

Mitt. österr. geol. Ges.	78 (1985)	S. 319–359 12 Abb., 9 Taf.	Wien, 11. März 1986
--------------------------	--------------	-------------------------------	---------------------

## Beitrag zur stratigraphischen Verbreitung und phylogenetischen Stellung der Amphidiscophora und Hexasterophora (Hexactinellida, Porifera)

Von H. MOSTLER\*)

Mit 12 Abbildungen und 9 Tafeln

### Zusammenfassung

Es konnte erstmals nachgewiesen werden, daß Mikroskleren vom Typus Hemihexaster, Hexaster, Spir- und Echinhexaster, sowie Clavule und Paraclavule bereits ab dem tiefen Ordovizium auftreten. Sie sind ein Beleg hierfür, daß die Hexasterophora spätestens mit Beginn des Ordoviziums einsetzen; sehr wahrscheinlich schon im Laufe des Kambriums entstanden sind.

Skleren vom Typus Hemi- und Amphidisk sind aus oberkambrischen Schichtfolgen überliefert, was sicherstellt, daß deren Entstehung im Laufe des Kambriums vorstatten ging.

Die hier vorgestellten Neuergebnisse ermöglichen es, an die Systematik rezenter Hexactinellida anzuschließen und aufzuzeigen, daß die Vertreter beider Unterklassen sich im Altpaläozoikum, unabhängig von den Protospongioidea und Brachiospongioidea, entfaltet haben. Daraus muß gefolgert werden, daß sich die Hexactinellida in mehreren eigenständigen Linien entwickelt haben, und somit polyphyletisch entstanden sind.

### Summary

For the first time it could be proved that microscleres of the hemihexaster-, hexaster-, spir- and echinhexaster-type, as well as clavules and paraclavules occurred already in the Lower Ordovician. They are a mark that the Hexasterophora appeared not later than with the beginning of the Ordovician, very probably they were developed in the Cambrian.

Scleres of the hemi- and amphidisc-type are known from Upper Cambrian carbonate sequences, which proves that their origin was in the Cambrian.

The new results, introduced in this paper, allow to attach to the systematics of recent Hexactinellida and to show that the members of both subclasses evolved in the early Paleozoic without dependence on the Protospongioidea and Brachiospongioidea. This leads to the conclusion that the Hexactinellida developed in several independent lineages; this means that they are of polyphyletic origin.

\*) Adresse des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. Helfried MOSTLER, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck.

## Inhalt

1. Einleitung und Problemstellung . . . . .	320
2. Bisheriger Forschungsstand . . . . .	321
3. Zur Nomenklatur der Mikroskleren . . . . .	323
4. Neuergebnisse und Diskussion . . . . .	332
Literaturnachweis . . . . .	341

### 1. Einleitung und Problemstellung

Amphidiscophora und Hexasterophora haben in der Systematik der rezenten Poriferen ihren festen Platz im Rang von Unterklassen; sie sind damit die Vertreter der hexactinelliden Schwämme schlechthin. Wie der Name bereits verrät, handelt es sich um Spongien, die durch die Präsenz von amphidiskalen Kieselnadeln und als Hexaster ausgebildeten Mikroskleren charakterisiert sind.

Die ersten hexactinelliden Poriferen treten bereits ab dem tiefen Unterkambrium auf, jedoch wurden aus dieser Zeit weder amphidiske (hemidiske) Mikroskleren, noch solche vom Typus Hexaster bekanntgemacht. Der Autor vermutet hierin eher eine Informationslücke, die auf mehrerlei Ursachen zurückzuführen sein mag. Einmal sind die genannten Mikroskleren meistens sehr klein, so daß sie durch die generell verwendete Maschenweite der Siebe mit dem feinsten unlöslichen Rückstand verlorengehen, zum anderen sind sie infolge ihrer Kleinheit wesentlich lösungsanfälliger. Die für die Gewinnung paläozoischer Mikrofaunen verwendeten Siebe, wie z. B. für die Conodontenuntersuchung üblich, sind zu grob. Der Verfasser hat mit Sieben der Maschenweite von 0,063 mm bei gezielten Untersuchungen auf juvenile Formen von Conodonten etc. aus Proben des unteren Ordoviziums auch Mikroskleren vom Typus Hexaster nachweisen können. Dies war insofern eine große Überraschung, als man die bisher ältesten Hexaster aus dem Unterkarbon kannte, und daher das Einsetzen der Hexasterophora mit dem frühen Unterkarbon festlegte und sie den Protospongioidea (Griphodictya) zuordnete.

Es soll hier einleitend keine Diskussion über die Schwachstellen der derzeitigen Systematik fossiler Hexactinellida abgeführt, sondern nur festgehalten werden, daß die Systematik, diese Kieselschwammgruppe betreffend, sehr uneinheitlich ist. Man hat sie unabhängig von jener der rezenten Poriferen erstellt; umgekehrt hat man bei der Systematik der rezenten Schwämme das fossil Überlieferte ebenso nicht berücksichtigt. Die neuen Untersuchungsergebnisse bilden jedoch einen ersten Anstoß und die Grundlage hierfür, an die Systematik der rezenten Poriferen anzubinden.

Die Feststellung von HARTMAN et al. (1980: 62), daß Hexaster zwischen dem frühen Karbon und der späten Kreide fehlen sollen, hat den Autor veranlaßt, dem Auftreten von Hexastern und Amphidiskalen systematisch vom Kambrium bis ins Tertiär nachzugehen.

Ziel der Arbeit war, die Herkunft der Amphidiscophora und Hexasterophora auszuleuchten, deren Entwicklungsgeschichte vom Kambrium bis heute in groben Zügen aufzuzeigen, und schließlich an die Systematik rezenter Kieselschwämme anzuknüpfen.

## 2. Bisheriger Forschungsstand

Einen guten Überblick über den Forschungsstand der fossilen Poriferen geben HARTMAN et al. (1980). Demnach lassen sich die paläozoischen Hexactinellida in zwei Oberfamilien aufteilen, nämlich in die Protospongioidea und Brachiospongioidea (Abb. 1). Daneben wird noch eine weitere Gruppe in Betracht gezogen (FINKS, 1970), die, nur aufgrund von Mikroskleren, es ermöglicht (ab dem Unterkarbon), auf die Präsenz von Hexasterophora und Amphidiscophora zu schließen (Abb. 2). Wenn letztere jedoch, wie es scheint, ohne Konnex zu den beiden erstgenannten steht, würde dies indizieren, daß die hexactinelliden Poriferen in unabhängig vonein-

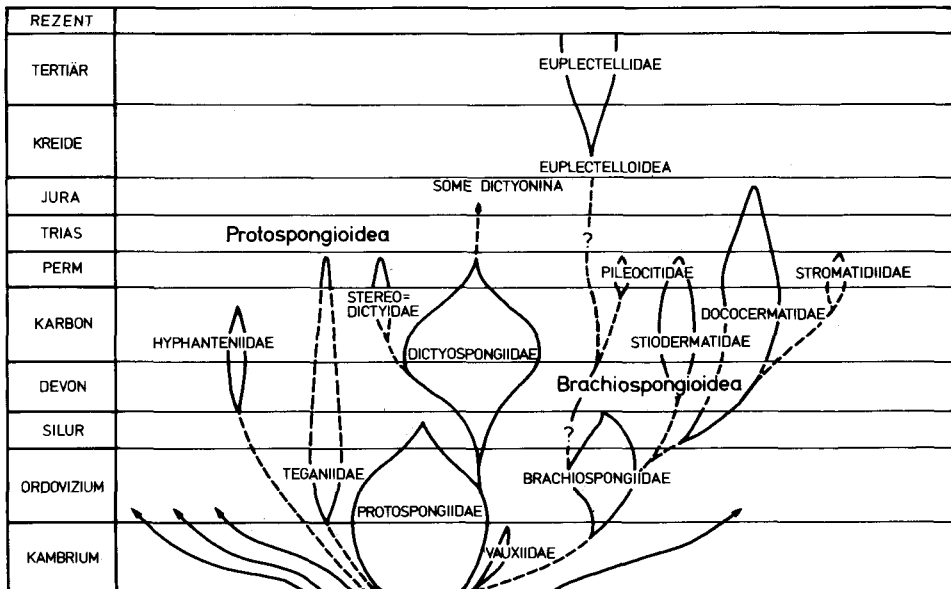


Abb. 1: Zur Entwicklung der Hexactinellida nach FINKS (1960).

ander entwickelten Linien Mikroskleren vom Typ Amphidisk und Hexaster produzieren. FINKS (1960) hat eine weitere Oberfamilie, die Euplectelloidea, hinzugefügt, die aus den Brachiospongioidea hervorgehen soll und erst im späten Mesozoikum Bedeutung erlangt.

Nun darf nicht vergessen werden, daß eine Reihe von hexactinelliden Schwämmen, die im Kambrium auftreten, im Altpaläozoikum bereits wieder aussterben, und daß es daher durchaus wahrscheinlich ist, daß es mehr Großgruppen im Rang von Oberfamilien gibt, als man bisher angenommen hat, was jedoch nach Erachten des Verfassers nur über den Nachweis isolierter Poriferenspiculae, die aus dem unlöslichen Rückstand gewonnen werden können, möglich ist, und nicht dem zufälligen Fund eines vollkörperlich überlieferten Schwammes überlassen werden sollte.

Die Oberfamilie Protospongioidea FINKS umfaßt, entwicklungsgeschichtlich gesehen, zu Verschiedenes. Es wurde bisher jedoch kein Versuch unternommen, diese zu revidieren. Man hat zwar eine Familie aufgestellt, die z. B. zwischen den Protospon-

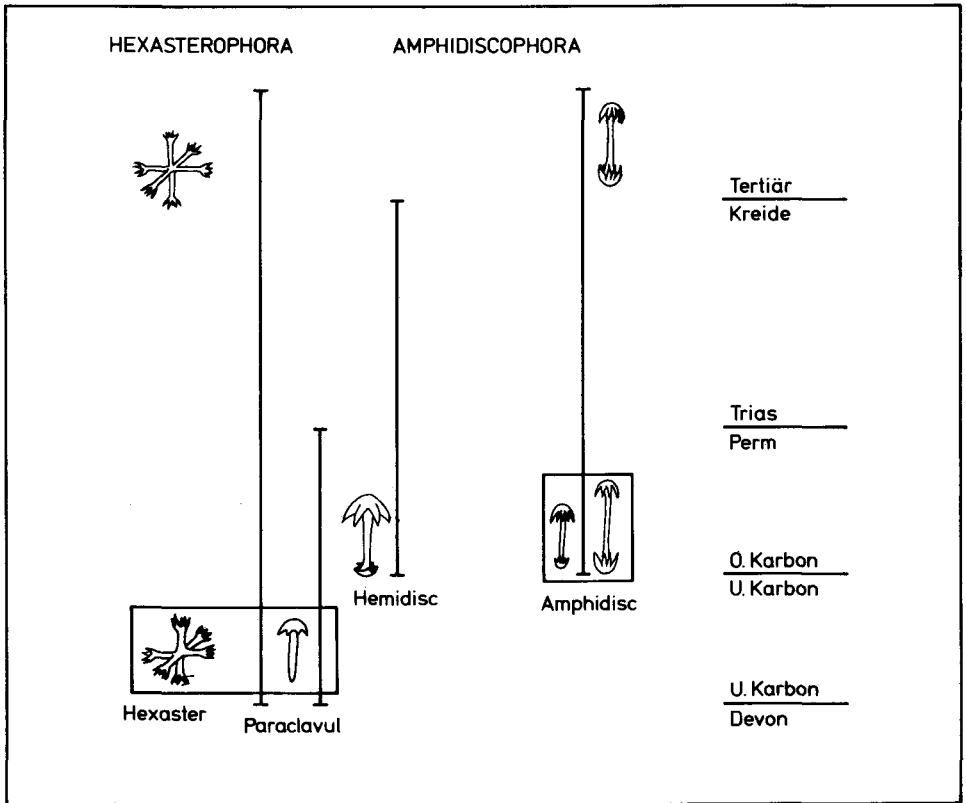


Abb. 2: Reichweite diagnostisch wichtiger Mikroskleren der Hexactinellida nach FINKS (1970).

gioidea u den Euplectelloidea (RIGBY et al., 1979: 712) vermittelt, und eine solche, die von den Brachiospongioidea zu den Protospongioidea überleitet. Der Verfasser ist jedoch der Meinung, daß z. B. die Dictyospongiidae, die nach der bisherigen Vorstellung in den Protospongioidea einzuwurzeln, von diesen loszulösen sind, da sie sich in eigener Linie seit dem Kambrium entwickelt haben. Hinzu kommt noch, daß infolge der bisherigen geringen Untersuchungsichte eine völlig falsche Optik entsteht, was die Perm/Trias-Grenzüberschreitung der hexactinelliden Poriferen betrifft. Es wird dadurch einmal der Anschein erweckt, daß es bei den Hexactinellida zu einem Massenaussterben im Perm kommt, zum anderen, daß die mesozoischen und damit modernen Formen nur auf zwei Entwicklungslinien (nachdem man die Oberfamilie Euplectelloidea aus den Brachiospongioidea ableitet) aufbauen würden. Diese Ansicht ist voll zu revidieren.

Einen wesentlichen Beitrag für die in dieser Studie speziell angesprochenen Mikroskleren leisteten KLING & REIF (1969), indem sie sehr gut erhaltene Poriferen aus oberkarbonen Phosphoriten mit Amphidiskten, Hemidiskten und Hexastern beschrieben. Festzuhalten ist, daß den beiden Autoren der Nachweis der bis dorthin ältesten Poriferen mit Amphidiskten und Hemidiskten gelungen ist. Dies war somit

ein wesentlicher Fortschritt, zumal man Hemidiske und Amphidiske vorher nur aus der Kreide kannte. Ein Jahr später hat FINKS (1970) alle bisher bekanntgemachten Funde von Hexastern, Paraclavulen, Amphi- und Hemidiskern zusammengestellt (siehe Abb. 2), und ist hiebei den Vorstellungen von KLING & REIF (1969) gefolgt, indem er anhand der oben erwähnten Mikrosklern auf die Präsenz der Amphidiscophora und Hemidiscophora im Jungpaläozoikum (Karbon) schloß. Somit war es notwendig, die Vorstellungen, daß die beiden Unterklassen der Hexactinellida erst in der Kreide entstanden seien, zu revidieren. Spätestens ab dem Jahr 1970 hätte es sich jedoch durchsetzen müssen, jene Poriferen, die mit Hexastern und Amphidiskern bestückt sind, von der paläozoischen Oberfamilie Protospongioidea zu entkoppeln und der Systematik der rezenten Poriferen anzuschließen. Man hat davon abgesehen und sich mit der Feststellung begnügt, daß die postpaläozoischen Hexactinellida pauschaliter im Jungpaläozoikum wurzeln.

### 3. Zur Nomenklatur der Mikrosklern

Zunächst sollen einmal kurz die Begriffsinhalte zur Definition von Mikro- und Megasklern dargelegt werden. Beginnen wir mit den Mikrosklern, so werden diese sehr unterschiedlich definiert, wobei in die Definition auch Aussagen mit eingearbeitet wurden, wie z. B., daß diese wegen ihrer Kleinheit meist nicht überliefert wurden, und sie paläontologisch nur geringes Interesse beanspruchen (A. H. MÜLLER, 1963).

Der Verfasser hat versucht, alle Kriterien zusammenzutragen, die für die Definition der Mikrosklern wichtig sind.

1. Mikrosklern sind sogenannte „Fleischnadeln“, die überall im Körper eines Kieselschwammes verteilt sein können, und auch an der Oberfläche des Schwammes, dort nur mehr von einer dünnen „Haut“ umgeben, auftreten.

2. Sie sind in der Regel klein, variieren jedoch, was die Größe betrifft, stark, und können durchaus die Größe von Megasklern erreichen. Es werden hier bewußt keine Abmessungen angegeben, weil dies sehr oft zu Fehlentscheidungen geführt hat. Bei rezenten Kieselschwämmen hat man in die Definition der Mikrosklern mit einfließen lassen, daß diese mindestens um eine Potenz kleiner sind als die Megasklern.

3. Sie sind sehr vielgestaltig und für die Systematik der Kieselschwämme sehr wichtig. Sie unterscheiden sich in den meisten Fällen, was ihre Gestalt betrifft, sehr wesentlich von den Megasklern.

Im Gegensatz zu den Mikrosklern ist die Definition der Megasklern in der Literatur viel einheitlicher ausgefallen.

