

***Euzkadiella erenoensis* n. gen. n. sp.**
ein Stromatopore mit spikulärem Skelett aus dem Oberapt von
Ereño (Prov. Guipuzcoa, Nordspanien) und die systematische
Stellung der Stromatoporen*

JOACHIM REITNER, Berlin**

Mit 11 Abbildungen

Abstract: *Euzkadiella erenoensis* n. gen. n. sp. from the Early Cretaceous of Ereño (Prov. Guipuzcoa, northern Spain) is the first known »stromatoporoid« with a spicular skeleton and a basal skeleton consisting of calcitic spherulites. The stromatoporoid sponge shows subtylostyle, oxea and strongyle megascleres. Microscleres are unknown. The sclere arrangement appears as disorganized bundles connected by horizontal sclere bridges. This sclere arrangement is characteristic of the order Haplosclerida (Class Demospongiae, Subclass Ceractinomorpha). The new species is compared with the modern coralline sponges *Calcifibrospongia* and *Astrosclera*, and with the Mesozoic stromatoporoids of the families Milleporellidae and Actinostromariidae. In both subclasses of the Demospongiae and within the Class Calcarea stromatoporoid basal skeletons are observed. Therefore the subclass Stromatoporoidea does not exist as a true systematic unit.

Kurzfassung: Mit *Euzkadiella erenoensis* n. gen. n. sp. aus der Unterkreide von Ereño (Prov. Guipuzcoa, Nordspanien) wird erstmals ein Stromatopore mit einem spikulären Skelett und einem Basalskelett, bestehend aus kalzitischen Sphaerulithen, beschrieben. Das spikuläre Skelett besteht aus oxen, subtylostylen und strongylen Megaskleren. Mikroskleren sind nicht vorhanden. Die Skleren sind vertikal in ungeordneten Bündeln angeordnet und durch horizontal liegende Sklerenbrücken miteinander verbunden. Diese Art der Sklerenanordnung ist charakteristisch für die Ordnung Haplosclerida (Klasse Demospongiae, Unterklasse Ceractinomorpha). Die neue Form wird mit den rezenten Gattungen *Calcifibrospongia* (Ordnung Haplosclerida) und *Astrosclera* (Familie Agelasidae) sowie mit den mesozoischen Stromatoporen der Familien Milleporellidae (Ordnung Axinellida) und Actinostromariidae (Klasse Tetractinomorpha) verglichen. In beiden Unterklassen der Demospongiae sowie bei den Calcarea werden stromatoporoid Kalkskelette beobachtet, so daß die Unterklasse Stromatoporoidea als selbständige systematische Einheit nicht existiert.

Einleitung

Die Diskussion über die systematische Zuordnung der »Stromatoporen« war und ist noch immer kontrovers (HARTMAN et al. 1980; HILL 1981; KAZMIERCZAK 1981 u. a.). Eine Lösung dieses Problems hätte neben den taxonomischen und phylogenetischen Konsequenzen auch für die Faziesinterpretation bestimmter Karbonatplattformen erhebliche Auswirkungen. Sollte sich die Spongien-Natur, die jetzt für die meisten mesozoischen Stromatoporen nachgewiesen wurde (WOOD & REITNER 1986; WOOD im Druck), auch für die paläozoischen

* Beiträge zur Systematik, Phylogenie und Paläobiologie von Demospongiern mit kalkigem Basalskelett, Nr. 10

** Anschrift des Autors: Dr. JOACHIM REITNER, Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin, Schwendenerstr. 8, D-1000 Berlin 33.

