. Innerhalb der Amphidiscophora sind keine dünnwandigen Vertreter mit einer retikulären Spikulation, sondern nur relativ dickwandige, sackähnliche Formen bekannt. Rezent bevorzugen die Amphidiscophora sehr große Wassertiefen (oft 1000 m und tiefer), während die Hexasterophora generell in Wassertiefen um 200 m am häufigsten auftreten, aber auch in Tiefen von nur 20–30 m vorkommen. (REID, 1968a; Schulze 1887; MEHL, 1992). Möglicherweise leiten sich die seit dem frühen Ordovizium nachgewiesenen Hexasterophora von einer Gruppe der Reticulosa (nicht jedoch, wie früher angenommen, von den Protospongiidae, s.u.) ab. Das übereinstimmende Konstruktionsprinzip gibt

Anlaß zu der Hypothese, daß die modernen dünnwandigen, durch regelmäßige parallele horizontal-vertikale Sklerenanordnung gekennzeichneten Hexasterophorida, die Hexactinosa (Spätdevon – Rezent) und die Lychniscosa (Bajocium – Rezent), von den paläozoischen Reticulosa abzuleiten sind.

5.1 Die Protospongiidae HINDE, 1887, und die Protospongioidea FINKS, 1960

Die Frage der phylogenetischen Rolle der Protospongiidae wurde mit der phylogenetisch-systematischen Analyse von MEHL (1991) behandelt: Aufgrund des Fehlens des konstitutiven Merkmals, des Hexactins, kommen die Protospongiidae als Stammgruppe der „modernen“ Hexactinellida, z.B. der Hexactinosa, nicht in Frage. Um die systematische Stellung der Protospongiidae innerhalb der frühpaläozoischen Hexactinellida zu klären, wurden in dieser Arbeit eingehende Studien verschiedener Typussammlungen durchgeführt. Außer dem Typusmaterial der Poriferen aus dem Burgess Shale (WALCOTT, 1920) liegen dieser Arbeit insbesondere die Originale zu den Schwämmen des Ordoviziums von Little Métis (Kanada) (DAWSON, 1888, 1889, in DAWSON & HINDE, 1888, 1889; cf. nomenclatural note CLARK, 1982) zugrunde.

Protospongia SALTER, 1864, mit der Typusart *P. fenestrata* SALTER, 1864, ist durch den ausschließlichen Besitz von Stauractinen gekennzeichnet. Diese sind in nur einer Lage im regelmäßig quadratischen Muster, meistens mehrerer Größenordnungen, organisiert (Taf. III, Fig. 3). *Diagoniella* RAUFF, 1894, mit der Typusart *Protospongia coronata* DAWSON, 1889, zeichnet sich durch Stauractine in ebenfalls regelmäßiger, jedoch diagonaler Anordnung aus (Taf. III, Fig. 1). Protospongiidae *sensu stricto* besitzen nur eine einzige Schicht von Stauractinen, die durch ihre regelmäßige horizontal-vertikale Anordnung gekennzeichnet ist. Auffällig ist ferner die generell geringe Körpergröße (nur wenige cm) dieser Schwämme. Möglicherweise waren die stauractinen Nadeln nur die Dermallagen der Protongi-

idae. Die choanosomalen Spicula waren aufgrund der geringen Körpergröße dieser Schwämme als Stützelemente möglicherweise nicht erforderlich und könnten deshalb vielleicht reduziert sein. Analoge Reduktionsbeispiele sind bei vielen sogenannten „Sphinctozoen“, z.B. der kretazischen *Barroisia*, zu finden (vgl. REITNER, 1992). Von MEHL (1991) wurde die Hypothese aufgestellt, daß sich bei gezielten Untersuchungen auch Protospongiide finden ließen, die Hexactine oder zumindest deutliche Abwandlungen derselben aufwiesen. Einige Protospongien der DAWSON-Sammlung besitzen tatsächlich scheinbare „Stauractine“, von deren Achsenkreuzen kleine Erhöhungen, Relikte reduzierter Distalstrahlen, hervortreten. Dies trifft für die Exemplare Nr. 2.316 *Protospongia tetranema*, 2.317 *Protospongia polynema*, und 12525 *Protospongia cyathiformis* zu. Der Holotypus zu letztgenannter Art zeigt außer solchen „Distalknöpfen“ auch manchmal im Achsenkreuz ein kleines rundes Loch, das als Zentralkanal eines proximalen Strahls interpretiert wird. Die Frage nach dem Ursprung des Hexactins bzw. des Stauractins wurde von MEHL (1991) und MEHL et al. (1993) ausführlich diskutiert. Es ist anzunehmen, daß das Triaxon (das reguläre Hexactin) zum Grundmuster der Hexactinellida gehört und somit in der gemeinsamen Stammart aller Hexactinelliden bereits vorhanden war. Wie von MEHL et al. (1993) festgestellt, läßt sich aufgrund des stratigraphischen Auftretens der jeweiligen Spicula nicht eindeutig entscheiden, inwiefern das Hexactin oder aber das Stauractin zuerst entwickelt wurde, da beide Nadeltypen bereits sehr früh und scheinbar gleichzeitig auftreten.

Eine Alternativhypothese, die ebenfalls in Betracht gezogen werden sollte, wäre die Ableitung aller späteren hexactinelliden Schwämme (möglicherweise aller Schwämme überhaupt) von einer planktischen Grundform, die erst zu einem späteren Zeitpunkt sessil geworden wäre (vgl. REITNER, 1992). Dieser Gedanke erscheint attraktiv, zumal die Ozeane des Proterozoikums und frühen Kambriums höchstwahrscheinlich eine flache Oxykline und somit schon in geringen Tiefen anoxische, lebensfeindliche Bedingungen aufwiesen. Eine zumindest teilweise planktische Verbreitungsstra-

ategie und Lebensweise wäre daher von großem Vorteil gewesen. Larven der Hexactinellida (so weit bekannt) besitzen stauractine Larvalspicula. Es wäre denkbar, daß Stauractine-tragende Hexactinellidenlarven zu einem sehr frühen (wahrscheinlich präkambrischen) Zeitpunkt der Erdgeschichte die neue Strategie des Sessilwerdens entwickelten. Ein nur wenige Millimeter großer hexactinellider Jungschwamm könnte theoretisch die Urform von *Protospongia* gewesen sein. Diese Hypothese bleibt allerdings solange eine rein theoretische Möglichkeit, bis planktische Larven oder Larvalspicula in Sedimenten des Jungproterozoikums oder frühesten Kambriums nachgewiesen sind. Die planktischen hexactinelliden Knospen, *Echidnina runnegari* BENGTSON, 1986, aus dem späten Kambrium, falls es sich hierbei wirklich um Poriferen handelt, wären der bisher einzige derartige Hinweis aus der fossilen Überlieferung.

Es steht jedoch außer Zweifel, daß die bekannten Protospongiidae des Kambriums (z.B. *Protospongia hicksi* aus frühkambrischen Schichten; RIGBY, 1987), keine „primitiven“ Hexactinelliden (FINKS, 1970, 1983), sondern vielmehr eine abgeleitete Gruppe darstellen. Die vorliegenden Beobachtungen an den Protospongiiden der DAWSON-Sammlung bestätigen auch für die Protospongiidae die vermutete Ableitung der Stauractine vom Triaxon. Der Holotypus zur Typusart der Gattung *Diagoniella* RAUFF, 1894, *Protospongia coronata* DAWSON, 1889, ist ein kleines Exemplar mit diactinen Prostalia am Oskularrand und zentimeterlangen basalen Wurzelnadeln. In der Wand sind, außer Stauractinen nur einer Größenordnung in diagonalen Anordnung, keine weiteren Spicula erkennbar. Diese einfache Spikulation ist charakteristisch für die Gattung *Diagoniella* (vgl. *Diagoniella robisoni* RIGBY, 1978; Taf. III, Fig.1). Die Protospongiidae im engeren Sinne sind durch einfache Lagen stauractiner Spicula gekennzeichnet. Die aus dem Silur bis Frühdevon beschriebenen Arten *D. tubulare* RIGBY & HARRIS, 1979, und *D. nevadensis* RIGBY & STUART, 1988, gehören dieser Gruppe eindeutig nicht an. Für sie wird hier die Gattung *Hexatractiella* errichtet (s. Anlage). Studien einer neuen Hexactinelliden-Fauna aus

Nevada (MEHL et al., 1993) haben ergeben, daß *Hexatractiella nevadensis* (RIGBY & STUART, 1988) einen komplexeren Wandbau aufweist, mit hexactinen Prinzipalsklaren in mehreren Größenordnungen, die in Längszüge stark abgewandelter Triaxone übergehen (Abb. 6–7; Taf. IV, Fig. 5). Auch der Holotypus zu *Hexatractiella tubulare* (RIGBY & HARRIS, 1979) weist nach eigener Beobachtung diesen Wandbau auf. Es ist nicht einleuchtend, wie sich diese Organisation aus der einlagigen Stauractinenschicht der Gattung *Diagoniella* ergeben könnte. *Testispongia* RIGBY, 1983, aus dem mittelmambriischen Marjum-Kalk, House Range, Utah, ist dagegen ein Beispiel eines protospongiiden Schwammes, der außer Stauractinen auch Hexactine und weitere eindeutig vom Triaxon abgeleitete Spicula besitzt.

Viele altpaläozoische Hexactinelliden fallen in die Gruppe der Hintzespongiidae FINKS, 1983, die sowohl durch protospongiide als auch brachiospongiide Merkmale gekennzeichnet ist. Sie besitzen eine zweilagige Wand, deren Dermallage aus Hexactinen bzw. Stauractinen in regelmäßiger protospongiider Anordnung besteht. Die innere Schicht ist jedoch aus Hexactinen oder davon abgeleiteten Nadeln in irregulärer Anordnung aufgebaut: z.B. *Hintzespongia* RIGBY & GUTSCHICK, 1976; *Cyathophycus* WALCOTT, 1879; ? *Pleodioria* ÖPIK, 1961; die Teganiidae DE LAUBENFELS, 1955. Die Dierespongiidae RIGBY & GUTSCHICK, 1976, mit Wänden aus zwei Lagen jeweils parallel angeordneter Spicula, stellen eine weitere solche morphologische Übergangsgruppe dar (z. B. *Dierespongia* RIGBY & GUTSCHICK, 1976; *Kiwetinkia* WALCOTT, 1920). Diese Taxa haben eine intermediäre Stellung zwischen den durch reguläre Anordnung von Stauractinen gekennzeichneten Protospongiidae und den Brachiospongiidae mit ihren irregulär in der Körperwand verteilten Hexactinen. Aus dem Kambrium und Ordovizium sind mittlerweile viele solcher „Übergangsformen“ bekannt, die sowohl regelmäßig angeordnete Hexactine als auch andere vom Hexactin abgeleitete Spicula (z.B. Stauractine) besaßen. Diese Formen sind als ein weiterer Hinweis dafür zu werten, daß die Protospongiidae *sensu stricto* als eine abgeleitete Gruppe anzusehen sind, deren

Hexactine zu Stauractinen reduziert waren. Für die Protospongiidae sowie für alle Hexactinen-tragenden, Protospongien-ähnlichen Gruppen mit Triaxonen in regelmäßiger, quadratischer Anordnung hat FINKS (1960) das Taxon „Protospongioidea“ aufgestellt. Diese Gruppe ist neben den „Rossellimorpha“ und den „Brachiospongioidea“ FINKS, 1960, eine der großen paraphyletischen Gruppierungen, die sich durch das gesamte Paläozoikum hindurch fortsetzen.

Die nur aus dem Solnhofener Plattenkalk (Tithon, Südwestdeutschland) bekannte retikulose Art *Ammonella quadrata* WALTHER, 1904, zeigt eine protospongiide lyssakine Spikulation (Taf. IV, Figs. 3, 5). Sie war in einem Flachwassermilieu, jedoch unter ruhigen Bedingungen, angepaßt, wie es bei sämtlichen Protospongiiden der Fall zu sein scheint. Bei *Ammonella quadrata* könnte es sich um ein isoliertes Vorkommen eines bis in den Jura hinein überlebenden Vertreters der Protospongiidae, oder aber um eine protospongiode Spezialentwicklung innerhalb der Hexactinosa handeln (KEUPP & MEHL, 1994).

5.2 Die Dictyospongiidae HALL, 1884, Dictyospongioidea HALL & CLARKE, 1898, (nom. transl. FINKS, 1983)

Die klassische Lokalität der paläozoischen retikulaten Hexactinelliden, der Familie Dictyospongiidae HALL, 1884, ist das Devon des US-Bundesstaates New York. Ihre Verbreitung ist über den Zeitraum vom basalen Devon bis Mississippian relativ kontinuierlich. Der Grundplan der von HALL & CLARKE (1898) monographisch vorgestellten Arten und Gattungen der Dictyospongiidae ist durch eine dünne Wandung aus Diactinen in regelmäßigen Längs- und Querreihen (Taf. V, Fig. 2) und häufig auch durch hexactine Dermalia charakterisiert. Die Dictyospongiidae *sensu stricto* traten erstmalig im Ordovizium auf. *Tiddalickia quadrata* RIGBY & WEBBY, 1988, ist durch eine äußere Schicht mit einem ausschließlich aus gebündelten Diactinen bestehenden regulären quadratischen Gitter ausgezeichnet. Die äußeren Wände dieser Schwämme zeigen somit eine dic-

tyospongiide Retikulation, ihre inneren Lagen dagegen bestehen aus kleinen Hexactinen in irregulärer Anordnung. RIGBY & WEBBY (1988) beschrieben in derselben Arbeit auch Hexactinelliden von völlig irregulärer Spikulation (*Wongaspongia*, *Liscombispongia*), deren Skleren zum Teil um runde Wandlöcher herum angeordnet sind, zugleich aber die Neigung zeigen, aus Diactinen bestehende, gebündelte Nadelzüge (Spicule Tracts) auszubilden. Die Autoren halten es für nicht ausgeschlossen, daß sich die regulären Diactinenzüge bei *Tiddalickia* von solchen Formen ableiten könnten. Es wird ansonsten meistens angenommen, daß die dictyospongiide Spicula-Organisation phylogenetisch von dem ebenfalls regelmäßigen Grundmuster der Protospongiidae abgeleitet sei (FINKS, 1970, 1983; u.a.).

