

Taxonomische Bedeutung freier Skleren in *Carpospongia globosa* (EICHWALD, 1830) und *Aulocopium aurantium* OSWALD, 1850 (Demospongiae, »Lithistida«) (Oberordovizium) aus dem Kaolinsand von Braderup/Sylt

mit drei Tafeln

JOACHIM REITNER & ROLF KOHRING

Einleitung

Porifera sind in den Kaolinsanden von Braderup/Sylt und anderen pleistozänen Geschieben mit die häufigsten Fossilien. Sie wurden bereits im letzten Jahrhundert von OSWALD (1850), EICHWALD (1830), RAUFF (1893–94) u. a. gesammelt und beschrieben. In den letzten Jahren wurden vor allem durch VAN KEMPEN (1983) und VON HACHT (1983, 1985 a, b, 1987) die Spongien von Braderup weitergehend bearbeitet. Durch die rege Sammeltätigkeit von VON HACHT liegen Tausende von Porifera vor, so daß eine breite Datenbasis zur Verfügung steht. Diese Sammlung wird im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hamburg aufbewahrt.

Die Beschreibungen der hier bearbeiteten Spongien ist durch die o. g. Autoren hinreichend erfolgt. Es fehlt allerdings eine stammesgeschichtliche und taxonomische Interpretation der spikulären Skelette. In jüngster Zeit werden die fossilen und rezenten Demospongiae mit choanosomalen Desmenskeletten durch eine Forschergruppe am Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin grundlegend Neubearbeitet. Ziel dieser Forschungen sind u. a. die Erstellung phylogenetischer Modelle der Demospongiae und verwandter Gruppen. Desmen-tragende Spongien aus dem Altpaläozoikum sind von besonderem Interesse, da sie mögliche Stammformen für einen Teil der modernen Demospongien darstellen. Von größtem Interesse sind dabei die fossilen »Lithistida«, die neben den Desmen noch sog. freie Skleren besitzen, die taxonomische und stammesgeschichtliche Beziehungen zu desmenlosen Demospongien erkennen lassen.

Status der »Lithistida«

»Lithistida« sind Porifera, die von SCHMIDT (1870) als monophyletische Gruppe innerhalb der Demospongiae angesehen wurde. Die Monophylie wurde durch die Existenz von irregulären Skleren, den Desmen, begründet. ZITTEL (1878) entwickelte ein Klassifikationssystem für die »Lithistida« auf der Basis unterschiedlicher Desmen, das vor allem in der paläontologischen Forschung Eingang fand. Erst durch das genauere Studium der spikulären Skelette der rezenten desmen-tragenden Spongien wurde eine Monophylie dieser Gruppe in Frage gestellt. BERGQUIST (1978) erkannte, daß mindestens zwei größere Spongientaxa, die Desmophorida mit choristiden Charakter und die übrigen desmen-tragenden Formen (z. B. »Megamorina«), zweimal unabhängig Desmen entwickelt haben. REID (1970) entwickelte auf der Basis charakteristischer Mikroskleren eine weitergehenden Aufspaltung des »Monophylums Lithistida«. Erheblich weiter gehen BURTON (1929), SOEST (1987, 1990) und REITNER (1990), die eine noch stärkere

Aufgliederung der »Lithistida«, ebenfalls auf der Basis unterschiedlicher Typen freier Mega- und Mikroskleren, vornehmen. Nach der heutigen Ansicht stellen die »Lithistida« keine monophyletische Gruppe dar, sondern sind ein typisches Polyphylum.

Die Desmen stellen allerdings z. T. ein ursprüngliches (plesiomorphes) Merkmal der Demospongiae dar. Jedoch wird von den meisten Autoren noch die Ansicht von SCHMIDT (1870) und ZITTEL (1878) vertreten.

Der hier vorliegende Beitrag soll den polyphyletischen Charakter dieser Spongien-Gruppe erhärten und mögliche taxonomische Beziehungen zu anderen Demospongien aufzeigen.

