

Mitt. österr. geol. Ges.	78 (1985)	S. 267-289 1 Abb., 6 Taf.	Wien, 11. März 1986
--------------------------	--------------	------------------------------	---------------------

***Imilce* FLÜGEL 1975 (Khmeriidae, Demospongea) aus der Yabeina-Zone (Perm) von Tunis**

Von Helmut W. FLÜGEL, Graz*)

Mit 1 Abbildung und 6 Tafeln

Zusammenfassung

Beschreibung des als Nomen nudum 1975 aufgestellten Genus *Imilce* mit den Arten *I. newelli* und *I. latum* aus dem Oberperm von Südtunis. Das Genus wird mit *Permosoma* JAEKEL und *Khmeria* MANSUY zur Familie Khmeriidae MONTANARO-GALITELLI, 1956 bzw. zur Ordnung Operculospongia FLÜGEL, 1975 (Klasse Demospongea) gestellt. Zur Erklärung des Basalskelettes wird ein Weichkörpermodell vorgeschlagen. Es erklärt die Entwicklung von sich zu Plattformen vereinigenden Operculae, die Wachstumsgenerationen trennen können, aus dem unterschiedlichen Wachstum von Weichkörperoberfläche und -volumen. Dies führte ab einem bestimmten Zeitpunkt zu Schwierigkeiten in der Nahrungsversorgung des Tieres. Die Bildung neuer Wachstumsgenerationen ermöglichte sein Weiterleben.

Abstract

A description of the genus *Imilce* with the species *I. newelli* and *I. latum* from the Upper Permian of South-Tunis, which was advanced as Nomen nudum in 1975, is presented. The genus is, together with *Permosoma* JAEKEL and *Khmeria* MANSUY assigned to the family Khmeriidae MONTANARO-GALITELLI 1956 respectively the order Operculospongia FLÜGEL 1975 (class Demospongea). A soft-body model is proposed for the explanation of the basal skeleton. It illustrates the formation of operculae, which merge into platforms and can be separated by zones of accretion, by variable growth of surface and volume of the soft-body. This variable growth led to difficulties in the food intake of the animal. The development of new zones of accretion allowed a survival.

Einführung

Im Jahre 1975 überließ mir Normen G. NEWELL, American Museum of Natural History, New York, ein 1974 bzw. 1975 aufgesammeltes „Korallen“-Material aus der Yabeina-Zone des Djebel Tebaga (Südtunis) zur Bearbeitung. Dazu kam eine 1975 von J. Keith RIGBY, Brigham Young University, Provo, gesammelte kleinere Kollektion. Neben wenigen Rugosa handelt es sich bei den Fossilien überwiegend

*) Adresse des Verfassers: Prof. Dr. Helmut W. FLÜGEL, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Graz, Heinrichstraße 26, A-8010 Graz, Österreich.

um Exemplare einer Art, die 1933 DOUVILLE et al. als *Sphaerospongia permotesselata* erwähnten und die ab 1956 H. & G. TERMIER dem Genus *Permosoma* zuordneten. Wie das vorliegende Material jedoch zeigte (FLÜGEL 1975, 1980), handelt es sich trotz Ähnlichkeiten um keine Vertreter dieses Genus. Ebenso wenig ist ihre Deutung als „Sclerospongia“, wie sie H. & G. TERMIER 1974, 1977 vornahmen, möglich, jedoch ihre Zuordnung zu den Porifera. In einer kurzen Beschreibung dieses neuen Genus „*Imilce*“ wurde diese daher als Vertreter einer neuen Klasse „Operculospongia“ gedeutet. Eine ausführliche Darstellung wurde in Aussicht gestellt (FLÜGEL 1975). Verschiedene Umstände machen dies erst jetzt möglich.

Das Material ist im American Museum of Natural History (Nr. 309317, New York, dem Smithsonian Institute) Nr. 315212, Washington bzw. dem Geological Department der Brigham Young University, Provo hinterlegt.

Fundpunkt

Eine Darstellung des Fundkomplexes (Abb. 1) gaben NEWELL et al. 1976. Auf diese Arbeit und unpublizierte Angaben stützt sich folgende Zusammenstellung. Hierbei beziehen sich die Buchstaben N. Y. auf das in New York, W. auf das in Washington und P. in Provo hinterlegte Material. Die Zahlen entsprechen den Fundnummern, wobei sie oft mehrere Exemplare umfassen.

- | | |
|-----------|---|
| Section B | Schicht 1: (W.) |
| | Schicht 4: FS-74-T5 (N. Y.) |
| | Schicht 22: FS-74-T1 (N. Y.) |
| Section C | Schicht 11: FS-74-T6 (N. Y.) |
| | Schicht 18: (W.) |
| Section D | Schicht 9: 9 (N. Y.) |
| | Schicht 19: 19 (N. Y.) |
| | Schicht 23: 23 (N. Y.) |
| Section E | Schicht 10–12: 10A–12A (N. Y.) |
| | Schicht 14: 14A (N. Y.) |
| | Schicht 14: (P.) |
| | Schicht 21–23: 21A–23A (N. Y.) |
| | Schicht 25: (P.) |
| | Schicht 25C: (W.) |
| | Schicht 21–27: (E-Seite Merbeh Oussif) FS-74-T2 (N. Y.) |
| | Schicht 27: 27A (N. Y.) |
| Section F | Schicht 2: 2A (N. Y.) |
| | Schicht 4: 4A (N. Y.) |
| Section G | Schicht 1: S1 (N. Y.) |
| | Schicht 24: (W.) |
| Section I | Schicht 2: (P.) |
| | Schicht 26: (W.) |
| | FS-74-T13 (N. Y.) |
| | FS-74-T13A (N. Y.) |
| Section J | Schicht 1: (W.) |
| | Schicht 15: (W.) |
| | Schicht 17: (W.) |