Die Dictyospongiidae *sensu* HALL & CLARKE sind wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe. Bei den „Dictyospongioidea“ dagegen handelt es sich bestenfalls um eine paraphyletische Gruppierung. Die Beobachtungen an paläozoischen Hexactinelliden dieser Studie haben gezeigt, daß viele hexactinellide Gruppen die potentielle Fähigkeit besitzen, voneinander unabhängig parallele horizontal-vertikale Diactinenbündel (Spicule Tracts) zu bilden (z.B. *Sanshadictya microreticulata*, Tommot, und *Hexatractiella nevadensis*, basales Devon). Dabei leiten sich die gebündelten Nadelzüge manchmal von Dermalskleren, manchmal aber auch von den Parenchymalia ab. Zuweilen sind alle Spicula der Wand von dieser retikulaten Ausbildung betroffen (z.B. bei *Retifungus rudens* RIETCHEL, Devon, oder *Stereodictyum orthoplechtum* FINKS, Perm). Die Protospongioidea im weiteren Sinne besaßen die nötigen Eigenschaften, einen dictyospongioiden Bauplan zu entwickeln: Sie waren relativ dünnwandig, mit Stauractinen und Hexactinen in regelmäßiger vertikaler und horizontaler Anordnung. *Cyathophycus* WALCOTT, 1879, beispielweise stellt eine morphologische Übergangsform zwischen dem protospongioiden und dem dictyospongioiden Grundmuster dar. Es kann angenommen werden, daß die dictyospongiode Organisation aus der Formenfülle der Protospongioidea (nicht aber aus den Protospongiidae *sensu stricto*)

Hexasterophora | Amphidiscophora | "Rossellimorpha"

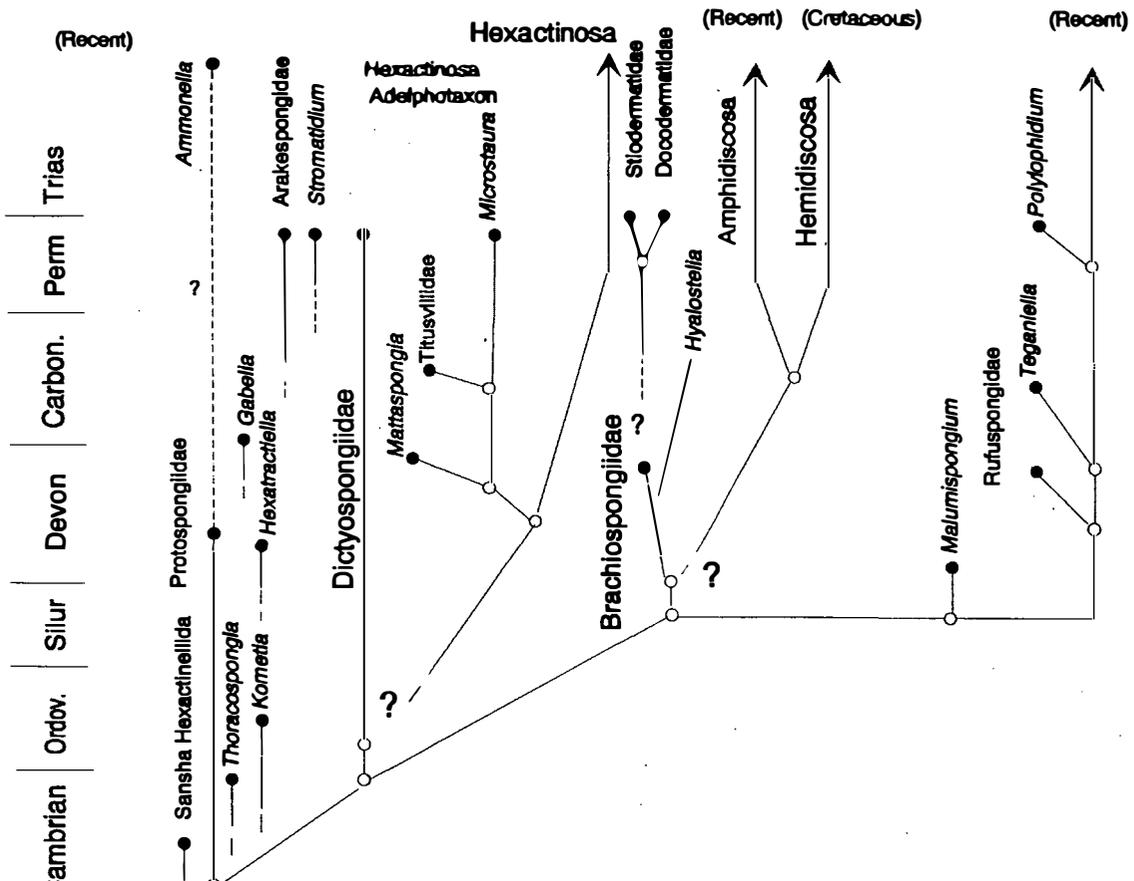


Abb. 14: Verwandtschaftsdiagramm der Hexactinelliden im Paläozoikum. Erläuterungen im Text.

entstanden ist, und zwar in mehrfach unabhängig erfolgter Parallelevolution. Für die verschiedenen Gruppen paläozoischer Hexactinelliden mit einer retikulaten Spicula-Organisation, unabhängig davon, ob nur Hexactine, Stauractine und/oder Diactine vorliegen, hat REID (1958) die Ordnung Reticulosa aufgestellt. Demnach gehören dieser Gruppe sowohl die Protospongioidea als auch die Dictyospongiidae an. REID schließt in die Reticulosa auch die karbonischen Titusvilliidae CASTER, 1939, mit ein, bei denen er von einer möglicherweise „modernen“ Organisation ausgeht. Infolge REID (1958) haben sich die Reticulosa seit dem frühen Kambrium als isolierte Gruppe der Hexasterophora entwickelt und sind im späten Perm ausgestorben, ohne nähere Beziehungen zu den „modernen“ Hexactinellida. Nach den hier aufgezeigten evolutiven Trends scheint aber seit (späte-

stens) dem Mittelkambrium eine Großgruppe der Hexactinellida existiert zu haben, deren Spicula nach dem Prinzip der Reticulosa in regelmäßig rektangulären, parallelen Nadelzügen angelegt waren. Diese Spicula sind grundsätzlich Triaxone, sie können aber vielerlei Abwandlungen erfahren haben, die stets aus einer Reduktion von Strahlen hervorgingen. Am häufigsten waren im Paläozoikum Nadelskelette aus Stauractinen und/oder Diactinen, meistens mit einem untergeordneten Anteil an Hexactinen. Dabei scheint die Möglichkeit, dictyospongioide Skelette mit Spicule Tracts zu entwickeln, eine kryptotypische (potentielle) Eigenschaft der Reticulosa zu sein, die immer wieder unabhängig verwirklicht wurde. Das dictyospongioide Skelett mit seinen oft gewundenen Nadelzügen aus langen Diactinen verleiht nach dem Prinzip der Glasfasertechnik dem Schwamm

Hexasterophora

Amphidiscophora

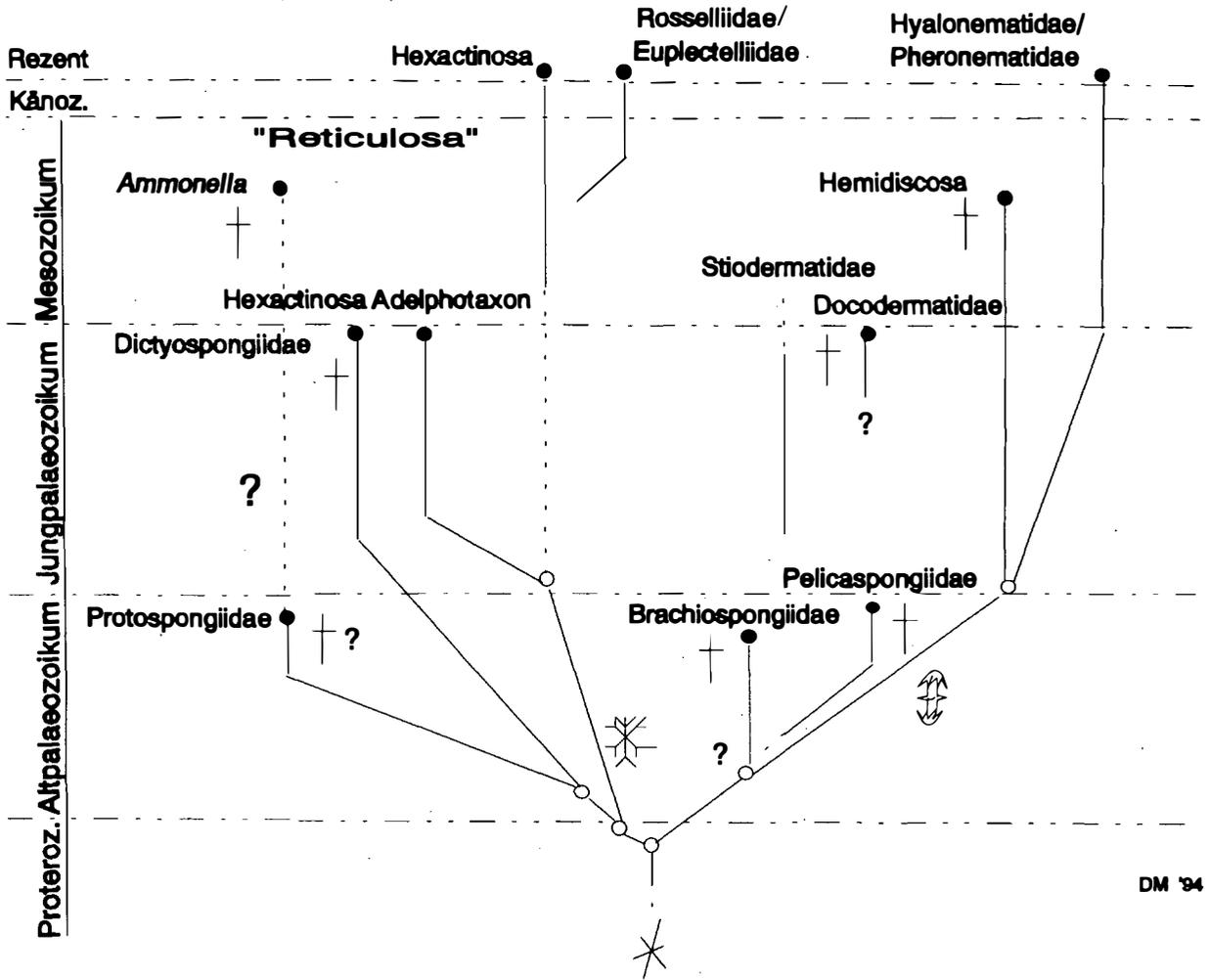


Abb. 15: Zusammenfassung der Evolution der Hexactinellida vom Jungproterozoikum bis heute; Erläuterungen im Text.

eine große Stabilität und Elastizität zugleich (vgl. Abb. 11). Es ist eine ideale Anpassung an höher-energetische hydrodynamische Bedingungen. Das Glasfaser-Prinzip ist auch von der rezenten *Hyalonema* verwirklicht, deren Stiel aus, manchmal meterlangen, gewundenen Spicula ein Leben unter Bedingungen starker Strömungen ermöglicht. Fossile Beispiele für diese Strategie sind *Hyalosinica archaica* (Tommot, Abb.1), *Retifungus rudens* (Frühdevon) (Abb. 11). Das Glasfaser-Prinzip ist übrigens in ähnlicher Weise auch innerhalb der Demospongiae verwirklicht, beispielsweise bei der Art *Heliospongia excavata* GIRTY, 1908, aus den Guadalupian Mts., deren Spicule Tracts allerdings aus dichten Bündeln kleiner (ca.

0,5 mm langer) Oxen bestehen. Nach Angaben der Literatur traten dictyospongioide Hexactinelliden häufig unter relativ flachmarinen, höher-energetischen Bedingungen auf, wo ansonsten keine Hexactinelliden leben. Die von HALL & CLARKE beschriebenen Dictyospongiidae (Devon – Mississippian, New York) stammen aus flachmarinen, überwiegend deltaisichen Sandsteinen (nach Vergleich der Lokalitäten mit Angaben von RICKARD & FISCHER, 1975). Auch aus intertidalen bzw. deltaisichen Sedimenten des Mississippiums wurden viele dictyospongioide Arten und Gattungen beschrieben (RIGBY & KEYES, 1990; RIGBY & AUSICH, 1981). *Stereodictyum* tritt zusammen mit *Stioderma* als einzige Vertreter der Hexactinellida

innerhalb der ansonsten nur von Demospongiae und Calcareia besiedelten Schelf- und Patch-Reef-Fazies im späten Perm von Texas auf (FINKS, 1960; vgl. auch MEHL & MOSTLER, 1993). Viele dictyospongioide Formen waren demnach speziell an die flacheren Gebiete des Littorals und Sublittorals angepaßt.

6. Die frühen Hexactinosa

Aus dem Devon sind die frühesten Vertreter einer seit dem Mesozoikum weltweit verbreiteten Gruppe der Hexasterophora, die Hexactinosa SCHRAMMEN, 1912, bekannt. Diese Schwämme zeichnen sich durch Diktyonalskelette aus, wobei ihre stets hexactinen Spicula von einer sekundären kieseligen Hülle (ein kieseliges Basalskelett) umgeben und so zu einem rigiden Skelett mit regelmäßigen kubischen Maschen verschmolzen sind. Diese diktyonalen Hexactinellida traten erstmalig etwa gleichzeitig (Frasné) an mehreren Lokalitäten auf: Heiliges-Kreuz-Gebirge, Polen (RIGBY et al., 1981); Riffe der Ardennen (von TERMIER, 1981, als „Lyssakida“, *Pseudopemmatites fourmarieri* FRAIPONT, 1911, beschrieben; die Fotos in TERMIER et al., 1981: Pl. 2, zeigen jedoch eindeutig diktyonale Gitter); am Dach des ertrunkenen Atollriffs von Elbingerode, Harz (s. u.); Canning Basin, Westaustralien (*Pillaraspongia ellimberia* RIGBY, 1986). Umfassendes, zwischen 1976 und 1980 im Heiligen-Kreuz-Gebirge aufgesammeltes Material, bisher nur vorläufig durch RIGBY et al. (1981) publiziert, befindet sich derzeit in Bearbeitung (RIGBY, Provo, Utah). Diese Hexactinosa-Fauna ist nach eigener Anschauung von ausgezeichnet (kieseliger) Erhaltung und weist eine erstaunlich große Diversität auf. Die schwammführenden Bänke des Heiligen-Kreuz-Gebirges sind derzeit leider nicht aufgeschlossen, aber ein früher aufgesammeltes, gut erhaltenes Exemplar stand der Autorin für REM-Untersuchungen zur Verfügung (Taf. V, Fig. 1). Diese Spongien zeigen eindeutig rigide, dreidimensionale Diktyonalskelette aus verschmolzenen Hexactinen. Unter ihnen befinden sich viele Exemplare, die „craticularide“ (REID, 1958–1964) und tretodictyide Kanal-

systeme („*Schizorhysis*“ cf. IJIMA, 1927) mit Epi- und Aporphysis zeigen (Poren der äußeren Oberfläche und der Oscularwand). Die Hexactine der Diktyonalskelette haben zum Teil verdickte Kreuzungsknoten, zeigen jedoch erwartungsgemäß keine Lychniske. Es sind durchaus „moderne“ Organisationstypen, wie wir sie auch im Mesozoikum und Rezent finden. PISERA & BODZIOCH (1991) haben vorgeschlagen, daß die Diktyonalskelette der devonischen Hexactinellida und die der mesozoisch-rezenten Hexactinosa konvergent entstanden seien. Trotz des Problems des noch fehlenden Nachweises der Hexactinosa aus dem Jungpaläozoikum möchte ich mich aufgrund eigener Beobachtungen dieser Hypothese einer Homoplasie nicht anschließen. Die diktyonalen Hexactinelliden des Heiligen-Kreuz-Gebirges sind keine „einfachen“ regulären, netzartigen Formen (PISERA & BODZIOCH, 1991), sondern sie zeigen in ihrer Skelettarchitektur die ganze Bandbreite der mesozoischen Hexactinosa. Aus meiner Sicht ist der fehlende Nachweis der Hexactinosa aus dem Jungpaläozoikum eine Dokumentationslücke. Die Hexactinellida dieser Zeit sind hauptsächlich aus der vor allem durch lyssakine Formen gekennzeichneten Beckenfazies bekannt (vgl. MEHL & MOSTLER, 1993). Eine weitere interessante Spongiolith-Fazies des Frasnés befindet sich im Hangenden des Atollstadiums (Givet) im Elbingeröder Komplex, Harz. Die generelle sedimentäre Entwicklung von Riffen über Stromatolithe, laminierte Zebrakalke und Stromatactis-Kalke zu „dunklen Schlammkalken“ wird von WELLER (1989a; 1991; u.a.) als transgressive Abfolge interpretiert. Die laminierten Mikrobialithe (sogenannte „Mud Mounds“ cf. WELLER, 1989a, 1989b; u.a.) enthalten die möglicherweise bisher ältesten Reste von Diktyonalgerüsten hexactinoser Schwämme. Durch WELLER (Greifswald) wurden mir freundlicherweise Handstücke und Dünnschliffe zur Verfügung gestellt. Im Dünnschliff lassen sich gelegentlich Relikte diktyonaler Skelette als kubische Maschen erkennen (Taf. V, Fig. 3). Außer diesen Diktyonalgerüsten finden sich isolierte Stauractine und andere Triaxone, die jedoch möglicherweise von lyssakinen Hexactinelliden stammen. Die Gerüste liegen in sehr

schlechter, kalzitischer Erhaltung vor, und wahrscheinlich ist ein großer Teil der ursprünglich vorhandenen Schwammenskelette bereits weggelöst. Die Abfolge zeigt charakteristische Mikrobialith-Strukturen (vgl. REITNER, 1993): Die Poriferen sind häufig von laminierten Krusten umgeben. Das Sediment besteht aus laminierten hellen Kalken, in die auch rote Lagen eingeschaltet sind, welche auf die Aktivität von Fe-Bakterien hindeuten. Außerdem sieht man im Dünnschliff häufige „Stylolithen“, die auf intensive frühdiagenetische Lösung durch die Elektronenwanderung bei unterschiedlichen Redox-Potentialen an der Basis mikrobieller Filme hindeuten. Der Elbingeröder Mikrobialith liefert ein klassisches Beispiel für die konservative, im Laufe der Erdgeschichte bis heute immer wieder zu beobachtende, enge Vergesellschaftung mikrobieller Krusten mit Schwämmen (REITNER, 1993).