Spikuläres Skelett von *Carpospongia globosa*

Das choanosomale spikuläre Skelett besteht aus typischen Sphaeroclonen (Taf. 1, Fig. 3), einem besonderen Desmentyp, der bei rezenten »Lithistida« nicht mehr vorkommt. Es handelt sich um mehrstrahlige Skleren, bei denen einzelne Äste von einer knotenartigen Struktur ausgehen. Die distalen Enden der Sklerenäste zeigen charakteristische Verzahnungsstrukturen, mit denen ein inniger Kontakt zu den Nachbarskleren hergestellt wird. Es entsteht so ein stabiles rigides Skelett. Im Unterschied zur Gattung *Astylospongia*, die ein analog gebautes choanosomales Sklerenskelett besitzt, finden sich bei Vertretern der Gattung *Carpospongia* noch lange Stylen-Bündel (Taf. 1, Fig. 1,2). Sie können eine Länge von ca. einem Zentimeter erreichen. Diese Stylen finden sich innerhalb des radiär angeordneten Hauptoskularkanal-systems des Schwammes (Taf. 1, Fig. 1). Es werden Bündel bis zu 20 Skleren beobachtet, die eine leicht plumose Anordnung aufweisen (Taf. 1, Fig. 2). Diese Stylen sind an ihrem inneren Ende, im Bereich der ontogenetisch älteren Abschnitte des Choanosomalskeletts, mit dem Sphaeroclonenskelett verankert (Taf. 1, Fig. 3). Diese Stylenbündel sind freie Skleren und repräsentieren vermutlich nur einen Teil des ursprünglichen Dermalskeletts.

Erhaltene Dermalskelette (inkl. Megaskleren und Mikroskleren) in fossilen »Lithistida« sind generell eine Seltenheit und nur unter besonderen taphonomischen Gegebenheiten erhaltungsfähig. Unter normalen Umständen fallen die freien Dermalskleren bei der Verwesung des organischen Gewebes ab und werden entweder durch diagenetische Prozesse aufgelöst oder durch sedimentologische Ereignisse verfrachtet. Eine Zuordnung der isolierten Skleren zu konkreten »Lithistiden«-Taxa oder Nicht-»Lithistida« ist in der Regel dann nicht mehr möglich. Im vorliegenden Fall sind die Skleren innerhalb der radiär angeordneten Wasserabfuhrkanäle vom Herausfallen weitgehend geschützt.

Taxonomische und phylogenetische Bedeutung

Die extrem langen Stylen und die Anordnung in plumosen Büscheln lassen auf eine engere Verwandtschaft mit dem Taxon Halichondriida VOSMAER 1895 (sensu LEVI 1955) schließen. Insbesondere die Hymeniacionidae DE LAUBENFELS 1934, ein Teiltaxon der Halichondriida, zeigen erhebliche Übereinstimmungen mit den Stylenbündeln von *Carpospongia* (Taf. 2). Die Hymeniacionidae besitzen lange Style, die im Bereich der Dermallage plumose Büschel bilden, die über die Schwammoberfläche hinausragen. Bei der rezenten Gattung *Scopalina* werden auch Sklerenbündel in den Kanalsystemen beobachtet (Taf. 2, Fig. 3), Sphaeroclone Desmen werden nicht beobachtet. Das choanosomale Sklerenskelett besteht ebenfalls aus Stylen und Oxea, die allerdings keine bevorzugte