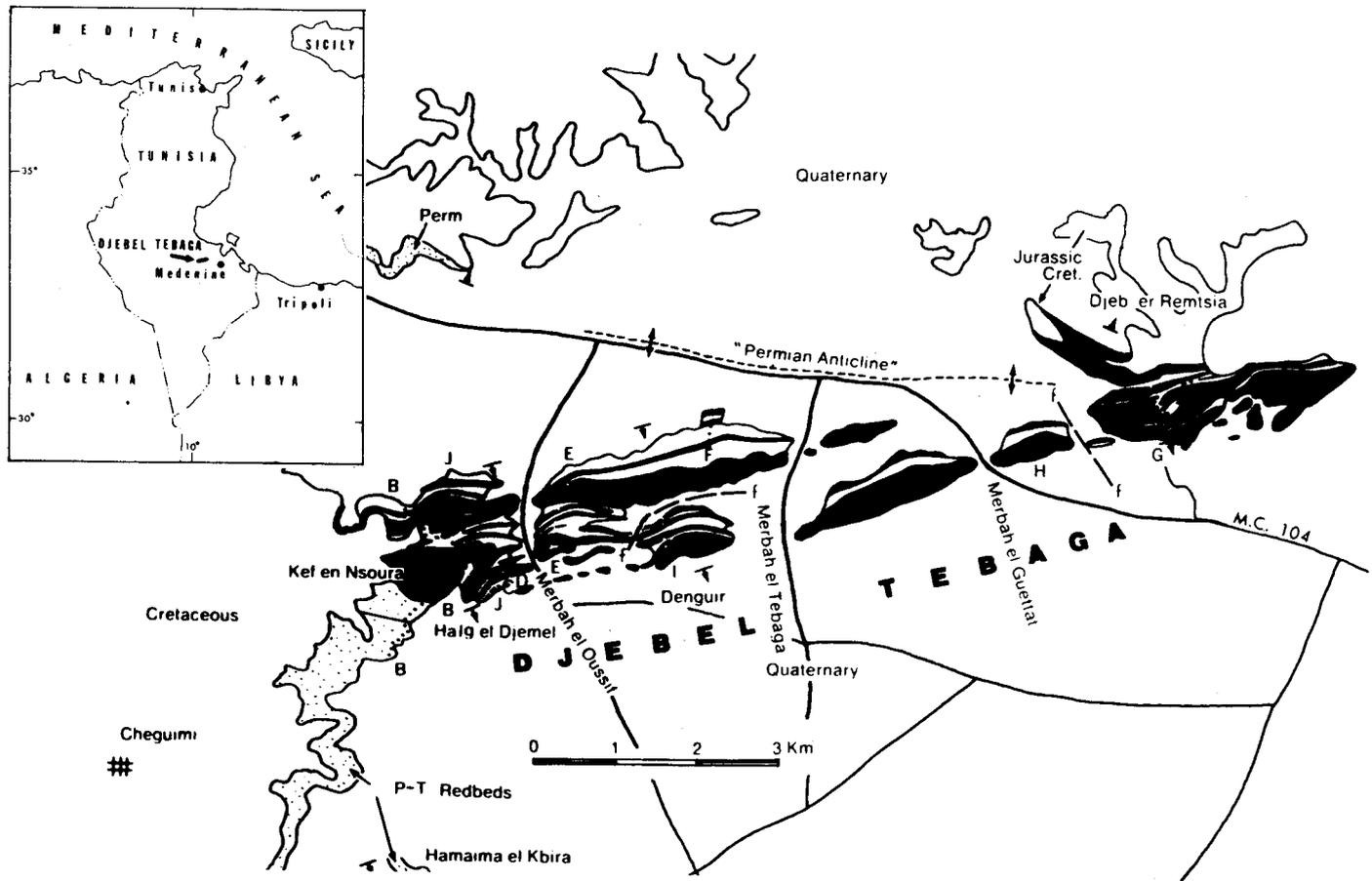


Abb. 1: Lage des Jebel Tebaga und der Fundpunkte nach NEWELL et al. 1976.

Systematik

Stamm: Porifera GRANT, 1872

Klasse: Demospongea SOLLAS, 1875

Ordnung: Operculospongia FLÜGEL, 1975

Diagnose: Demospongea mit (teilweise?) aragonitischem Basalskelett aus becherförmigen Röhren, die z. T. durch sich zu Plattformen zusammenschließenden Operculae abgeschlossen werden, die Skelettgenerationen voneinander trennen können.

Bemerkungen: 1918 beschrieb JAEKEL aus dem Perm Siziliens *Permosoma* und vermutete in diesem Genus eine Tunicata. Wie die Bearbeitung des Originalmaterials zeigte (FLÜGEL 1980) ist dies nicht gerechtfertigt. Andererseits ergaben sich enge Beziehungen zu *Khmeria* MANSUY 1914 und damit eine Zuordnung zur Familie Khmeriidae MONTANARO-GALITELLI 1956. Diese wird damit synonym mit *Permosomidae* H. & G. TERMIER 1974, obwohl die tunesische Form nicht zu *Permosoma* gehört (FLÜGEL 1975), sondern zu einem neuen Genus: *Imilce*. Dies führte zur Aufstellung der Familie Imilcidae, wobei FLÜGEL 1980 eine engere Beziehung von *Imilce* einerseits, *Permosoma* und *Khmeria* andererseits ablehnte. Der Besitz von Operculae, die sich zu Plattformen zusammenschließen und die übereinanderliegende Wachstumsgenerationen voneinander trennen können, der gleiche Bau der Operculae, insbesondere aber die Erarbeitung eines einheitlichen funktionellen Weichkörper-Skelettmodelles von *Khmeria*, *Permosoma* und *Imilce* lassen es jedoch richtig erscheinen, sie zu einer Familie zu vereinen, für die der Name Khmeriidae die Priorität hat.

1974 stellten H. & G. TERMIER *Imilce* (= „*Permosoma*“) zu den Sclerospongia und ordneten sie 1977 den Ceratoporellida zu. Die morphologischen Unterschiede zu rezenten Sclerospongia führten dagegen FLÜGEL 1975 zur Vorstellung, daß es sich um den Vertreter einer neuen Klasse der Porifera handeln könnte. Zufolge des Auftretens von Operculae bezeichnete ich diese „Operculospongia“. Bei einer Zuordnung der Sclerospongia zu verschiedenen Ordnungen der Demospongea (MÖHN 1984, DEBRENNE & VACELET 1984) und unter Berücksichtigung der Skelettfunktion und der Weichkörperrekonstruktion (vgl. S. 275) erscheint heute die Existenz dieser Klasse zweifelhaft. Dies führt zur Frage, ob die Operculospongia eine Ordnung innerhalb der Demospongea (oder Sclerospongia) darstellt. Vergleicht man das Skelett mit dem anderer heute den Demospongea zugeordneten Sclerospongia, dann finden sich vor allem bei *Merlia* starke Analogien, sieht man von den verschiedenen Größenordnungen ab. Dies gilt insbesondere für das Fehlen von Wandporen, dem Aufbau aus becherförmigen „Crypten“ bei *Merlia*, die zentripedal wachsenden Böden und das Auftreten von Vertikalleisten an den Röhrenwänden. Andere Ähnlichkeiten ergeben sich in der Mikrostruktur und dem Teilungsmodus der Skelettröhren mit *Ceratoporella* (vgl. HARTMAN & GOREAU 1970). Dagegen ist das Auftreten von zapfenförmigen Säulchen, der Abschluß einzelner Skelettgenerationen durch Bildung einer aus Operculae bestehenden Plattform sowie der Teilungsmodus mit Entwicklung mehrerer Pocilli innerhalb eines älteren „Pocillums“ (S. 274) den bisher beschriebenen „Sclerospongia“ unbekannt. Auch fehlt jeder Hinweis auf die einstige Existenz kieseliger Spicula zusätzlich zum Basalskelett, wie

sie auch die Merliida besitzen. Dies spricht für die Beibehaltung der Operculospongia als eine eigene Ordnung der Demospongea, wobei die einzige bisher bekannte Familie Khmeriidae MONTANARO-GALITELLI, 1956 ist.

Familie Khmeriidae MONTANARO-GALITELLI, 1956

- 1956 Khmeriidae-MONTANARO-GALITELLI
- 1974 Permosomidae H. & G. TERMIER
- 1975 Imilcidae FLÜGEL

Diagnose: Vergleich Operculospongia.

Imilce FLÜGEL 1975

- v non · 1918 *Permosoma* n. g. – JAEKEL, S. 73.
- 1956 *Permosoma* JAEKEL – H. & G. TERMIER, S. 771.
- 1973 *Permosoma* JAEKEL – H. & G. TERMIER, S. 288.
- 1974 *Permosoma* JAEKEL – H. & G. TERMIER, S. 247.
- 1975 *Imilce* n. g. – FLÜGEL, S. 160.
- 1977 *Permosoma* JAEKEL – H. & G. TERMIER, S. 28.

Derivatio nominis: *Imilce* von Castulo war die Gattin Hannibals.

Typusart: *Imilce newelli* n. g. & n. sp.

Diagnose: Meist knolliges z. T. auf Fremdkörpern aufgewachsenes Skelett aus polygonalen becherförmigen „Pocilli“ bestehend. Wandporen fehlen. Mündungsteil mit kurzen vertikalen Leisten, z. T. palisadenartig. Verschluss durch Operculae, die sich abschnittsweise zu einer Plattform zusammenschließen können. Bisweilen mehr oder minder achsial gelegene columellaartige massive Zapfen innerhalb der Pocilli. Bisweilen zwei oder mehrere Skelettgenerationen durch Ineinanderschachtelung von Pocilli, oder durch Überwachsung der Plattformen entstanden. Im ersteren Fall Entwicklung tabulaeartiger Strukturen. Feinstrukturen im Bereich der Wände clinogonal, im Bereich der Operculae und Tabulae sphaerolithisch bis clinogonal-unilaminar, z. T. sekundäre Skelettfüllungen.

Verbreitung: Bisher mit zwei Arten (*I. newelli* und *I. lata*) aus dem Oberperm (Yabeina-Zone) von Tunis bekannt.

Imilce newelli n. sp.

(Taf. 1, 2, 3, 5; Taf. 4, Fig. 2–5; Taf. 6, Fig. 4, 5)

- v non · 1931 *Sphaerospongia permotesselata* n. f. – PARONA, S. 28, Taf. 1, Fig. 9–11.
- 1933 *Sphaerospongia permotesselata* PARONA-DOUVILLE, SOLIGNAC & BERKALLOFF, S. 22.
- 1934 *Sphaerospongia permotesselata* PARONA-SOLIGNAC & BERKALLOFF, S. 17.
- v partim · 1935 *Permosoma permotesselatum* (PARONA) – GRECO, S. 141.
- 1956 *Permosoma permotesselata* (PARONA) – H. & G. TERMIER, S. 771, Abb. 1a–g, Taf. 24, Fig. 1, 2.