Stromatoporen bestätigen, so müßten die derzeit geltenden Vorstellungen über die Palökologie der paläozoischen Riffe grundsätzlich überdacht werden, die dann nicht überwiegend aus Cnidariern, sondern aus Spongien aufgebaut wären. Eine vergleichbare Entwicklung deutet sich auch bei Teilgruppen der »tabulaten Korallen« (Chaetetiden) an, die nach jüngsten Ergebnissen (KAZMIERCZAK 1974, 1979; KAZMIERCZAK & HILMER 1974; GRAY 1980; REITNER & ENGESER 1983, REITNER & WOOD im Druck u. a.) ebenfalls zu den Demospongien mit kalkigen Basaltskeletten gestellt werden müssen. Unklar ist allerdings die Stellung der übrigen Tabulaten. COPPER (1985) bildet einen favositiden Tabulaten aus dem Silur mit erhaltenen Tentakeln ab, so daß zumindestens für diese Gruppe eine Cnidarier-Natur sicher ist.

Zur Lösung dieser Probleme tragen die Erkenntnisse über moderne Vertreter dieser Morphotypen bei, die in kryptischen Habitaten von Korallenriffen und deren Vorriffzonen gefunden werden (HARTMAN & GOREAU 1970, 1975; HARTMAN 1979; VACELET 1977, 1979, 1981). Alle bekannten modernen Chaetetiden (*Merlia*, *Acanthochaetetes*, *Ceratoporella*) und Stromatoporen (*Astrosclera*, *Calcifibrosporgia*) lassen sich ohne große Schwierigkeiten in das moderne System der Spongien eingliedern (VACELET 1985; VAN SOEST 1984; REITNER & ENGESER 1985; ENGESER et al. 1986; REITNER im Druck u. a.). Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß die Spongien mit einem sekundären Kalkskelett keine monophyletische Gruppe sind, sondern daß dieses Phänomen bei den unterschiedlichen Unterklassen und Ordnungen der Demospongiae und Calcarea auftritt (REITNER & ENGESER 1985; VACELET 1985; REITNER im Druck, WOOD im Druck).

Der hier vorgestellte Fund ergänzt die Palette von mesozoischen stromatoporoiden Demospongien mit einem spikulären Skelett. Er stellt zudem den ersten Fund eines fossilen haploscleriden Demospongiens mit stromatoporoiden Bau dar.

Systematik

Klasse Demospongiae SOLLAS 1875
 Unterklasse Ceractinomorpha LEVI 1973
 Ordnung Haplosclerida TOPSENT
 Familie Euzkadiellidae, n. fam.

Typusgattung: *Euzkadiella* n. gen.

Diagnose: Spongien mit einem sekundären, aus kalzitischen Sphaerulithen aufgebauten Basalskelett. Das spikuläre Skelett besteht aus oxea-ähnlichen, strongylen und subtylostylen Megaskleren, Mikrosklern fehlen. Die Skleren sind retikulat angeordnet.

Differentialdiagnose: siehe unter der Art.

Zugewiesene Gattungen: Bis jetzt nur die Typusgattung.

Gattung *Euzkadiella* n. gen.

Typusart: *Euzkadiella ereñoensis* n. gen. n. sp.

Derivatio nominis: Nach dem baskischen Wort »Euzkadi« für das Baskenland.

Diagnose: Das aus oxen, strongylen und subtylostylen Megaskleren bestehende haploscleride Sklerenskelett ist zu vertikalen unregelmäßigen Bündeln vereinigt, die über horizontale Sklerenbrücken miteinander verbunden sind (retikulat). Astrorhizensysteme sind vorhanden. Die Astrorhizenkanäle zeigen einen unregelmäßigen Bau. Das primäre Sklerenskelett wird vom Kalzitskelett umschlossen und zeichnet somit weitgehend das Sklerenskelett nach. Die vertikalen Elemente (Pfeiler) umschließen die vertikalen Sklerenbündeln, die hori-