1. Megasklern stellen den Hauptbestandteil des Primärskelettes dar; man spricht deshalb auch von Skelettspiculae.

2. Es handelt sich um relativ große Skelettelemente, d. h. in der Regel größer als die Mikrosklern.

3. Sie sind nach einem bestimmten System im Schwammkörper ausgerichtet und ihre Bauform ist so angelegt, daß sie meist in einer Richtung nadelartig gestreckt sind.

4. Die Megaskleren lassen sich in ein-, drei- und vierachsige sowie unregelmäßige (Desmen) Skelettelemente unterteilen.

Während die Funktion der Megaskleren (Stützfunktion etc.) gut abgeklärt ist, ist es bisher noch nicht restlos gelungen, die der Mikroskleren zu erkunden (HARTMAN, 1981: 468).

Im folgenden sollen nun die für die *Hexasterophora* und *Amphidiscophora* wichtigen Mikroskleren besprochen werden (Hexaster, Hemihexaster, Amphidisk, Hemidisk, Clavul und Paraclavul).

Das *Hexaster* wurde von RAUFF (1893) folgendermaßen definiert: „Das Hexaster (Orthohexaster) entsteht aus dem Hexactin durch Theilung der Cladiske in mehrere oder zahlreiche Aeste; je nach Beschaffenheit der Strahlenden sind wieder zu unterscheiden: „Oxyhexaster, Tylhexaster, Graphihexaster, Discohexaster, Floricom und Plumicom.“

RAUFF (1893) hält noch besonders fest: „Niemals setzt bei Hexastern der Achsenkanal in die Endaeste oder in einen dieser fort“; diese Meinung kann jedoch nicht geteilt werden und darf deswegen nicht in die Definition des Hexasters eingebracht werden.

Unter dem Hexaster versteht man demnach ein Hexactin, dessen Strahlen (Primärstrahl, Kladisk) in zwei oder mehrere Äste (Sekundärstrahl; Endstrahl) aufspalten. Findet die Aufspaltung nicht an allen Strahlen statt, spricht man nach REID (1957) von einem Hemihexaster.

Zu den von RAUFF (1893) aufgestellten verschiedenen Hexastertypen sind noch folgende, in dieser Studie neu vorgestellten Typen hinzuzufügen: Spirhexaster und Echinhexaster.

Nachfolgend sind die diversen Hexaster dargestellt. Voran das *Hemihexaster* (Abb. 3, Fig. 1), bei welchem nur zwei Primärstrahlen in zwei Endstrahlen aufgespaltet sind (solche konnten sowohl im Jura als auch in der Kreide nachgewiesen werden). Die unregelmäßige Aufspaltung der Primärstrahlen ist auch bei anderen Hexastern zu beobachten; so hat der Verfasser Oxyhexaster aus dem Perm nachweisen können, deren Primärstrahlen in zwei und drei, und nur einer in vier Endstrahlen aufgespaltet wurde.

Das *Oxyhexaster* mit den spitz endenden Ästen (Sekundärstrahlen) ist wohl am häufigsten entwickelt. Abgesehen von den zuvor genannten unregelmäßigen Aufspaltungen, die eher selten vorkommen, ist die Zahl der Endstrahlen sehr konstant. Am häufigsten sind vier Endstrahlen, weniger häufig zwei und drei, sehr selten fünf Endstrahlen entwickelt (Abb. 3, Fig. 2–8). Dem Oxyhexaster ähnlich werden bestachelte Oxyhexactine. Der entscheidende Unterschied zu den Hexastern liegt jedoch darin, daß die Primärstrahlen bis an das Ende durchgehen und nur rund um das Ende dieser mehrere „Pseudostrahlen“, d. h. längere Stacheln ausgebildet werden (Abb. 4, Fig. 1–3). Da in vielen Proben mit Kieselschwammnadeln auch Radiolarien anfallen, ist Vorsicht geboten, daß man Mikroskleren nicht mit Radiolarien, deren Bautypus dem des Hexasters ähnelt, verwechselt. Oxyhexaster konnte der Verfasser ab dem unteren Ordovizium nachweisen (siehe Kapitel 4).

*Tylhexaster* sind durch knopfartig ausgebildete Sekundärstrahlen charakterisiert; sie kennt man bisher ab dem Tertiär (Abb. 4, Fig. 4–5).

*Graphihexaster* sind Hexaster, deren Endstrahlen aus vielen feinen Fäden beste-

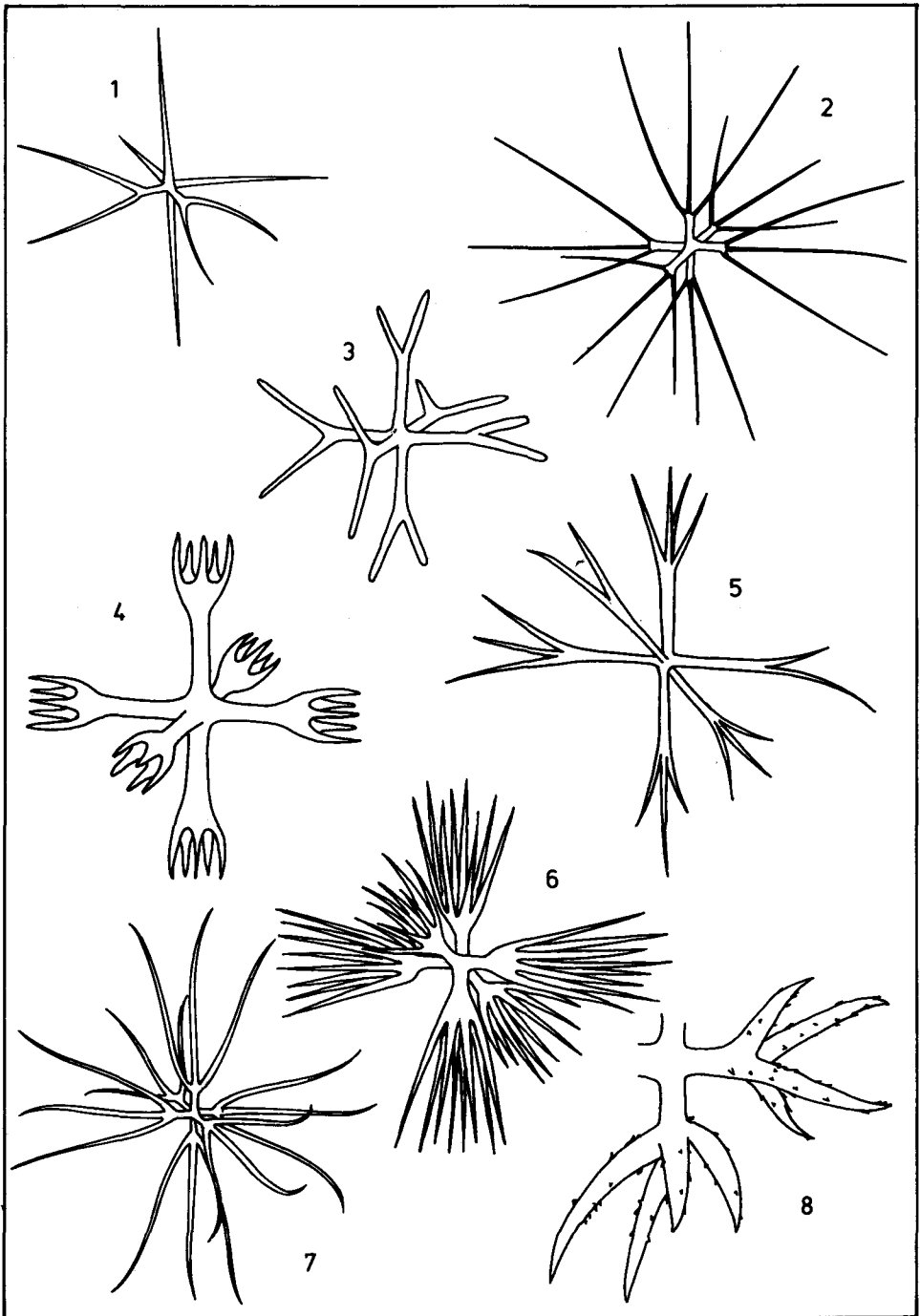


Abb. 3: Diverse Hemi- und Hexaster (fossile und rezente Beispiele).

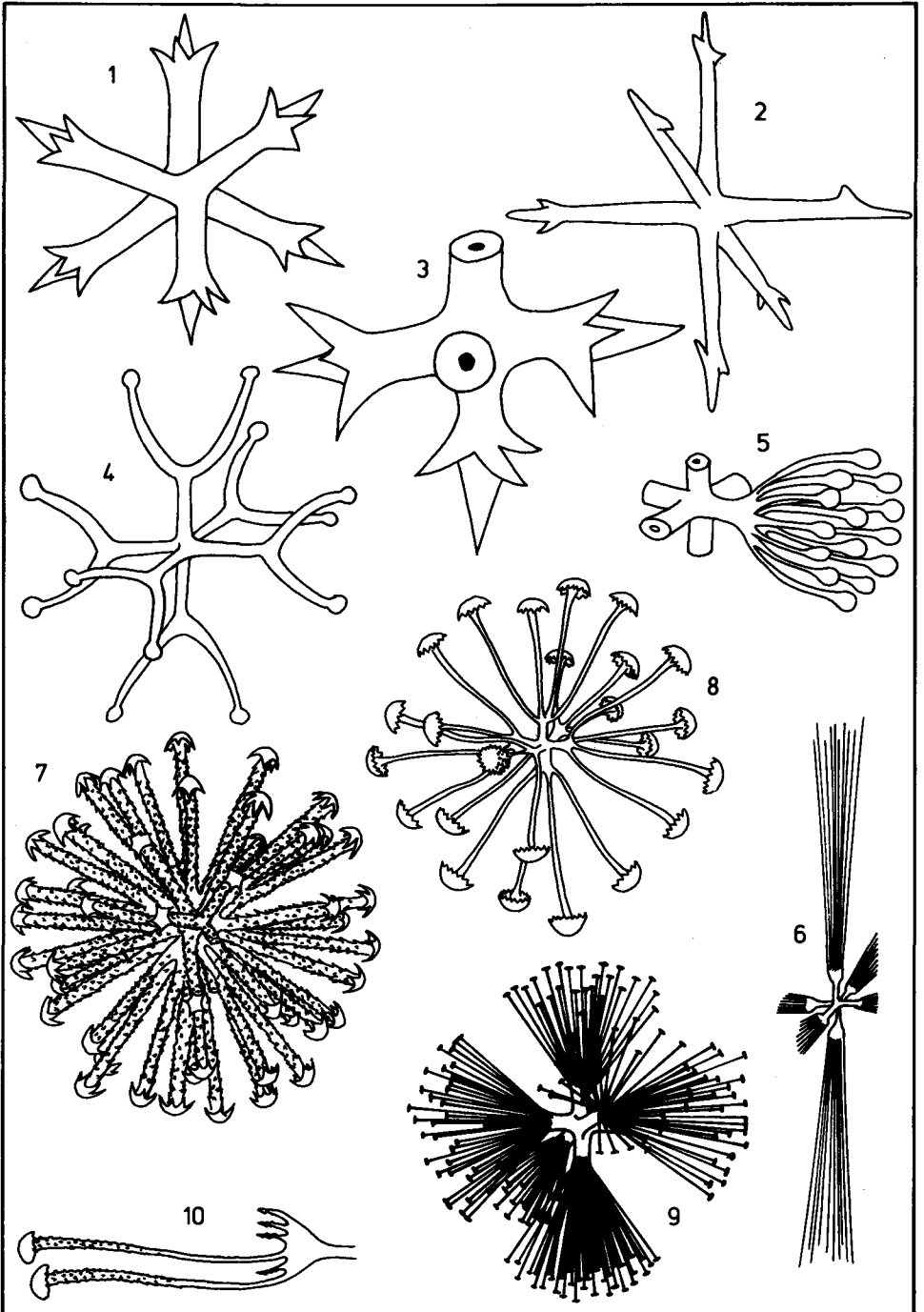


Abb. 4: Verschiedene Hexastertypen, vorwiegend aus dem Tertiär.



hen, die pinselartig zusammengefaßt sind (Abb. 4, Fig. 6); auch diese Mikroskleren sind erst ab dem Tertiär nachgewiesen.

Das *Discohexaster* ist durch Endstrahlen, die s-förmig gebogen sind und am distalen Ende ein Gebilde aufweisen, das einem Regenschirm gleicht, gekennzeichnet. Ein isoliert herausgegriffener Strahl ist analog gebaut wie ein Clavul (Abb. 5, Fig. 7). Skleren vom Typus *Discohexaster* treten erstmals im Tertiär auf.

*Floricom* Mikroskleren (Abb. 4, Fig. 10; Abb. 5, Fig. 1–2) haben Endstrahlen entwickelt, die blumenkohlartig zusammengefügt sind; in Abb. 4, Fig. 10, sind zwei Endstrahlen etwas detaillierter dargestellt. Das distale Ende ist leicht nach außen geschwungen und bedornt; abgeschlossen wird es durch gezähnelte Kappen.

Schließlich ist noch das *Plumicom* (Abb. 5, Fig. 3) anzuführen, dessen Endstrahlen stark s-förmig gebogen sind. Hauptunterschied zu dem ähnlich entwickelten *Floricom* sind die verschieden langen Endstrahlen, wobei die gleich langen Endstrahlen glockenförmig gruppiert sind. Auch sie sind, wie alle *Hexaster* zuvor, das *Oxyhexaster* ausgenommen, bisher nur aus dem Tertiär bekannt geworden und stellen ebenso die Mikroskleren einiger wichtiger rezenter Vertreter der *Euplectellidae*, die allerdings schon ab dem unteren Jura auftreten. Zu den bereits bekannten Typen von *Hexastern* kommen aufgrund des vom Verfasser bearbeiteten Materials noch zwei weitere Typen hinzu; sie sind auf das Paläozoikum beschränkt. Es handelt sich einmal um einen Typus, dessen Endstrahlen aus Spiralen aufgebaut werden. Entweder sind es schmale, scharfe Stege oder Leisten, die spiralg aufgewunden sind, oder breite, erhabene Bänder, die eine Bedornung aufweisen; das Gewinde dazwischen ist glatt. Dieser Typus soll infolge seines spiralgigen Habitus *Spirhexaster* genannt werden (Abb. 5, Fig. 6–9). Die Endstrahlen sind stets in der Vierzahl entwickelt: Fig. 7 der Abb. 5 zeigt sehr schön das spiralg aufgewundene, breite, bedornte Band.

Ein zweiter *Hexastertyp* ist durch eine auffallende Bedornung gekennzeichnet, die regelmäßig angeordnet sein kann (Abb. 5, Fig. 3), oder die gesamten Endstrahlen ungeordnet überwuchert (Abb. 5, Fig. 4). Infolge der Bedornung wird dieser Typus als *Echinhexaster* bezeichnet.

Das *Amphidisk* wurde von RAUFF (1893) folgendermaßen definiert: „Amphidisk ist eine charakteristische Nadelform bei den Hyalonematiden: an jedem Ende eines mittleren Rhabds bildet sich eine schirmförmige, ganzrandige oder gewöhnlich mit schaufel- oder hakenförmigen Randzacken versehene, ebene oder gewölbte Querscheibe aus.“ Er sieht im Amphidisk ein vom *Hexactin* abgeleitetes Spiculum, zumal es (nicht immer) mit Rudimenten der vier verkümmerten Arme eines *Hexactins* ausgestattet ist (Abb. 6, Fig. 1–3). REID (1957) zeigt, daß es entsprechende *Hexactine* in oberkretazischen Sedimenten, die sogenannten *Hexadiske*, auch wirklich gibt. Bei den meisten Amphidiskten ist das Rhabd glatt (Abb. 6, Fig. 4, 7, 9–11), nur vereinzelt ist es bedornt (Abb. 6, Fig. 3, 6). Die beiden regenschirmartigen Enden des Rhabds müssen nicht unbedingt gleich groß sein, sondern ein Ende kann wesentlich kleiner ausgebildet sein (Abb. 6, Fig. 13–14).