Richtung aufweisen. Die Desmen wurden reduziert und die freien Dermalskleren übernahmen, durch Einwandern in den Choanosomalbereich, die Stützfunktion für diesen. Die Reduktion der Desmen wurde bei diesem Taxon auch durch einen zweiten Weg kompensiert, nämlich die Bildung kalkiger Basalskelette, welche die Rolle der Desmen übernahmen. Wichtige Beispiele für diese Entwicklung sind die oberpermische Art *Subascosymplegma oussifensis* (TERMIER & TERMIER 1977) (Taf. 2, Fig. 1 a, b), die ebenfalls Stylenbündel in den Oskularporen beherbergt (REITNER 1990) und die oberkretazische Art *Stromatoaxinella irregularis* (MICHELIN 1848), die innerhalb der Tuben des stromatoporoiden Basalskeletts den gleichen Typus von Stylenbündeln aufweist (WOOD & REITNER 1988) (Taf. 2, Fig. 2). In letzterem Fall werden die Stylen durch verkalkte Tabulae, welche die Skleren einzementieren, am Herausfallen gehindert. Eine rezente Gattung der Hymeniacionidae, *Hispidopetra*, besitzt ein kalkiges (aragonitisches) Basalskelett. Die Stylenbüschel werden an der Oberfläche der aragonitischen Basalskelettkruste eingefangen und in ihrer Anordnung fixiert, so daß ein Herausfallen bei der Verwesung des Weichkörpers nicht mehr möglich ist (HARTMAN 1969, REITNER 1990).

Die Gattung *Carpospongia* weist aufgrund eines dermalen Sklerenskeletts, das homolog mit dem der Halichondriida ist, enge taxonomische Übereinstimmungen mit diesen auf. Charakterisiert ist diese Gattung weitgehend durch plesiomorphe Merkmale der Demospongien (z. B. Desmen, radiäre Sklerenanordnung).

Die Gattung *Carpospongia* kann als Stammlinienvertreter der modernen Halichondriida angesehen werden, die so bereits seit dem Ordovizium nachweisbar sind und das älteste bis heute existierende Demospongien-Taxon darstellt.

Spikuläres Skelett von *Aulocopium aurantium* OSWALD, 1850

Das spikuläre Skelett dieses sehr häufigen Schwammes ist ebenfalls gut bekannt und wurde letzters von VAN KEMPEN (1983) beschrieben. *Aulocopium* ist ein trichterförmiger lithistider Schwamm mit Spongocoel, der von einer Vielzahl regelmäßiger Oskularkanäle durchzogen ist. Diese sind noch regelmäßig um eine zentrale Achse radiär angeordnet und münden in das Spongocoel.

Das choanosomale Sklerenskelett wird überwiegend aus Dendroclonen gebildet, einem hantelförmigen monorepiden Desmentyp mit einer extremen distalen Aufspaltung (dendroid) (Taf. 3, Fig. 1, 2, 3). Diese Dendroclone bilden ein fast regelmäßiges retikuliertes Gerüst (Taf. 3, Fig. 1). In Bereichen der Kanalsysteme wird noch ein mehrachsiger Desmentyp (tetrarepid) beobachtet, allerdings mit vergleichbaren dendroiden distalen Enden.

Charakteristisch für diesen »Lithistiden«-Typus sind einfache freie monaxone oxote Skleren, die sich exakt im Bereich der Verankerung der Dendroclone befinden (»cored spicules«) (Taf. 3, Fig. 2, 4, 5). Bei *Aulocopium aurantium* sind es in der Regel 1–5 oxote und style Megaskleren von 100–200 μm Länge. Sie zeigen z. T. eine leicht plumose Anordnung und die »spicule tracts« weisen in ihrer Gesamtheit eine radiäre Struktur auf (vgl. VAN KEMPEN 1983, Fig. 8). Eine tangentielle Anordnung der monaxonen Skleren wird nicht beobachtet. Dieses Element wird von den Dendroclonen übernommen. Die langen monaxonen Sklerenbündel (»spicule tracts«) werden durch die Dendroclone verankert und in Position gehalten.

Taxonomische und phylogenetische Bedeutung

Die freien Skleren können in diesem Fall nicht als typische Skleren einer Dermalzone aufgefaßt werden. Sie stellen vermutlich ontogenetisch ein primäres Element dar und hatten eine Stützfunktion für das Choanosom. Ein kollagenes oder sponginartiges Stützgewebe ist in den heute bekannten »Lithistiden« nur schwach entwickelt oder nicht vorhanden. Eine zusätzliche Stützfunktion mußte bei einem fehlenden oder nur schwach entwickelten organischen Stützskelett durch die monorepiden Dendroclone geschaffen werden, die innerhalb des ontogenetisch jüngeren Sklerengerüsts das tangentiale Stützelement übernahmen. Beide Sklerentypen repräsentieren im vorliegenden Fall choanosomale Skleren.