Das plötzliche Auftreten der Hexactinosa an vielen Lokalitäten im Frasné und ihr fehlender Nachweis zwischen dem späten Devon und der Mitteltrias gibt Rätsel auf. Zumindest eine hexactinose Art, *Pillaraspongia ellimberia* aus dem Canning Basin, ist außerdem, wenn auch selten, im Windjana-Kalk, Famenne-Alter, gefunden worden (RIGBY, 1986). Häufig sind die paläozoischen Hexactinosa im Zusammenhang mit einer Riffentwicklung zu finden (z.B. Ardennen, Elbingerode, Canning Basin), und ihre bevorzugten Lebensräume scheinen in zwar ruhigen Environments, jedoch nicht allzu großen Wassertiefen gewesen zu sein. Möglicherweise haben die Hexactinosa während des Karbons und des Perms in kryptischen Nischen gelebt, ähnlich der heute noch überdauernden Gemeinschaften coralliner Schwämme aus der Kreidezeit (vgl. REITNER, 1992).

6.1 *Brachiospongia* MARSH, 1867, die *Brachiospongiidae* BEECHER, 1889, und die „*Brachiospongioidea*“ FINKS, 1960

Die Gattung *Brachiospongia* MARSH, 1867, ist im wesentlichen durch ihre auffälligen äußeren Merkmale begründet: tassen- oder vasenförmig,

mit 8 bis 12 randlichen, armähnlichen Vorstülpungen, die nach unten abgebogen sind und bis zur Basis des Schwammkörpers herunterragen (Taf. VI, Fig 1). Der große Oskularraum setzt sich in diese „Arme“ hinein fort, die dadurch hohl, jedoch an ihren Distalenden geschlossen sind. BEECHER (1889) hat die Diagnose erweitert, um insbesondere die Spikulation der Typusart *Brachiospongia digitata* OWEN, 1858, zu erfassen: Die Außenseite der ca. 1–2 cm dicken Körperwand ist von einem sehr feinen Netz aus Stauractinen in quadratischen Maschen überzogen. Die Hypodermalia sind bis mehrere mm große Hexactine mit kugelig geschwollenen Distal- und Paratangentialstrahlen sowie sehr langen, weit in die Körperwand hineinragenden Proximalstrahlen. Die darunter liegenden Parenchymalia sind Hexactine in verschiedenen Größen und unregelmäßiger Verteilung. Außerdem hat BEECHER (1889) an der Außenseite gut erhaltener Exemplare kleine Erhöhungen (Mammellonen) beobachtet. Regelmäßig auftretende stabähnliche Diactine, die in unmittelbarer Fortsetzung der Dermalia im Sediment steckten, wurden von BEECHER (1889) als möglicherweise zum Schwamm gehörige Prostalia interpretiert (jedoch hat er diese in seiner zeichnerischen Rekonstruktion von *Brachiospongia* weggelassen). Dermale Poren wurden nicht beobachtet, aber zum Oskulum hin mündende unregelmäßige, runde bis ovale Öffnungen sind vorhanden.

Als weitere Gattung der Brachiospongiidae wurde *Strobilospongia* (Typusart *S. tuberosa* BEECHER, 1889) beschrieben, deren Spikulation der Autor als sehr ähnlich der bei *Brachiospongia* beobachteten bezeichnete. Reste sowohl des für *Brachiospongia* typischen feinen dermalen Stauractinen-Netzes, als auch der groben, geschwollenen Hypodermalia, will BEECHER (1889) bei *Strobilospongia* erkannt haben. Er stellte die beiden Gattungen deshalb in seine Familie Brachiospongiidae. *Strobilospongia* ist jedoch durch eine weitere Eigenschaft ausgezeichnet, die bei *Brachiospongia* nicht beobachtet wird: den Besitz eines 1–2 cm dicken, möglicherweise leicht gewundenen (dies läßt sich anhand der abgebildeten Stücke nicht entscheiden) Wurzelschopfes,

der weit in das Osculum des tulpenförmigen Schwammkörpers hineinragt und dort, auf etwa halber Höhe „verankert“, einen Zentralkonus bildet. Dieses Merkmal ist ansonsten nur von Vertretern der Amphidiscophora bekannt, z.B. den Gattungen *Semperella* GRAY, 1868, und *Hyalonema* GRAY, 1832 (Kreide – Rezent), wobei letztere auch ihrer Körperform nach mit *Strobilospongia* große Ähnlichkeit zeigt, (vgl. z.B. *Hyalonema depressa* SCHULZE, 1887: Pl. 35, Figs. 1, 2). Das von BEECHER (1889) sowohl von *Brachiospongia* als auch *Strobilospongia* beschriebene, die äußere Oberfläche überziehende quadratisch-maschige Netz aus sehr feinen Dermalia ist auch von vielen rezenten Amphidiscophora bekannt: *Hyalonema* GRAY, *Poliopogon* THOMSON, *Semperella* GRAY. Teilweise handelt es sich hierbei um pentactine und nicht um stauractine Dermalia, was bei Fossilien in kalkiger Erhaltung jedoch kaum unterscheidbar wäre. Wir finden innerhalb der Amphidiscophora keine dünnwandigen, retikulaten Formen, sondern immer nur Schwämme von dickwandigem, sackförmigem Habitus (der allerdings auch bei den Hexasterophora der Gruppe Rosselliidae vorkommt). BEECHER (1889) nimmt für die Brachiospongiiden-führenden Schichten an, daß es sich um Tiefwassersedimente handelt. Rezentbeobachtungen zufolge bevorzugen die Amphidiscophora unter den Hexactinelliden die größten Wassertiefen (häufig 1000 m und mehr, REITNER, pers. Mitt.), während die Hexasterophora gelegentlich auch in relativ flachem Wasser anzutreffen sind (MEHL, 1992). Aus diesen Gründen schlage ich vor (mit Vorbehalt, aufgrund des bisher fehlenden Nachweises von Amphidiskern), die Brachiospongiidae zunächst den Amphidiscophora zuzuordnen.

Das Taxon „Brachiospongioidea“ umfaßt nach der Diagnose von FINKS (1960: 115): „vasenförmige Spongien mit großen runden Wandlöchern; spezialisierte Dermalischiicht aus großen Spicula, normalerweise Pentactine, mit charakteristischen Auswüchsen der distalen Oberflächen, in einigen Arten mit extra paratangentialen Strahlen; ein supradermales, quadratisches Netzwerk aus kleinen Pentactinen oder Stauractinen ist oft vorhanden; innere Spicula ohne einheitliche Orientierung.“

Diese Diagnose entspricht weitestgehend den Angaben BEECHERS (1889, siehe oben) über die Spikulation der Brachiospongiidae. Die eingesetzten Merkmale gehören sehr wahrscheinlich auch zum Grundmuster der Amphidiscophora. Ihr Auftreten innerhalb dieser Gruppe ist daher als plesiomorph zu werten. Bei den „Brachiospongioidea“ dürfte es sich demnach um eine paraphyletische Gruppierung innerhalb der Amphidiscophora handeln. Da verdickte Dermalispicula zudem ein äußerst konvergenzanfälliges Merkmal ist, das innerhalb der Hexactinellida mehrfach entstanden ist, könnten die „Brachiospongioidea“ vielleicht sogar ein polyphyletisches Taxon sein. Nach eigenem Studium des Typusmaterials zu den von FINKS (1960) publizierten permischen Kieselschwämmen aus Texas stimmt die Autorin der Klassifikation vieler seiner Taxa, z.B. der Docodermatidae und Stiodermatidae, als „Brachiospongioidea“ (als Morphotyp) zu. Ob es sich bei diesen Gruppen auch um Amphidiscophora handelt ist unsicher, jedenfalls ließen sich trotz intensiver Suche keine Amphidiskern entdecken, was jedoch angesichts des geringen Erhaltungspotentials hexactinellider Mikrosklern *in situ* nicht verwunderlich ist. In jüngerer Zeit wurden allerdings viele Taxa allein aufgrund der Körperform und ihrer irregulären Spikulation den „Brachiospongioidea“ zugeordnet, obwohl bei ihnen eine charakteristische Außenschicht aus großen, abgewandelten Dermalispicula nicht beobachtet wurde. So ist beispielsweise die systematische Stellung der aus dem Karbon bekannten Gattung *Hyalostelia* ZITTEL, 1879, nicht befriedigend geklärt. Die Typusart *Acanthaspongia smithii* YOUNG & YOUNG, 1877, ist hauptsächlich aufgrund isolierter, aus langen Ankerspicula aufgebauter Wurzelschöpfe bekannt. Über den Charakter der Dermalia und Parenchymalia von *Hyalostelia* herrscht Unklarheit (in YOUNG & YOUNG, 1877: pl. 14, sind auch Polyactine abgebildet, die jedoch wahrscheinlich nicht zur selben Art gehören; vgl. HINDE, 1887–1912). Vor allem aufgrund der auffälligen Ähnlichkeit dieser Wurzelspicula mit denen der rezenten Gattung *Hyalonema* wird *Acanthaspongia* von CARTER (1877) als ein naher Verwandter dieses amphidiscophoriden Taxons angesehen.

Die Revision der Typen unter Einbeziehung neuen Materials brachte REID (1968b) zu der Ansicht, daß *Hyalostelia* zwar vergrößerte Hypodermalia besitzt, daß aber kein autodermales Netz, wie für die Brachiospongiidae charakteristisch, existiert (was jedoch auch eine Frage mangelhafter Erhaltung sein könnte). REID (1968b) stellte *Hyalostelia* zu den Brachiospongioidea und zwar in unmittelbare Nähe der spätpermischen *Stioderma* FINKS, 1960, eine Auffassung, der sich die Autorin nach eigenen Beobachtungen an *Stioderma coscinum* FINKS, 1960, und *Hyalostelia* div. sp. (Natural History Museum, London) anschließen möchte.

7. Phylogenie und Evolutionsökologie der Hexactinellida im Paläozoikum: Ergebnisse und Diskussion

Die seit dem Jungproterozoikum bekannten Hexactinellida sind die älteste mit Sicherheit nachgewiesene, heute noch lebende Metazoen-gruppe. Bereits im Tommotian treten die Hexactinellida, deren Entstehung weiter im Präkambrium zurückliegen dürfte, in großer Formenfülle auf. Die Hexactinellida sind nicht nur eine sehr alte, sondern auch eine ultra-konservative Gruppe. Alle Großgruppen, außer den *Lychniscosa*, sind schon aus dem frühen Paläozoikum nachgewiesen. Dennoch lassen sich die paläozoischen Hexactinelliden, von wenigen Ausnahmen abgesehen, in die Rezensystematik nur mit großer Unsicherheit einhängen. Dies liegt zum einen an der mangelhaften Erhaltung dieser fossilen Spongien, deren Mikroskieren, wichtigstes Merkmal für die systematische Klassifikation, nur ausnahmsweise *in situ* gefunden werden. Zum anderen unterscheidet sich die Skelettarchitektur der meisten paläozoischen Hexactinelliden derart von jener der mesozoischen und rezenten Gruppen, daß gesicherte systematische Vergleiche in der Regel kaum möglich sind. Der Sachverhalt erscheint zunächst widersprüchlich: Obwohl die Hexactinellida eine sehr konservative Gruppe sind, lassen sich ihre paläozoischen Vertreter mit denen des Mesozoi-

kums bis Rezent nur schwer vergleichen. Dies erklärt sich aber durch die Tatsache, daß viele Gruppen der Hexactinellida (beispielsweise die Hexactinosa) über lange Zeiträume während des Jungpaläozoikums anscheinend in kryptischen bzw. fossil nicht überlieferten Habitaten, z.B. der abys-salen Zone, siedelten. Anders angepaßte Formen (z.B. die Dictyospongiidae) konnten sich währenddessen in flacheren Schelfgebieten einnischen, wo ihr Erhaltungspotential höher war. Dadurch erklärt sich auch das durch die Erdgeschichte hindurch scheinbar sporadische Auftreten der Hexactinellida. Perioden des fast völligen Fehlens körperlich erhaltener Hexactinelliden wechseln sich mit Phasen anscheinend unvermittelter radiativer Verbreitung ab. Die Berücksichtigung isolierter Spicula aus Sedimenten, insbesondere nicht-turbiditischer Beckenablagerungen, wie es in dieser Arbeit versucht wurde, zeigt jedoch, daß dieser erste Eindruck nicht haltbar ist. Im Gegensatz zum sporadischen „Massenauf-treten“ scheint die Evolution der Hexactinelliden innerhalb der bereits im frühen Paläozoikum auftretenden Adel-photaxa: Hexasterophora und Amphidiscophora (Abb. 14, 15) sehr kontinuierlich abgelaufen zu sein.

Die paläozoische Großgruppe der Reticulosa gehört wahrscheinlich in die phyletische Linie der seit dem Frühordovizium nachgewiesenen Hexasterophora. Zu den Reticulosa sind außer den **Dictyospongiidae** *sensu* HALL & CLARKE wahrscheinlich auch die seit dem Devon (Frasné) bekannten **Hexactinosa** zu stellen. Morphologische „Übergangsformen“ wie *Mattaspongia*, *Hintzespongia*, *Cyathophyscus*, *Dierespongia*, u.a. deuten auf phylogenetische Beziehungen zwischen den Reticulosa und den Hexactinosa hin. Die kambri-schen Protospongiidae *sensu stricto* sind ein früher, noch im Altpaläozoikum erloschener Seitenzweig der Reticulosa. Die Vertreter dieser Gruppe waren durch extrem dünnwandige Körper mit ausschließlich stauractinen Spicula in regelmäßiger quadratischer Anordnung gekennzeichnet. Als Paradigma für das Grundmuster der Reticulosa müssen jedoch eher die Gattungen *Mattaspongia* (Devon) oder *Microstaura* (Perm) mit

ihren nicht verschmolzenen Hexactinen in regelmäßiger kubischer Anordnung gelten. Überraschenderweise ist jetzt eine lyssakin-retikuläre hexactinellide Art aus dem Mesozoikum bekannt geworden. *Ammonella quadrata* WALTHER, 1904, aus dem Solnhofener Plattenkalk (Tithon, Südwestdeutschland) bekannt, wurde ursprünglich als diktyonale Form der Euretidae beschrieben. Neuerliche Untersuchungen haben jedoch ergeben, daß es sich hierbei um einen Lyssakinen mit großer Affinität zu den Protospongiidae handelt (KEUPP & MEHL, 1994). Es ist demnach denkbar, daß diese altpaläozoische Gruppe, die an nicht-turbulente Flachwasserbiotope adaptiert war, die Perm-/Trias-Grenze überlebten. Aus dem Grundmuster der Hexactinosa-Schwestergruppe (*Mattaspongia*-Spikulation) konnten sich durch Strahlenreduktion innerhalb bestimmter Körperlagen (dermal bzw. parenchymal) immer wieder Gruppen mit einer retikulären Spikulation, ähnlich den Dictyospongiidae, entwickeln. Die dictyospongioiden Retikulation scheint eine spezielle Anpassung an höherenergetische Bedingungen in geringeren Wassertiefen zu sein. Die dictyospongioiden Skelettarchitektur mit ihren parallelen, horizontal-vertikal verlaufenden, gewundenen Spicula-Zügen (Züge von Diactinen) funktioniert nach dem Glasfaser-Prinzip: Sie besitzt die bei größerer Wasserenergie wechselnden Strömungsrichtungen usw. erforderlichen Eigenschaften von Stabilität bei gleichzeitiger Elastizität. Dictyospongioiden Hexactinelliden sind sogar in intertidalen Sandsteinen des Mississippium gefunden worden (RIGBY & KEYES, 1990).

Die Schwestergruppe der Hexasterophora, die **Amphidiscophora**, sind erst aus dem späten Silur eindeutig nachgewiesen, wir können aber nach dem Prinzip des *terminus post quem non* von der gleichzeitigen Existenz der beiden Adelphotaxa ausgehen. Demnach müssen wir mit dem Vorhandensein der Amphidiscophora seit spätestens dem frühen Ordovizium rechnen. Es ist jedoch möglich, daß Vertreter dieser Gruppe das Merkmal Amphidiskiten erst zu einem späteren Zeitpunkt entwickelten, und daß deshalb dieser Spiculatyp trotz intensiver Nachforschungen an ordovizi-

schen Sedimenten nicht gefunden wurden. Die ebenfalls ab dem Ordovizium auftretende paläozoische Gruppe der Brachiospongiidae gehört möglicherweise in das Taxon Amphidiscophora. Zumindest die innerhalb der Brachiospongiidae *Brachiospongia* wahrscheinlich nächststehende Gattung *Strobilospongia* zeigt große Ähnlichkeit mit fossilen (z.B. *Itararella*, *Microhemidiscia*) sowie mesozoisch-rezenten (z.B. *Hyalonema*, *Semperella*) Amphidiscophora. Obwohl bei den Brachiospongiidae noch keine Amphidiskiten *in situ* nachgewiesen sind (in der fossilen Überlieferung überhaupt eine große Seltenheit), geben die allgemeine Morphologie und die Skelettarchitektur sowie die Palökologie Hinweise auf eine amphidiscophoride Affinität dieser Gruppe. Bei den spätpermischen „Brachiospongioiden“, z.B. den Docodermatidae und Stiodermatidae, handelt es sich um Dermalsklere und dem auf die Beckenfazies beschränkten Auftreten nach zu urteilen wahrscheinlich auch um Amphidiscophora. Das feine retikuläre Netz über große Hypodermalia ist jedoch ein plesiomorphes, bereits im Ordovizium bei *Strobilospongia* auftretendes Merkmal dieser Gruppe. Deshalb sind die „Brachiospongioiden“ als eine paraphyletische Gruppierung innerhalb der Amphidiscophora anzusehen. Da die dictyospongioiden Spikulation allem Anschein nach aus dem reticulösen Grundmuster mehrfach konvergent entstanden ist, sind die „Dictyospongioiden“ eine polyphyletische Gruppierung innerhalb der Hexasterophora.