Das sogenannte *Biotulat* ist insofern problematisch, als darin durchaus Verschiedenes gesehen wird; z. B. versteht REID (1957) darunter eine kollektive Bezeichnung für Spiculae, die als *Amphidiske* ausgewiesen und die von diesen abgeleitet werden; dazu rechnet er *Monaxone*, *Diaxone* und *Triaxone* mit zwei, vier und sechs Strahlen,

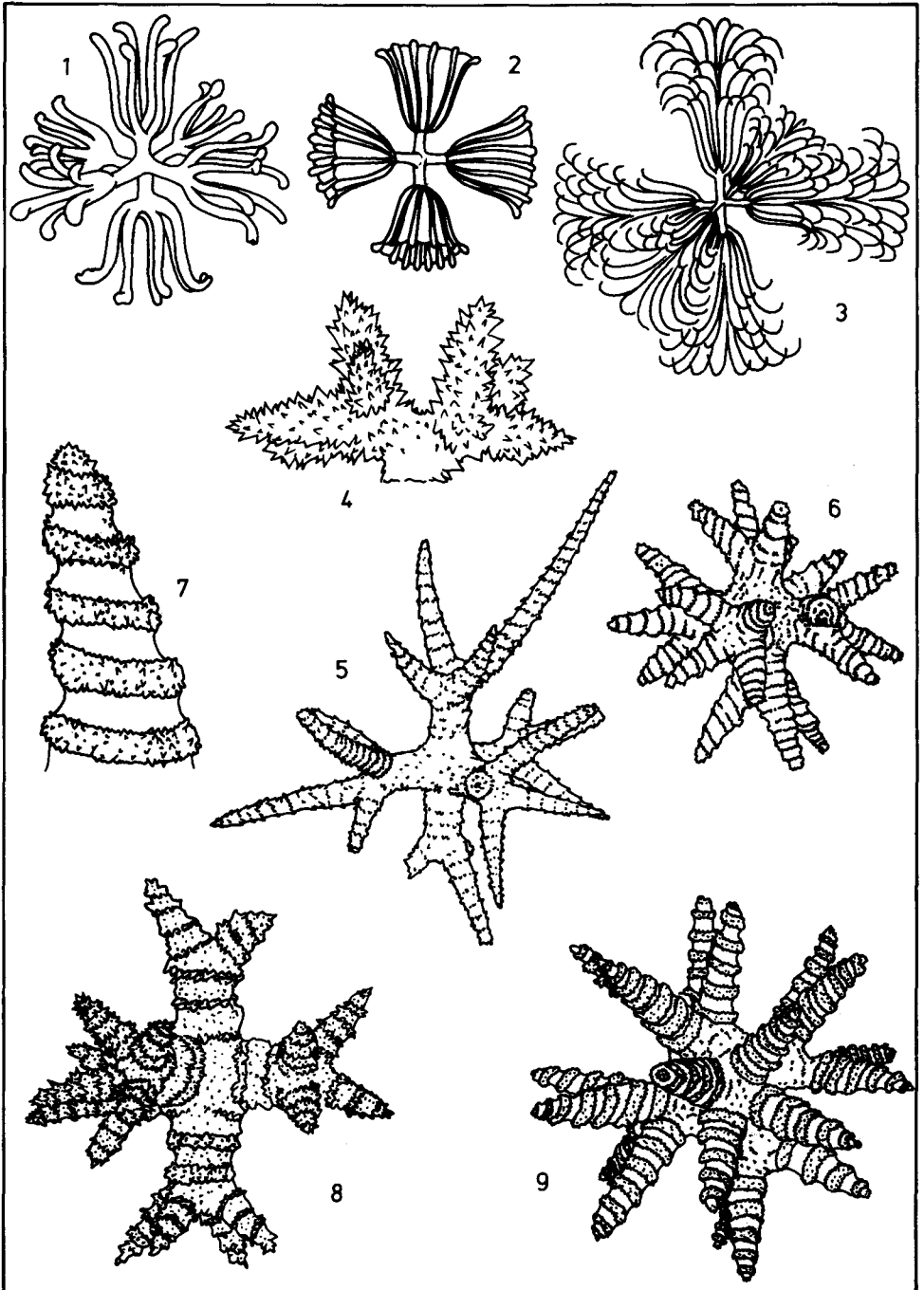


Abb. 5: Floricome, Spir- und Echinhexaster.

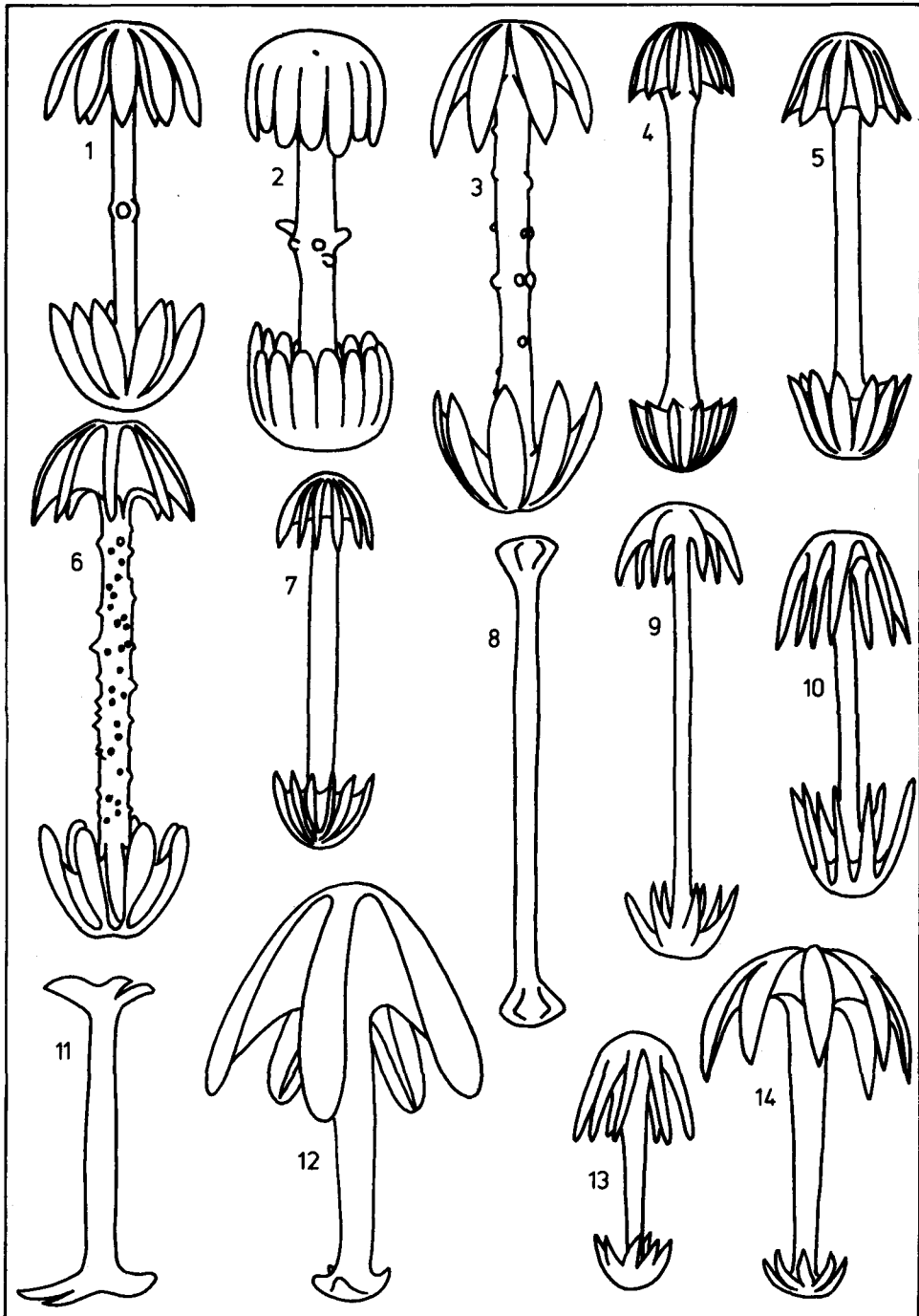


Abb. 6: Verschiedene Bauformen amphidiskider und hemidiskider Mikroskieren.

deren Enden jeweils mit einem regenschirmartigen Abschluß versehen sind (Amphidisk, Hemiamphidisk, Stauroidisk und Hexadisk).

WIEDENMAYER (1977) definiert Birotulat folgendermaßen: „A type of microsclere with a straight shaft, bearing a coaxial disc or umbrella-shaped whorl at each end. It includes several derivatives which are not homologous: a modified sigmatosclore transitional to anchorate chelae; a modified microrhabd, particularly acanthomicroxea (as in gemmulus of spongillids), and discorhabd (amphiaster); a reduced discohexact, by suppression of all but two rays in one axis. Synonyms: birotular anchorate; amphiaster, amphidisc.“ Der Terminus Amphidisk sollte jedoch nur im Sinne von RAUFF (1893) verwendet werden, und ist demnach nur z. T. synonym mit dem Begriff „Birotulat“.

Unter einem *Hemidisk* versteht man ein Spiculum, das an einem Ende einen großen Schirm aufweist, am anderen Ende jedoch nur mehr eine gewölbte Scheibe oder Knospe (aus der Reduktion des Schirmes hervorgegangen) mit stark reduzierten, manchmal nur mehr dornenartigen Strahlen (Abb. 6, Fig. 12; Abb. 7, Fig. 1–2).

Die ältesten bisher überlieferten Amphidiske stammen aus dem Oberkambrium (MOSTLER & MOSLEH-YAZDI, 1976) und aus dem Oberkarbon (KLING & REIF, 1969). Die aus dem Oberkambrium überlieferten sind sehr groß und entsprechen der durchschnittlichen Größe von Megaskleren. Der Verfasser vertritt jedoch die Meinung, daß sich die Mikroskleren im Lauf der Zeit aus bestimmten Typen von Megaskleren entwickelt haben, und dabei an Größenwachstum abnehmen.

Ein besonderer Sklerentypus ist jener, der an beiden Enden des Rhabds keine Schirme mehr ausbildet, sondern die Strahlen der Schirme nur mehr als Rudimente angedeutet sind. Der Verfasser bezeichnet diese Art von reduzierten Schirmen als Knospen und hat für diesen Typus die Bezeichnung *Amphigemma* (Gemma = Knospe) gewählt. Mikroskleren vom Typus *Amphigemma* wurden bisher nur aus dem Oberkarbon bekanntgemacht (Abb. 6, Fig. 8; Abb. 7, Fig. 3).

Spiculae mit Schirm an einem Ende, am anderen spitz zulaufend, bezeichnet man als *Clavul*. Von *Paraclavul* dagegen spricht man nur, wenn das Rhabd einen stumpfen Abschluß aufweist. Je nach Ausbildung des Rhabds sollen nach Ansicht des Autors noch folgende zwei Spiculaetypen ausgetrennt werden: *Tyloclavul* und *Uncinacloclavul*.

Wenden wir uns zunächst dem *Clavul* zu, so handelt es sich um sehr lange Nadeln, d. h. um solche, die ein langes, nur allmählich in eine Spitze auslaufendes Rhabd auf der einen Seite aufweisen, und durch einen in der Form oft stark variierenden Schirm auf der gegenüberliegenden Seite gekennzeichnet sind (Abb. 7, Fig. 6). Was die Ausbildung des Schirms betrifft, so sind die obertriassischen *Clavule* recht formenreich (Abb. 7, Fig. 5, 8; beide Spiculae sind so dargestellt, daß man schräg von unten in den Schirmbereich sieht).

Die *Paraclavule* aus dem Unterkarbon haben an einem Ende ein kurzes, stumpf endendes Rhabd, am anderen kleine, sechs- bis siebenstrahlige Schirme, deren Strahlen sehr kurz sind. Solche aus der Obertrias sind durch glockenförmige Schirme mit z. T. gegabelten Strahlen charakterisiert (Abb. 7, Fig. 4).

Das *Tyloclavul* weist, wie das *Clavul*, ein sehr langes Rhabd auf, das auf der einen Seite spitz endet, auf der anderen Seite kurz vor Erreichen des Schirmes kolbenartig

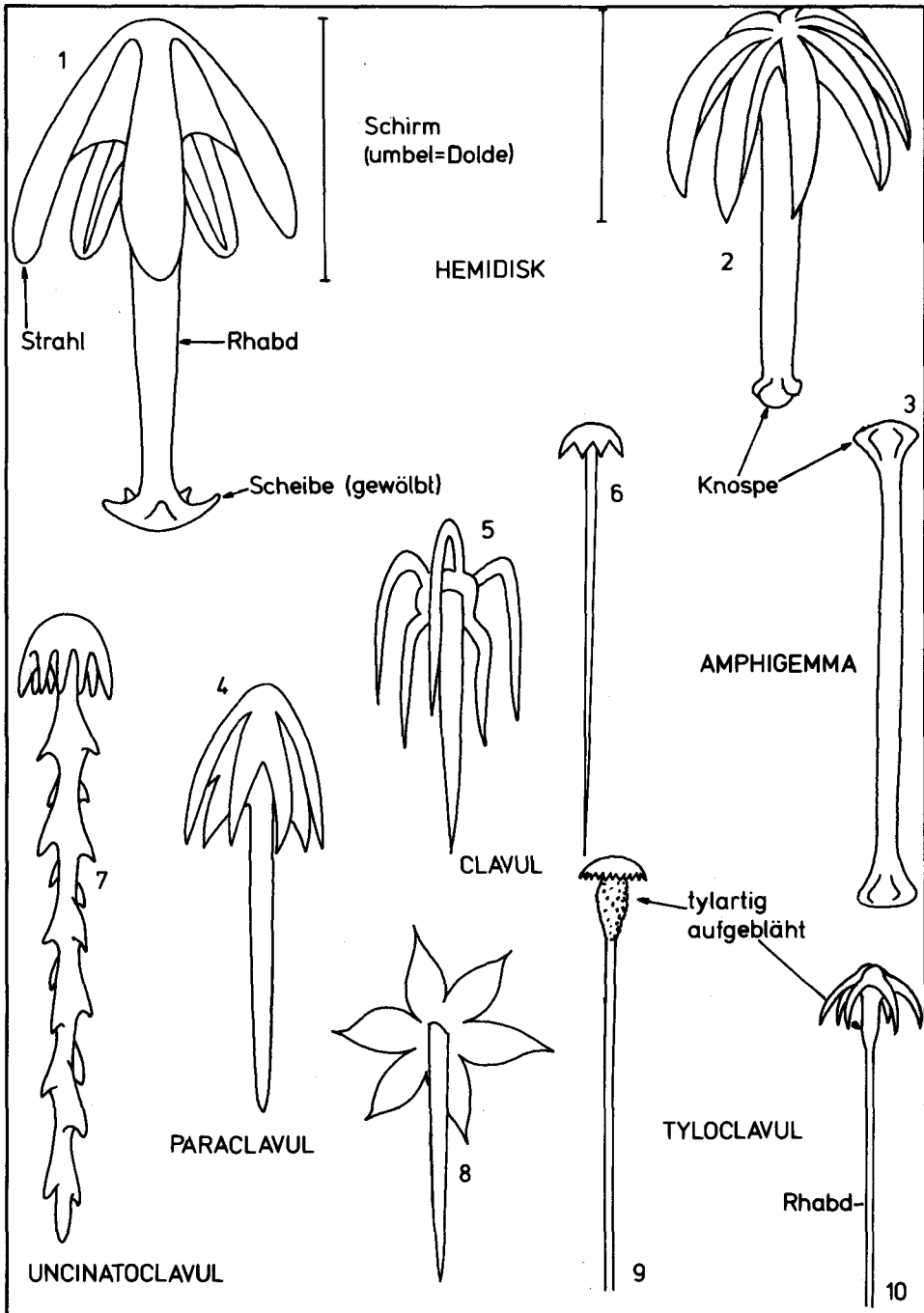


Abb. 7: Zur Terminologie von Mikroskleren fossiler Amphidiscophora.

aufgebläht (tylote Struktur) ist (Abb. 7, Fig. 9, 10). Ist das Rhabd durch alternierend ansetzende Haken gekennzeichnet, so wird hier vorgeschlagen, von einem *Uncinacloavul* zu sprechen (Abb. 7, Fig. 7).

#### 4. Neuergebnisse und Diskussion

In Abb. 8 sind die für die Hexasterophora und Amphidiscophora wichtigen kennzeichnenden Skleren (alle Neufunde miteinbezogen) in ihrer stratigraphischen Reichweite dargestellt. Sofern nicht schon im nomenklatorischen Teil behandelt, sollen hier, zeitlich geordnet, die Skelettelemente beschrieben werden.