Dieser Typ von Sklerenkombination ist bei altpaläozoischen »Lithistida« häufig anzutreffen und stellt ein wichtiges gemeinsames Merkmal (Synapomorphie) des Monophylums der Anthaspidellidae dar. Dieses Taxon ist das älteste »Lithistiden«-Taxon und seit dem Mittelkambrium bekannt (KRUSE 1983). RIGBY & WEBBY (1988) und RIGBY (1986) beschreiben eine Vielzahl neuer Arten dieses Taxons aus dem Ordovizium und Devon von Australien. Zu erwähnen sind hier die ordovizische Gattung *Patellispongia* und die oberdevonische Gattung *Playfordiella*, die sich nur wenig von *Aulocopium* unterscheiden.

BURTON (1929) beschreibt einen rezenten »Lithistiden« *Lithochela conica* mit einer analogen Sklerenanordnung. Allerdings bilden hier die Stylenbüschel die tangentialen Elemente und die monorepiden Desmen die vertikalen Elemente. Dieser desmentragende Schwamm ist durch Chelen, einer für die Poecilosclerida typischen Mikroklere, charakterisiert. Unklar bleibt, ob die paläozoischen Anthaspidellidae verwandt sind mit *Lithochela*. Vermutlich handelt es sich aber in diesem Fall um eine konvergent gebildete Sklerenanordnung. Ohne Kenntnis der Mikroklere bei den paläozoischen Taxa läßt sich diese Frage nicht lösen. Die ältesten bis heute bekannten Chelen sind aus der Trias bekannt (REITNER 1990).

Die taxonomischen Beziehungen zu den desmenlosen Demospongien sind bei den Anthaspidellidae unklar. Regelmäßige längere Sklerenbündel aus Oxen (»spicule tracts«) innerhalb des Choanosomal-Bereichs sind bei einigen Vertretern der Haplosclerida bekannt. Eventuell handelt es sich bei diesen »spicule tracts« einiger Haplosclerida um ursprüngliche (plesiomorphe) Strukturen dieses Taxons. Eine phylogenetische Beziehung wäre denkbar. Es fehlen allerdings gemeinsame neu-erworbene (apomorphe) Merkmale, die diese Vermutung stützen.

Zusammenfassung

1a. Die Bündel aus langen Stylen im Oskularkanalsystem von *Carpospongia* repräsentieren einen Teil eines spikulären Dermalskeletts.

1b. Dieses diagnostisch wichtige Merkmal weist diesen »Lithistiden«-Typus als Vertreter des Taxons Hymeniacionidae (Halichondriida) aus.

1c. Im Verlauf der Evolution dieses Taxons werden die Desmen reduziert, und die Stylen bilden auch das choanosomale spikuläre Skelett. Eine weitere Strategie, den Verlust der Desmen auszugleichen, ist die Bildung von kalkigen Basalskeletten.

1d. Das Taxon *Carpospongia* kann als Stammgruppen-Vertreter des Taxons Hymeniacionidae angesehen werden.

2a. Die freien Skleren (»cored spicules«) in *Aulocopium aurantium* werden als ontogenetisch früh gebildete Choanosomal-Skleren interpretiert. Sie sind radiär angeordnet und zeigen niemals ein tangenciales Arrangement.

2b. Die monocrepiden dendroclonen Desmen werden ontogenetisch später gebildet und übernehmen innerhalb des spikulären Skeletts die tangentialen Stützelemente.

2c. Die Oxea-Aggregate sind eventuell homolog den sog. »spicule tracts« einiger Haplosclerida, zu denen eine mögliche phylogenetische Beziehung besteht.