- 1956 *Khmeria problematica* MANSUY – H. & G. TERMIER, S. 773, Abb. 1h–j.
- 1973 *Permosoma permotesselata* (PARONA) – H. & G. TERMIER, Taf. 3, Fig. 1.
- 1974 *Permosoma permotesselata* (PARONA) – H. & G. TERMIER, S. 247.
- 1975 *Imilce newelli* n. sp. – FLÜGEL, S. 160 (Nomen nudum).
- 1977 *Permosoma permotesselata* (PARONA) – H. & G. TERMIER, S. 28, Taf. 6, Fig. 5–8.

Derivatio nominis: Benannt zu Ehren von Norman D. NEWELL.

Holotypus: FS 74-T6/1.

Locus typicus: Djebel Tebaga, Südtunis, Section C, Schicht 11.

Stratum typicum: *Yabeina*-Zone, Oberperm.

Material: Ca. 40 Exemplare der Sectionen B, C, D, E, F, G, I, J des gleichen Fundraumes.

Diagnose: Art des Genus *Imilce* mit einem Durchmesser des häufig knopfförmigen halbkugeligen, oft auf anderen Resten aufgewachsenen Skeletts von unter 15 mm und der Pocilli von 0,5 bis 4,0 mm.

Beschreibung: Das in seiner Form sehr variable oft halbkugelige bis knopfförmige Skelett hat häufig einen kreisförmigen bis ovalen Umriß (Taf. 1, Fig. 1–6; Taf. 3, Fig. 3). Sein Durchmesser liegt meist zwischen 10 und 15 mm. Die Unterseite wird von einer konzentrisch gerunzelten Haut bedeckt, die der Holotheca der Tabulata gleicht (Taf. 2, Fig. 1, 2). Bei Überwachsung von Fremdkörpern ist eine mehr oder minder kugelige Skelettentwicklung möglich. Das auf den ersten Blick *Michelinia*-ähnliche Skelett (Taf. 1, Fig. 4) setzt sich aus sich nach außen zu vergrößernden becherartigen, im Umriß polygonalen, meist sechsseitigen und bis zu 3 mm tiefen „Röhren“ („Pocilli“ [von pocillum (lat.) = kleiner Becher]) zusammen. Ihr maximaler Durchmesser liegt zwischen 3,5 und 4,0 mm. Abschnittsweise können daneben am gleichen Exemplar Pocilli mit einem Durchmesser zwischen 0,5 und 1 mm auftreten, wobei diese bisweilen fleckenförmig gehäuft sind oder sich zu Reihen zusammenschließen können (Taf. 1, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 1, 2). Bisweilen sind die Pocilli stark gelängt, wobei sie durch Quereinschnürungen in zwei, selten in mehr Abschnitte gegliedert werden können (Taf. 3, Fig. 1, 5). Vom Pocillumboden, teilweise auch von der Wandung, können sich kurze, dünne, meist runde oder unregelmäßig gestaltete zapfenförmige Säulen („Columnae“) erheben (Taf. 3, Fig. 4). Zum Teil treten auch zwei Columnae in einem Pocillum auf. Daneben finden sich Skelette, bei denen derartige Bildungen nur vereinzelt beobachtbar sind bzw. völlig fehlen. Teilweise scheint es, als wären sie hohl, jedoch konnten dies Schliffe nicht bestätigen. Die Mauerdicke beträgt bis 0,5 mm. Sie schwankt mit dem Durchmesser der Pocilli stark. Im Bereich der „Mündung“ letzterer ist die Wand dachförmig abgeschrägt (Taf. 2, Fig. 4; Taf. 3, Fig. 4). Auf den Dachflächen bzw. auch etwas in die Pocilli reichend, finden sich vertikale Leisten (Taf. 2, Fig. 5). Sie fehlen im tieferen Abschnitt. Verbinden sich diese Leisten über dem „Dachfirst“, so entsteht ein pallisadenartiges Bild (Taf. 2, Fig. 4). Meist sind die Leisten gleichmäßig ausgebildet. Vereinzelt finden sich Pocilli, die stärkere und feinere Leisten zeigen ohne daß eine Regelmäßigkeit, entsprechend dem Wechsel in der Ausbildung von

Septalleisten gegeben wäre. Das Fehlen derartiger Leisten dürfte durch Abwitterung zu erklären sein. Im Verein mit Dünnschliffbildern gewinnt man die Vorstellung, daß die Wände aus einzelnen Pfeilern zusammengesetzt sein könnten (Taf. 4, Fig. 3, 4). Ein Beweis hierfür konnte jedoch nicht erbracht werden.

Wandporen konnten weder in den Ganzstücken noch in Schliffen festgestellt werden. Bilden die Pocilliwände die Skelettaußenwand, so können die Oberflächen feine „Rugae“ als Wachstumsmarken aufweisen (Taf. 2, Fig. 1, 3).

Das auffallendste Merkmal bilden die bei fast allen Exemplaren im wechselnden Ausmaß auftretenden deckelartigen Verschlüsse (Operculae) der Pocilli (Taf. 1, Fig. 6; Taf. 4, Fig. 4; Taf. 6, Fig. 4, 5). Sie treten oft abschnittsweise bei benachbarten Pocilli in mehr oder weniger gleicher Höhe auf und bilden so eine aus Einzelplatten bestehende Plattform (Taf. 3, Fig. 3), welche einen Wachstumsabschluß darstellt. Die Ausbildung der Operculae wechselt stark. So können die einzelnen Operculae von einem niedrigen Wandsaum umgeben und etwas eingesenkt sein (Taf. 1, Fig. 5) oder benachbarte Operculae gehen ineinander über (Taf. 3, Fig. 3) bzw. zwischen ihnen ist die Trennwand der Pocilli gleich einem Grabenboden erkennbar (Taf. 1, Fig. 6). Auf ihrer Oberfläche zeigen dem Umriss entsprechende „Rugae“ das zentripedale Wachstum (Taf. 6, Fig. 4).

Bisweilen lassen bei spezieller Position ihre Seitenwände Leisten entsprechend denen der Pocilliwandung erkennen. Wie und ob die Operculae mit der Wandung verwachsen waren, ließ sich nicht feststellen. Der Fund loser Deckeln bei *Permosoma* läßt an die Möglichkeit denken, daß sie nur durch den Weichkörper in ihrer Position gehalten wurden, wobei die Leisten um die Pocillumündung und an den Seitenflächen der Operculae der besseren Verankerung dienten. Sie entsprechen in ihrer Ausbildung äußerlich den von RUEDEMANN 1918, DUNBAR 1927 u. a. bei *Favosites* beschriebenen „Pseudoperculae“. Nach WELLS 1969 und SORAUF 1970, 1974 entstanden diese Bildungen durch zentripedales Wachstum des Skelettes in Einfaltungen des Weichkörpers. Dabei kam es zu einer Abschnürung des tieferen Weichkörperanteiles unter den sich schließenden „Pseudoperculae“. Wie ein mir vorliegendes Exemplar von *Favosites turbinatus* (Taf. 4, Fig. 1) zeigt, muß auch nach dem vollkommenen Verschuß der Röhren durch diese Pseudooperculae der abgeschnürte Weichkörperrest noch einige Zeit die Fähigkeit zur weiteren Ausscheidung von Kalziumkarbonat besessen haben. Dieses füllt in Form von außen nach innen wachsender Lagen die Röhren unter den Pseudooperculae z. T. bis zum ersten Tabulum weitgehend aus. Da *Favosites turbinatus* sehr große Poren hat, kann angenommen werden, daß die abgeschnürten Weichkörperreste zum Zeitpunkt dieser Internablagerungen über diese Poren mit dem lebenden Gewebe in Zusammenhang standen und damit die physiologische Möglichkeit einer weiteren Karbonatabscheidung bis zum Absterben dieser Weichkörperpartien bestanden hat. Daß dies bei *Imilce* nicht der Fall war, zeigen Operculae, die von einer unregelmäßig gebauten Kalkhaut überdeckt werden, die auch die Trennfugen benachbarter Operculae überzieht, wobei ihr Eintauchen unter jüngere Pocilligenerationen, die auf den Plattformen aufwachsen zeigt, daß es sich um eine primäre Bildung handelt, die von einem Weichkörper außerhalb der Operculae abgeschieden wurde. Vereinzelt zeigen sich bei eingesenkten Operculae auf deren Oberfläche radiär verlaufende Rippen (Taf. 1, Fig. 5) bzw. eine Columna, die sich frei über das Operculum erhebt.