Zunächst sollen die Hemidiske aus dem Oberkambrium kurz skizziert werden: MOSTLER & MOSLEH-YAZDI haben 1976 erstmals Hemidiske aus den oberkambrischen Kalken des zentralen Elburz (Iran) beschrieben und diese aufgrund ihrer besonderen Form und Größe einer eigenen Gattung (*Nabaviella*) zugewiesen, wobei die Familienzugehörigkeit offen bleiben mußte. In der Zwischenzeit hat der Verfasser auch Proben aus Südpersien (bei Kerman) von oberkambrischen Schichtfolgen aufgesammelt und diese mit Hilfe der Essigsäuremethode auf den unlöslichen Rückstand untersucht. Aus den Proben konnte eine reiche Poriferenfauna bekanntgemacht werden, die sich neben Heteractinida auch aus Hemidisken zusammensetzt. Die im folgenden dargestellten Hemidiske sind Skelettelemente von *Nabaviella elegans* MOSTLER & MOSLEH-YAZDI, 1976 (Abb. 9). Auffallend große Hemidiske (0,6–3,2 mm), die mit einem langen Rhabd (doppelt so lang wie die Strahlen des großen Schirmes; Taf. 7, Fig. 1–3) ausgestattet sind; sie weisen an einem Ende einen großen Schirm, am entgegengesetzten Ende einen zu einer Knospe reduzierten Schirm auf. Das glatte, völlig gerade verlaufende Rhabd ist unter dem großen Schirm sehr breit und verjüngt sich in Richtung der Knospe. Isolierte Rhabde, d. h. solche, die aus dem Schirmbereich herausgelöst sind, zeigen, daß das Rhabd (siehe Abb. 9, Fig. 3) noch etwas über den Schirm, wie die Spitze eines Regenschirms, hinausragt. Abb. 9, Fig. 4, zeigt den Schirm mit herausgelöstem Rhabd; innen kann man deutlich die in den Schirmstrahlen entwickelten Kanäle beobachten. Der Schirm ist, von oben betrachtet, was die Breite betrifft, recht unterschiedlich (siehe hierzu Abb. 9, Fig. 1–2, 4). Die Schirmstrahlen, deren Zahl zwischen 6 und 11 variiert, sind entweder stark nach unten gebogen (fast glockenförmig), oder sie sind flach nach unten gebogen, wobei zwischen der Spitze und dem Ansatz der Biegung ein deutlich erkennbarer Knick ausgebildet ist. Die Strahlen selbst können breit (oben und unten spitz zulaufend) oder relativ schmal sein. Die Oberseite weist eine Wölbung auf, wobei die Oberfläche selbst durch 2–4 schwach entwickelte Grate charakterisiert ist (Abb. 9, Fig. 6–7). Die beiden Flanken auf der Unterseite sind glatt, sind jedoch nach innen mehr oder minder stark eingebuchtet und treffen sich in einer meist stumpfen, seltener spitzen Kante.

Der zu einer Knospe reduzierte Schirm (Abb. 9, Fig. 8–9) am anderen Ende des Rhabds zeigt z. T. noch recht gut die reduzierten Strahlen. Sie sind oft schwer erkennbar oder überhaupt so korrodiert, daß jede Andeutung des Ansatzes von Strahlen fehlt. Jedoch bei sehr gut erhaltenen Exemplaren ist deren Abkunft von Schirmstrahlen zweifelsfrei. Sehr wesentlich festzuhalten ist, daß alle Schirmstrahlen einen Kanal aufweisen, und dies trifft auch für die noch zu besprechenden Amphi-

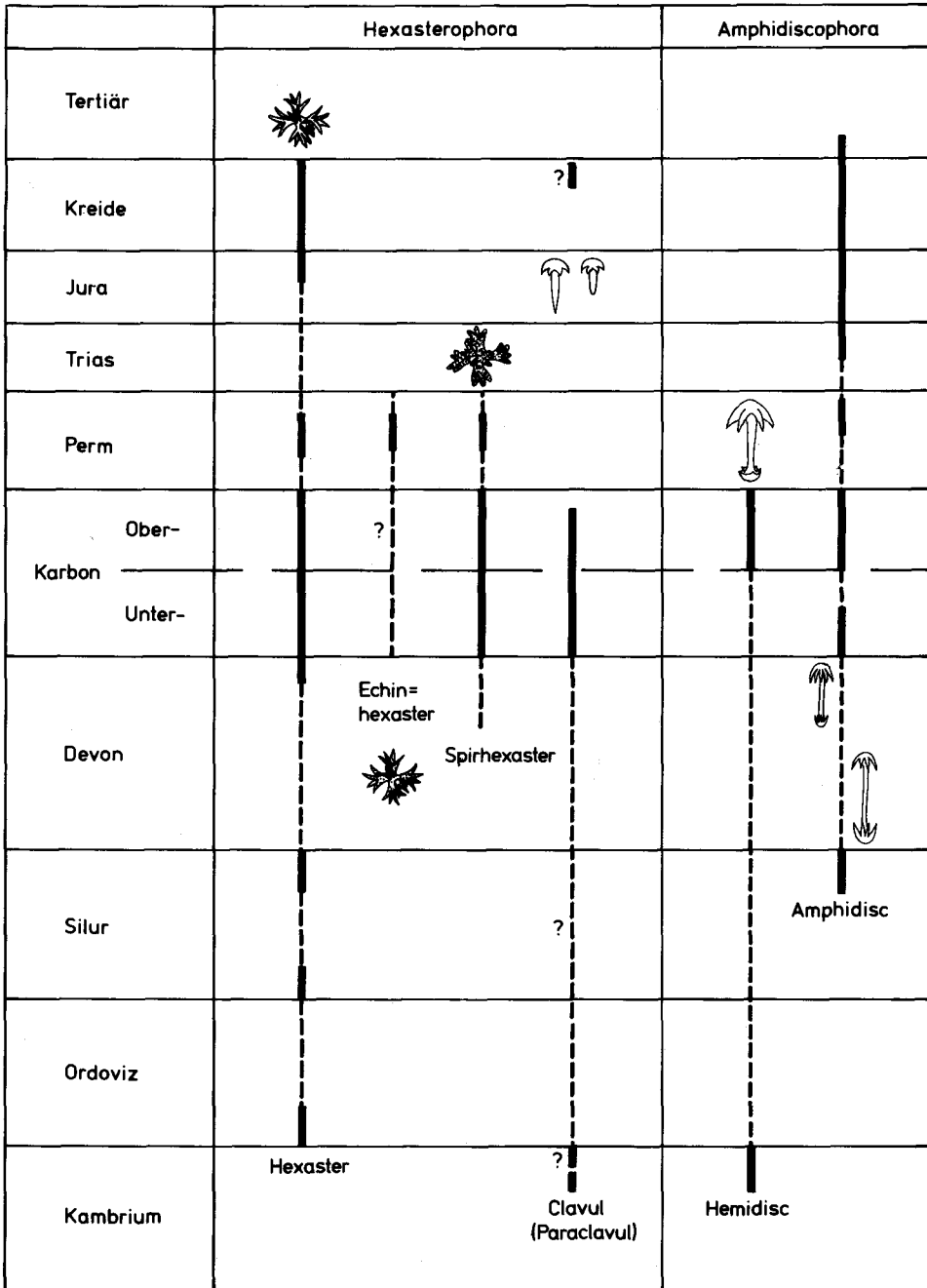


Abb. 8: Stratigraphische Verbreitung der Hexasterophora und Amphidiscophora.

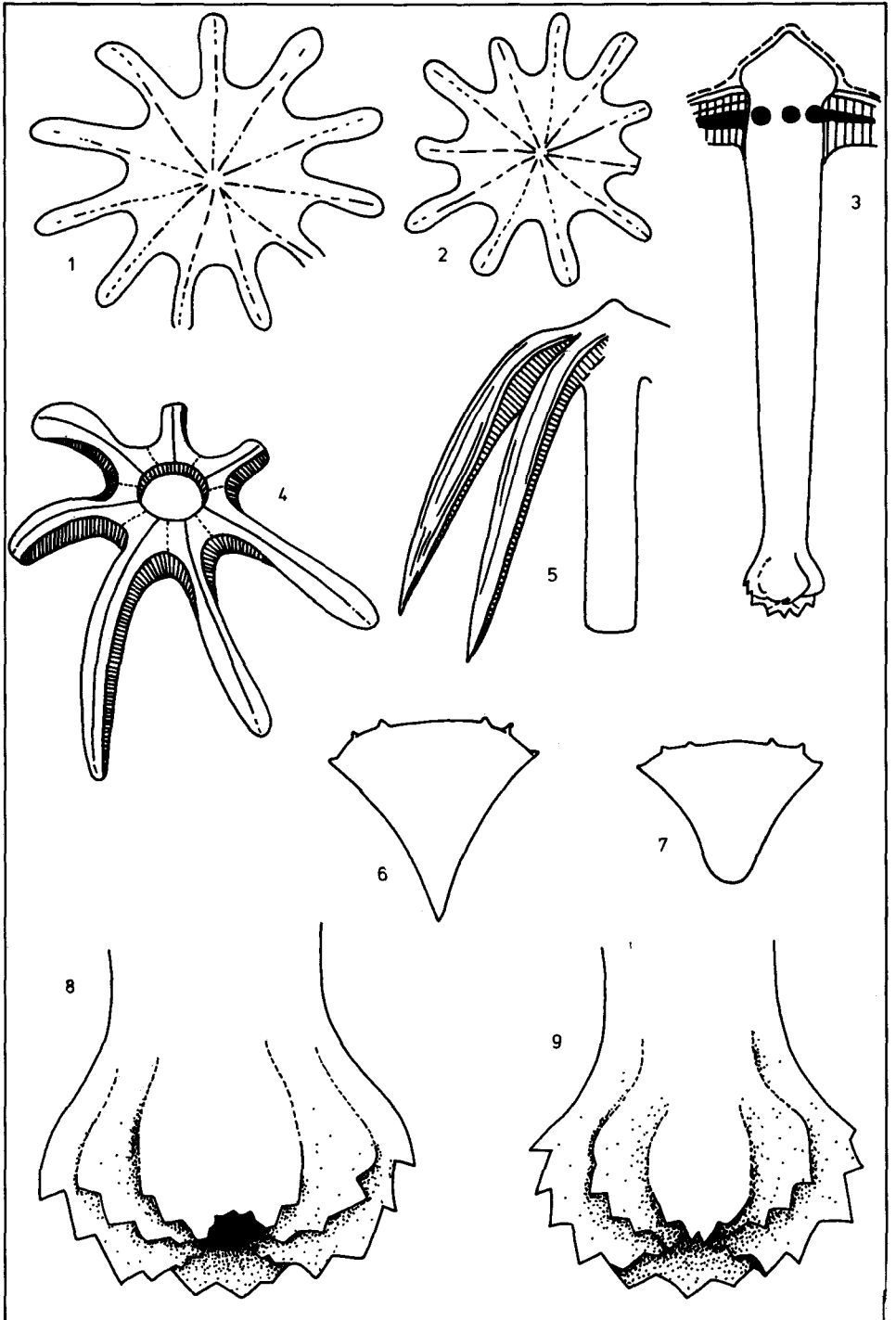


Abb. 9: Die Bauformen oberkambrischer Hemidiske.



diske zu. Am Amphidisk rezenter Poriferen, wie z. B. in Abb. 10, Fig. 5 dargestellt, wurde nachgewiesen, daß zu jedem Schirmstrahl Zweige des axialen Filaments führen.

In Fig. 5 sind in den schwarzen Dreiecken die Verteilungszentren der Filamentstrahlen angedeutet (siehe hierzu auch GARRONE et al., 1981).

Im Gegensatz zu den bisherigen Vorstellungen, daß die mit Amphidisk und Hemidisk bestückten Poriferen frühestens im Oberkarbon entstanden seien, läßt sich anhand der eben vorgestellten Hemidisk belegen, daß solche bereits im Oberkambrium existiert haben. Untersuchungen des Verfassers von unter- und mittelkambrischen Gesteinen aus Pakistan, Iran, Türkei, Sardinien, Spanien und Bornholm haben allerdings trotz reicher Vorkommen von hexactinelliden Schwämmen bisher keine Hinweise auf die Präsenz hemidiskführender Poriferen in diesem Zeitraum erbracht (MOSTLER 1985).

Ein sicherer Nachweis, ob auch die Paraclavule am Aufbau oberkambrischer Poriferen der Gattung *Nabaviella* beteiligt sind, läßt sich nicht führen, wenn auch eine Reihe von Spiculae, deren Enden zugerundet erscheinen, darauf hinweisen würden; es könnte jedoch an diesen runden Enden ursprünglich auch eine Knospe vom Typus Hemidisk entwickelt gewesen sein, die aus Erhaltungsgründen fehlt.

Hemidiske aus dem Jungpaläozoikum:

Die nächstjüngeren Hemidiske stammen aus dem Oberkarbon und unterscheiden sich von den oberkambrischen durch den Gesamthabitus, weiters durch die Ausbildung der Schirmstrahlen und durch die an einem Ende abweichende Scheibe mit rudimentären Schirmstrahlen, die zu Stacheln zurückgebildet sind (Abb. 10, Fig. 1–2). Das eine knospenartig entwickelte Ende der oberkambrischen Hemidiske ähnelt stark dem Ende eines Amphigemma, wie es z. B. aus dem Oberkarbon bekannt wurde, so daß es durchaus möglich erscheint, daß auch Hemidiske mit zu Knospen reduzierten Schirmen im Jungpaläozoikum auftreten. Hemidiske aus dem Mesozoikum und Känozoikum sind dem Verfasser nicht bekannt.

Zur Verbreitung der Amphidiske:

Das älteste Amphidisk, das der Verfasser nachweisen konnte, stammt aus dem Obersilur Skandnaviens (Geschiebe aus Norwegen; Taf. 2, Fig. 2; Abb. 10, Fig. 3). Es handelt sich hierbei um ein Spiculum mit zwei gleich großen Schirmen und je 8 Strahlen, die relativ schmal, d. h. seitlich stark komprimiert sind (siehe Querschnitt durch einen Schirmstrahl, Abb. 10, Fig. 3 b).

Die nächstjüngeren Amphidiske stammen aus dem Unterkarbon (LIBROVITCH, 1929), die jenen aus dem Oberkarbon stark ähneln (Abb. 10, Fig. 4–5). Die Amphidiske, die der Verfasser aus mittelpermischen Karbonatgesteinen isoliert hat, sind durch ungleich große Schirme, die jedoch die gleiche Schirmstrahlzahl aufweisen, gekennzeichnet. Sie ähneln den von KLING & REIF (1969) aus dem Oberkarbon dargestellten Formen (siehe Abb. 6, Fig. 13–14; Taf. 1, Fig. 1). Einzigartig entwickelt sind Amphidiske, aus der alpinen Mitteltrias stammend, die sehr klein sind und keine echten Schirme ausgebildet haben (Abb. 6, Fig. 11). Die Formen sind so abartig, daß man Sie als einen eigenen Sklerentypus aushalten sollte.