LITERATURVERZEICHNIS

- BERGQUIST, P. R. (1978): Sponges. 268 S., Hutchinson
- BURTON, M. (1929): Part II. The »Lithistidae«, with a critical survey of the desma-forming sponges.- Union of South Africa, Fisheries and marine biological Survey, Rep. 7, 12 S. Pretoria
- EICHWALD, E. (1830): Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhyien und Podolien. Wilna.
- HACHT, U. VON (1983): Beobachtungen an *Carpospongia conwentzi*, RAUFF 1893, aus Braderup/Sylt, Bundesrepublik Deutschland. – Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein, 53, 125 – 132. Kiel
- (1985a): Sedimentärgeschiebe im Kaolinsand von Sylt unter besonderer Berücksichtigung verkieselter Spongien. – In: HACHT, U. VON: Fossilien von Sylt, Teil I, 25 – 41; Hamburg
- (1985b): Wenig bekannte Spongien von Sylt. – In: HACHT, U. VON: Fossilien von Sylt, Teil I, 43 – 57; Hamburg
- (1987): Gewinnung zusammenhängender Spongienkleren aus verkieselten Spongien von Braderup/Sylt. – In: HACHT, U. VON: Fossilien von Sylt, Teil II, 131 – 139; Hamburg
- HARTMAN, W. D. (1969): New genera and species of coralline sponges (Porifera) from Jamaica. – Postilla, 137, 1 – 39; Yale
- KEMPEN, TH. M. G. VAN (1983): The Biology of Aulocopiid lower Parts (Porifera-Lithistida). – J. Paleontol., 57, 363 – 376; Tulsa
- KRUSE, P. (1983): Middle Cambrian »*Archaeocyathus*« from the Georgina Basin is an anthaspidellid sponge. – Alcheringa, 7, 49 – 58; Sydney
- OSWALD, F. (1850): Ueber *Aulocopium* und andere Spongien der Sadewitzer Geschiebe. Briefliche Mitth. an Herrn Beyrich. – Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., 2, 83 – 86.
- RAUFF, H. (1893 – 1894): Palaeospongiologie. – Palaeontographica 40/41, 1 – 395; Stuttgart
- REID, R. E. H. (1970): Tetraxons and demosponge phylogeny. – In: FRY, W. G. (ed.), The Biology of Porifera, Symp. Zool. Soc. London, 25, 63 – 89; Academic Press (London)
- REITNER, J. (1990): Taxonomie, Paläobiologie und der Versuch einer phylogenetischen Systematik von Porifera mit einem sekundären, kalkigen Basalskelett. – Berliner Geowiss. Abh., Ser. A, im Druck
- RIGBY, J. K. (1986): Late Devonian Sponges of Western Australia. – Geol. Survey Western Australia, Rep. 18. 59 S.; Perth
- RIGBY, J. K. & WEBBY, B. D. (1988): Late Ordovician Sponges from the Malongulli Formation of central New South Wales, Australia. – 147 S.; New York
- SCHMIDT, O. (1870): Grundzüge einer Spongien-Fauna des Atlantischen Gebietes. 88 S.; Leipzig
- SOEST, R. W. M. VAN (1987): Phylogenetic exercises with monophyletic groups of sponges. – In: VACELET, J. & BOURY-ESNAULT, N. (eds.), Taxonomy of Porifera. – NATO ASI Ser., ser. G.: Exolog. Sci., 13, 227 – 241; Springer (Berlin)
- (1990 im Druck): Demosponge higher taxa classification re-examined. – In: REITNER, J. & KEUPP, H. (eds.), Fossil & Recent Sponges; Springer (Berlin)
- TERMIER, H. & TERMIER G. (1977): Structure ou evolution des spongiaires hypercalcifies du Paléozoïque supérieur. – Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain, 29, 57 – 109; Louvain
- WOOD, R. & REITNER, J. (1988): The »chaetid« demosponge *Stromatoaxinella irregularis* (MICHELIN) and its systematic implications. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 177, 213 – 224; Stuttgart
- ZITTEL, K. A. (1878): Studien über fossile Spongien. II. Lithistidae. – Abh. math.-phys. Cl. könig. Bayer. Akad. Wiss., 13, (Abth. 1), 67 – 154; München

TAFEL 1

Carpospongia globosa (EICHWALD, 1830); verkieseltes Exemplar Oberordovizium; Kaolinsande von Braderup / Sylt

Alle abgebildeten Exemplare sind im Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin hinterlegt.