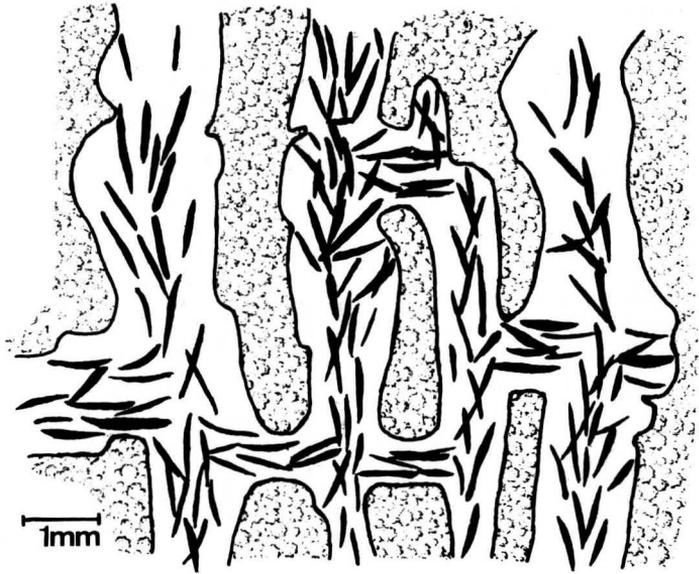


Abb. 1. Anordnung der Skleren in *Euzkadiella erenoensis* n. gen. n. sp. Die Anordnung der Spicula ist vergleichbar mit der der Ordnung Haplosclerida.

zontalen Elemente (Tabulae) umschließen die horizontalen Sklerenbrücken. Als weiteres Horizontalelement des kalzitischen Basalskeletts treten noch kurze Zapfen auf. Latilaminae sind vorhanden.

Differentialdiagnose: siehe unter der Art.

Zugewiesene Arten: Bis jetzt nur die Typusart.

Euzkadiella erenoensis n. gen. n. sp.

1986 *Debornella* n. sp. WOOD & REITNER, S. 470; Taf. 35, Abb. 2

Derivatio nominis: Nach dem Fundort Ereño bei Guernica (Prov. Guipuzcoa, Nordspanien).

Holotyp: 10 Dünnschliffe, Abb. 3 und 4, im Britischen Museum (Natural History), London unter Nr. H 5478a hinterlegt.

Paratypoiden: 2 Stücke im Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin unter Nr. IPFU 86/1-2.

Material: 10 Exemplare.

Locus typicus: Steinbruch unmittelbar östlich des Ortes Ereño (Prov. Guipuzcoa, Nordspanien).

Stratum typicum: Rote Lagunenkalke der Urgonfazies des Oberapt.

Diagnose: siehe Gattungsdignose.

Beschreibung des Holotyps: Es handelt sich um einen primär kalzitischen Demospongier mit stromatoporoidem Bau von ca. 15 cm Länge und 2-2,5 cm Dicke. Von diesem Stück wurden 10 Dünnschliffe hergestellt, so daß der Holotyp nicht mehr als Handstück existiert.