Die Amphidiske aus dem Jura (es gelang hier erstmals, solche aus dem Oberjura nachzuweisen), der Kreide und dem Tertiär sind alle ähnlich ausgebildet; nur die von rezenten Poriferen variieren z. T. sehr (Abb. 6, Fig. 1–7; Abb. 10, Fig. 5). Auffal-

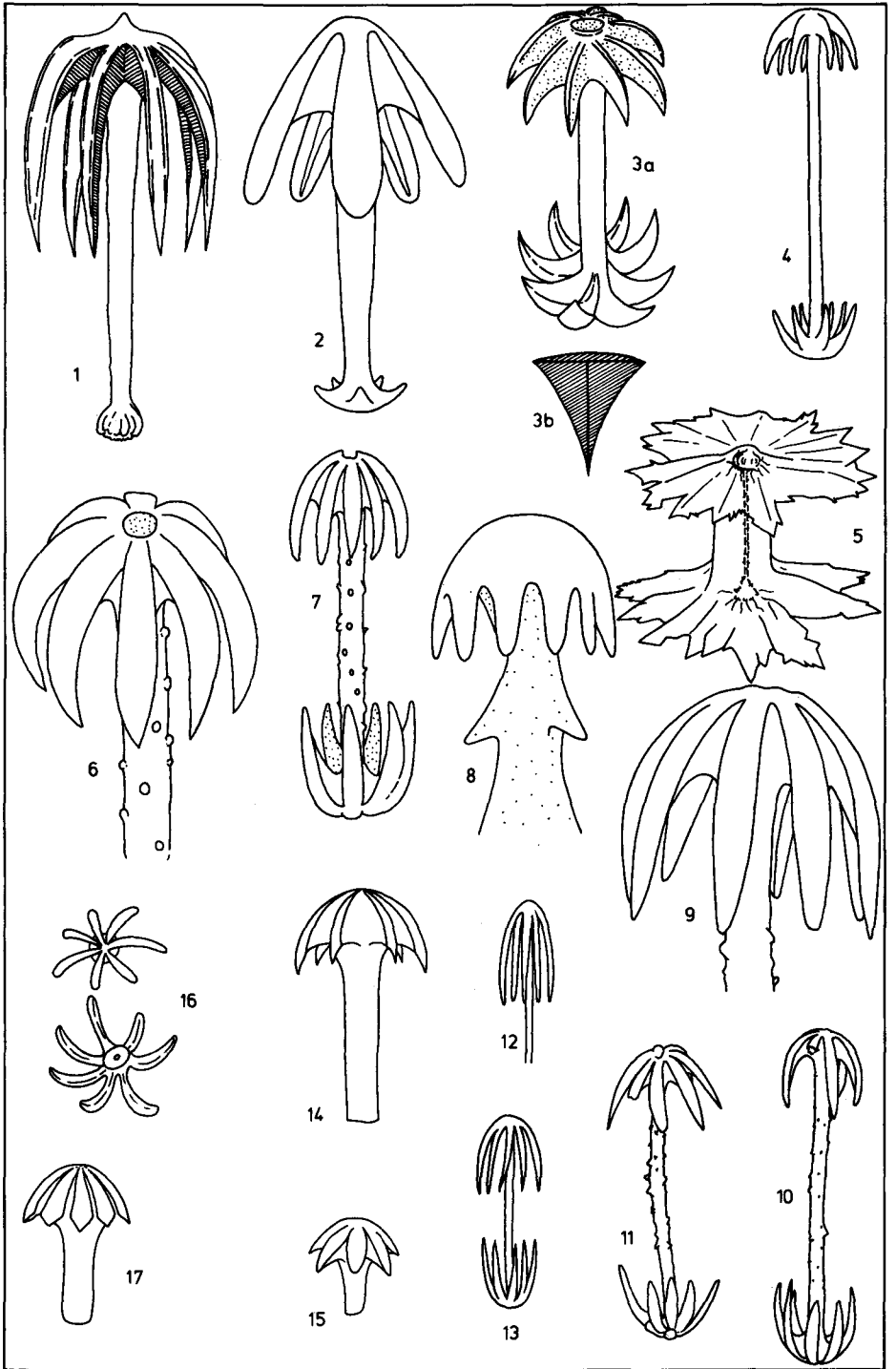


Abb. 10: Zur Morphologie fossiler Hemidiske; fossiler und rezenter Amphidiske sowie diverser Clavule.

lend ist bei allen fossilen Amphidiskern, mit Ausnahme der kretazischen (REID, 1958), daß sie keine rudimentären Hauptstrahlen in der Mitte des Rhabds aufweisen. Meistens ist ein glattes Rhabd entwickelt. Aus der Obertrias (Nor) allerdings hat MOSTLER (1978) Amphidiske mit bedorntem Rhabd nachweisen können (Abb. 10, Fig. 6–7); Amphidiske dieser Art sind alle durch 8 Schirmstrahlen gekennzeichnet. Tertiäre Amphidiske zeichnen sich z. T. durch mit Pusteln und Dornen übersäte Rhabde aus (Abb. 10, Fig. 9–11).

Spiculae vom Typ Amphigemina wurden bisher nur aus dem Oberkarbon bekannt und bereits im Kapitel 3 besprochen; z. T. sind auch clavule Skleren aus der Obertrias beschrieben worden. Ergänzt werden sollen diese durch die auf Taf. 6, Fig. 1, 2, 5, dargestellten Mikroskleren aus dem Oberjura. In einem Fall sind es solche, die durch einen flachen Schirm auffallen; die 8 Schirmstrahlen sind am Ende des zentralen Schirmbereiches abgewinkelt (Taf. 6, Fig. 1, 5). Ein weiterer Typus ist durch einen sehr schmalen Schirm ausgewiesen, dessen Strahlen sehr lang sind und an ihrem unteren Ende erst parallel dem Rhabd verlaufen.

Vom Typ Uncinoclavul gibt es nur solche aus dem Oberkarbon, die durch einen halbkugelförmigen Schirm mit mittellangen Strahlen ausgebildet sind (Abb. 10, Fig. 8).

Was die zeitliche Verbreitung der Poriferen betrifft, die mit Clavulen und Paraclavulen bestückt sind, so sind solche fraglicher Natur aus dem oberen Kambrium, sichere aber erst ab dem Unterkarbon nachgewiesen (Abb. 10, Fig. 14–17). Außer einigen unsicheren Clavulen aus der Kreide sind keine weiteren fossilen Skleren von diesem Bautypus nachgewiesen worden. Vorsicht ist vor allem bei den Clavulen geboten, da Skelettanhänge von Ophiuren, speziell solche von Lateralschildern, sowohl von der Bauform als auch von der Größe Anlaß zu Verwechslungen geben können. Unterscheidungsmerkmale sind einmal das calcitische Baumaterial oder, z. B. bei glaukonitisierten Exemplaren, das Fehlen eines Filamentkanals.

Abschließend sind noch die verschiedenen Typen von Hexaster, zeitlich geordnet, kurz zu besprechen. Die ältesten Hexaster konnte der Verfasser aus tiefordovizischen Proben Schwedens nachweisen (Taf. 1, Fig. 3). Es handelt sich hiebei bereits um hochentwickelte Hexaster, die sehr gedrungen sind und an jedem Hauptstrahl vier Teilstrahlen ausgebildet haben. Seltener treten schlanke Formen auf, deren Aststrahlen in zwei und drei Teilstrahlen aufspalten (Taf. 6, Fig. 3). Die nächstjüngeren Hexaster hat der Verfasser aus untersilurischen Kalken Norwegens nachgewiesen, wobei schlanke Hexaster mit nur in zwei Teilstrahlen aufgegliederten Hauptstrahlen vorherrschen. Zum Teil sind auch Übergangsformen vom Hemihexastern zu Hexastern aus den Proben des Obersilurs angefallen (Taf. 6, Fig. 4). Nur wenige Hexaster konnten bisher aus dem Oberdevon vom Verfasser bekanntgemacht werden, die durchaus den übrigen paläozoischen Hexastern sehr ähneln (Taf. 5, Fig. 2).

Ab dem Unterkarbon treten neben massiven, d. h. sehr breitwüchsigen Hexastern, erstmals solche auf, die in dieser Studie Spirhexaster genannt werden (siehe hierzu Abb. 5, Fig. 6–9; Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3–4; Taf. 4, Fig. 1–3). Es lassen sich zwei Bauformen auseinanderhalten; einmal solche, die stark reduzierte Hauptstrahlen aufweisen (Abb. 5, Fig. 6, 9), zum anderen solche mit längeren Hauptstrahlen als Nebenstrahlen (Taf. 1, Fig. 2). Die Hauptstrahlen der

zweiten Bauform sind durch spiralförmige Muster, die auch von den Nebenstrahlen übernommen werden, gekennzeichnet.

Zu den Spirhexastern gesellen sich noch Echinhexaster, die bisher nur aus dem Mittelperm von Verfasser bekanntgemacht werden konnten (Abb. 5, Fig. 5; Taf. 1, Fig. 4; Taf. 3, Fig. 1–2; Taf. 4, Fig. 4). Skleren vom Typus Spir- und Echinhexaster überschreiten nicht die Perm/Trias-Grenze; sie sind auf das Karbon und Perm beschränkt. Sie treten bei diversen Arten der Gattung *Spiractinella* HINDE auf. Wahrscheinlich sind es jedoch mehrere Gattungen, die man zu einer Familie (Spiractinellidae) zusammenfassen sollte. Sichere Hexaster konnten in der Trias nicht nachgewiesen werden. Ähnlichkeiten besitzen einmal acanthine Oxyhexactine, zum anderen sind es ähnlich gebaute Radiolarien (Taf. 2, Fig. 4). Die im Oberjura bekanntgemachten Hexaster entsprechen jenen der Kreide (Taf. 5, Fig. 3) und des Tertiärs, mit einer Ausnahme (Taf. 5, Fig. 1).

Anhand der dargelegten Daten scheint es dem Autor nun möglich, mit der Systematik der fossilen Hexactinellida an jene, die sich für die heute lebenden Poriferen konsolidiert hat, anzuschließen. Die rezenten Hexactinellida werden nach HARTMAN et al. (1980) in die beiden Unterklassen Hexasterophora und Amphidiscophora untergliedert. Zu den erstern zählt man folgende Ordnungen: Hexactiosida, Lychniskosida, Lyssakinosa, Reticulosida. Die Amphidiscophora sind nur durch die Ordnung der Amphidiscosida vertreten.

Bei den fossilen Poriferen hat sich eine Systematik eingeschrieben (FINKS, 1960), die im Paläozoikum die Protospongioidea und Brachiospongioidea umfaßt, im Mesozoikum durch die Euplectelloidea und Dictyonina vertreten ist. Gerade bei den letztgenannten handelt es sich um eine Gruppe, in der die Hexactinosida und Lychniskosida enthalten sind. D. h. man hat bisher nur dort begonnen, an die Systematik der rezenten Schwämme anzubinden, wo der unmittelbare Konnex gegeben war. Dies war natürlich nur bei den jungmesozoischen Formen offensichtlich und trotzdem hat man dem nicht völlig Rechnung getragen, sonst hätte man hierfür auch gleich die Systematik der heutigen Poriferen übernommen. ZIEGLER (1983: 90) hat den ersten Schritt getan, indem er überwiegend nach der von FINKS (1960) erstellten Stammesgeschichte der Hexactinellida die von den Biologen gepflegte Systematik auf die fossilen Schwämme übertrug.

Im Zusammenhang mit den in dieser Studie vorgestellten amphidischen und hexasteriden Skleren scheiden unmittelbar für die Diskussion der stratigraphischen Verbreitung der beiden Unterklassen die Hexactinosida und Lychniskosida aus, weil sie zum Großteil Skelette aus verschweißten Skleren aufbauen und nur wenige isolierte Spiculae entwickeln. Sie werden nur insofern in den entwicklungsgehistorischen Ablauf einbezogen, als sie auch über charakteristische Einzelskleren oder über typische Sklerenverschweißungsmuster (wird in einer eigenen Arbeit dargestellt) einen Beitrag zur Phylogenie leisten. Abgesehen davon, daß die vorgestellten Hexaster bereits im basalen Ordovizium auftreten, soll hier angemerkt werden, daß typische Vertreter der Hexactinosida bereits ab dem Unterkarbon auftreten, im Perm sehr häufig sind (Studie in Vorbereitung), und ebenso in der Obertrias auch weitverbreitet sind. Was diese Gruppe betrifft, so ist noch eine Fülle von neuen Daten zu erwarten.

Im Gegensatz zu HARTMAN et al. (1980: 63) muß das Erstauftreten der Lychnisko-

sida in den Jura verlegt werden; die sogenannten obertriassischen Lychniskosida haben einer Prüfung nicht standgehalten. Die als Lychniske anzusprechenden Skelettfragmente sehen zwar bei grober Betrachtung echten ähnlich, es fehlt ihnen jedoch der für den Lychnisk so charakteristische Bau (12 Strahlen verschmelzen in einem Punkt). Inwieweit es sich bei den triassischen Formen um Vorläufer der Lychniskosida handelt, läßt sich anhand des bisher vorliegenden Materials nicht entscheiden. Es steht jedenfalls fest, daß es sich hierbei keinesfalls um Lychniske handelt, und dem wurde in Abb. 11 Rechnung getragen.

Wenn man die Hexactinellida des Paläozoikums im Sinne von FINKS (1960) aufgegliedert, um zur Systematik zurückzukehren, so sind in der Familie Dictyospongiidae auch Vertreter der Hexasterophora und Amphidiscophora enthalten. Nachdem aufgrund der hier vorgestellten Untersuchungsergebnisse Hemidiske bereits ab dem Oberkambrium und Hexaster ab dem basalen Ordovizium nachgewiesen sind, sollte man jene Formen, die mit amphidiskalen hexasteriden Skleren ausgestattet sind, von den Dictyospongiiden herausnehmen und sie, der Systematik der rezenten Poriferen folgend, den Hexasterophora und Amphidiscophora zuordnen.

Die Dictyospongiidae in neuer Fassung (im engeren Sinne) können somit aus den Protospongioidea abgeleitet werden. So ist es auch möglich, die Dictyonina, die nach FINKS (1960) die Perm/Trias-Grenze überschreiten, von den Dictyospongiidae im engeren Sinne herzuleiten. Demnach scheint es zum gegenwärtigen Forschungsstand, daß die Protospongioidea im Jungpaläozoikum erlöschen. Der Weg in das Mesozoikum führt über die Brachiospongioidea; es handelt sich hier vor allem um die Docodermatidae, die schon im Obersilur ansetzen und in breiter Front die Perm/Trias-Grenze überschreiten (Abb. 11). Sie sterben allerdings bereits im hohen Jura aus.

Nach dem derzeitigen Untersuchungsstand haben die im Paläozoikum so breit angelegten Gruppen, wie Protospongioidea, Brachiospongioidea etc., die man alle unter Reticulosida vereinigen sollte, wie das ZIEGLER (1983) vorgeschlagen hat, noch im Paläozoikum ihren Niedergang, während die im Altpaläozoikum eher spärlich vertretenen Hexactinosida und Hemidiscosida im Mesozoikum aufblühen. Letztere haben sich völlig unabhängig von den Reticulosida entwickelt; es gibt keinen Hinweis einer Verbindung auch nur mit einem Vertreter der Reticulosida, sondern es kristallisiert sich immer mehr heraus, daß auch die Euplectelloidea im Sinne von FINKS (1960) in den frühen Vertretern der Hexasterophora wurzeln. Sieht man somit in den Reticulosida eine völlig eigene Gruppe, die spätestens im Jura erlosch, so muß man sich fragen, inwieweit es sinnvoll ist, ist der Systematik rezenter Hexactinellida eine eigene Ordnung von Reticulosida auszuscheiden, die auf einer Gattung wie *Sclerothamnus* basiert.

Abschließend soll noch festgehalten werden, daß weder an der Karbon/Perm-Grenze (Abb. 12) noch an der Perm/Trias-Grenze, wie dies HARTMAN et al. (1980) anführen, ein ausgeprägter Schnitt bei den Hexactinellida zu beobachten ist, sondern letztere in breiter Front die Perm/Trias-Grenze überschreiten. A. H. MÜLLER (1963) hat in dem Schaubild (Abb. 12) alle ihm verfügbaren Daten (bis einschließlich 1962) eingearbeitet; aber gerade in den letzten Jahren hat sich die Kenntnis, die hexactinelliden Schwämme betreffend, stark erweitert, und durch die systematische Erfassung der Skleren aus dem unlöslichen Rückstand, vor allem aus den Karbonatgesteinen,

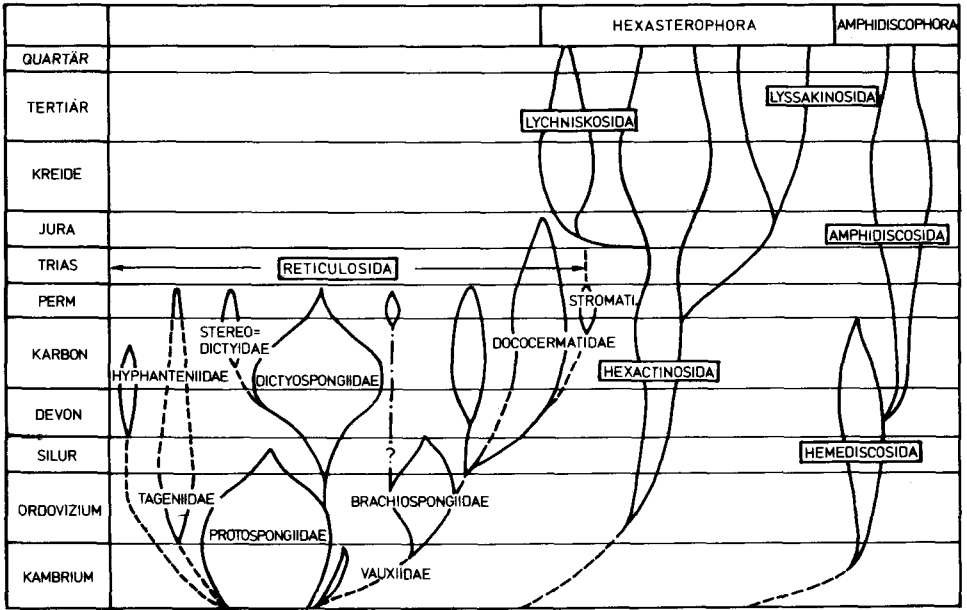


Abb. 11: Neue Vorstellung zur Entwicklungsgeschichte der Hexasterophora und Amphidiscophora.