Bemerkungen zur Aufnahmetechnik

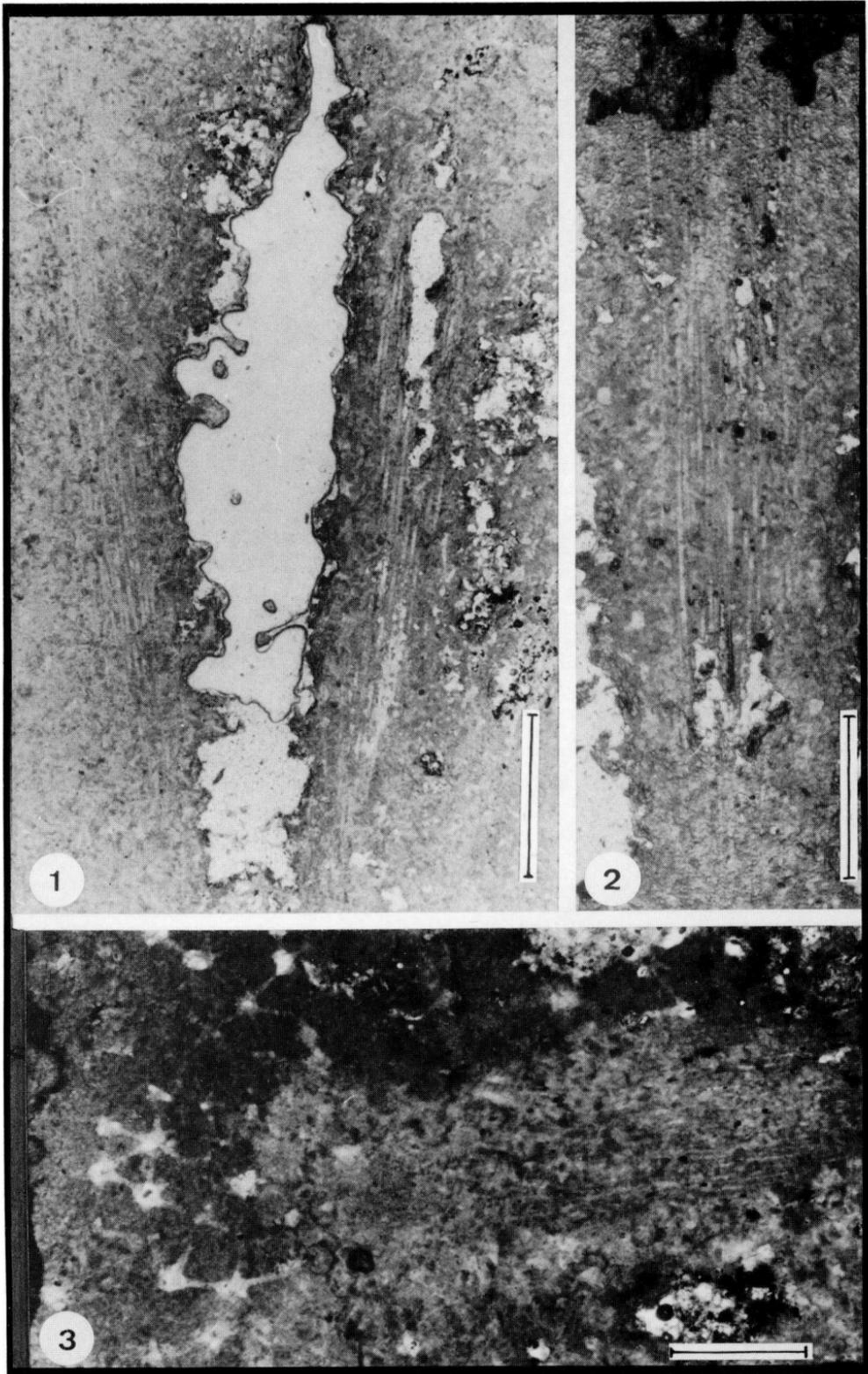
Die meisten mikroskopischen Aufnahmen wurden im Dunkelfeld gemacht. Dies führt bei den verkieselten Exemplaren zu einer erheblich besseren Sichtbarkeit der Skleren und zu einer größeren Tiefenschärfe.