Größere „Stöcke“ zeigen eine Längsgliederung durch horizontale tabulaartige Böden. Es erinnert dies an Tabulata. Dünnschliffe und Rasteraufnahmen ergaben jedoch, daß es sich um Elemente handelt, die nicht in die Wand des älteren Pocillum übergehen, sondern daß diese „Tabulae“ basale Abschlußteile ineinandergeschachtelter, übereinanderliegender Pocilli darstellen (Taf. 4, Fig. 5; Taf. 5, Fig. 6). Dies führt zur Entwicklung voneinander getrennter Pocilligenerationen, wobei neben dieser Möglichkeit das Überwachsen der Plattenform-artigen Operculumflächen durch neue Pocilligenerationen die knopfartig auf den älteren sitzen, bemerkbar ist (Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 3). Die Bildung neuer Pocilli erfolgt auf verschiedene Art. Neben der erwähnten „Längsteilung“ unter Bildung neuer Generationen über den Plattformen läßt sich auch die Teilung von großen Pocilli beobachten (Taf. 1, Fig. 4; Taf. 3, Fig. 1), wobei bis zu sieben neue Pocilli in einem älteren Pocillum entstehen können. Die Mikrostruktur der Pocilliwände ist clinogonal im Sinne von WENDT 1979 und entspricht der von FENNINGER & FLAJS 1974 bei Hydrozoa, von WENDT 1974 etc. bei Kalkschwämmen, von SORAUF 1972 bei Scleractinia, von LAFUSTE & FISCHER 1970 bei Chaetetida oder HARTMANN & GOREAU 1975 bei Sclerospongia beschriebenen Struktur (Taf. 4, Fig. 3; Taf. 5, Fig. 1–4, Taf. 5, Fig. 6). Sie besteht aus möglicherweise ursprünglichen Aragonitfasern, die von einer Mittellinie nach oben divergierend verlaufen. Im Querschliff deuten sich verschiedene Zentren an, die den genannten „Divergenzlinien“ entsprechen, von denen die Fasern nach außen gerichtet wachsen, wobei sich die einzelnen Bündel gegenseitig begrenzen und abschneiden. Im Gegensatz dazu lassen die „Tabulae“ eine sphaerolithische bis clinogonal-unilaminare (im Sinne FENNINGER & FLAJS 1974) Mikrostruktur erkennen. Sie wurde bereits von H. & G. TERMIER 1973 abgebildet. Sie schneidet scharf an der Pocilliwand ab und zeigt damit, daß diese Elemente jünger in die Pocilli eingelassene Bildungen darstellen.

Zusätzlich zu diesen primären Skelettstrukturen können das Innere der Pocilli durch eine sekundäre orthogonale Skeletthaut überzogen sein (Taf. 5, Fig. 5) wie sie von WENDT 1979 a, b bei *Ceratoporella* beschrieben wurde. Sie ist durch einen deutlichen Wachstumsbruch von der Primärstruktur getrennt.

Mineralogisch läßt sich nach WENDT 1977 im Skelett Aragonit in wenigen Prozenten nachweisen. Dies läßt darauf schließen, daß dies primär die Skelettsubstanz gewesen sein könnte.

Eine Untersuchung durch das Zentrum für Elektronenmikroskopie, Graz zeigte, daß die Sr-Verteilung quer über ein in Tafel 4, Figur 4 abgebildetes Skelettelement stark schwankt, ohne daß sich eine genauere Beziehung zum Feinbau nachweisen ließ. Im Gegensatz dazu bleibt die Mg-Verteilung quer über das Element mehr oder minder unverändert.

Imilce lata n. sp.

Taf. 6, Fig. 1–3

Holotypus: FS-74-T6/15, Taf. 6, Fig. 1.

Locus typicus: Djebel Tebaga, Section E, Schicht 11, Südtunis.

Stratum typicum: *Yabeina*-Zone, Ober-Perm.

Material: Paratypus 21A–23A, Section E.

Derivatio nominis: latus-Lat. breit, nach der Dicke der Wände.

Diagnose: Art des Genus *Imilce* mit über 0,5 mm breiten Wänden und gut ausgebildeten achsialen Pfeilern. Pocilli meist über 4 mm im Durchmesser.

Beschreibung: Das unregelmäßige, massige Skelett (Taf. 6, Fig. 1) hat einen Durchmesser von über 20 mm. Seine Unterseite ist mit einer runzeligen „Holothe-ca“ bedeckt.

Die meist sechsseitigen polygonalen Pocilli erreichen im Mündungsbereich einen Durchmesser von über 4 mm. Die Wände fallen meist steil gegen den Boden ab, dessen Durchmesser daher meist nur wenig geringer ist als der Mündungsdurchmesser. Die Tiefe liegt um 2 mm. Vom glatten Boden erheben sich meist sehr verschieden gestaltete Stalagmiten-artige Columnae (Taf. 6, Fig. 1-3). Sie können zapfenförmig, ein- oder zweigipfelig, dick-plattenförmig oder röhrenartig gestaltet sein. Bisweilen lehnen sich diese Columnae an die Wand bzw. wachsen aus dieser hervor.

Die Wanddicke liegt fast immer über 0,5 mm und kann bis 0,8 mm erreichen (Taf. 6, Fig. 2). Um den Mündungsrand verjüngt sich die Mauer dachförmig, wobei dieser Abschnitt von breiten, meist abgewitterten, normal zur Wandbegrenzung stehenden Leisten-ähnlichen Bildungen besetzt wird. Die Wände selbst sind meist glatt und nur vereinzelt lassen sie knotenförmige Unregelmäßigkeiten beobachten. Poren fehlen.

Abschnittsweise werden benachbarte Pocilli von einem konzentrisch gebauten Operculum abgeschlossen (Taf. 6, Fig. 3). Tabulae können vorhanden sein, sind jedoch selten. Auffallend ist, daß vereinzelt benachbarte große Pocilli zu einem langgestreckten Pocillum durch Verlust der Trennwand verschmelzen können (Taf. 6, Fig. 2). Die Vermehrung der Pocilli erfolgt durch „Intermuralsprossung“ sowie durch Teilung, wobei im Bereich eines Pocillums 4 bis 5 neue Pocilli entwickelt sein können.

Bemerkungen: Die Art ist größer und kräftiger als *I. newelli*, hat jedoch ansonsten alle Merkmale dieser Form.

Weichkörper und Skelett

Die Art des Skelettes mit der Entwicklung von Plattform-artig sich zusammenschließenden Operculae die verschiedene Skelettgenerationen voneinander trennen können, läßt die Frage nach dem Weichkörper und den Bedingungen dieser Bildung aufkommen. Aussagen über den skelettausscheidenden Weichkörper müssen davon ausgehen, daß das Skelett das Ergebnis eines Wachstumsvorganges und seine Form funktionsabhängig ist. Bei *Imilce* handelt es sich überwiegend um mehr oder minder halbkugelige bis – bei Umwachsung – kugelförmige Körper, die aus einer Zusammenballung becherförmiger Pocilli gebildet werden. Das völlige Fehlen von Poren zeigt, daß dieser Körper als Basisskelett aufgefaßt werden muß, der von einem einheitlichen Weichkörper umhüllt war, wobei das Skelettwachstum, wie die gelegentlich beobachtbaren Rugae zeigen, mehr oder minder kontinuierlich erfolgte. Seine Ausscheidung muß durch eine hierfür spezifizierte Zellschicht erfolgt sein, die das Skelett umhüllte. Damit ergibt sich ein Bezug zu den Basalskeletten verschiedener Porifera.