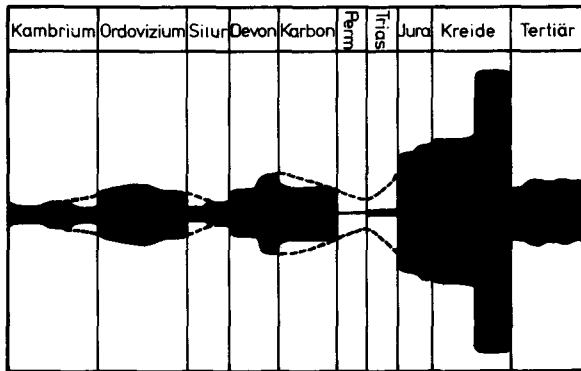


Abb. 12: Schaubild der Verteilung von Hexactinellida nach A. H. MÜLLER (1963); strichlierte Linie zeigt den gegenwärtigen Forschungsstand.

aber auch aus den Kieselschiefern (Radiolarit), ist eine enorme Datenfülle hinzugekommen, die es uns heute ermöglicht, die stratigraphische Verbreitung der Hexactinellida in einem anderen Licht zu sehen.

Der Schnitt zwischen Perm und Trias betrifft nur die Gruppe der Protospongioidea und Dictyospongioidea. Die sich von den Brachiospongioidea ableitenden Docodermatidae überschreiten noch in großer Artenfülle die Perm/Trias-Grenze. Alle hier genannten Familien werden unter den Reticulosida zusammengefaßt

(Abb. 11), die zugegebenermaßen zu 80% nicht die Paläozoikum/Mesozoikum-Wende erreichen.

Was die Hexactinosida betrifft, so erscheint es uns nur durch den Sedimentationsumschwung an der Perm/Trias-Grenze in weiten Gebieten der Tethys, als ob diese einen einschneidenden Niedergang mitgemacht hätten. Die Schwämme dieser Ordnung zeigen jedoch in der Mitteltrias, daß die meisten ihrer Gattungen, z. T. auch die Arten, aus dem Oberperm fortsetzen. Dasselbe trifft auch für die Amphidiscosida zu.

Zusammenfassend soll festgehalten werden, daß die Hexactinellida im Paläozoikum vor allem durch die Reticulosida vertreten sind, während die Hexactinosida und Hemidiscosida im Paläozoikum weniger massiv auftreten, deren Vertreter und Abkömmlinge jedoch ab dem Mesozoikum, eigentlich erst ab dem Jura, dominieren. Hexasterophora und Amphidiscophora haben sich, entgegengesetzt den bisherigen Meinungen, nicht aus den Protospongioidea und Brachiospongioidea entwickelt, sondern sie sind gleichzeitig mit diesen entstanden, d. h. sie haben sich nebeneinander entwickelt, woraus resultiert, daß die Hexactinellida polyphyletisch entstanden sind.

Die modernen Hexasterophora und Amphidiscophora gehen somit auf eine eigenständige Entwicklung, die im Kambrium einsetzte, zurück.

### Dank

Der Verfasser dankt der Österreichischen Nationalbank (Jubiläumsfondsprojekt Nr. 2306) für die Bereitstellung von Sachmitteln und Reisekosten.

### Literatur

- FINKS, R. M.: Late Paleozoic sponges of the Texas region: the siliceous sponges. – Bull. amer. Mus. nat. Hist., 120 (art. 1), 160 S., 1960.
- FINKS, R. M.: The evolution and ecologic history of sponges during Paleozoic times. In: FRY, W. G. (ed.): The biology of the Porifera. – Symp. zool. Soc. London, 25, Academic Press, 3–22, 1970.
- GARRONE, R., SIMPSON, T. L. & POTTU-BOUMENDIL, J.: Ultrastructure and deposition of silica. – [In:] SIMPSON, T. L. & VOLCANI, B. E. [eds.]: Silicon and siliceous structures in biological systems. – Springer-Verlag, 495–525, 1981.
- HARTMAN, W. D.: Form and distribution of silica in sponges. – [In:] SIMPSON, T. L. & VOLCANI, B. E. [eds.]: Silicon and siliceous structures in biological systems. – Springer-Verlag, 453–493, 1981.
- HARTMAN, W. D., WENDT, J. W. & WIEDENMAYER, F.: Living and fossil sponges – notes for a short course. – Sedimenta VIII, University of Miami, 274 S., 1980.
- HINDE, G. J.: A monograph of the British fossil sponges. – Paleontograph. Soc. London, pt. 2, 93–188, 188.
- KLING, S. A. & REIF, W. E.: Devonian carbonate complexes of central Europe. – Spec. Publ. Soc. Econ Paleont. Miner., 18, 155–208, 1969.
- LIBROVITCH, L. S.: *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, 1929.
- MOSTLER, H.: Ein Beitrag zur Mikrofauna der Pötschenkalke an der Typlokalität unter besonderer Berücksichtigung der Poriferenspiculae. – Geol. paläont. Mitt. Innsbruck, 7 (3), 1–28, 1978.

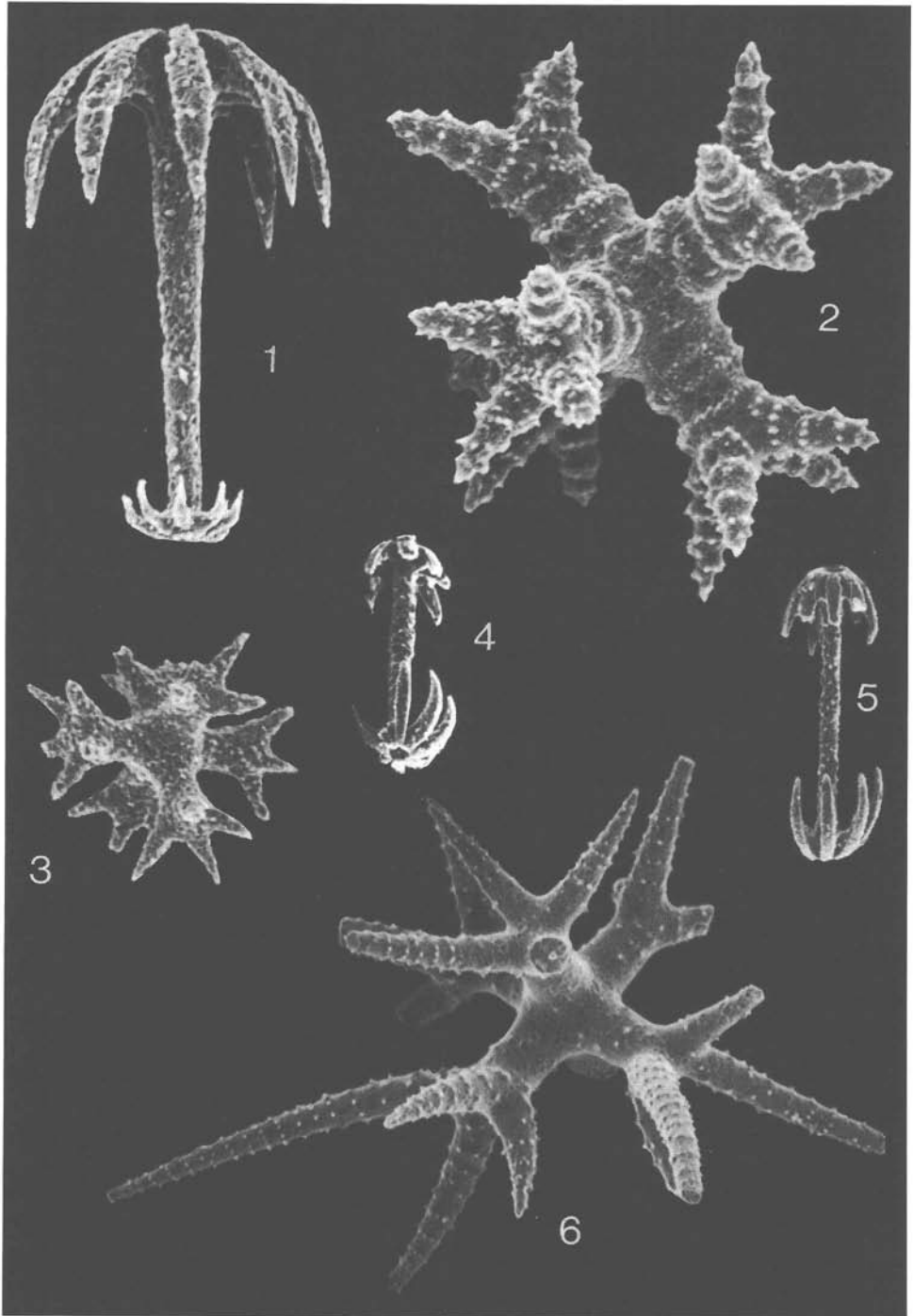
- MOSTLER, H.: Neue heteractinide Spongien (Calcispongea) aus dem Unter- und Mittelkambrium Südwestsardiniens. – Ber. nat.-med. Verein Innsbruck, **72**, 7–32, Innsbruck 1985.
- MOSTLER, H. & MOSLEH-YAZDI, A.: Neue Poriferen aus oberkambrischen Gesteinen der Milaformation im Elburzgebirge (Iran). – Geol. paläont. Mitt. Innsbruck, **5** (1), 1–36, 1976.
- MÜLLER, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. II: Invertebraten, Teil 1: Protozoa-Mollusca I. – VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 2. Aufl., 574 S., 1963.
- RAUFF, H.: Palaeospongiologie. Erster und allgemeiner Teil und zweiter Teil, erste Hälfte. – Palaeontographica, **40**, Stuttgart, 1893–94.
- REID, R. E. H.: A monograph of the Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and northern Ireland. – Paleontological Soc. London, pt. 1, pt. 2, 74 S., 1958.
- RIGBY, J. K., KEYES, R., Jr. & HOROWITZ, A.: Two new Mississippian sponges from northeastern Alabama. – J. Paleont., **53** (3), 709–719, 1979.
- ŘÍHA, J.: Sponge spicules of the Karpatian and Lower Badenian of the Carpathian foredeep in Moravia, Czechoslovakia. – Knihovnička Zemního plynu a nafty, **1983** (4), 171–194, 1983.
- WIEDENMAYER, F.: Shallow-water sponges of the western Bahamas. – Birkhäuser, Basel (Experientia Suppl. **28**), 287 S., 1977.
- ZIEGLER, B.: Einführung in die Paläobiologie, Teil 2: Spezielle Paläontologie: Protisten, Spongien und Coelenteraten, Mollusken. – E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhdlg. Nägele & Obermiller, 409 S., Stuttgart, 1983.

Manuskript bei der Schriftleitung eingelangt am 15. 5. 1985.

### Tafel 1

- Fig. 1: Amphidisk mit zwei ungleich großen Schirmen aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural (Einstufung mittels Conodonten) ( $V = 300\times$ ).
- Fig. 2: Spirhexaster aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural ( $V = 400\times$ ).
- Fig. 3: Hexaster mit je vier Aststrahlen aus dem unteren Ordoviz Südschwedens (Einstufung mittels Conodonten) ( $V = 200\times$ ).
- Fig. 4: Amphidisk aus dem obernorischen Anteil der Pötschenkalke (Nördliche Kalkalpen, Österreich) ( $V = 100\times$ ).
- Fig. 5: Amphidisk aus der Mitteltrias, aus den basalen Nodosus-Schichten fassanischen Alters (Tretto, Vicentinische Alpen) ( $V = 150\times$ ).
- Fig. 6: Echinhexaster mit spiralig angelegten Dornenreihen; Übergang zum Spirhexaster; aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural ( $V = 150\times$ ).

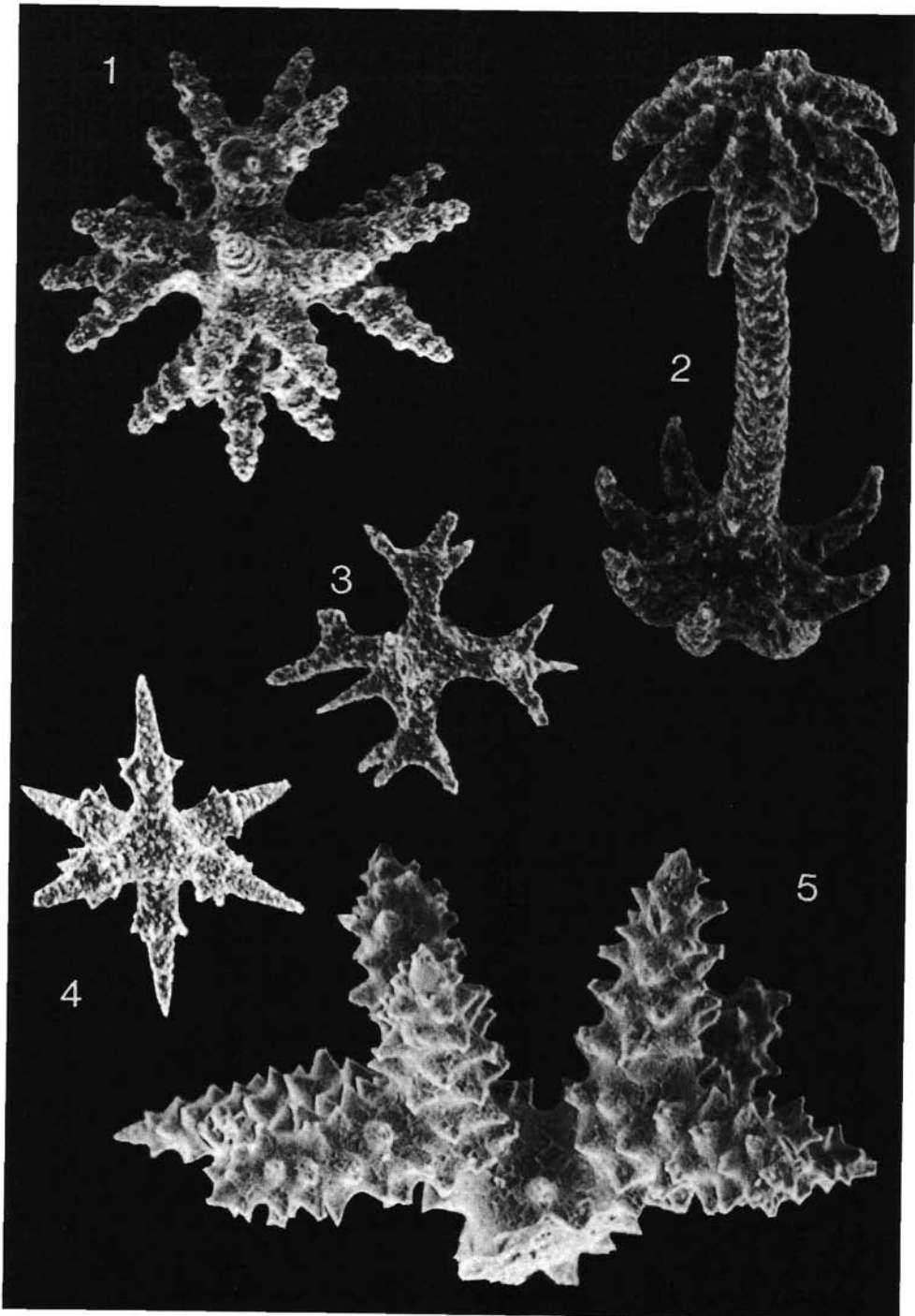




Tafel 1

## Tafel 2

- Fig. 1: Spirhexaster aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural ( $V = 200\times$ ).
- Fig. 2: Amphidisk mit zwei gleich großen Schirmen; Geschiebe im Umfeld von Berlin; Obersilur (Einstufung mittels Conodonten) ( $V = 300\times$ ).
- Fig. 3: Hemihexaster mit zwei nicht gegabelten Hauptstrahlen und einem in zwei Endstrahlen aufgespalteten Hauptstrahl (aus dem Obersilur der Karnischen Alpen) ( $V = 200\times$ ).
- Fig. 4: Acanthines Oxyhexactin aus den basalen Nodosus-Schichten, Mitteltrias (Recoaro, Vicentinische Alpen); dieses Spiculum wurde abgebildet, um die Ähnlichkeit mit Hexastern aufzuzeigen ( $V = 300\times$ ).
- Fig. 5: Fragment eines Echinhexasters (= Hexaster mit unregelmäßigen Dornen an den Endstrahlen) aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural ( $V = 250\times$ ).