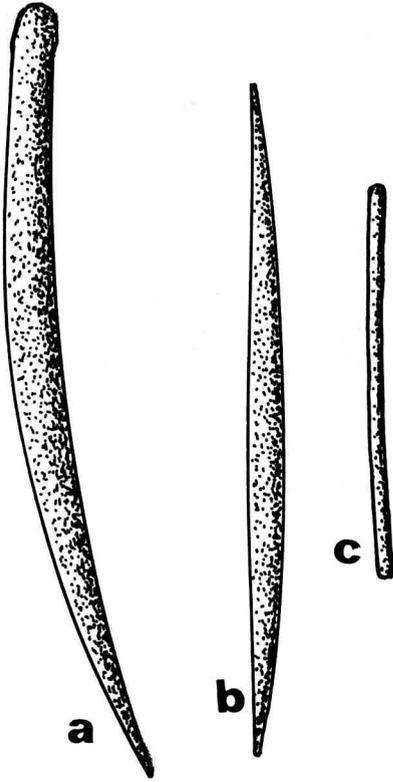


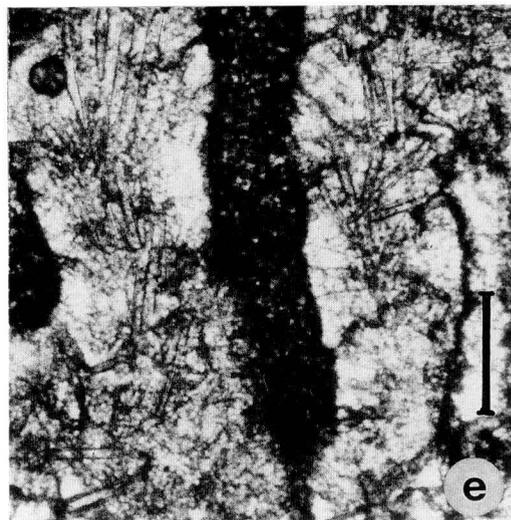
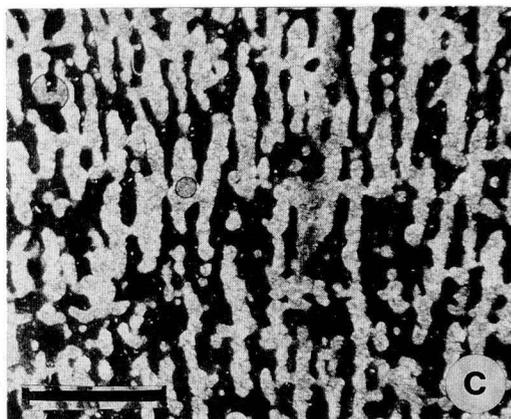
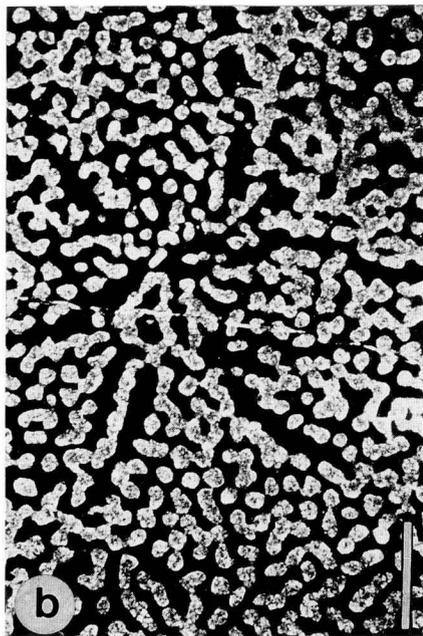
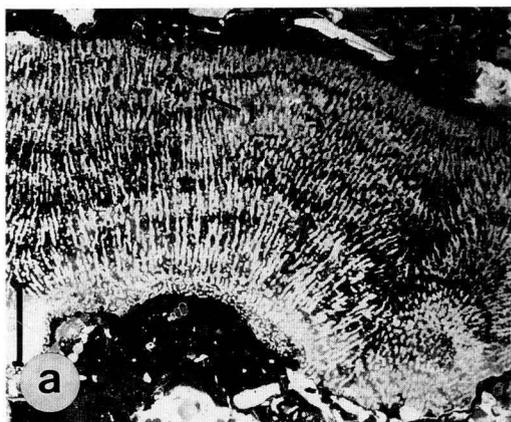
Abb. 2. Megasklerentypen bei *Euzkadiella erenoensis* n. gen. n. sp.; Maßstab 20 μm . 2 a: Subtylostyle Megasklere; 2b: Fusiforme (oxiforme) Megasklere. 2c: Strongyle Megasklere, charakteristisch für die Ordnung Haplosclerida.

Das Exemplar ist plattig und zeigt an der Oberfläche »mamelon structures«. Im Aufschluß ließen sich auch einige bis mehrere Dezimeter große Exemplare beobachten, die lagig angeordnet sind (Abb. 3a).