Funktionell wird der Weichkörper von Porifera durch den Wasserfluß zwischen Ostien und Osculum über ein Kanalsystem bestimmt, wobei die Geißelkammern

den Motor dieses Wasserstromes bilden. Die relativ großen Pocilli des Skelettes von *Imilce* lassen es dabei denkbar erscheinen, daß der Weichkörper jedes Pocillums ein eigenes Osculum mit zugehörigen Ostien und Kanalsystem besaß, d. h. eine gewisse Individualisierung innerhalb des Schwammkörpers gegeben war. Damit ergibt sich das Modell eines Organismus, welches in Anlehnung an das im Skelettbau, abgesehen von der Größe, ähnlichen Genus *Merlia* KIRKPATRIK entworfen wurde. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß in dem angenommenen Modell der Weichkörper großteils innerhalb des Skelettes gelegen, und die mit dem Wasser in Berührung stehende Oberfläche weitgehend auf eine halbkugelige bis kugelige Hüllhaut beschränkt gewesen sein dürfte. Das Wachstum des Weichkörpers, welches wie die „Rugae“ zeigen Hand in Hand mit dem Skelettwachstum erfolgte, muß bei diesem Modell zu einem zunehmenden Mißverhältnis zwischen der freien, nahrungsaufnehmenden Oberfläche mit den Ostien und dem Volumen des nahrungsverarbeitenden Weichkörpers mit seinem Kanalsystem und seinen Geißelkammern geführt haben, nachdem letztere mit dem Kubus erstere mit dem Quadrat zunimmt. Dies könnte die Ursache der Entwicklung der Operculae gewesen sein, die sich in bestimmten Wachstumsstadien als Abschluß der Pocilli entwickelten und sich zu örtlichen Plattformen zusammenschlossen, die teilweise von jüngeren Skelettgenerationen überwachsen werden. In diesen Wachstumsstadien müssen mehr oder minder große Abschnitte des umhüllenden Weichkörpers außerhalb der Vertiefungen des Basalskelettes gelegen gewesen sein. Eine Verankerung war nur durch die Teile gegeben, die noch in den Pocilli steckten. Möglicherweise begründet dies die Ausbildung der fallweise auftretenden Zapfen innerhalb der Pocilli als der besseren Verankerung durch Oberflächenvergrößerung dienende Strukturen. (Ihre – für Porifera unmöglich – Deutung als „Muskelansatz“ für die Operculae ist nicht möglich, da die genannten Zapfen nur gelegentlich auftreten und darüber hinaus kein Hinweis dafür vorhanden ist, daß die Operculae bewegliche Strukturen waren. Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß die Leisten und Furchen des Operculaeandes und die entsprechenden Strukturen der Pocillimündung dafür sprechen würden, daß zu Lebzeit des Tieres eine Verbindung beider Skelettelemente nicht durch Verwachsung, sondern durch organisches Material gegeben war.)

Das angenommene Modell eines diskontinuierlichen Wachstums des Weichkörpers zur Erklärung der übereinanderwachsenden Skelettknospen bei *Imilce* findet eine Stütze in dem Nachweis gemmulaartiger Zellen in den „Crypten“ von *Merlia* (VACLET 1980). Diese führen hier nach Entwicklung der Tabulae zu einer Regeneration des Weichkörpers über den genannten Skelettstrukturen und damit zur Ausbildung eines ähnlichen diskontinuierlichen Wachstums mit Übereinanderlagerung verschiedener Wachstumsgenerationen.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich N. G. NEWELL, New York, und J. K. RIGBY, Provo, für die Übermittlung des Materials und die Möglichkeit seiner Bearbeitung herzlich danken. Ferner gebührt mein Dank G. FLAJS, Aachen, der bereits 1977 am Institut für Paläontologie der Universität Bonn die SEM-Aufnahmen zu vorliegender Arbeit anfertigte und die ersten Elementanalysen durchführte, P. GOLOB vom Zentrum für

Elektronenmikroskopie Graz für seine weiteren diesbezüglichen Untersuchungen, A. FENNINGER, Graz, der mich mit Rat und Tat bei den Untersuchungen unterstützte, sowie dem nichtwissenschaftlichen Personal des Institutes für Geologie und Paläontologie der Universität Graz für Präparation, Photo-, Zeichen- und Schreibarbeiten.

Literatur

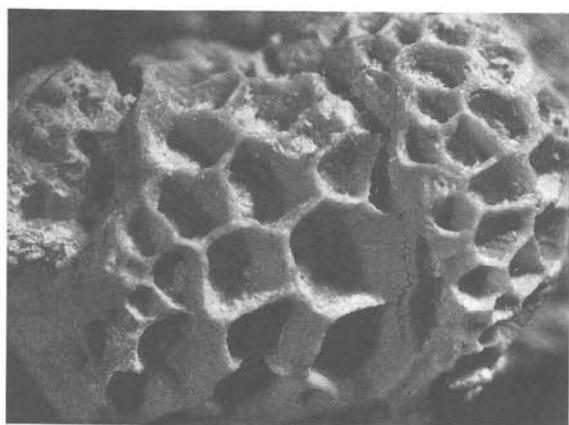
- DEBRENNE, F. & VACELET, J.: Archaeocyatha: Is the sponge model consistent with their structural organization? – *Palaeont. Americana*, **54**, 358–370, 2 Tab., 2 Taf., Lawrence 1984.
- DOUVILLE, M. H., SOLIGNAC, M. & BERKALOFF, E.: Découverte du Permien marin au Djebel Tebaga (Extrême-Sud tunisien). – *C. R. Acad. Sc.*, 1933/196, 21–25, Paris 1933.
- DUNBAR, C. O.: Pseudopercula in the tabulate coral Favosites. – *Am. Jour. Sci.*, **13**, 74, 7 Fig., 101–114, New Haven 1927.
- FENNINGER, A. & FLAJS, G.: Zur Mikrostruktur rezenter und fossiler Hydrozoa (On the microstructure of recent and fossil Hydrozoa). – *Biominalisation*, **7**, 69–99, 10 Taf., Mainz 1974.
- FLÜGEL, H. W.: Operculospongia, eine neue Klasse permischer Porifera. – *Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, **112**, 1975, 160–163, Wien 1975.
- FLÜGEL, H. W.: *Permosoma* JAEKEL 1918, ein Problematikum aus dem Perm Siziliens. – *Palaeontographica*, Abt. A., **167**, 1 Abb., 6 Taf., Stuttgart 1980.
- GRECO, B.: La fauna permiana del Sosio conservata nei Musei di Pisa, di Firenze e di Padova, P. prima, Introduzione: Tunicata? Crustacea, Cephalopoda. – *Pal. Ital. (N. S. 5)*, **35**, 101–190, Pisa 1935.
- HARTMAN, W. D. & GOREAU, T. F.: Jamaican coralline sponges: their morphology, ecology and fossil relatives. – *Symp. zool. Soc. Lond. (1970)*, **25**, 205–243, 22 Fig., London 1970.
- HARTMAN, W. D. & GOREAU, T. F.: A pacific tabulate sponge, living representative of a new order of Sclerosponges. – *Postilla Peabody Museum Yale University*, **167**, 1–14, 15 Fig., New Haven 1975.
- JAEKEL, O.: Über fragliche Tunicaten aus dem Perm Siziliens. – *Paleont. Z.*, **2**, 66–74, 1 Taf., Stuttgart 1918.
- LAFUSTE, J. & FISCHER, J.-C.: Sur la présence de fibres à bosselures chez les Chaetetida (Cnidaires) du Paléozoïque et du Mésozoïque. – *C. R. Acad. Sci. Paris*, **272**, 1488–1490, 5 Fig., 1 Taf., Paris 1970.
- MÖHN, E.: System und Phylogenie der Lebewesen, 1, 884 S., 318 Taf., Schweizerbart Verlag, Stuttgart 1984.
- MONTANARO-GALLITELLI, E.: *Khmeria* and *Trachypsammia* from the Permian of Sosio, Sicily. – *J. Paleont.*, **30**, 876–882, 1 Abb., Taf. 99, 100, Tulsa 1956.
- NEWELL, N. D., RIGBY, J. K., DRIGGS, A., BOYD, D. W. & STEHLI, F. G.: Permian Reef Complex, Tunisia. – *Brigham Young University Geology Studies*, **23**, 1, 75–112, 2 Taf., Provo 1976.
- PARONA, C. F.: Le spune della fauna permiana di Palazzo Adriano (Bacino de Sosio in Sicile). – *Mém. Soc. Geol. Ital.*, **1**, 1–58, 12 Abb., Roma 1931.
- RUEDEMANN, R.: Account of some new or little-known species of fossils, mostly from Paleozoic rocks of New York. – *Bull. N. Y. St. Mus.*, **189**, 7–97, New York 1916.
- SOLIGNAC, M. & BERKALOFF, E.: Le Permien marin de l'Extrême Sud tunisien. – *Mém. Serv. Carte geol. Tunisie, nouv. sér.*, **1**, 1–73, Tunis 1934.
- SORAUF, J. E.: Microstructure and Formation of Dissepiments in the Skeleton of the Recent Scleractinia (Hexacorals). – *Biominalization Forschungsberichte; Akad. Wiss. u. Lit., Mainz* **2**, 1–22, Mainz 1970.
- SORAUF, J. E.: Growth lines on tabulae of Favosites (Silurian, Iowa). – *J. Paleont.*, **48**, 553–555, 1 Taf., Lawrence 1972.
- TERMIER, H. & TERMIER, G.: Sur le Permosoma du Djebel Tebaga (Permien de l'Extrême – Sud Tunisien). – *Bull. Soc. Geol. France (6)*, **6**, 771–774, 1 Abb., 1 Taf., Paris 1956.