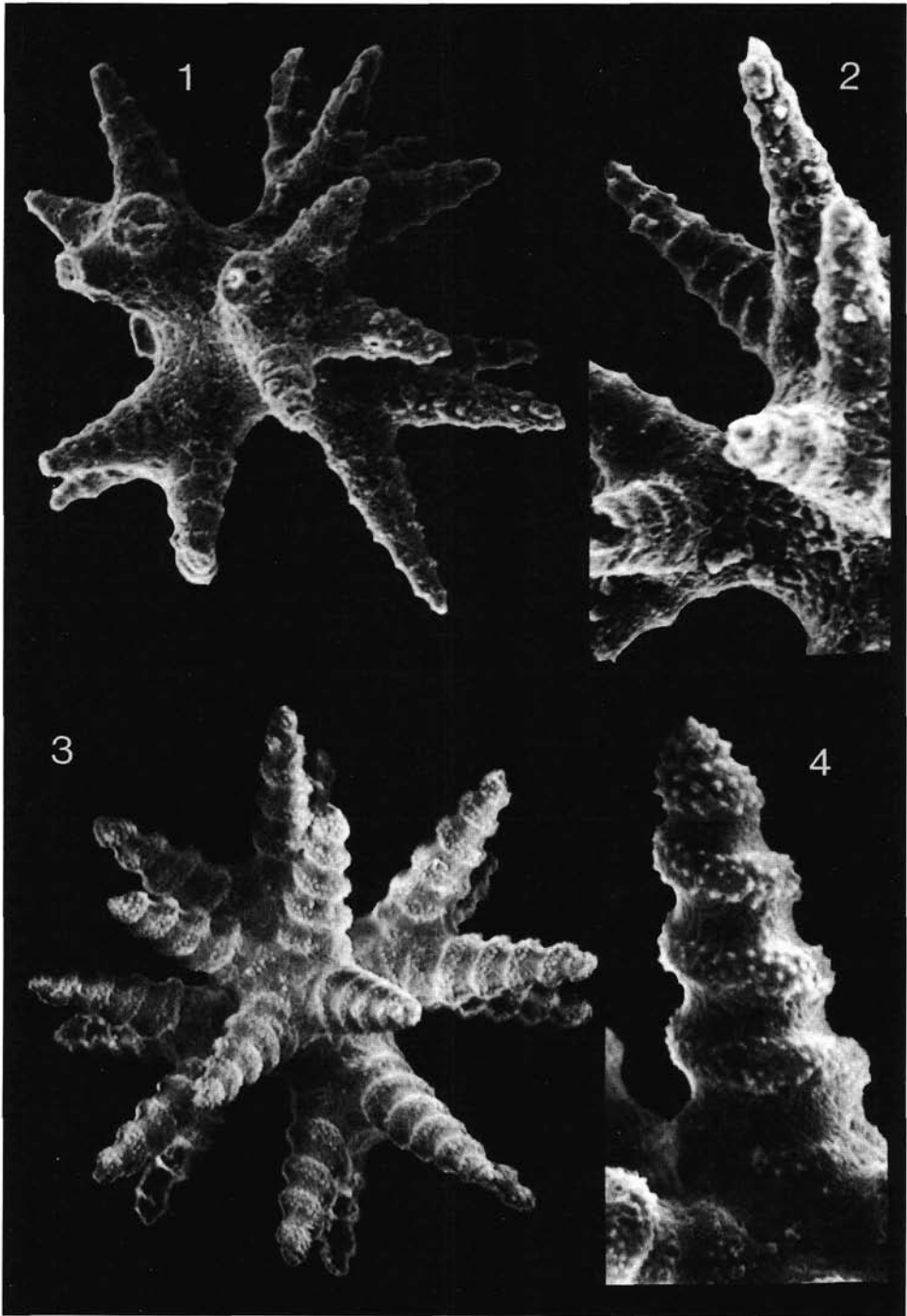


Tafel 2

## Tafel 3

Alle hier abgebildeten Schwammskleren stammen aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural.

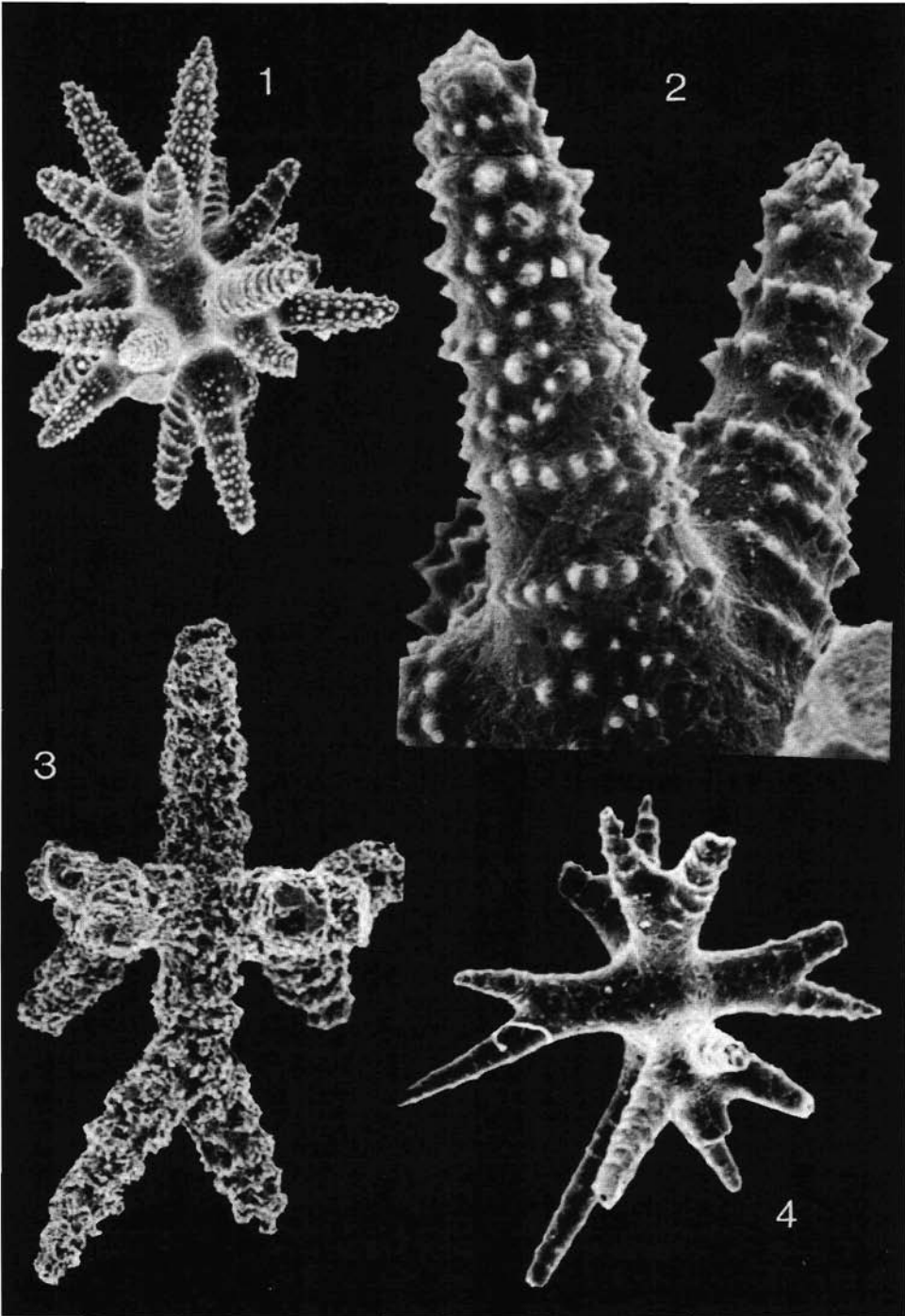
- Fig. 1: Echinhexaster; Übergangsform von Spirhexaster, durch den schmalen, spiralg angelegten Grat mit einzeilig besetzter Dornenreihe gekennzeichnet; aus dem Perm ( $V = 300\times$ ).
- Fig. 2: Vergrößerter Ausschnitt von Fig. 1 ( $V = 500\times$ ).
- Fig. 3: Spirhexaster, mit einem spiralgigen Band ausgestattet, das mehrere Dornenreihen aufweist; Perm ( $V = 300\times$ ).
- Fig. 4: Ausschnitt aus Fig. 3, um das spiralgig gewundene, bedornte Band darzustellen ( $V = 800\times$ ).



Tafel 3

## Tafel 4

- Fig. 1: Echinhexaster mit kurzen Hauptstrahlen und je vier langen Endstrahlen; stark bedornt. Bedornung nur z. T. regelmäßig entwickelt. Aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural ( $V = 150\times$ ).
- Fig. 2: Vergrößerter Ausschnitt von Fig. 1, um die Art der Bedornung aufzuzeigen ( $V = 800\times$ ).
- Fig. 3: Fragment eines stark umkristallisierten Spirhexasters aus dem Unterkarbon (Bohrkern der Tynagh Mine, Irland) ( $V = 100\times$ ).
- Fig. 4: Hemispirhexaster; keine durchgehende Spirale, nur halbringförmig angelegte Leisten. Aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural ( $V = 200\times$ ).



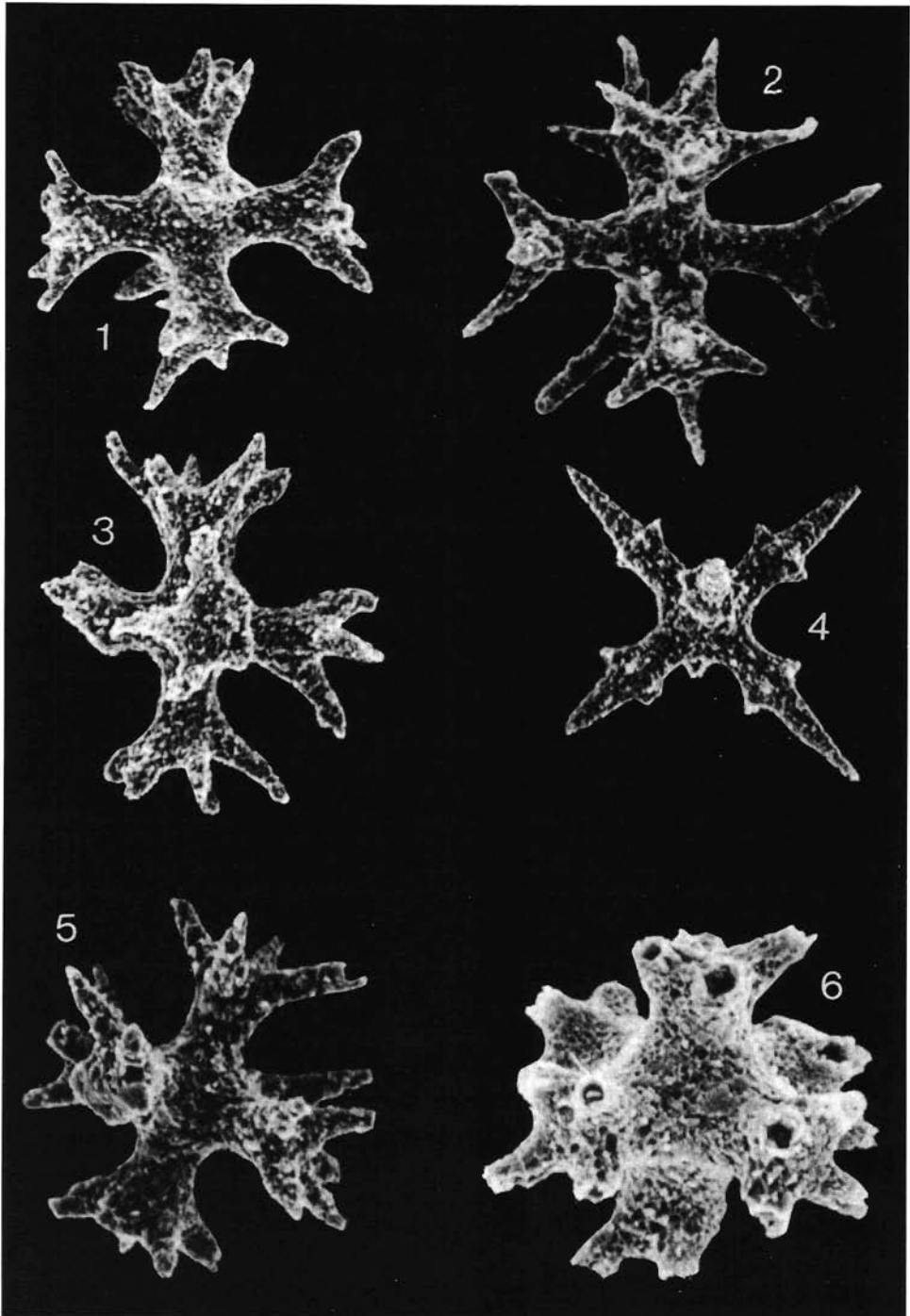
Tafel 4

## Tafel 5

(alle Vergrößerungen 300×)

- Fig. 1: Hexaster mit vier und fünf Endstrahlen aus dem Tithon der Oberalmer Schichten.
- Fig. 2: Hexaster mit unregelmäßiger Aufspaltung der Hauptstrahlen, aus dem Oberdevon von Iberg (BRD).
- Fig. 3: Hexaster mit vier und fünf Endstrahlen aus der alpinen Oberkreide (Halleiner Gosaubecken).
- Fig. 4: Acanthines Hexactin aus den obertriadischen Zlambachschichten.
- Fig. 5: Hexaster, z. T. mit sechs Endstrahlen, aus der alpinen basalen Unterkreide.
- Fig. 6: Angelöstes Hexaster aus dem Obersilur (Geschiebe), um zu zeigen, daß alle Endstrahlen Kanäle aufweisen.