Ein seit dem frühen Kambrium bis heute durchgehender, nicht weiter auflösbarer „Grundstock“ konservativer Hexactinelliden wird hier als „Rossellimorpha“ bezeichnet. Es handelt sich hierbei um eine rein morphologische Bezeichnung für eine bestenfalls paraphyletische, eventuell sogar polyphyletische Gruppierung, die im ausschließlich beschreibend-morphologischen, nicht aber im taxonomischen Sinne verwendet wird. Die „Rossellimorpha“ sind lyssakine, relativ dickwandige, sackförmige Hexactinelliden, deren Spicula, überwiegend zu Diactinen reduziert, tangential um Poren der Wand angeordnet sind (vgl. Abb. 9). Paläozoische Beispiele dieses nach der rezenten *Rossella* CARTER, 1872, benannten Mor-

photyps sind: *Stephanospongia* RIGBY, 1986a (Mittelkambrium); *Wongaspongia* RIGBY & WEBBY, 1988 (Ordovizium); *Malumispongia* RIGBY, 1967 (Silur); *Rufuspongia* RIGBY & MEHL, in Druck (Devon); *Pileospongia* RIGBY et al., 1979 (Karbon); *Polylophidium* FINKS, 1960 (Perm). „Rossellimorpha“ sind generell Schwämme der Beckenfazies, doch finden sich hier auch Formen, die in flacheren, jedoch immer sehr ruhigen Environments (unterhalb der Sturmwellenbasis) siedelten.

Seit dem Kambrium sind die Hexactinellida stets in Ruhigwasser-Paläoenvironments, häufig solchen der Slope- und Beckenfazies, zu finden. Im Laufe der Erdgeschichte gab es jedoch immer wieder Zeiten, in denen spezialisierte Teilgruppen zusätzlich verstärkt die flacheren Schelfgebiete besiedelten. Solche Phasen der Erschließung neuer ökologischer Zonen gehen mit einer phylogenetischen Radiation, mit Neu-Einnichungen und der daran geknüpften vielseitigen Entwicklung bestimmter Merkmalkomplexe einher. Aus dem genetischen Potential eines Grundplans ist es in paralleler Evolution wiederholt zu ähnlichen Entwicklungen (Homoplasien) gekommen. Ein Beispiel dafür ist die Tendenz innerhalb der Reticulosa, unter relativen Flachwasserbedingungen immer wieder dictyospongioide Spiculazüge hervorzubringen. Die Hauptphase einer solchen verstärkten paläozoischen Schelfbesiedelung, die für bestimmte Hexactinelliden-Gruppen die Chance der fossilen Überlieferung in einzelnen „Erhaltungsfenstern“ ermöglicht, stellt weltweit die Periode vom basalen Oberdevon (Frasné) bis Ende des Mississippians dar. Phasen, in denen die Hexactinelliden weitgehend für die Paläontologie „unsichtbar“ blieben, reichen vom Oberkambrium bis ins Mitteldevon und vom Oberkarbon bis in die Mitteltrias. Wenn es gelingt, ihre Ökozoonierung während dieser Zeiten, insbesondere des Ordoviziums, zu erfassen, scheinen die Poriferen jedoch sehr gute palökologische Anzeiger zu sein (vgl. die Spicula-Verteilung aus dem Frühordovizium der San Juan Formation, bzw. der aus dem Geschiebe von Sylt).

Zeiten einer intensiven radiativen Evolution innerhalb der Hexactinellida korrespondieren mit

ihrer vorübergehenden Platznahme in Flachscheff-arealen mit guter Wasserzirkulation: Dies war anscheinend im Mittelkambrium der Fall, im basalen Oberdevon (Frasné) und im basale Oberperm (Guadalupian). Es handelt sich hierbei um „Experimentierfelder“, innerhalb derer verstärkt neue Strategien verwirklicht wurden, von denen sich allerdings nur die wenigsten auf längere Sicht durchsetzen konnten. Die fossil überlieferten Hexactinellida des Mittelkambriums stammen hauptsächlich aus distalen Turbidit- bzw. Tempestitablagerungen (z.B. Burgess und Wheeler Shales), deren Event-Charakter nicht zuletzt durch die jeweilige Verteilung der Spongien angezeigt ist (vgl. MEHL et al., 1993). Dasselbe scheint für die frühkambrischen Fossilisationsfenster von Chengjiang und Sansha zuzutreffen (ERDTMANN et al., 1994).

Aus unbekanntem Gründen muß im Kambrium ein Selektionsdruck in Richtung starke äußere Bepanzerung bestanden haben. Dies ist aus dem gehäuften Auftreten massiger, geschwollener Spicula, z.B. *Thoracospongia* n. gen., die anscheinend nicht zusammen mit den dünnwandigen Protopongien vorkommen, ersichtlich. Das Oberdevon (Famenne) war die Zeit des Einsetzens der meisten Dictyospongiidae in deltaisichen Environments des Staates New York. Aus dieser Zeit stammen auch die frühesten Vertreter der Hexactinosa, die meistens im unmittelbar vertikalen bzw. lateralen Anschluß an Riffentwicklungen vorkommen. Im Perm von Texas wurden von den Hexactinellidae verschiedene, ansonsten nur bei den Demospongiae bekannte Spiculatypen entwickelt. *Irpaspongia* MEHL & MOSTLER ist der einzige bekannte Fall der hexactinelliden Gerüstbildung durch Zygoose, eine Strategie, die sonst nur innerhalb der Demospongiae verwirklicht ist. So finden sich innerhalb der Docodermatidae massenhaft „Oxen“, „Toxen“, „Triaene“ und in einigen Taxa auch „Strongyle“ (Abb. 13) (letzterer Spiculatyp ist innerhalb der Demospongiae eine Autapomorphie der Strongylophora REITNER, 1992). Diese Entwicklung demospongioider Spiculatypen innerhalb der Hexactinellida des Perms von Texas ist ein einzigartiges Beispiel einer Parallelevolution zwischen Hexactinellida und Demospongiae.

8. Systematischer Anhang

Gabelia fascicula RIGBY et al., 1991: der erste Fund eines Hexactinelliden der Nordamerikanischen Faunenprovinz in Europa.

Gabelia fascicula RIGBY et al., 1991

(Taf. VII, Fig. 2)

Beschreibung: Es handelt sich um ein vollständiges Exemplar, das als ganz flachgedrückter limonitischer Abdruck sowohl des Schwammkörpers als auch Stiels erhalten ist. Das Nadelskelett ist jedoch nur noch unvollständig in Form schlecht erhaltener Spicula-Abdrücke vorhanden. Der ovale, wahrscheinlich leicht deformierte Schwammkörper ist 27 mm breit, aber nur etwa 23 mm hoch. Sein zylindrischer, an der Basis abgerundeter Stiel ist 22 mm lang und 7 mm breit. Das Osculum ist nicht sichtbar und die Spicula-Abdrücke größtenteils zerstört. Nur im mittleren Bereich des Schwammkörpers sind diagonal angeordnete Stauractine zweier Größenordnungen erkennbar: Strahlenlänge der ersten Ordnung 1,5–2,0 mm, Strahlenlänge der zweiten Ordnung ca. 1,0 mm. Am Stiel sind nur andeutungsweise Abdrücke zu rektangulären Maschen in Längsreihen angeordneter Stauractine erkennbar.

Diskussion: Die Querschnitte der Originalexemplare von *Gabelia fascicula* zeigen, daß der Schwammkörper eine 4–6 mm dicke Wand besaß, die in einer äußeren und einer inneren Lage gegliedert ist (vgl. Rekonstruktion durch RIGBY et al., 1991: Fig. 4). Der äußere Bereich zeigt eine Protospongien-ähnliche Spikulation aus kleinen Spicula, überwiegend (bzw. ausschließlich?) Stauractinen in vertikalen und horizontalen Bündeln. Die innere Lage besteht aus etwas größeren Stauractinen in diagonalen Anordnung. Am hier beschriebenen Exemplar sind anscheinend nur diese inneren Stauractine erhalten, deren Größenordnungen und diagonale Anordnung mit den Angaben der Originalbeschreibung gut übereinstimmen. Da nur die Spicula der Innenwand erkennbar sind und kein Osculum zu

sehen ist, liegt die Vermutung nahe, daß das Schwammfossil mitten durch den Oscularraum aufgespalten sei, was sich allerdings erhaltungsbedingt nicht beweisen läßt.

Es handelt sich bei diesen Schwamm um das bishererste aus Europa beschriebene Exemplar der Gattung *Gabelia*. Alle anderen Vorkommen der bisher drei Arten dieser Gattung, *G. pedunculus*, *G. gigantea* und *G. fascicula* stammen aus dem Silur und Devon der Roberts Mountains Formation von Nevada, USA. Dieses Exemplar von *Gabelia fascicula* aus Nordwestdeutschland ist insofern von Interesse, als die vereinzelt devonischer Hexactinelliden aus Europa bisher keine Beziehungen zu den reichen Vorkommen Nordamerikas erkennen ließen. Aus Europa kennen wir an devonischen Hexactinelliden in vollkörperlicher Erhaltung nur die Schwämme des Bundesbacher Schiefers (Siegen bis basales Ems) und die Hexactinosa des Heiligen-Kreuz-Gebirges (Frasnian). Der vorliegende Fund zeugt von einem gewissen Austausch zwischen den Hexactinelliden-Faunen des Devons von Nordwestdeutschland und Amerika, worauf es bisher keinerlei Hinweise gab. Diese scheinbar fehlende Beziehung der europäischen und nordamerikanischen Spongienfaunen stellt höchst wahrscheinlich eine Dokumentationslücke dar, die durch spätere Funde möglicherweise geschlossen werden kann.

Material: Das Exemplar (Stück und Gegenstück), leg. Dr. MALMSHEIMER (Bochum) wird am Paläontologischen Institut der Freien Universität Berlin aufbewahrt.

Stratigraphische Position: Grenzsichten Mittel-/Oberdevon.

Fundort: Enkenberg, Madfeld (Sauerland, Hessen, Deutschland).

Thoracospongia n. g.

(Taf. II, Figs. 1–7; Abb. 5)

Derivatio nominis: thorax (gr.) = der Panzer.

Typusart: *Thoracospongia follispiculata*

Locus typicus: Mittelkambrium des Georgina Basins, W-Queensland, Australien.

Diagnose: Hexactinellide mit panzerartigen äußeren Deckschichten aus stark geschwollenen, mit Längsrippen versehenen Hexactinen (Follipinulen).

Thoracospongia follispiculata n. g., n. sp.

Derivatio nominis: *follis* (lat.) = der Ballon.

Von dieser Art sind nur isolierte Follipinule bekannt. Eine hypothetische Rekonstruktion des Nadelskeletts dieser Art ist in Abb. 6 gezeigt. Die Spicula sind „aufgebläht“, in der Größenordnung zwischen 200 und 700 µm messende, durch unterschiedlich stark geschwollene und mit Längsrippen verzierte Distalstrahlen gekennzeichnete Pinulen, deren übrige Strahlen zu kleinen „Zapfen“ reduziert sind. Der distale Strahl ist häufig wie ein Ball aufgebläht und kann mehr oder weniger stark auf das Achsenkreuz dieser Pinule übergreifen, sodaß dieses und auch die übrigen Strahlen „absorbiert“ werden und kaum noch erkennbar sind. Solche „Kugeln“ könnten auf den ersten Blick mit Sterrastern der Demospongiae verwechselbar sein.

Diskussion: Aufgrund der Beobachtung an rezenten Hexactinelliden, bei denen Pinule in der Regel in peripherer Position sind und die verdickten Nadeln eine äußere Cortex bilden, wird auch für *Thoracospongia* angenommen, daß es sich bei den Follipinulen um Dermalia handelt. In denselben Proben, welche solche Follipinule enthalten, finden sich auch um 200–400 µm große, stark geschwollene Triaxone, vor allem Stauractine, die wie prall gefüllte Kissen aussehen (Taf. I, Fig. 3–8; Taf. IV, Fig. 2; Taf. VII, Fig. 4). Möglicherweise gehören beide Typen „aufgeblähter“ Spicula derselben Art, wie es in der Rekonstruktion (Abb. 5) angedeutet ist. Solange jedoch die Follipinule nur als isolierte Spicula bekannt und keine vollständigen Skelette gefunden sind, läßt sich diese Annahme nicht beweisen. Für die Diagnose entscheidend sind deshalb allein die Follipinule. Ähnliche Pinule, bei denen jedoch sämtliche Strahlen geschwollen sind, wurden von RIGBY (1975) aus der kambrischen

Wilberns Formation, Texas, abgebildet. MOSTLER & MOSLEH-YAZDI (1976) haben Hexactine mit einigen stark geschwollenen Strahlen in oberkambrischen Sedimenten aus dem Elburzgebirge, Iran, gefunden. Keiner dieser Nadeltypen besitzt jedoch solche kugeligen mit Längsrippeln versehenen Distalstrahlen, wie sie für *Thoracospongia* charakteristisch sind. Ob diese spezialisierten Dermalia mit denen der später auftretenden „Brachiospongioidea“ homolog sind, bleibt dahingestellt.

Material: Der Holotypus und ca. 30 weitere Exemplare werden in der CPB, Bureau of Mineral Resources, Canberra, Australien, aufbewahrt.

Hexatractiella n. g.

(Taf. IV, Fig. 4; Abb. 6, 7)

Derivatio nominis: *tractum* (lat.) = die Spinnwolle, bezieht sich auf die Längszüge von „verwobenen“, gebündelten Spicula, bei denen es sich um modifizierte Hexactine handelt.

Typusart: *Diagoniella tubulare* RIGBY & HARRIS, 1979

Diagnose: Schwammkörper subzylindrisch mit gerundeter Basis ohne Wurzelschopf. Von der Basis bis zum Oskularrand erstrecken sich prominente divergierende Longitudinalbänder, die aus verlängerten Strahlen abgewandelter Hexactine bestehen. Dazwischen befinden sich mindestens vier Größenordnungen von Hexactinen in diagonalen Anordnung.

Beschreibung: Der zylindrisch bis konische, weiche, maximal bis 12 cm lange, manchmal verzweigte Schwammkörper ist dünnwandig mit einem tiefen Oskulum. Die Wand ist durchzogen von prominenten spiculären Zügen, die sich von der Basis bis zum oberen Rand verdicken und bis zu einem Abstand von ca. 5–6 cm divergieren. Diese Züge, deren Zahl von unten nach oben zunimmt (bis maximal 20), bestehen aus gebündelten Spicula, die zunächst wie Diactine anmuten. Bei genauerer Beobachtung zeigt sich jedoch, daß abgewandelte Triaxone mit jeweils einem oder zwei abgebogenen, stark verlängerten Paratangential-

strahlen diese Nadelzüge aufbauen. Zwischen den Zügen befinden sich diagonal angeordnete Triaxone in distinkten Größenordnungen, zahlenmäßig von zwei auf mindestens vier ansteigend. Die zwischen den Längszügen befindlichen, diagonal angeordneten Spicula erscheinen zunächst wie Stauractine, aber in großer Vergrößerung sind an deren Axialkreuzen häufig kleine Verdickungen und winzige Löcher von den Zentralkanälen ehemaliger Distal-/Proximalstrahlen zu beobachten, durch welche diese Spicula als Hexactine ausgewiesen sind.

Diskussion: *Hexatractiella* besitzt überwiegend, möglicherweise ausschließlich, hexactine Spicula. Diese sind zwar modifiziert mit atrophierten Distal- und Proximalstrahlen und z.T. extrem verlängerten Paratangentialstrahlen, aber der triaxiale Charakter, auch der zwischen den Zügen diagonal angeordneten Skleren ist eindeutig erkennbar (vgl. MEHL et al., 1993). Von *Diagoniella* RAUFF, 1894, sind ausschließlich stauractine Spicula bekannt. Die *Hexatractiella*-Spikulation läßt sich nicht aus dem Grundmuster der Gattung *Diagoniella*, oder dem eines Vertreters der Protospongiidae überhaupt, herleiten. Wohl aber kann sie aus einem Vertreter der Stammlinie Reticulosa, aus der durch die Modifikation hexactine Spiculazüge entstanden sind, hervorgegangen sein.