- TERMIER, H. & TERMIER, G.: Spongiaires permien du Djebel Tebaga (Sud Tunisien). – C. R. Acad. Sc. Paris (D), **279**, 247–249, Paris 1974.
- TERMIER, H., TERMIER, G. & VACHARD, D.: Monographie paléontologique des affleurements permien du Djebel Tebaga (Sud Tunisien). – Palaeontographica, Abt. A, **156**, 1–109, 18 Taf., Stuttgart 1977.
- VACELET, J.: Squelette calcaire facultatif et corps de régénération dans le genre *Merlia*, Éponges apparentées aux Chaetétidés fossiles. – C. R. Acad. Sc. Paris, **290** (D), 223–230, 1 Taf., Paris 1980.
- WELLS, J. W.: The Formation of Dissepiments in Zoantharian Corals. – [In:] CAMPBELL, K. S. W. [Ed.]: Stratigraphy and Palaeontology, 17–26, 5 Fig., 2 Taf., Canberra 1969.
- WENDT, J.: Der Skelettbau aragonitischer Kalkschwämme aus der alpinen Obertrias. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1974**, **8**, 498–511, 9 Abb., Stuttgart 1974.
- WENDT, J.: Aragonite in Permian Reefs. – Nature, **267**, 335–337, 2 Fig., 1977.
- WENDT, J.: Development of skeletal formation, microstructure, and mineralogy of rigid calcareous sponges from the Late Palaeozoic to recent. – Colloques Internat. C.N.R.S., **291**, 449–457, 1 Fig., Paris 1979.
- WENDT, J.: The non-spicular skeleton. – [In:] HARTMAN, W. D. [Ed.]: Living and Fossil Sponges. – 196–214, 11 Taf., Florida 1980.

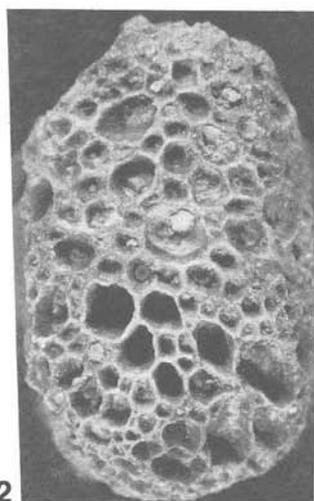
Bei der Schriftleitung eingelangt am 14. November 1985.

Tafel 1

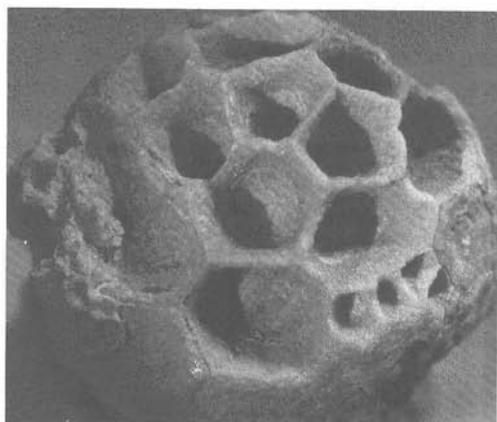
- Fig. 1: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed. 27, 27A/3, \times 8.1. Überwachsung einer in jüngerer Generation (rechts) über einer älteren.
- Fig. 2: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. I, Bed 26, FS-74T13/10, \times 3.6. Stock mit stark unterschiedlichen Pocilli.
- Fig. 3: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bd 21–23, 21A–23A/11, \times 5.2. Stock mit kleinen Pocilli rechts unten und zu Plattform vereinigten Operculae.
- Fig. 4: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed. 27, 27A/2, \times 4.3. Stock mit „Teilung“ eines Pocillums.
- Fig. 5: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. I, Bed 26, FS-74-T13/14 \times 3.2. Stock mit zwei eingesenkten Operculae.
- Fig. 6: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 21–23, 21A–23A/11, \times 6. Verschieden große Operculae bilden eine einheitliche Plattform über einer Pocilli-Generation. Der gleichmäßige Abschluß unterschiedlich großer Pocilli zeigt, daß die Plattformbildung ein einheitliches, einzeitiges Ereignis war, unabhängig vom Weichkörpervolumen innerhalb der Pocilli.



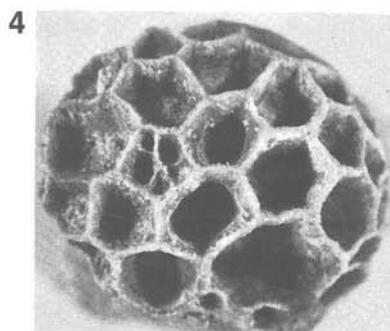
1



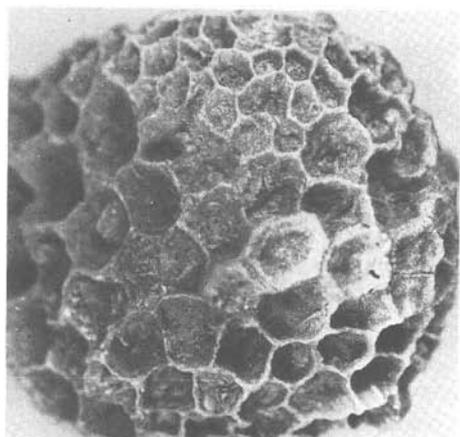
2



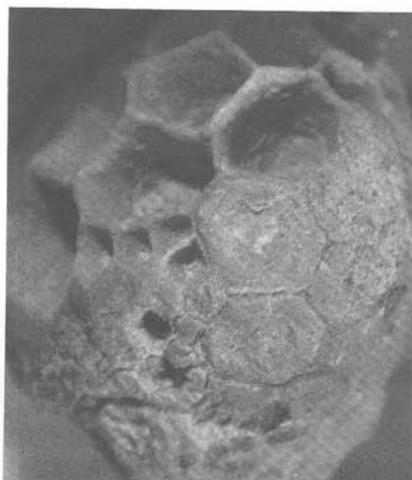
3



4



5



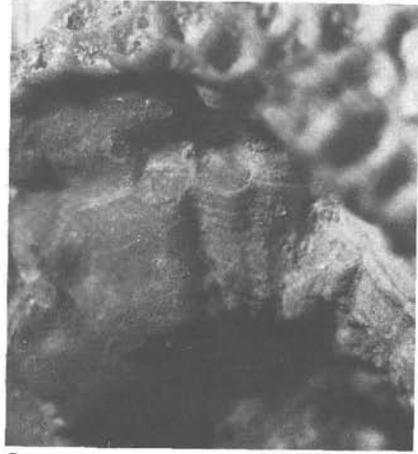
6

Tafel 2

- Fig. 1: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 14, 14A/15, $\times 5$. Der einen Crinoidenstiel umwachsene Stock zeigt rechts deutliche „Rugae“ auf der Außenseite, links aufgebrochene Pocilli, die durch „Tabulae“ gegliedert erscheinen.
- Fig. 2: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 27, 27A/8, $\times 4.4$. Unterseite eines Stockes mit konzentrisch wachsender Holothec-artiger konzentrisch wachsender Basis und knopfartigen Anwachsteil im Zentrum.
- Fig. 3: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 27, 27A/8, $\times 10.3$. Rugaeartige Gliederung der Außenwand von Pocilli einer älteren Generation überwachsen von einer jüngeren Pocilligeneration.
- Fig. 4: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. B, Bed 4, FS-74-T5/9, $\times 10$. Stockoberfläche mit pallisadenartigem Abschluß der Pocilliwände.
- Fig. 5: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. B, Bed 4, FS-74-T5/9, $\times 21.6$. Teilausschnitt aus Fig. 4.