Fig. 1: Zwei Stylenbündel innerhalb radiär angeordneter Hauptoskularkanäle (Hellfeld-Aufnahme).

Maßstab: 1 mm

Fig. 2: Einzelnes Stylenbündel (Hellfeld-Aufnahme). Maßstab: 1 mm

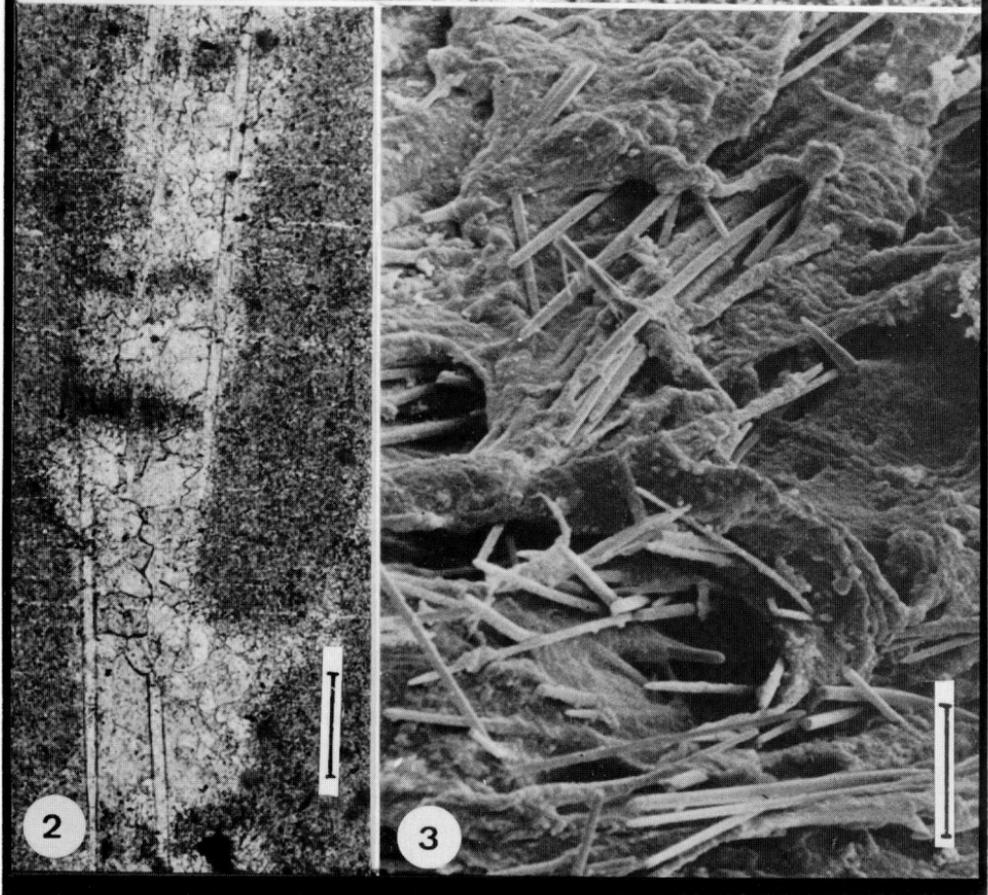
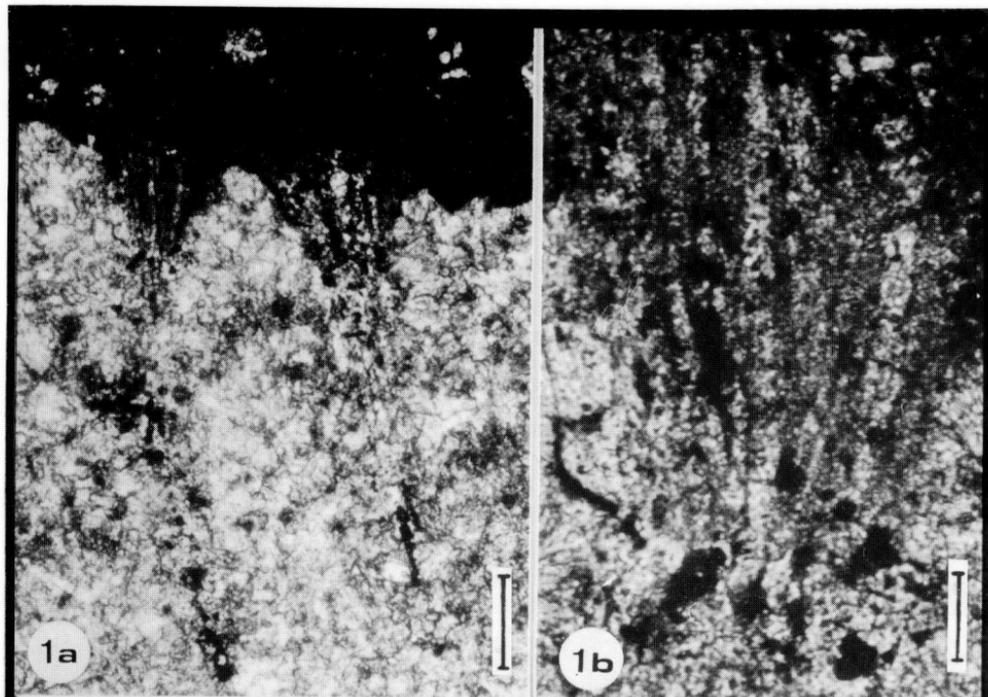
Fig. 3: Kontaktstelle der dermalen Stylen mit dem choanosomalen rigiden sphaeroclonen Skelett (Dunkelfeld-Aufnahme). Maßstab: 200 μm