Nomenklatorische Notiz: Der Name „*Diagoniella ovata* RIGBY“ in MEHL (1991: Fig. 1) ist ein *nomen nudum*. Der richtige Name dieses Schwammes aus dem Wheeler Shale ist *Diagoniella robisoni* RIGBY, 1978 (vgl. Taf. III, Fig. 1).

Material und Danksagungen

Insbesondere den Herren KEUPP und REITNER (Berlin) sei für viele wertvolle Diskussionen, logistische Hilfe und für das kritische Durchlesen des Manuskripts herzlich gedankt.

Prof. Dr. H. MOSTLER (Innsbruck, Österreich) danke ich für viele anregende Diskussionen und fruchtbare Zusammenarbeit.

Prof. Dr. J.K. RIGBY (Provo, Utah) sei für wertvolle Zusammenarbeit und für Geländeführungen während des Sommers 1992 gedankt.

Prof. Dr. B. ERDTMANN, Dr. M. STEINER (Berlin) und übrige Arbeitsgruppe danke ich für wertvolle Diskussionen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Finanzierung der Forschungsarbeiten über Kieselschwämme (Ke 322).

Im Rahmen dieser Arbeit waren Studien von Typussammlungen und sonstigen Materials innerhalb einer Reihe von Museen, Instituten und geologischen Landesämtern erforderlich. Außerdem sind viele Privatsammler durch ihr kooperatives Entgegenkommen eine sehr große Hilfe gewesen. Den Privatsammlern, den Wissenschaftlern und den Kuratoren der betreffenden Institutionen sei für ihre Hilfe herzlich gedankt. Folgende Personen und wissenschaftliche Einrichtungen haben mir freundlicherweise das Studium von Material ihrer Sammlungen ermöglicht:

American Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington: FINKS (1960) Collection, WALCOTT (1920) Collection, GIRTY (1908) Originale, u.a.

Redpath Museum, McGill University, Montreal: DAWSON (1888–89) Collection.

Geological Survey of Canada, Ottawa: diverse Originale zu RIGBY-Publikationen, u.a. RIGBY (1970), RIGBY & DIXON (1979), RIGBY & HARRY (1979).

Senckenbergmuseum Frankfurt a.M. (Kuhwaldstr.): Spongien des Bundenbacher Schiefers, RIETSCHEL (1970) Originale, u.a.

Dr. M. WUTTKE, Landesamt für Denkmalpflege, Mainz-Finthen: Spongien des Bundenbacher Schiefers (ausgeliehen aus diversen Privatsammlungen, der LEHMANN-Collection, KOTT & WUTTKE (1987) Original, u.a.).

Prof. Dr. B. ERDTMANN, Dr. M. STEINER (Berlin): frühkambrische Spongien aus Sansha und Chengjian, Yunnan, China.

Prof. Dr. J.K. RIGBY, Brigham Young University, Provo, Utah: Spongien des Devons von Nevada sowie anderes Material, z.B. Hexactinosa aus dem Heiligen-Kreuz-Gebirge, Polen. Außerdem

danke ich RIGBY für ergiebige Geländeeinführungen in Utah, u.a. an der Typlokalität des Wheeler Shale in den House Range Mountains.

Prof. Dr. K.J. MÜLLER und Arbeitsgruppe, Universität Bonn, sowie Dr. J. SHERGOLD, Bureau of Mineral Resources, Geology & Geophysics, Canberra, Australien: Sammlung isolierter Poriferen-Spicula und Chancellorien-Sklerite aus dem Georgina Basin, Australien.

Prof. Dr. H. KEUPP, FU Berlin: *Gabelia fascicula* aus dem Sauerland sowie *Hyalostelia* sp. und andere paläozoische Spongien und Chancelloriden aus den USA.

Dr. J. REITNER und Arbeitsgruppe, FU Berlin: Frühkambrische Spongien aus Chengjiang, Yunnan, China.

Prof. Dr. W.-E. REIF, Universität Tübingen: Spongien-führende Phosphatkonkretionen aus Uruguay, u.a. KLING & REIF (1969) Originale.

U. VONHACHT, Hamburg; M. LANGE, Sylt; SÖRENSEN, Sylt: Sammlungen von Spongien und isolierten Poriferen-Spicula aus Geschieben von Sylt.

Kapitän G. BRASSEL, Flensburg; Dr. C. BARTELS, Dortmund; SCHMITT, Frankfurt a. M.; STERZEL: Spongien aus Sammlungen des Bundenbacher Schiefers.

Dr. MALMSHEIMER (Bochum): Ein Exemplar von *Gabelia fascicula* aus Enkenberg, Madfeld (Sauerland) (Herrn Prof. KEUPP geschenkt).

Prof. Dr. H. MOSTLER, Universität Innsbruck, Österreich: Sammlungen isolierter Poriferen-Spicula aus paläozoischen Sedimenten, insbesondere des Kambriums und des Jungpaläozoikums.

Dr. O. LEHNERT, Universität Erlangen-Nürnberg: Poriferen-Spicula aus Sedimenten der San Juan Formation, Argentinien.

Dr. J. MEHL (Erlangen): ein Exemplar der frühesten Hexactinosa aus dem Heiligen-Kreuz-Gebirge, Polen.

Literatur

AX, P. (1989): The integration of fossils in the phylogenetic system of organisms. – Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg, NF. **28**, 27–43.

BEECHER, C.E. (1889): Brachiospongiidae: A memoir on a group of Silurian sponges. – Peabody Mus. Yale Univ. Mem. **2** (part 1), 28 p.p.

BENGTSON, S. (1986): Siliceous microfossils from the Upper Cambrian of Queensland. – *Alcheringa*, **10**, 195–216, Adelaide.

BENGTSON, S.; CONWAY MORRIS, S.; COOPER, B.J.; JELL, P.A. & RUNNEGAR, B.N. (1990): Early Cambrian Fossils of South Australia. – 364 p., Brisbane (Ass. Austr. Paleont.).

BENGTSON, S. & MISSARZHEVSKY, V.V. (1981): Coelocleritophora – a major group of enigmatic Cambrian metazoans. – In: TAYLOR, M.E. (ed.): Short Papers for the Second International Symposium on the Cambrian System 1981. U.S. Geol. Surv. Open-File Report **81-743**: 19-21.

BERESI, M.S. & RIGBY, J.K. (1993): Lower Ordovician sponges of San Juan. – Brigham Young Univ. Geol. Stud., **39**, 1–63.

BIACAYE, P.E. & EITREIM, S.L. (1977): Suspended particulate loads and transport in the nepheloid layer of the abyssal Atlantic Ocean. – *Mar. Geol.*, **23**, 155–172.

BÖGER, H. (1989): The stem-group problem. – Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) **28**, 42–52.

CARTER, H.J. (1877): On a fossil species of sarcohexactinellid sponge allied to *Hyalonema*. – *Ann. Mag. Nat. Hist.* **118**, 176–178.

CASTER, K.E. (1939): Siliceous sponges from Mississippian and Devonian strata of the Penn-York embayment. – *J. Paleont.* **13**, 1–20.

CASTER, K.E. (1941): The Titusvilliidae; Paleozoic and Recent branching Hexactinellida. – *Palaeontographica Americana*, **2**, 41 p.p.

CHEN JUN-YUAN, HOU XIAN-GUANG & LI HUO-XIANG (1990): New Lower Cambrian demosponges – *Quadrolaminiella* gen. nov. from Chengjiang, Yunnan. – *Acta Paeont. Sinica*, **28**, 1, 401–414.

CHRIST, J. (1925): Eine neue fossile Spongiengattung im Unterdevon des Nassauischen Hunsrückschiefers; *Astericosella nassovica*. – *Jb. nass. Ver. Naturkde.* **77**, 1–12.

CLARK, T.H. (1982): *Protospongia tetranema* and other Cambrian sponges attributable to Dawson, not Dawson and Hinde. – *Jour. Paleont.*, **56**.

DAWSON, J.W. & HINDE, G.J. (1888): New species of fossil sponges from Little Métis, Province of Quebec, Canada. – *Can. Rec. Sci.*, **3**, 49–68.

- DAWSON, J.W. & HINDE, G.J. (1889): New species of fossil sponges from the Siluro-Cambrian at Little Métis on the Lower St. Lawrence. – Trans. Roy. Soc. Can., **7**, 31–55.
- EITREIM, S., THORNDIKE, E.M. & SULLIVAN, L. (1976): Turbidity distribution in the Atlantic Ocean. – Deep Sea Res., **23**, 1115–1137.
- ERDTMANN, B.-D., STEINER, M. & SIEGMUND, H. (1994): Entwicklungsgeschichte des höheren Lebens an der Wende vom Präkambrium zum Kambrium. – Aufschluss, **45**, 26–35.
- FINKS, R.M. (1960): Late Paleozoic sponge faunas of the Texas region. The siliceous sponges. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **120**, 1: 1–160, New York.
- FINKS, R.M. (1970): The evolution and ecologic history of sponges during palaeozoic times. – Symp. Zool. Soc. London, **25**, 3–22.
- FINKS, R.M. (1983): Fossil Hexactinellida. – In: RIGBY, J.K. & STEARN, C.W. (eds): Sponges and Spongiforms. Notes for a short course, 101–115, Broadhead, Indiana, pp. 270.
- FREITAS DE, T.A. (1991): Ludlow (Silurian) lithistid and hexactinellid sponges, Cape Phillips Formation, Canadian Arctic. – Can. J. Earth Sci., **28**, 2042–2061.
- GIRTY, G.H. (1908) The Guadalupian fauna. – U.S. Geol. Surv. Professional Paper, **58**, 5, 5–651, Washington.
- GÜNTHER, K. (1950): Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbs bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. – Festschr. Nachtsheim Moderne Biologie, **1950**, 55–93, Berlin.
- HACHT VON, U. (1987): Sedimentär geschiebe im Kaolinsand von Sylt unter besonderer Berücksichtigung verkieselter Spongien. – In: HACHT VON, U.: Fossilien von Sylt I, 25–42, Hamburg (Verlag Inge-Maria von Hacht).
- HACHT VON, U. (1987a): Wenig bekannte Spongien von Sylt. – In: HACHT VON, U.: Fossilien von Sylt I, 43–57, Hamburg (Verlag Inge-Maria von Hacht).
- HALL, J. & CLARKE, J.M. (1898): A memoir on the Palaeozoic reticulate sponges constituting the family Dictyospongiidae. – New York State Mus. Mem., **2**, 350 pp.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. – 370 S., Berlin (Deutscher Zentralverlag).
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – 263 S., Urbana/Chicago/London (Illinois Press).
- HINDE (1887–1912): A monograph of the British fossil sponges. – Palaeontogr. Soc. Mon. **1887–1912**, 264 pp.
- HOU, X.; RAMSKJÖLD, L. & BERGSTRÖM, J. (1991): Composition and preservation of the Chengjiang fauna – a Lower Cambrian soft-bodied biota. – Zoologica Scripta, **20**, 4, 395–411.
- IJIMA, I. (1903): Studies on the Hexactinellida. Contribution III. – Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, **18**, 1, 1–254, Tokyo.
- IJIMA, I. (1904): Studies on the Hexactinellida. Contribution IV. – Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, **18**, 7, 1–307, Tokyo.
- IJIMA, I. (1927): Hexactinellida of the Siboga Expedition. – In: WEBER, M. (ed.): Uitkomsten op zoologisch, botanisch, oceanographisch et geologisch gebied versameld in Nederlansk Oost-Indie 1899–1900, **6**, 1–138, Leiden (E.J. Brill).
- KEUPP, H. & MEHL, D. (1994): *Ammonella quadrata* WALTHER, 1904 (Porifera, Hexactinellida) aus dem Solnhofener Plattenkalk: Relikt aus dem Altpaläozoikum?. – Archaeopteryx (in Druck).
- KLING, S.A. & REIF, W.E. (1969): The Paleozoic history of amphidisc and hemidisc sponges: New evidence from the Carboniferous of Uruguay. – Jour. Paleont., **43**, 6: 1429–1434.
- KOTT, R. & WUTTKE, M. (1987): Untersuchungen zur Morphologie, Palökologie und Taphonomie von *Retifungus rudens* RIETSCHEL, 1970 aus dem Hunsrückschiefer (Bundesrepublik Deutschland). – Geol. Jb. Hessen, **115**, 11–27.
- KOZUR, H. & MOSTLER, H. (1989): Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Sonderband **2**, 147–275.
- KRUSE, P.D. (1983): Middle Cambrian „*Archaeocyathus*“ from the Georgina Basin is an anthaspidellid sponge. – Alcheringa, **7**, 49–58.
- KUTSCHER, F. (1980): Beiträge zur Sedimentation und Fossilführung des Hunsrückschiefers, 54: Spongien im Hunsrückschiefer. – Geol. Jb. Hessen, **108**, 39–42.
- LIBROVITCH, L.S. (1929): *Uralonema karpinskii* nov. gen, nov sp. i drugie kremnevie gubki iz kamennougolnikh otlozhenii vostochnogo sklona Urala. – Trudy Geol. Kom-ta., nov. ser., **179**, 11–57.
- LINDENBERGER, M. (1993): Poriferenskleren (Demospongiae und Calcarea) in subrezentem Sedimenten aus dem Küstenbereich von Banyuls sur Mer (Mittelmeer): Be-

- standsaufnahme und Vergleich mit der rezenten Poriferenfauna. – Dipl. Arb. FB Geowiss. FU Berlin, 98 S.
- MARSH, O.C. (1867): Notice of a new genus of fossil sponges from the Lower Silurian. – Amer. Jour. Sci. Arts, 2. ser., **44**, 88, New Haven.
- MCGHEE, (1982): The Frasnian-Famennian extinction event: a preliminary analysis of Appalachian marine ecosystems. – Geol. Soc. Amer. Spec. Paper, **190**, 491–500.
- MEHL, D. (1991): Are Protospongiidae the stem group of modern Hexactinellida?. – In: REITNER, J. & KEUPP, H. (eds.), Fossil and Recent Sponges. – Proc. Int. Porifera Symp. Berlin 1988, 43–53 (Springer).
- MEHL, D. (1992): Die Entwicklung der Hexactinellida seit dem Mesozoikum. Paläobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie. – Berliner Geowiss. Abh. Ser. E, **2**, 1–164.
- MEHL, D. & ERDTMANN, B.-D. (1994): *Sanshapentella dapingi* n. gen., n. sp. – a new hexactinellid sponge from the Early Cambrian (Tommotian) of China. – Berliner Geowiss. Abh. Ser. E (in Druck).
- MEHL, D. & MOSTLER, H. (1993/94): Neue Spicula aus dem Karbon und Perm: Konsequenzen für die Evolutionsökologie der Hexactinellida (Porifera), Strategien ihrer Gerüstbildung im Spät-Paläozoikum und frühen Mesozoikum. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **19**, 1–28.
- MEHL, D. & REISWIG, H.M. (1991): The presence of flagellar vanes in choanomeres of Porifera and their possible phylogenetic implications. – Z. Zoo. Syst. Evolut.-Forsch., **29**, 1991, : 312–319.
- MEHL, D. & REITNER, J. (1991): Monophylie und Systematik der Porifera. – Verh. Dtsch. Zool. Ges., **1991**, 447, Stuttgart.
- MEHL, D., RIGBY, J.K. & HOLMES, S.R. (1993): Hexactinellid sponges from the Silurian-Devonian Roberts Mountains Formation in Nevada and hypothesis of hexactine-stauractine origin. – Brigham Young Univ. Geol. Stud., **39**, 101–124.
- MOSTLER, H. (1986): Beitrag zur stratigraphischen Verbreitung und phylogenetischen Stellung der Amphidiscophora und Hexasterophora (Hexactinellida, Porifera). – Mitt. österr. geol. Ges., **78**, 319–359.
- MOSTLER, H. & MOSLEH-YAZDI, A. (1976): Neue Porifere aus oberkambrischen Gesteinen der Milaformation im Elburzgebirge (Iran). – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **5**, 1, 1–36.
- MÜLLER, K.J. (1967): Röntgenographische Untersuchungen an Fossilien. – Röntgen. Internat. Z. med. Röntgenfotogr., **9**, 8–12.
- NIELSEN, T.A. (1992): Ecostratigraphy and the recognition of Arenigian (Early Ordovician) sea-level changes. – In: WEBBY, B.D. & LAURIE, J.R.: Global Perspectives on Ordovician Geology, Proc. 6th Int. Symp. Ordovician System in Sydney, 1991, Balkema, Rotterdam.
- OKADA, Y. (1928): On the development of a hexactinellid sponge, *Farrea sollasii*. – Jour. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sec. 4, **2**, 1–27.
- OLIVER, W.A., WITT DE, W.; DENNISON, J.M.; HOSKINS, D.M. & HUDDLE, J.W. (1969): Correlation chart of Devonian rock units in the Appalachian Basin. – U.S. Interior Geol. Surv., Washington D.C.
- OPALINSKI, P.R. & HARLAND, T.L. (1981): Stratigraphy of the Mjöså Limestone in the Toten and Nes-Hamar areas. – Norsk Geol. Tidsskr., **61**, 59–78.
- OWEN, A.W.; BRUTEN, D.L.; BOCKELIE, J.F. & BOCKELIE, T.G. (1990): The Ordovician succession of the Oslo region. – Norsk Geol. Unders., spec. publ. **4**, 1–54.
- PISERA A. & BODZIOCH. A. (1991): Middle Triassic lyssacinosa sponges from Upper Silesia (southern Poland), and the history of hexactinosa and lychniscosa sponges. – Acta Geol. Pol., **41**, 3-4, 193–207.
- REID, R.E.H. (1958–64): Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northern Ireland. – Part I (1958): Palaeontographical Society, **1957**, i–xlvi. Part II (1958): Palaeontographical Society, **1958**, 1–26. Part III (1961): Palaeontographical Society, **1961**, 27–48. Part IV (1964): Palaeontographical Society, **1963**, xlix–cliv, London.
- REID, R.E.H. (1968a): Bathymetric distributions of Calcarena and Hexactinellida in the present and the past. – Geol. Mag. **105**: 546–559, London.
- REID, R.E.H. (1968b): *Hyalostelia smithii* (YOUNG & YOUNG) and the sponge genus *Hyalostelia* ZITTEL (class Hexactinellida). – Jour. Paleont., **42**, 5, 1243–1248.
- REISWIG, H.M. & MEHL, D. (1991): Tissue organization of *Farrea occa* (Porifera, Hexactinellida). – Zoomorphology, **110**, 301–311.
- REITNER, J. (1992): „Coralline Spongien“. Der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse. – Berliner Geowiss. Abh. (E), **1**, 352 pp.
- REITNER, J. (1993): Modern cryptic micronialite/metazoan-facies of the Lizard Island Section (Great Barrier Reef; Australia) – Formation and concepts. – Facies, **29**, 3–40.