Im Kalkskelett dominieren die vertikalen Elemente (Pfeiler), die über horizontale Elemente (Tabulae) miteinander verbunden sein können (Abb. 1, 3c). Als weitere horizontale Elemente finden sich, neben den Tabulae, kurze horizontale Zapfen (Abb. 3c). Das Kalkskelett umschließt das primäre Sklerenskelett (Abb. 1, 3e). Das Kalkskelett besteht aus einem Tief-Mg-Kalzit und ist aus einzelnen Sphaerulithen zusammengesetzt (Abb. 3d). Die Sphaerulithe sind oft perlschnurartig angeordnet (Abb. 3b). Im Bereich der verkalkten Wasserab-

Abb. 3. *Euzkadiella erenoensis* n. gen. n. sp. (Holotyp) (LM-Bilder von Dünnschliffen).

- a: Querschnitt von *Euzkadiella* mit den deutlich erkennbaren vertikalen Astrorhizen-Kanälen (1) und Latilaminae (2). Maßstab 1 cm.
 b: Horizontalschnitt durch den oberen Teil der Spongienkolonie mit einem Astrorhizen-System. Die punktförmigen Pfeiler sind am Rand der Astrokanäle zu Wandstrukturen verschmolzen. Maßstab 5 mm.
 c: Ausschnitt von Abb. 3a. Deutlich erkennbar sind die vertikalen Pfeiler. Die Horizontalelemente (Tabulae, Zapfen) stellen nur ein untergeordnetes Element dar. Die Pfeiler zeigen ein knotiges Muster, verursacht durch die sphärolithischen Primärelemente (vgl. Abb. 3d). Maßstab 5 mm.
 d: (Mg?)-Kalzitische Sphärolithe (primäre Skelettelemente), Vertikalschnitt, \times Nicols. Maßstab 50 μm .
 e: Anordnung der Skleren innerhalb des kalzitischen Basalskeletts. Maßstab 20 μm .



führsysteme (Astrorhizen) können die Pfeiler zu Wänden verschmelzen (Abb. 3b), die dann aus einer oder mehreren Reihen von Sphaerulithen bestehen können. Die Astrorhizensysteme lassen sich in oberflächennahen Horizontalschnitten gut erkennen. Die Zahl der einzelnen Kanalsysteme ist nicht festgelegt. Meist werden 5 Primäräste (max. 7) beobachtet, die sich allerdings dichotom spalten können (Abb. 3b). Vertikal lassen sich die Astrorhizenkanäle nur schwer verfolgen und münden in einer Vielzahl interner Oscula (Abb. 3a, 5). Die Astrorhizen sind nicht an die Mamelonen gebunden, treten aber bei einigen Exemplaren bevorzugt auf ihnen auf. Das Kalkskelett zeigt die für die Demospongier mit stromatoporoidem Bau typischen Latilaminae (Abb. 3a). Es handelt sich dabei um Wachstumsunterbrechungen, die sich im Basalskelettes als deutliche, meist dunkle, ca. 1–2 mm dicke Laminae erkennen lassen.

Das Skerenskelett besteht aus einfachen monaxonen Spicula. Beobachtet werden oxen, subtylostyle und strongyle Megaskleren (Abb. 2, 3e, 4). Die Skleren sind leicht gekrümmt und zeigen oft eine unregelmäßige Oberfläche (Abb. 4b, c, d). Die Skleren sind in unregelmäßigen, vertikalen Bündeln angeordnet (Abb. 3e, 4d, f). Die einzelnen Bündel können über horizontale Sklerenbrücken miteinander verbunden sein. Diese Sklerenbrücken bestehen ebenfalls aus Sklerenbündeln (Abb. 1, 4e).

Die Häufigkeit und Dichte der Skleren ist nicht in allen Teilen des kalkigen Basalskeletts gleich. Eine denkbare Erklärung dieses Phänomens ist eine frühdiagenetische Auflösung der kieseligen Skleren noch zu Lebzeiten des Schwammes (s. Kap. 4).