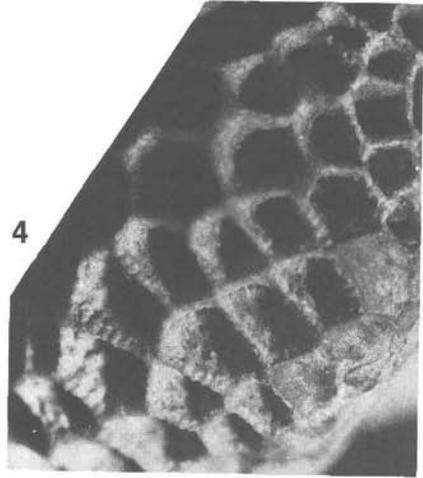
1



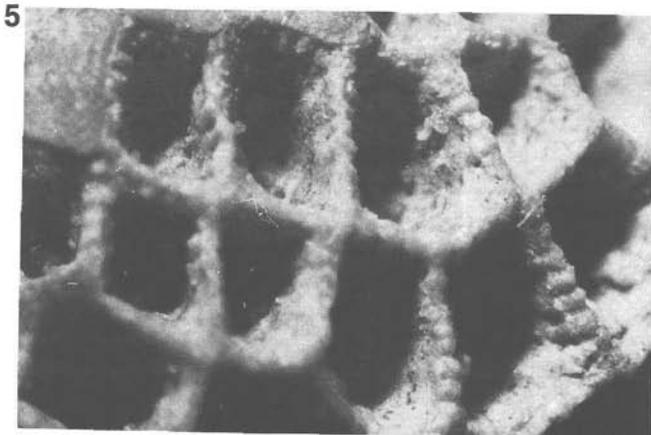
3



2



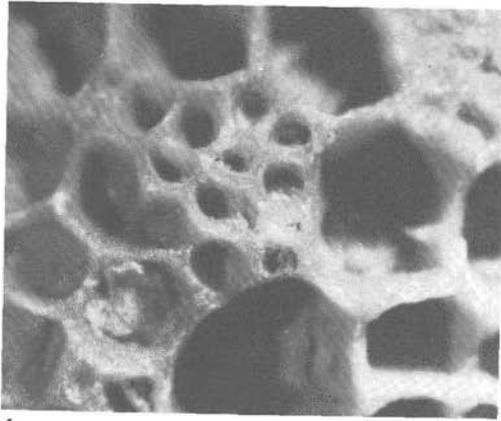
4



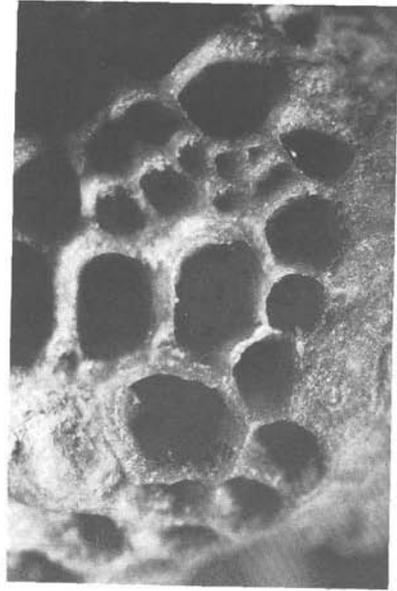
5

Tafel 3

- Fig. 1: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 21–23, 21A–25A/1, × 13.6. Stockoberfläche mit Entwicklung sieben neuer Pocilli innerhalb eines älteren Pocillums sowie Abschnürung zweier Pocilli rechts und links davon. Vergleich auf Fig. 5.
- Fig. 2: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. C, Bed 11, FS-74-T6/16, × 9.4. Oberfläche eines Stockes mit Entwicklung von Operculae (rechts) sowie Reihen bzw. fleckenartig angeordneten Pocilli unterschiedlicher Größe.
- Fig. 3: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 21–23, 21A–23A/11, × 8.7. Stock einseitig weitgehend von Operculae verschiedener Größe abgeschlossen.
- Fig. 4: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. C, Bed 11, FS-74-T6/16, × 10.7. Pocilli mit knopfförmigen Zapfen im Zentrum und durch Leisten und Furchen gegliederter oberer keilförmiger Abschluß der Wände.
- Fig. 5: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 21–23, 21A–25A/1, × 13. Abschnürung eines Pocillums. Vergleich Fig. 1.



1



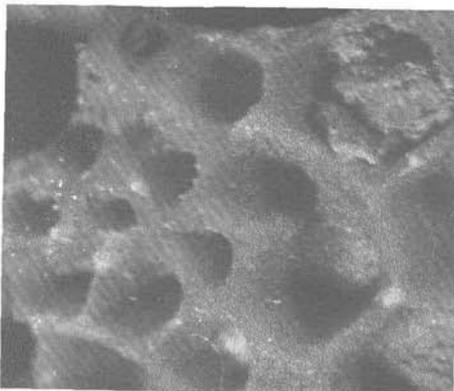
2



3



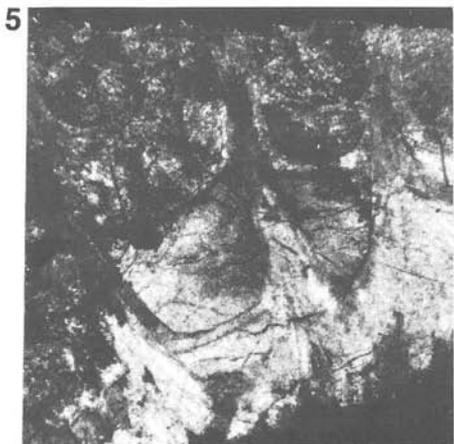
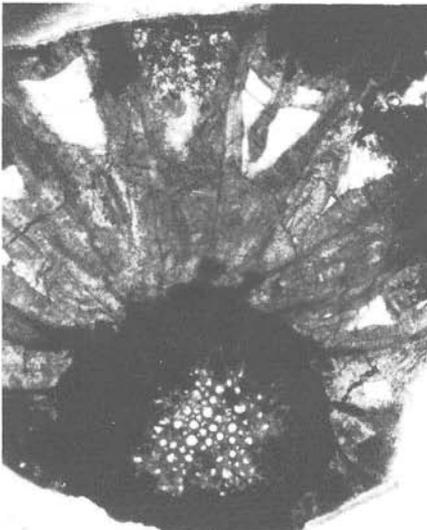
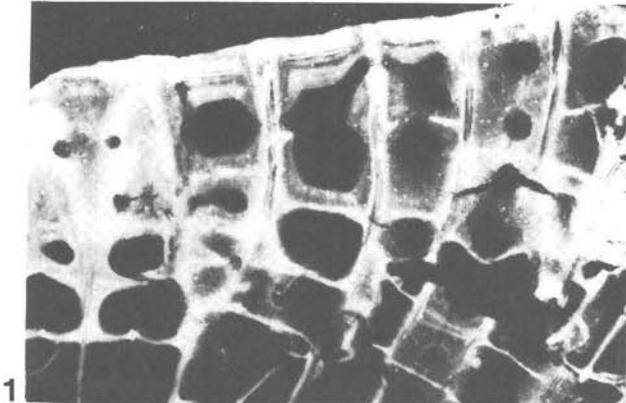
4