- REITNER, J. & MÜLLER-WILLE, S. (1993): Porifera communities along shelf-basin-transects in the Norwegian and Greenland Sea (SFB 313). – Meteor-Ber. **93–4** (Nordatlantik 92, Reise Nr. 21), 150–155, Hamburg.
- RICKARD, L.V. & FISCHER, D.W. (1975): Facies correlation chart. – In: RICKARD, L.V.: Correlation of the Silurian and Devonian Rocks in New York State. – N. Y. St. Mus. Sci. Service, Map & Chart Ser., **24**, 16 pp.
- RIETSCHEL, S. (1970): Beiträge zur Sedimentation und Fossilführung des Hunsrückschiefers, 28. *Retifungus rudens* n. gen., n. sp., ein dictyospongiider Kieselchwamm aus dem Hunsrückschiefer. – Notizbl. hess. L.-A. Bodenforsch., **98**, 30–35.
- RIGBY, R.E.H. (1967): Two new Early Paleozoic sponges and the sponge-like organism, *Gaspespongia basalis* Parks, from the Gaspé, Peninsula, Quebec. – Jour. Paleont., **41**, 3, 766–775.
- RIGBY, J.K. (1970): Two new Upper Devonian sponges from Alberta. – J. Paleont. **44**, 7–16.
- RIGBY, J.K. (1974): *Vaurealspongia* and *Twenhofella*, two new brachiospongid hexactinellid sponges from the Ordovician and Silurian of Anticosti Island, Quebec. – Canad. Jour. Earth Sci., **11**, 10, 1343–1349.
- RIGBY, J.K. (1975): Some unusual hexactinellid sponge spicules from the Cambrian Wilberns Formation of Texas. – Jour. Paleont., **49**, 2, 416–415.
- RIGBY, J.K. (1978): Porifera of the Middle Cambrian Wheeler Shale, from the Wheeler Amphitheater, House Range, in Western Utah. – Jour. Paleont., **52**, 6, 1325–1345.
- RIGBY, J.K. (1979): The sponge fauna from the Mississippian Heath Formation of Central Montana. – In: DUTRO, T. & PFEFFERKORN, H.W.: Neuvième Congrès international de stratigraphie et de géologie du Carbonifère. – Comptes Rendu, **5**, 443–456
- RIGBY, J.K. (1983): Sponges of the Middle Cambrian Marjum Limestone from the House Range and Drum Mountains of Western Millard Country, Utah. – Jour. Paleont., **57**, 2, 240–270.
- RIGBY, J.K. (1986a): Sponges from the Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia. – Palaeontogr. Canad., **1986**, 2, 1–105.
- RIGBY, J.K. (1986b): Late Devonian Sponges of Western Australia. – Geol. Surv. West. Austr. Rep., **18**, 1–44.
- RIGBY, J.K. & AUSICH, W.I. (1981): Lower Mississippian sponges from the Edwardsville Formation, Southern Indiana. – Jour. Paleont., **55**, 2, 370–382.
- RIGBY, J.K. & CHATTERTON, B.D.E. (1989): Middle Silurian Ludlovian and Wenlockian sponges from Baillie-Hamilton and Cornwallis islands, Arctic Canada. – Geol. Surv. Can. Bull. **391**, 1–69.
- RIGBY, J.K. & GUTSCHICK, R.C. (1976): Two new Lower Paleozoic hexactinellid sponges from Utah and Oklahoma. – Jour. Paleont., **50**, 19, 79–85.
- RIGBY, J.K., HANNUM, C. & FREST, T.J. (1979): Hexactinellid sponges from the Silurian Waldron Shale in southeastern Indiana. – Jour. Paleont. **53**, 3, 542–549.
- RIGBY, J.K. & HARRIS, D.R. (1979): A new Silurian sponge fauna from northern British Columbia, Canada. – Jour. Paleont., **53**, 4, 968–980.
- RIGBY, J.K. & JIASONG, F. (1988): An unusual sponge root tuft from the Middle Permian Maokou Formation, Guangxi Province, South China. – J. Paleont. **62**, 5, 822–826.
- RIGBY, J.K. & KEYES, R. (1990): First report of hexactinellid dictyosponges and other sponges from the Upper Mississippian Bangor Limestone, Northwestern Alabama. – Jour. Paleont., **64**, 6, 886–897.
- RIGBY, J.K., KEYES, R. & HOROWITZ, A. (1979): Two new Mississippian sponges from northeastern Alabama. – Jour. Paleont. **53**, 709–719.
- RIGBY, J.K., KING, J.E. & LLOYD, F.G. (1981): The new Lower Ordovician protosponge, *Asthenospongia*, from the Phi Kappa Formation in Central Idaho. – Jour. Paleont., **55**, 842–847.
- RIGBY, J.K. & LEITH, E.I. (1989): *Tiddalickia manitobensis*, a new dictyosponge, and an unusual specimen of the lithistid sponge, *Aulocopella winnipegensis* RAUFF, from the Ordovician of Manitoba. – J. Paleont. **63**, 5, 550–553.
- RIGBY, J.K., MAHER, B.J. & BROWNE, Q.J. (1991): New hexactinellids from the Siluro-Devonian of the Snake Mountains, Elko Country, Nevada, and a new locality for *Gabelia*. – J. Paleont. **65**, 5, 709–714.
- RIGBY, J.K. & MEHL, D. (1994): A Middle Devonian sponge fauna from the northern Simpson Park Range, Central Nevada. – Brigham Young University Geology Studies (in Druck).
- RIGBY, J. K. & MURPHY, 1983): *Gabelia*, a new Late Devonian lyssakid protosponge from the Roberts Mountains, Nevada. – Jour. Paleont., **57**, 797–803.
- RIGBY, J.K., RACKI, G. & WRZOLEK, T. (1981): Occurrence of dictyid hexactinellid sponges in the Upper Devonian of the Holy Cross Mts.. – Acta Geol. Pol., **31**, 3–4, 163–168.

- RIGBY, J.K., HORROCKS, R.D. & CYS, J.M. (1982): A new hexactinellid brachiosponge from the Upper Permian of West Texas. – *Jour. Paleont.* **56**, 2, 315–323.
- RIGBY, J.K. & STUART, R.J. (1988): Fossil sponges from the Silurian-Devonian Roberts Mountains Formation in northeastern Nevada. – *Mem. New Mexico Bureau Mines Miner. Res.*, **44**, 129–137.
- RIGBY, J.K. & WEBBY, B.D. (1988): Late Ordovician sponges from the Malongulli Formation of central New South Wales, Australia. – *Palaeontographica Americana*, **56**: 1–147.
- SALOMON, D. & BARTHEL, D. (1990): External choanosome morphology of the hexactinellid sponge *Aulorosella vanhoeffeni* SCHULZE & KIRKPATRICK 1910. – *Senckenbergiana marit.*, **21**, 1/4, 87–99.
- SCHLÜTER, C. (1892): *Protospongia rhenana*. – *Z. dt. geol. Ges.*, **44**, 615–618.
- SCHMITT, M. (1982): Über die Evolution der Zirpkäfer (Criocerinae, Crysomelidae, Coleoptera). – *Diss., FB Biologie, FU Berlin*, 165 S.
- SCHMITT, M. (1985): Thesen zur Theorie und Methodologie der phylogenetischen Systematik. – *Zool. Beitr. N.F.*, **29**, 19–33.
- SCHRAMMEN, A. (1912): Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland, II Teil: Triaxonia (Hexactinellida). – *Palaeontographica, Suppl.-Bd. 5*, 177–385, Stuttgart.
- SCHRAMMEN, A. (1924): Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland, III. und letzter Teil. Mit Beiträgen zur Stammesgeschichte. – *Monographien zur Geologie und Paläontologie, Ser. 1, 2*, 1–159, Berlin (Gedr. Borntraeger).
- SCHULZE, F.E. (1887): Report on the Hexactinellida. – In: MURRAY, J. (ed.): Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76, **21**, 1–513; London.
- SDZUY, K. (1969): Unter- und mittelkambrische Porifera (Chancelloriida und Hexactinellida). – *Paläont. Z.*, **43**, 3/4, 115–147.
- STEINER, M., MEHL, D., REITNER, J. & ERDTMANN, B.-D. (1993): Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction of the Yanfze platform (China). – *Berliner Geowiss. Abh., Reihe E*, **9**, XXXX (in Druck).
- TERMIER, H., TERMIER, G. & TSIEN, H.H. (1981): Spongiaires des calcaires récifaux du Frasnien de l'Ardenne. – *Bull. Soc. belge de Géologie*, **90**, 4, 287–298.
- TSCHERNYSHEW, F. (1898): Note on the Artinskian and Carboniferous sponges of the Urals and Timan. – *Impér. Acad. Sci. St. Petersburg Bull.*, **9**, 1.
- TWENHOFEL, W.H. (1928): Geology of the Anticosti Island. – *Geol. Surv. Can Mem.*, **154**, 481 pp.
- WAHLERT G.V. (1978): Co-Evolution herrscht überall. – *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg*, **2**, 101–125.
- WALCOTT, C.D. (1920): Middle Cambrian Spongiae. – *Smithsonian Misc. Coll.*, **67**, 261–364.
- WALTHER, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. – *Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Ernst HAECKEL*. – *Jenaische Denkschriften*, **11**.
- WEBBY, B.D. & TROTTER, J. (1993): Ordovician sponge spicules from New South Wales. – *Jour. Paleont.*, **67**, 1, 21–48.
- WELLER, H. (1989a): Das Rübeler Muddom im Riffkomplex von Elbingerode (Harz) und seine sedimentologischen Eigenschaften. – *Hercynica N.F.*, **26**, 4, 321–337.
- WELLER, H. (1989b): Sedimentologie von Mud Mounds und ihr Nachweis im Harz. – *Wiss. Z. Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Math.-nat. wiss. R.*, **39**, 1–2, 70–78.
- WELLER, H. (1991): Fazies und Stratigraphie des Atollstadiums im Elbingeröder Komplex/Harz. – *Z. geol. Wiss.*, **19**, 6, 663–671.
- YOUNG, J. & YOUNG, J. (1877): On a Carboniferous *Hyalonema* and other sponges from Ayrshire. – *Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4*, **20**, 425–432.
- ZHANG XI-GUANG & PRATT, B.R. (1994): A new and extraordinary Early Cambrian sponge spicule assemblage from China. – *Geology*, **22**, 43–46.
- ZITTEL, K.A. (1879): *Handbuch der Palaeontologie*. I. Bd., I. Abt. (Palaeozoologie: 1876–1880), München (R. Oldenbourg Verlag).
- ZOUTENDYK, P. & DUVENAGE, I.R. (1989): Composition and biological implications of a nepeloid layer over the Inner Agulhas Bank near Mossel Bay, South Africa. – *Trans Roy. Soc. S. Afr.*, **47**, 2, 187–197.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Dorte Mehl, Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin, Malteserstr. 74-100, D-12249 Berlin.

Tafel I

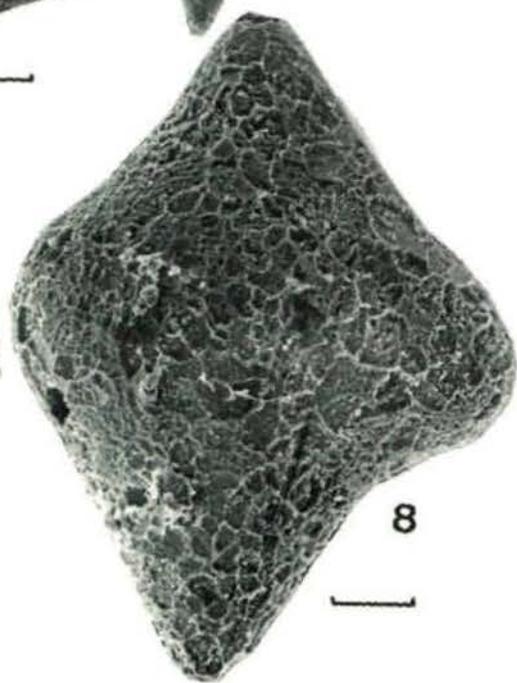
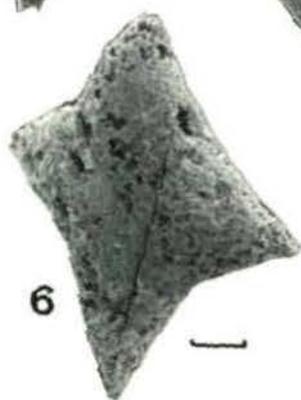
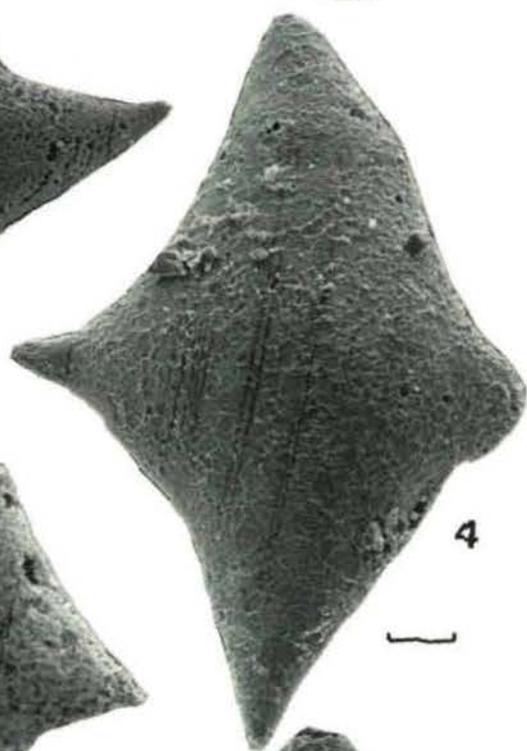
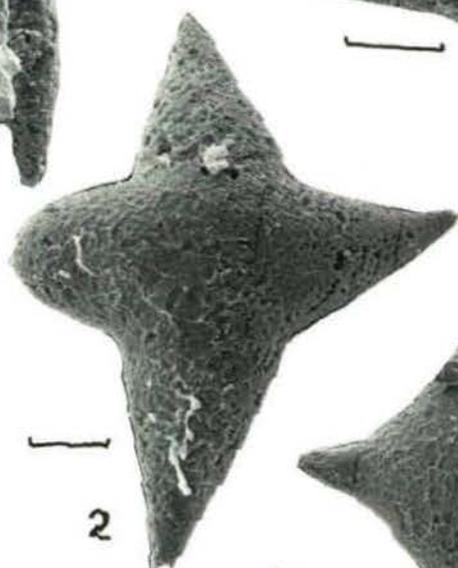
Spicula aus dem Mittelkambrium des Georgina Basins, Australien; REM, Maßstab 50 µm.