Maße: in mm	Toleranz	Durchschnitt
Pfeilerlänge	0,88–5,2	1,8
Pfeilerdicke	0,12–0,44	0,2
Tabulaelänge	0,08–0,4	0,2
Tabulaedicke	0,06–0,2	0,1
Horizontale Zapfen		
Länge	0,08–0,22	0,13
Dicke	0,06–0,12	0,09
Sphaerulithe		
Durchmesser	0,05–0,225	0,15
Astrorhizendurchmesser	4–6	
Abstände der Astrorhizenzentren	5–7	
Durchmesser der Astrorhizenkanäle an der Spongienoberfläche	0,14–0,2	0,17
Durchmesser der vertikalen Astrorhizenkanäle	0,28–0,52	0,45
Skleren: Länge in μm		
Oxen:	105–250	176
Subtylostyle	123–230	176,5
Strongyle	75–105	92

Abb. 4. Megaskleren von *Euzkadiella erenoensis* n. gen. n. sp. (Holotyp). Die Skleren liegen als Tief-Mg-Kalzit-Pseudomorphosen vor.

a: Subtylostyle Megasklere. Maßstab 50 μm .

b: Oxiforme Megasklere. Maßstab 50 μm .

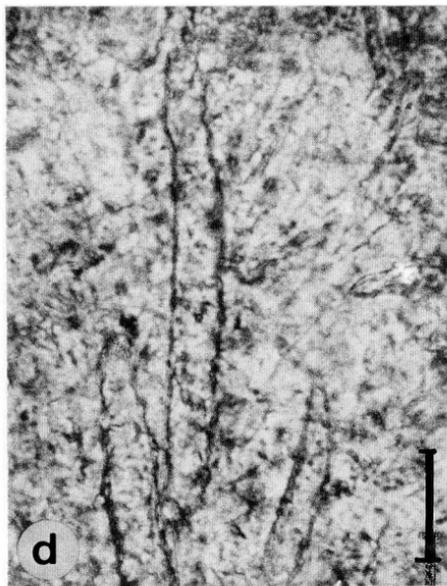
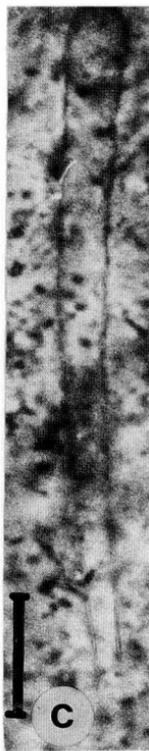
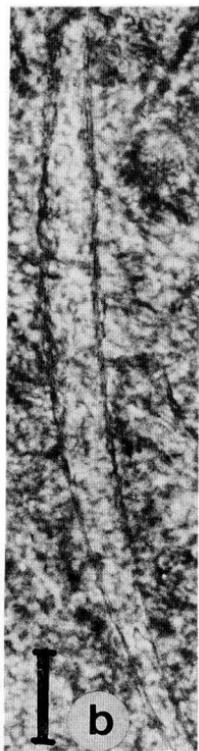
c: Diagenetisch leicht veränderte subtylostyle Sklere. Maßstab 50 μm .

d: Diagenetisch veränderte oxiforme Skleren. Maßstab 50 μm .

e: Strongyle Sklere in einem Horizontalelement (Tabula). Maßstab 50 μm .

f: Sklerenarrangement in einer vertikalen Pfeilerstruktur. Maßstab 50 μm .

g: Strongyle Megasklere. Maßstab 50 μm .



Differentialdiagnose: Charakteristisch für diese neue Art sind der sphaerulithische Aufbau des Tief-Mg-kalzitischen Basalskeletts und die Sklerentypen sowie die retikuläre Anordnung der Skleren innerhalb des Kalkskeletts. Die übrigen mesozoischen »stromatoporoiden« Demospongier besitzen eine clinogonale (»fascicular fibrous«) oder orthogonale Mikrostruktur des kalkigen Basalskeletts und gehören nicht zu den haploscleriden Demospongieren (WOOD & REITNER 1986).