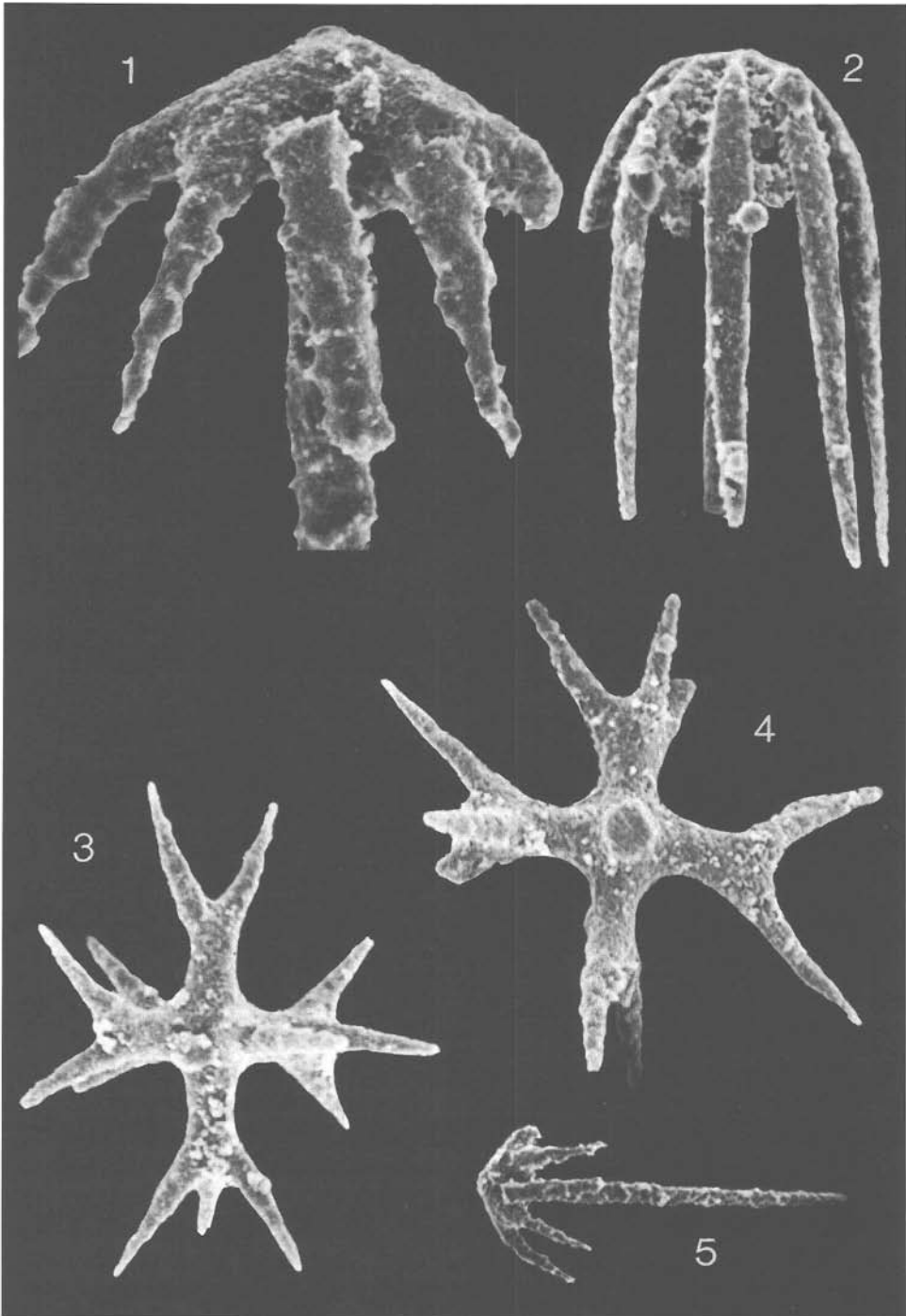




Tafel 5

## Tafel 6

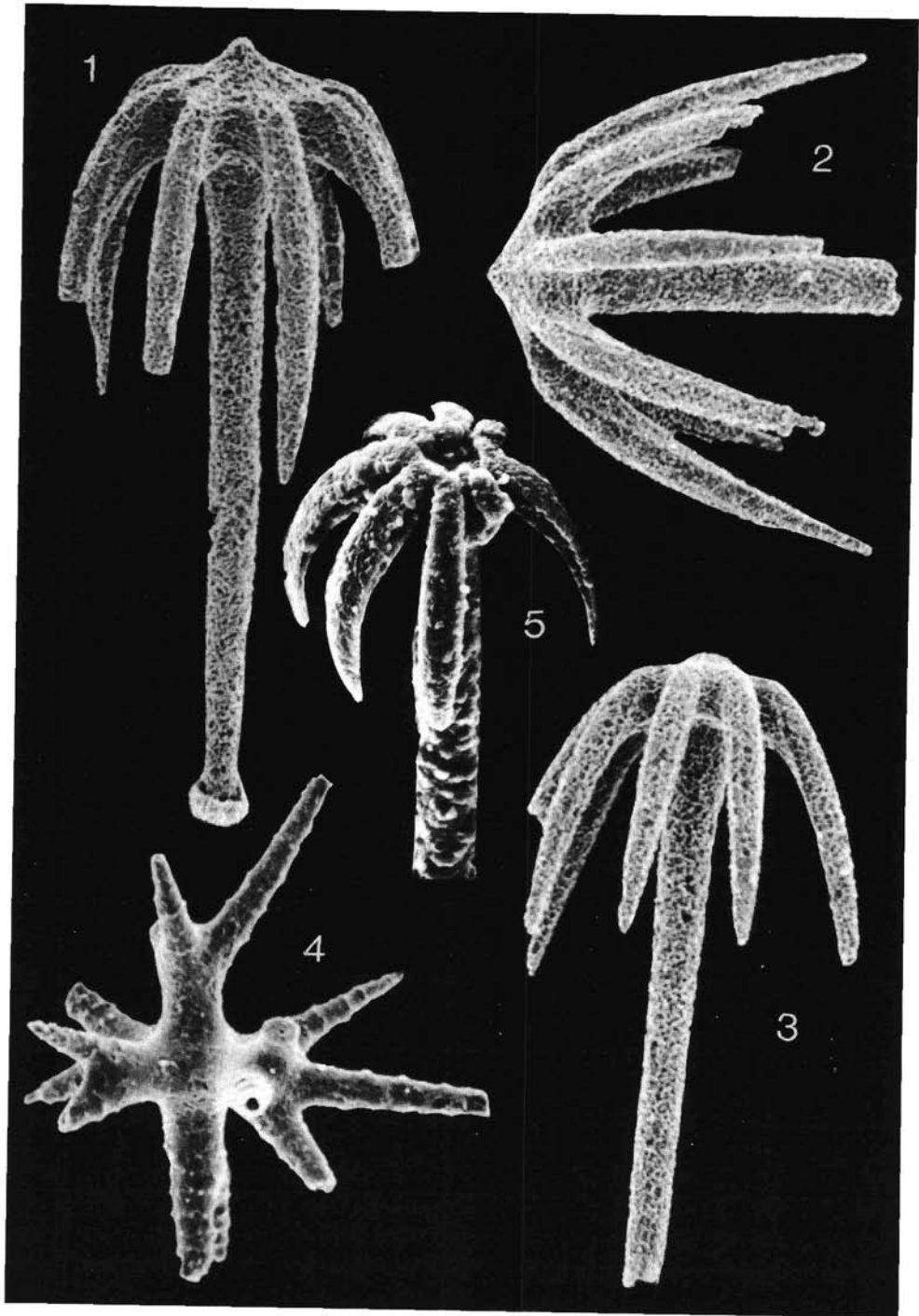
- Fig. 1: Flacher Schirm eines Clavuls aus dem Oberjura von Nattheim (BRD).  
Teilausschnitt von Fig. 5 ( $V = 500\times$ ).
- Fig. 2: Clavul aus dem Tithon der Oberalmer Schichten; kleiner, runder Schirm  
mit langen Schirmstrahlen; Rhabd ist abgebrochen ( $V = 300\times$ ).
- Fig. 3: Hexaster mit viermal drei Endstrahlen und zweimal zwei Endstrahlen aus  
dem unteren Ordoviz Südschwedens (Einstufung mittels Conodonten) ( $V = 200\times$ ).
- Fig. 4: Hemihexaster aus einem obersilurischen Geschiebe stammend (Einstufung  
mittels Conodonten); ein Strahl weist keine Aufspaltung auf; zwei sind in  
zwei Endstrahlen, der Rest in drei Endstrahlen aufgespaltet ( $V = 200\times$ ).
- Fig. 5: Clavul mit langem Rhabd, Fundort siehe auch Fig. 1 ( $V = 150\times$ ).



Tafel 6

## Tafel 7

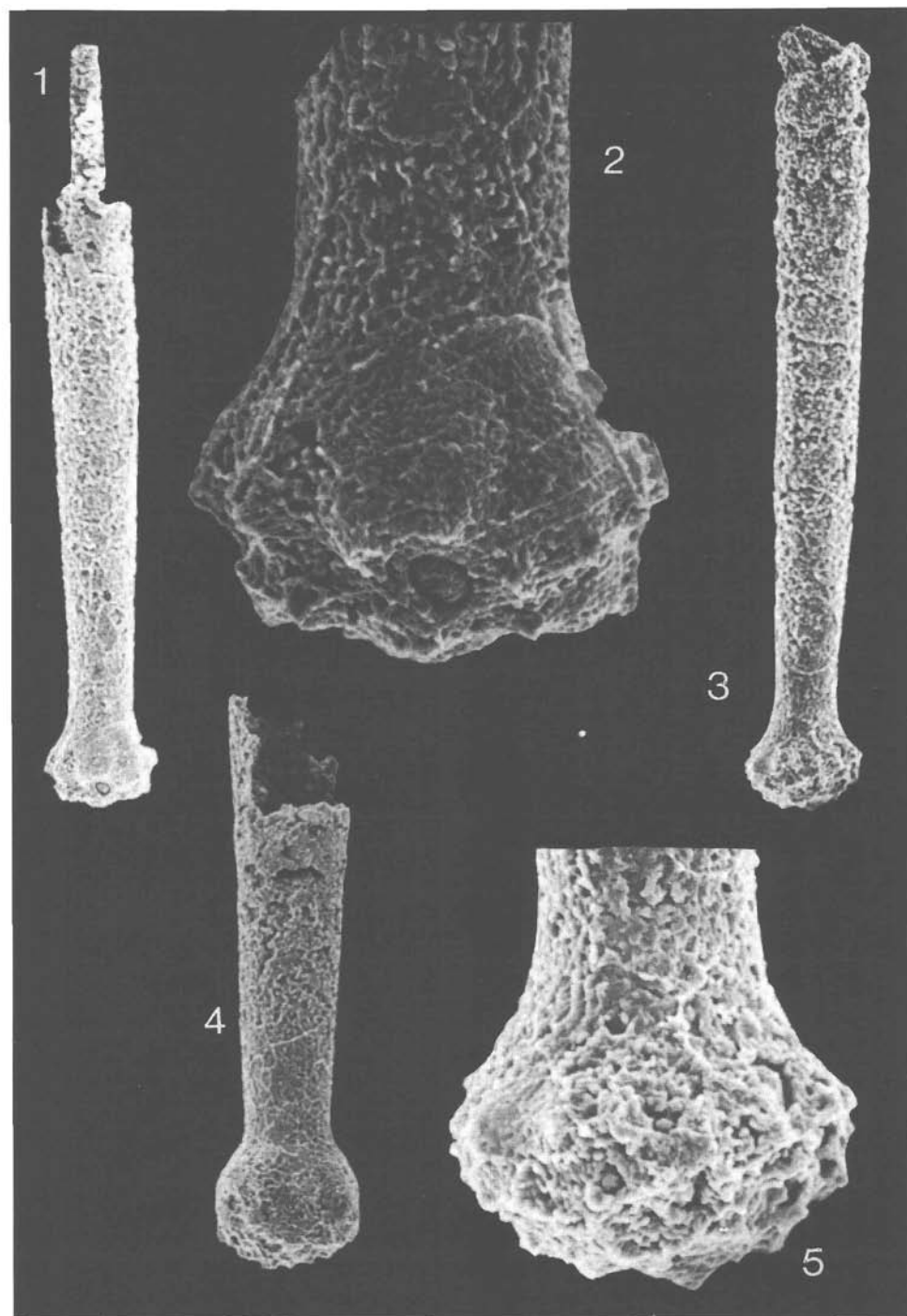
- Fig. 1–3: Große Hemidiske aus der Mila-Formation, Zentralalborz (Iran), oberkambrischen Alters (Fig. 1, 2:  $V = 150\times$ ; Fig. 3:  $V = 100\times$ ).
- Fig. 4: Spirhexaster aus dem Sakmarian (Unterperm) des Vorural ( $V = 200\times$ ).
- Fig. 5: Amphidisk aus den obertriadischen Zlambachschichten mit bedorntem Rhabd ( $V = 500\times$ ).



Tafel 7

## Tafel 8

Fig. 1–5: Bruchstücke von Hemidiskern aus der Mila-Formation des Zentralalborz (Iran), oberkambrischen Alters, um deren zu Knospen reduzierte Schirme darzustellen (Fig. 1:  $V = 150\times$ ; Fig. 2:  $V = 500\times$ ; Fig. 3, 4:  $V = 150\times$ ; Fig. 5:  $V = 500\times$ ).

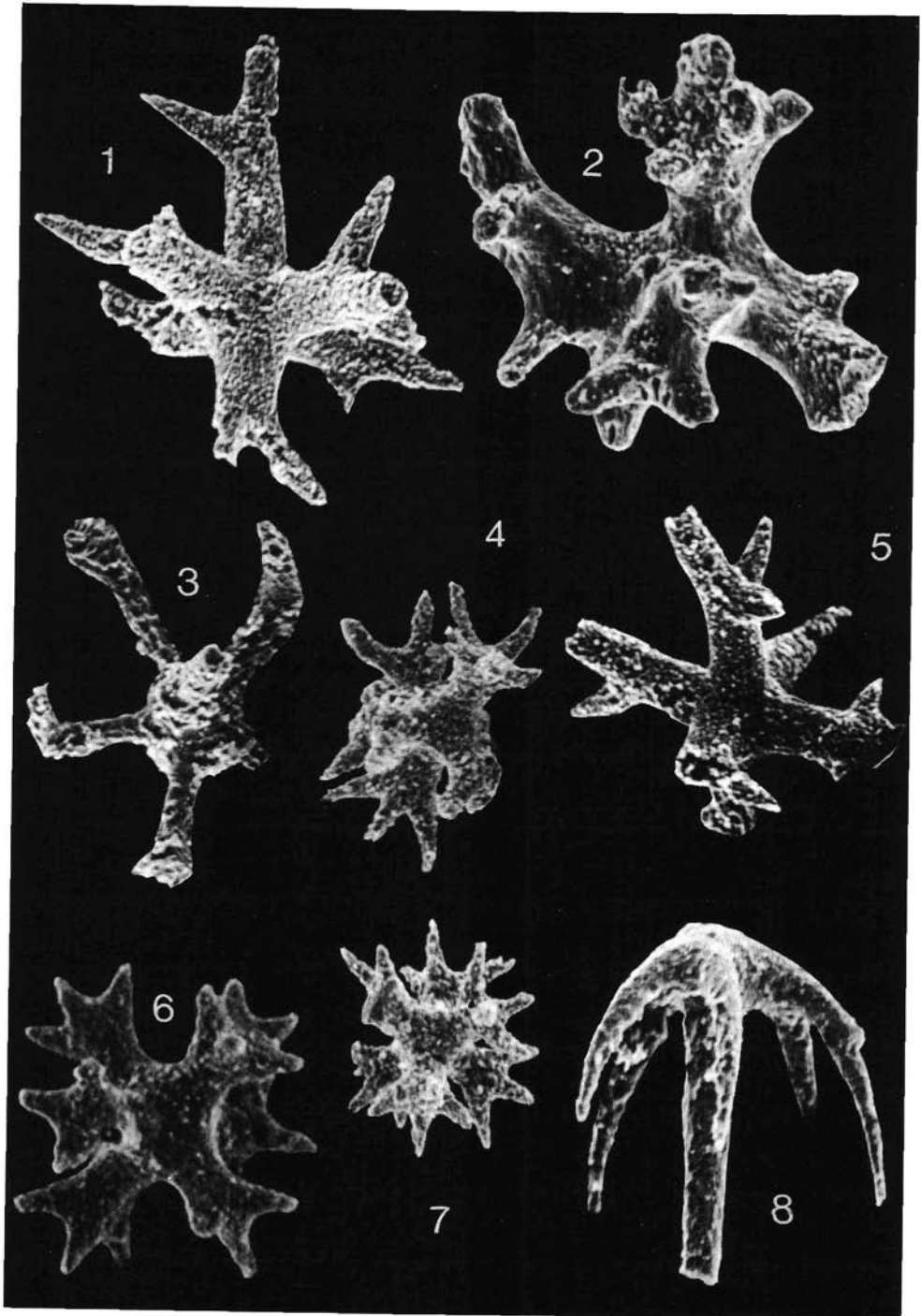


Tafel 8

## Tafel 9

- Fig. 1: Hemihexaster aus dem Obersilur Südschwedens (Einstufung mittels Conodonten) ( $V = 100\times$ ).
- Fig. 2: Korrodiertes Hexaster aus dem Oberdevon der Eifelmulde ( $V = 250\times$ ).
- Fig. 3: Bruckstücke eines Amphidisk aus den basalen Nodosus-Schichten (Recoaro, Vicentinische Alpen) ( $V = 120\times$ ).
- Fig. 4: Hexaster mit je vier Endstrahlen aus dem Unterkarbon vom Hindukusch ( $V = 150\times$ ).
- Fig. 5: Hemihexaster aus dem Obersilur der Karnischen Alpen (Plöckenpaßgebiet) ( $V = 120\times$ ).
- Fig. 6: Hexaster aus den Oberalmer Schichten, basale Unterkreide (Einstufung mittels Radiolarien) ( $V = 200\times$ ).
- Fig. 7: Hexaster aus dem oberjurassischen Anteil der Oberalmer Schichten ( $V = 150\times$ ).
- Fig. 8: Abgebrochenes Amphidisk aus dem obernorischen Anteil des Pötschenkalles ( $V = 250\times$ ).





Tafel 9