Fig. 1: Tylodisk vom *Nabaviella*-Typ (?), CPC 33667.

Figs. 2–8: Extrem geschwollene triaxiale Spicula, größtenteils Stauractine. Dieser Nadeltyp kommt in der Regel mit Follipinulen gemeinsam vor; möglicherweise gehören sie zum Deralskelett von *Thoracospongia follispi-culata* (vgl. Text-Abb. 5).

Figs. 2–5, 8: CPC 33668, Fig. 6: CPC 33669, Fig. 7: CPC 33670.

CPC = Commonwealth Palaeontological Collection, Bureau of Mineral Resources, Geology & Geophysics, Canberra, Australia.



Tafel II

Spicula aus dem Mittelkambrium des Georgina Basins, Australien; REM, Maßstab überall 50 µm.

Figs. 1–7: *Thoracospongia follispiculata* n. g., n. sp., vgl. auch Text-Abb. 4.

Fig. 1: Holotypus, CPC 33671.

Figs. 2–7: Paratypoiden.

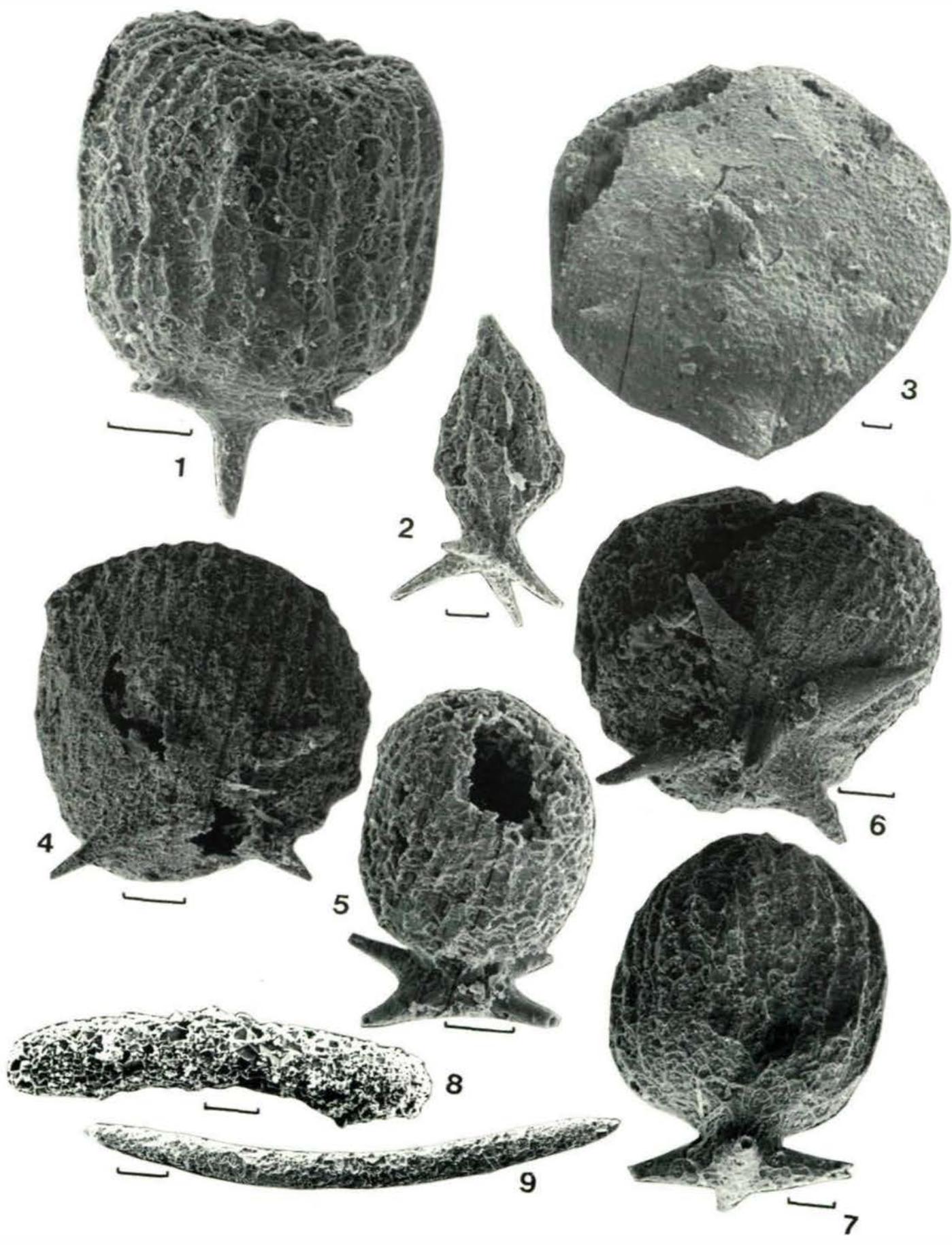
Figs. 2, 4, 5: CPC 33672, Fig. 3: CPC 33673, Fig. 6, 7: CPC 33674.

Figs. 8–9: Demospongioide Spicula der Gattung *Carphites* (Docodermatidae, Hexactinellida) aus dem Perm von West-Texas (Originale zu FINKS, 1960). REM, Maßstäbe 50 µm.:

Fig. 8: Strongyl aus dem Wurzelschopf von *Carphites diabolensis*; USNM 78894.

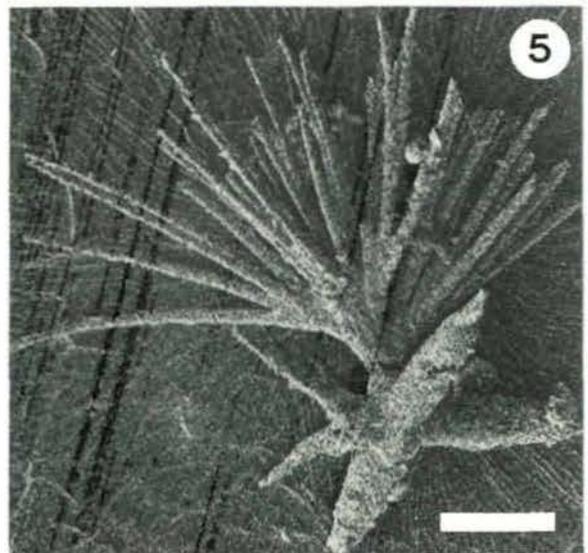
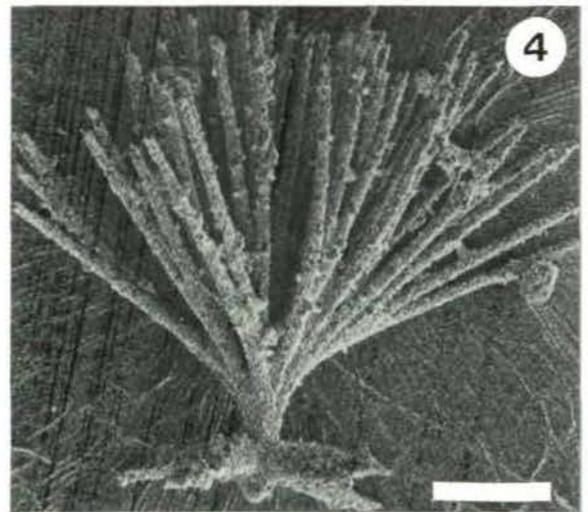
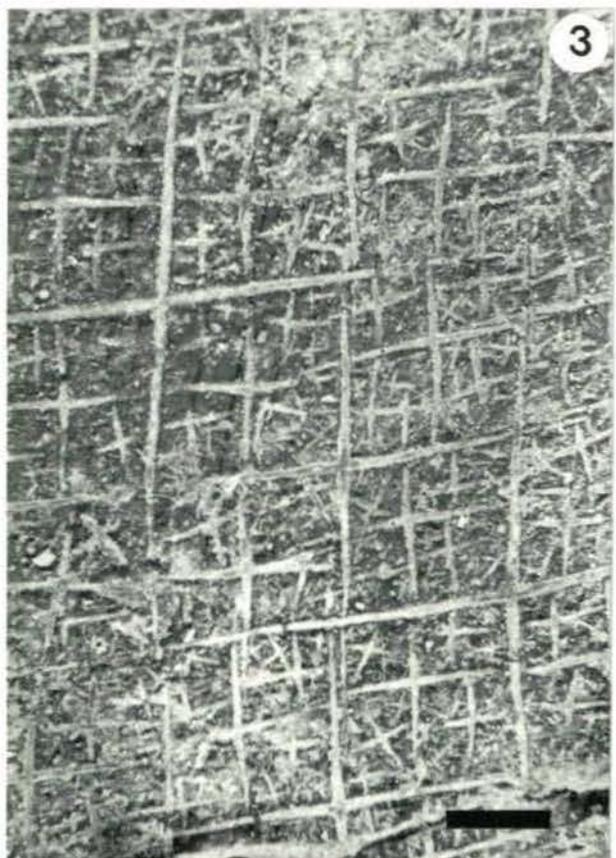
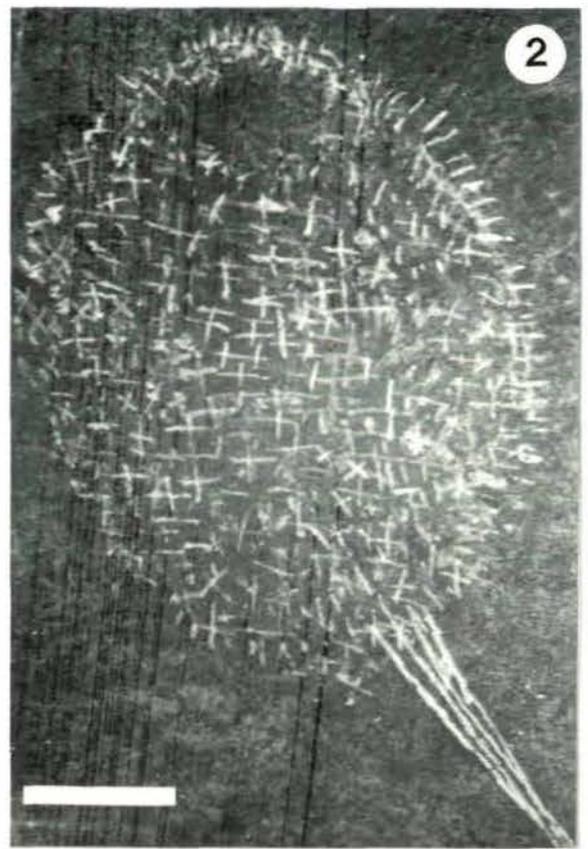
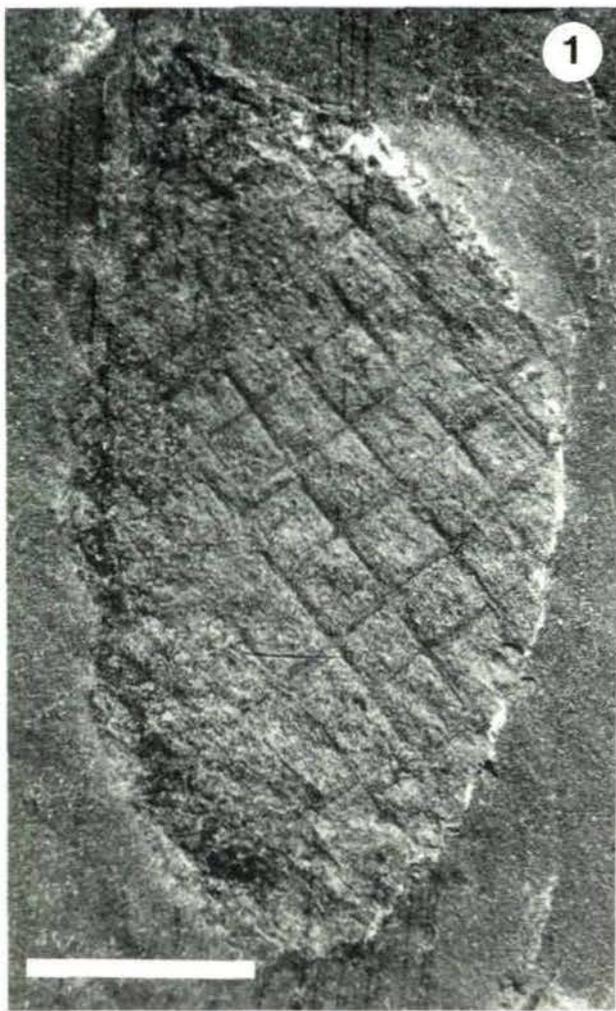
Fig. 9: Oxe von *Carphites plectus*; USNM 127662a.

USNM = United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington D.C., USA.



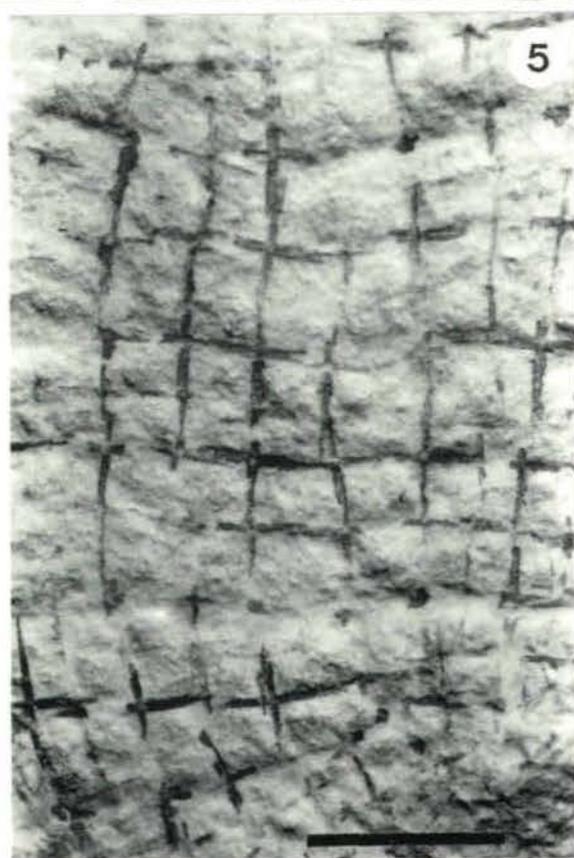
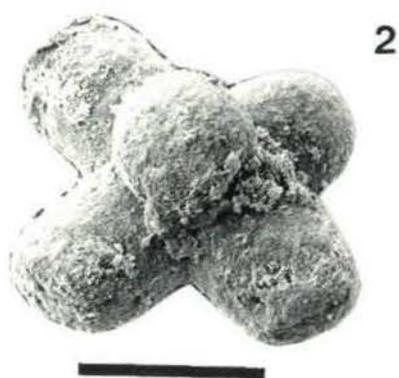
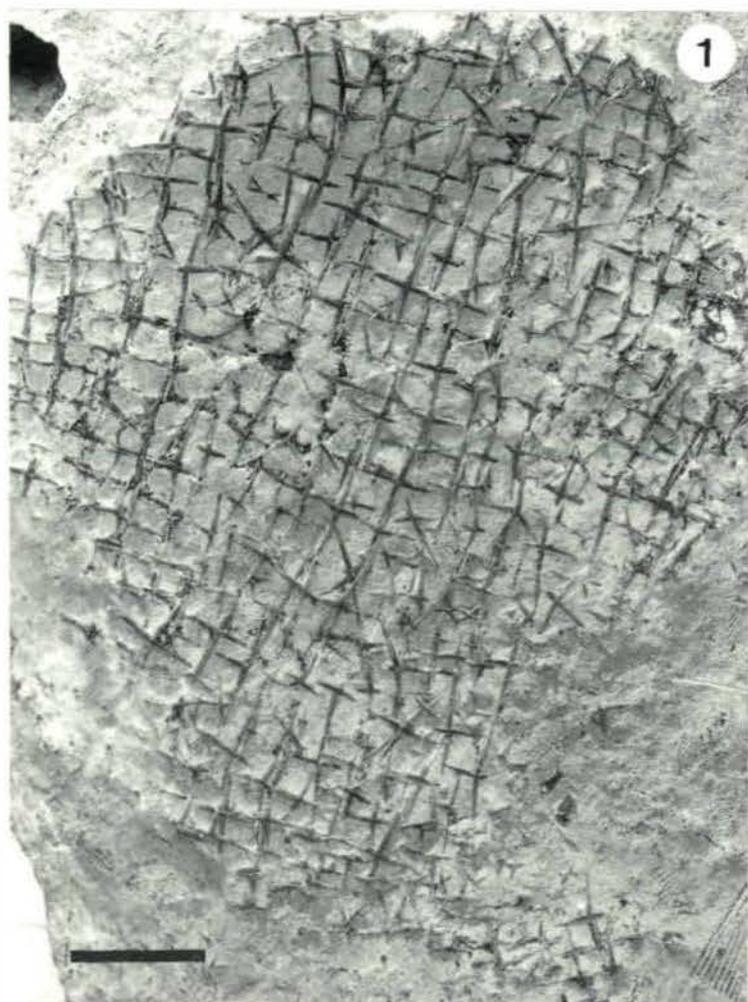
Tafel III

- Fig. 1: *Diagoniella robisoni* RIGBY, 1978, aus dem mittelkambrischen Wheeler Shale, Utah. Maßstab 5 mm.
- Fig. 2: *Protospongia tetranema* DAWSON, 1888, aus der DAWSON-Collection von Little Métis, Ordovizium. Das Typusmaterial wurde zur Verschönerung vom Autor z.T. bemalt und „ergänzt“, und die weißen Kreuze und „Diactine“, die in Publikationen mit abgebildet wurden, sind außer durch die weiße Farbe in den Typusexemplaren nicht immer erkennenbar. Redpath Mus. 2.316. Maßstab 1 cm.
- Fig. 3: *Protospongia hicksi* HINDE, Original zu RIGBY, 1966, aus dem kambrischen Marjum Limestone. USNM 145295. Maßstab 7 mm.
- Figs. 4–5: Kometiaster aus dem Georgina Basin. CPC 33675. REM; Maßstab 100 µm.