Diskussion anderer sklerentragender »Stromatoporen«

Innerhalb der »Stromatoporen« werden Spicula am häufigsten bei der Familie Milleporellidae gefunden (Abb. 8). Es handelt sich dabei um die oberjurassischen Gattungen *Debornella*, *Steineria*, *Shuqraia* und *Parastromatopora* (HUDSON 1960, WOOD & REITNER 1986), um *Tosastroma*, *Milleporidium* und *Promillepora* aus dem Oberjura von Japan (YABE & SUGIYAMA 1935; Taf. 44, Fig. 3; Taf. 45, Fig. 1; Taf. 59, Fig. 6; Taf. 60, Fig. 2; Taf. 64, Fig. 3) und um *Astroporina valangiensis* SCHNORF 1960 (Taf. 3) aus dem Valangin des Französischen Jura, die alle eine fibröse oder fascicular fibröse, kalzitische Mikrostruktur zeigen. Die stylen Megaskleren sind subparallel zur fibrösen Mikrostruktur angeordnet (»plumos«, WOOD & REITNER 1986). Eine ebenfalls plumose Anordnung der Stylen findet sich bei dem kalzitischen Demospongier *Murania lefeldi* KAZMIERCZAK 1974 aus dem Unterjura von Polen. Diese Form zeigt allerdings keinen stromatoporoiden Bau des Kalkskeletts. Die büschelförmige Anordnung der Skleren (plumos) ist charakteristisch für die Ordnung Axinellida, die zur Unterklasse Tetractinomorpha gehört (Abb. 8). Ein weiterer Vertreter der »Stromatoporen« aus der Familie der Actinostromariidae, *Actinostromarianina lecompti* HUDSON aus dem Oberjura zeigt eine orthogonale Mikrostruktur und wahrscheinlich tylostyle Skleren, die subparallel zur Wachstumsachse des Schwammes angeordnet sind (Abb. 9). Vermutlich handelt es sich hierbei wieder um einen Vertreter der Tetractinomorpha.

Paläozoische Stromatoporen mit spikulärem Skelett kennt man bisher nur durch die Arbeiten von TWITCHELL (1929: Taf. 25, 26; *Stromatopora (Syringostroma) centrotum*) und NEWELL (1935: Taf. 34, Fig. 6b, 7b; *Parallelopora mira*). Während das Originalmaterial von TWITCHELL (1929) leider nicht mehr auffindbar ist, wird das Material von NEWELL (1935) vom Verfasser zusammen mit R. WEST und R. WOOD derzeit neu bearbeitet. Bei *Parallelopora mira* handelt es sich um einen vermutlich axinelliden Demospongier mit plumos angeordneten Sklerenbüschel, die über Sklerenbrücken miteinander verbunden sind. Es entsteht allerdings ein charakteristisches retikuläres Muster der Ordnung Haplosclerida. Der Einwand von STERN (1972), der diese Form eher für einen Kalkschwamm hält, ist somit nicht gerechtfertigt. Vom Verfasser wird gerade die Art *Clathrocoilona spissa* (LECOMPTÉ) bearbeitet, die fusiforme Skleren in ihr Kalkskelett einbaut und vermutlich ebenfalls einen kalzitischen Demospongier darstellt.