TAFEL 2

Hymeniacidonidae

- Fig. 1 a: *Subascosymplegma oussifensis* (TERMIER & TERMIER 1977); Oberperm; Djebel Tebaga (Tunesien). Oskularporen sind mit Stylenbündeln besetzt. Maßstab: 100 μm
- Fig. 1 b: Detailvergrößerung eines Stylenbüschels von Fig. 1 a. Maßstab: 50 μm
- Fig. 2: *Stromatoaxinella irregularis* (MICHELIN 1848); Mittelsanton; Collada de Bastus (Nordspanien). Die Tuben des stromatoporoiden Basalskeletts sind mit Büscheln von langen Stylen besetzt. Maßstab: 100 μm
- Fig. 3: *Scopalina lophyropoda* SCHMIDT 1862; Rezent; Banyuls sur Mer (Südfrankreich). Die Stylenbündel sitzen auch hier z. T. in den Oskularporen. (Rasterelektronenmikroskopisches Bild). Maßstab: 50 μm



TAFEL 3

Aulocopium aurantium OSWALD, 1850; verkieseltes Exemplar; Oberordovizium; Kaolinsande Braderup / Sylt

- Fig. 1: Retikulate Struktur der monocrepidien dendroclonen Desmen. Diese bilden ein wesentliches tangenciales Stützelement (Dunkelfeld-Aufnahme). Maßstab: 200 μm
- Fig. 2: Isoliertes Dendroclon mit integrierter Oxea (»cored spicule«) (Pfeil); (Dunkelfeld-Aufnahme). Maßstab: 100 μm
- Fig. 3: Isoliertes Dendroclon; (Dunkelfeld-Aufnahme). Maßstab: 100 μm
- Fig. 4: Style, tangential geschnitten; (Dunkelfeld-Aufnahme). Maßstab: 50 μm
- Fig. 5: Oxeote Sklere von einem Dendroclon fixiert; (Dunkelfeld-Aufnahme). Maßstab: 50 μm