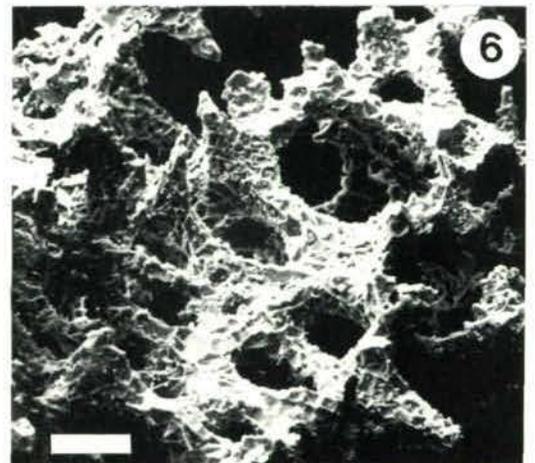
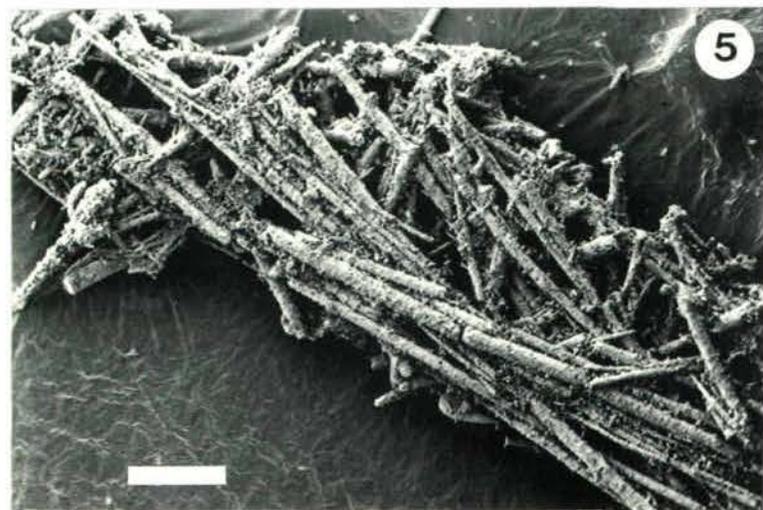
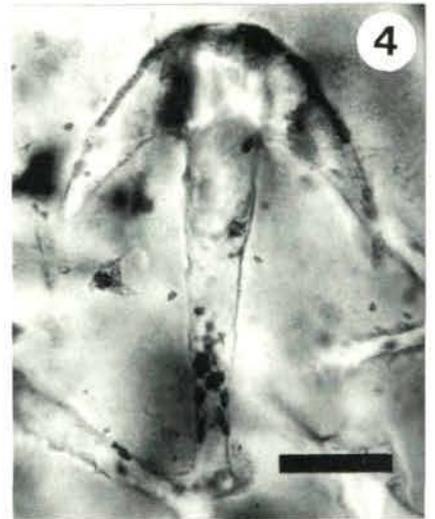
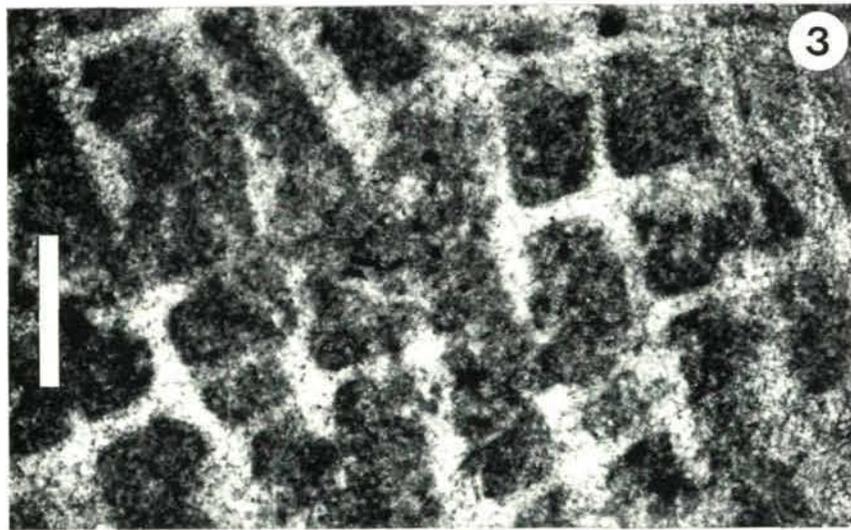
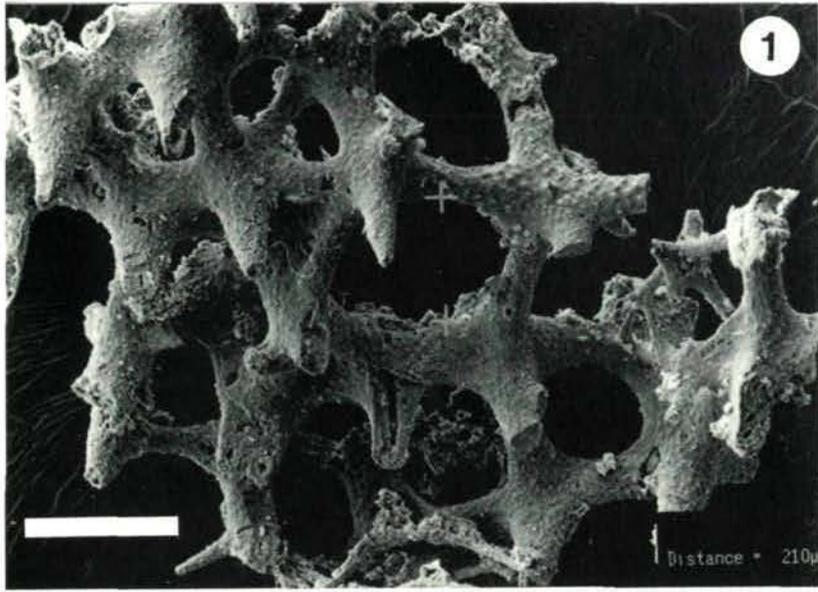
Tafel IV

- Fig. 1: *Mattaspongia apaches* RIGBY, 1970, aus dem späten Devon von Alberta; Paratypoid (Foto RIGBY, mit freundlicher Erlaubnis). Maßstab 10 mm.
- Fig. 2: Stark geschwollener Hexactin aus dem mittelkambrischen Georgina Basin, CPC 33676, . Maßstab 1 mm.
- Figs. 3, 5: Lyssakine Spikulation von *Ammonella quadrata* WALTHER, 1904, aus dem Solnhofener Plattenkalk (Tithon, Südwestdeutschland) mit Stauractinen in regelmäßiger quadratischer Anordnung. Dieser hexactinellide Schwamm aus dem späten Jura zeigt eine starke Affinität zu den Protospongiidae. Ob es sich hierbei um eine Homoplasie oder aber um eine überlebende protospongiide Art aus dem Altpaläozoikum handelt, läßt sich derzeit nicht entscheiden. Weitere Erläuterungen im Text.
- Fig. 4: *Hexatractiella nevadensis* (RIGBY & STUART, 1988) Silur-Devon-Grenzschichten in Nevada. Abgewandelte Hexactine verschiedener Größen bilden die Spicula-Längszüge scheinbarer „Diactine“. Maßstab 1 mm.



Tafel V

- Fig. 1: Hexactinosa sp. aus dem Oberdevon (Frasné) des Heiligen-Kreuz-Gebirges, Polen. REM, Maßstab 250 µm.
- Fig. 2: *Hydnoceras* sp. (Dictyospongiidae) aus Mansfield („Chemung“), USNM 33562. Maßstab 2 cm.
- Fig. 3: Dünnschliff des Diktyonalskeletts eines Hexactinosa sp. aus dem Oberdevon (Frasné) von Elbingerode, Harz. Maßstab 200 µm.
- Fig. 4: Hemidisk von *Microhemidiscia ortmanni* KLING & REIF, 1969, Holotypus, Tüb. 1340/5. Maßstab 100 µm.
- Fig. 5: Dichte Züge von Oxen und andere demospongioide Spicula aus dem subdermalen Bereich von *Carphites plectus* FINKS, 1960, USNM 127662a. REM, Maßstab 500 µm.
- Fig. 6: Desmoides Sklerenskelett von *Pileolites baccatus* FINKS, 1960, USNM 78863. Maßstab 50 µm.



Tafel VI

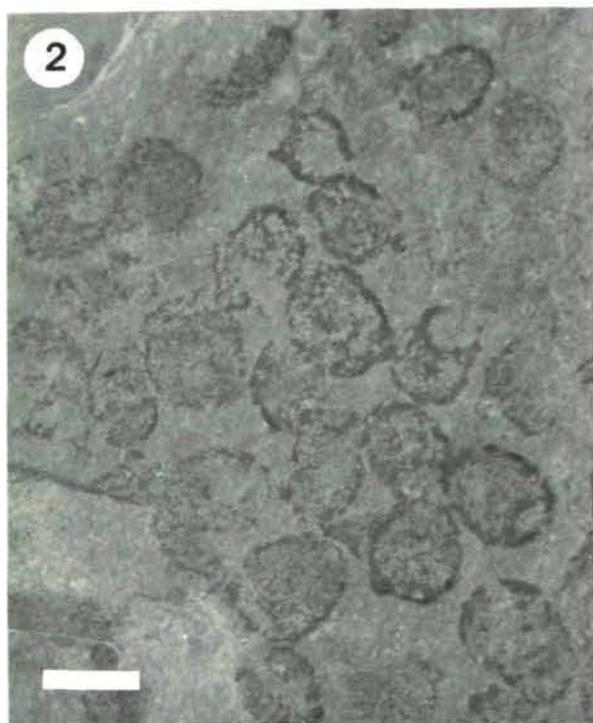
Brachiospongia digitata (OWEN, 1858) Ordovizium, Kentucky Shale; (Foto RIGBY m. freundl. Erlaubnis). Maßstab 3 cm.

- Fig. 2: Anhäufung kleiner Exemplare von *Teganiella ovata* RIGBY & MEHL aus dem Mitteldevon von Simpson Park, Nevada. Die sowohl größenmäßige als auch artliche Sortierung gibt sedimentologische und palökologische Hinweise, vgl. Text-Abb. 12. Maßstab 5 mm.
- Fig. 3: Vergleichbare Anhäufung kleiner Spongien der Art *Choia ridley* WALCOTT, 1920 (Demospongiae) auf einer Schichtfläche aus dem Burgess Shale läßt ähnliche Mechanismen vermuten. Maßstab 10 mm.
- Figs. 4–5: *Pileolites baccatus* FINKS, 1960, USNM 78863, Maßstab 100 µm.
- Fig. 4: Desmoides Gerüst (Tetraclone?). REM.
- Fig. 5: Äußere Deckschicht mit kugeligen Schwellungen.

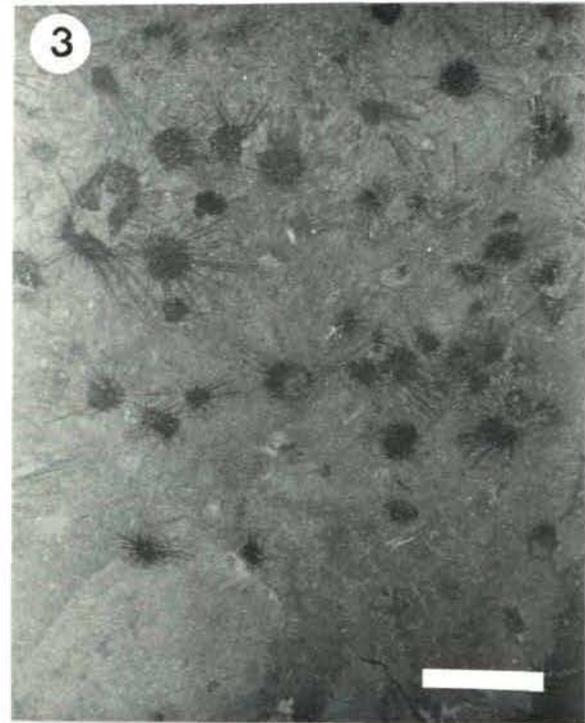
1



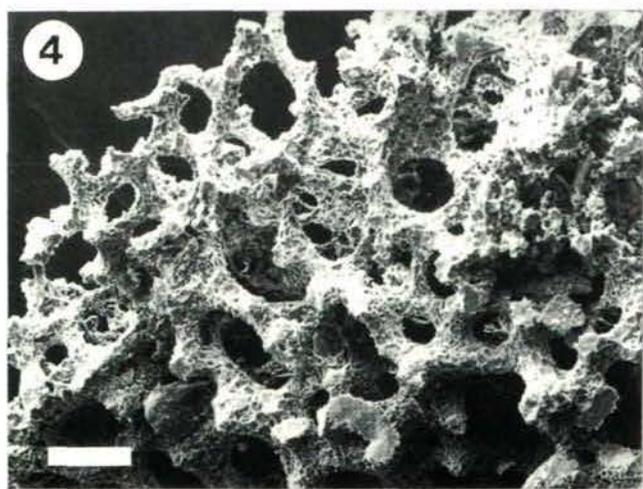
2



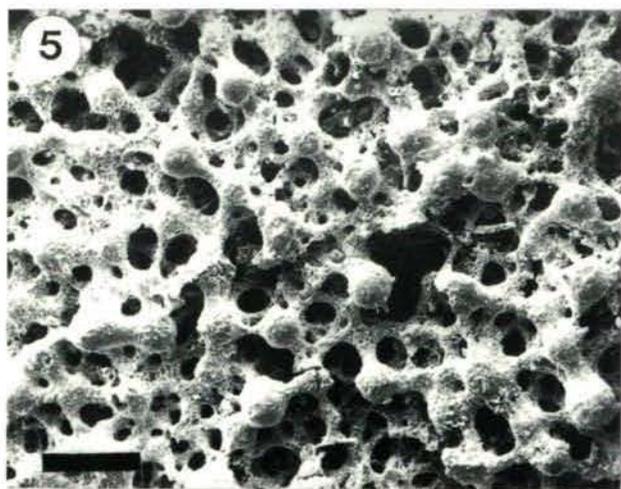
3



4



5



Tafel VII

- Fig. 1: *Sanshapentella dapingi* MEHL & ERDTMANN, 1994, Holotypus, aus dem Tommotium von Sansha (N-Hunan, China). Maßstab 5 mm.
- Fig. 2: *Gabelia fascicula* RIGBY et al., 1991. Exemplar aus Grenzsichten des Mittel-/Oberdevons vom Madfeld im Sauerland (Nordwestdeutschland); Beschreibung siehe Anhang. Maßstab 5 mm.
- Fig. 3: *Cyathophycus rhenana* (SCHLÜTER, 1892) aus dem Bundenbacher Schiefer (Unterdevon, Westdeutschland), leg. BRASSEL (SNG 218). Spicula-Anordnung der Spongienwand (vgl. Text-Abb. 10). Maßstab 2 mm.
- Fig. 4: Stark geblähtes diactines Spiculumaus dem Mittelkambrium des Georgina Basins (CPC 33677). Maßstab 100 µm.