5

Tafel 4

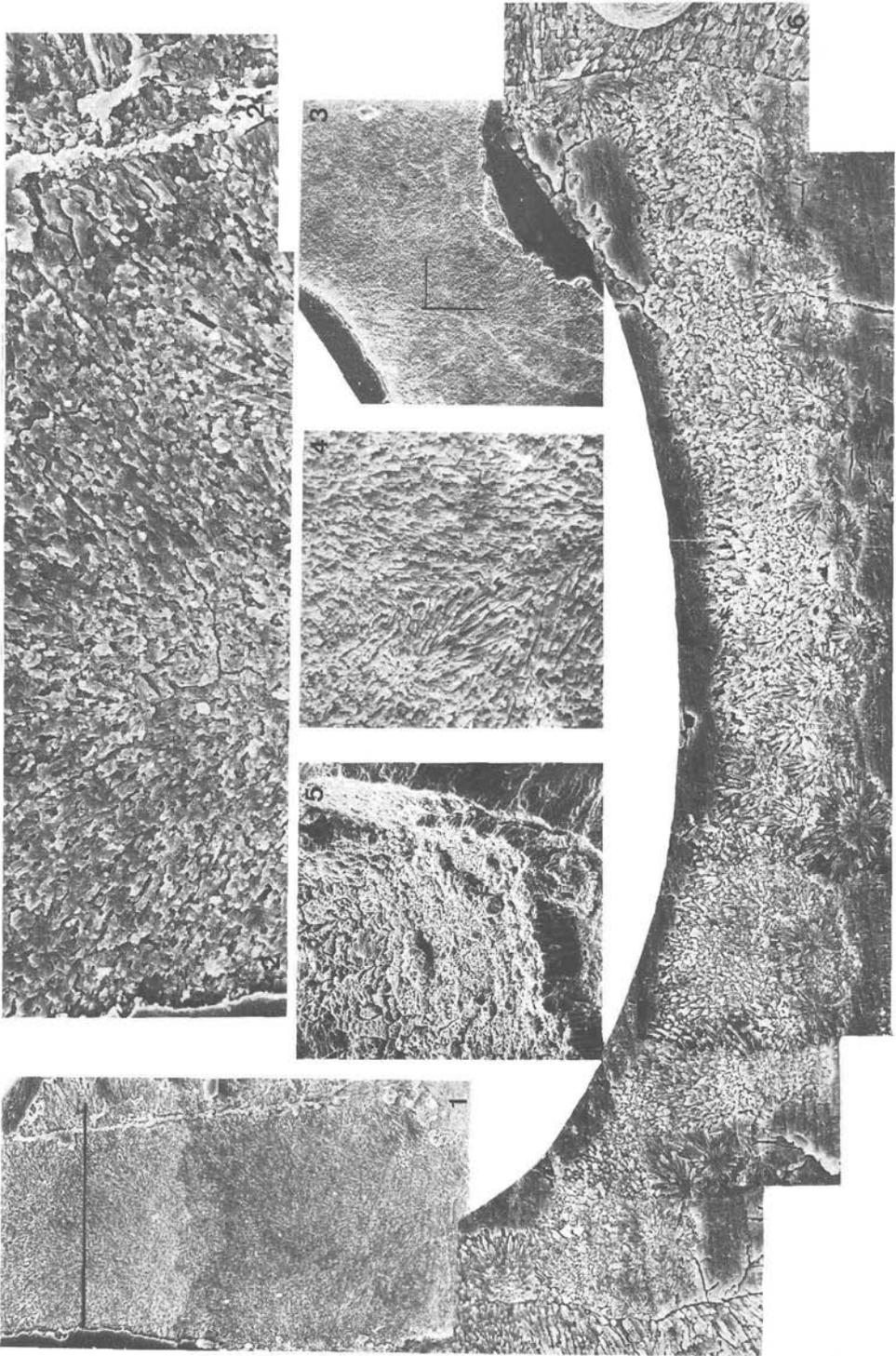
- Fig. 1: *Favosites turbinatus* BILL. 1859, Lake Eiree, Ohio, Mitteldevon, $\times 8.3$. Längsschnitt Zellröhren von Pseudooperculae nach außen abgeschlossen.
- Fig. 2: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 27, 27A/9, $\times 17.5$. Längsschnitt drei übereinanderwachsende Pocilligenerationen zeigend.
- Fig. 3: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. C, Bed 11, FS-74-T6/4, $\times 17.5$. Längsschliff zwei übereinanderwachsende Pocilligenerationen mit deutlich sichtbarer dunkler Achsiallinie der „Wände“.
- Fig. 4: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. I, Bed 26, FS-74-T13/3, $\times 7.5$. Längsschliff eines Stockes, Bryozoe überwachsend. Links Pocillum abgeschlossen vom Operculum, Mitte rechts Pocillum mit achsial, randlich geschnittenem Pfeiler.
- Fig. 5: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. C, Bed 11, FS-74-T6/5, $\times 17.5$. Längsschliff ineinandergeschachtelte Pocilli mit basaler „Tabulae“-Bildung.



Tafel 4

Tafel 5

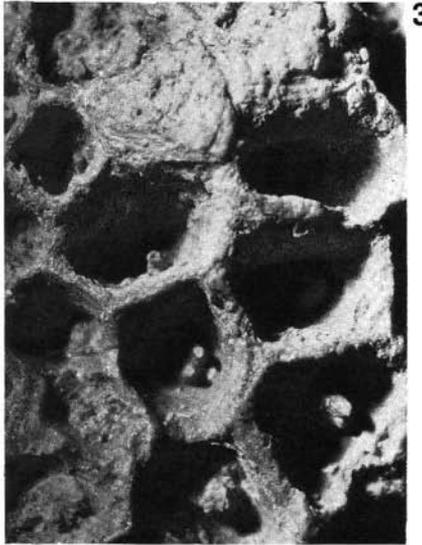
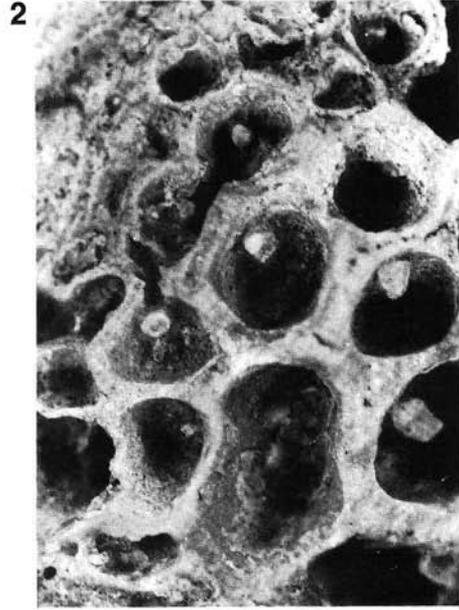
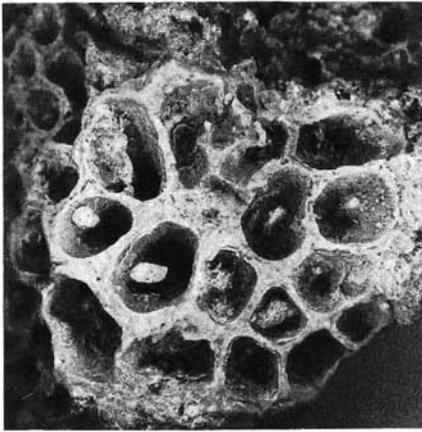
- Fig. 1: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Steroscan Oberflächenaufnahme Längsschnitt, $\times 132$. Strich = Lage Fig. 2.
- Fig. 2: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Steroscan Oberflächenaufnahme Längsschnitt, $\times 550$.
- Fig. 3: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Steroscan Oberflächenaufnahme Querschnitt, $\times 90$ mit Lage von Fig. 4.
- Fig. 4: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Steroscan Oberflächenaufnahme Querschnitt, $\times 720$.
- Fig. 5: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Steroscanaufnahme Innenauskleidung eines Pocellums, $\times 142.5$.
- Fig. 6: *Imilce newelli* n. sp., SEM Längsbruch, ein „Tabularium“ eingesenkt in ein Pocillum zeigend. Seitwärts deutlich getrennt die Wände der älteren Pocillumgeneration. Balkenlänge 1 mm.



Tafel 5

Tafel 6

- Fig. 1: *Imilce lata* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 11, FS-74-T6/15, \times 3.6. Stock mit kräftig ausgebildeten achsialen Zapfen.
- Fig. 2: *Imilce lata* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 21–23, 21A–23A/5, \times 8.3. Stock geteilte Pocilli zeigend.
- Fig. 3: *Imilce lata* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 21–23, 21A–23A/5, \times 8.3. Stock mit Operculae durch jüngeren Skelettabsatz teilweise überkleidet und teilweise geteiltem Zapfen.
- Fig. 4: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. E, Bed 21–23, 21A–23A/11, \times 15.7. Operculae mit deutlichem konzentrischem Wachstum.
- Fig. 5: *Imilce newelli* n. sp., Djebel Tebaga, Sect. C, Bed 11, FS-74-T6/16, \times 12. Operculae sich über die Pocilliwand erhebend.



Tafel 6