Paläobiologie und Palökologie

Euzkadiella bewohnte, ähnlich den modernen Stromatoporen (*Astrosclera*, *Calcifibrospongia*), vermutlich den oberen Abschnitt des Kalkskeletts, d. h. bis in maximal 1–2 cm Tiefe (Abb. 5). Die Dicke des Weichkörpers ist allerdings abhängig von den ökologischen Bedingungen, unter welchen das Individuum gelebt hat, wie eigene Beobachtungen an über 20 Exemplaren von *Astrosclera* ergeben haben. Es wurden bei einigen Exemplaren nur Weichkörper von wenigen Millimetern Dicke beobachtet. Es besteht allerdings trotzdem ein grundlegender Unterschied zu corallinen Spongien mit chaetetiden Bau (z. B. *Acanthochaetetes*), bei denen der Weichkörper nur den allerobersten Bereich des Basalskeletts bewohnt (HARTMAN & GOREAU 1975, REITNER & ENGESER 1987). Stromatoporoiden coralline Spongien besitzen ver-

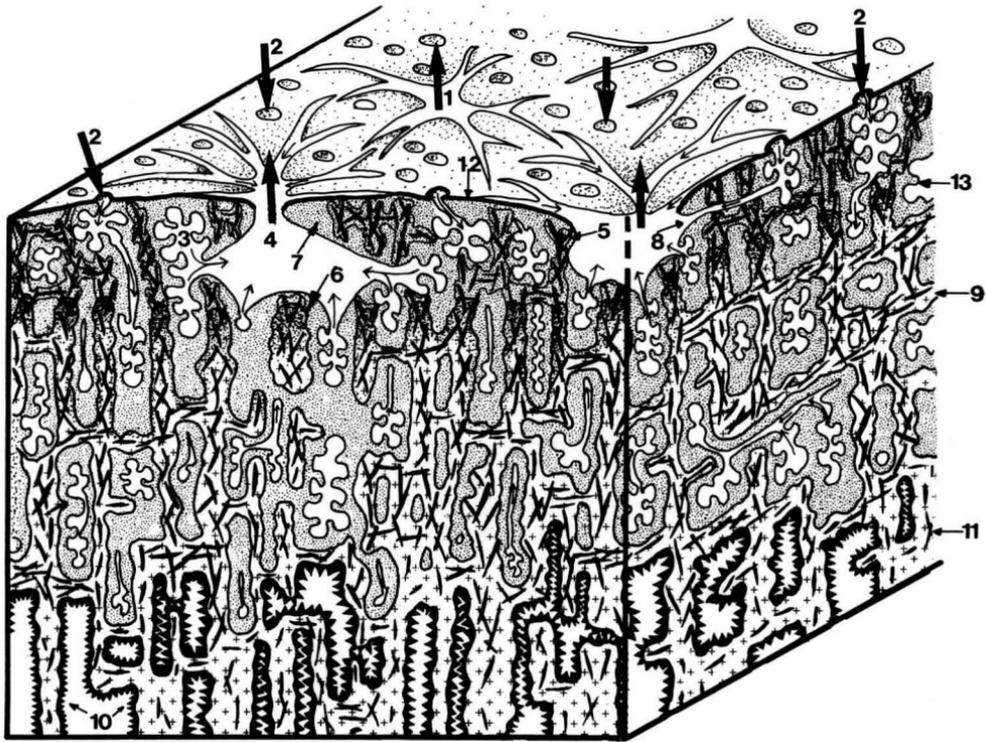


Abb. 5. Rekonstruktion der vermutlichen Beziehung zwischen Lebendgewebe und mineralisiertem Skelett von *Enzkadiella ereñoensis* n. gen. n. sp. (nicht maßstabgetreu).

- 1: Oscula (Astrorhizen).
- 2: Ostien.
- 3: Choanocyten-Kammern.
- 4: Zentraler Ausströmkanal.
- 5: Sponginskelett mit Skleren.
- 6: Bereich der Verkalkungszone des Sponginskeletts (Pinacoderm?).
- 7: Choanoderm.
- 8: Untergeordnete Ausströmkanäle.
- 9: Sphärolitisches Kalzitskelett mit diagenetisch nicht veränderten Skleren.
- 10: Synvivo-Zemente, gebildet im offenen Biogenporenraum des ontogenetisch älteren Teils des Basalskeletts.
- 11: Diagenetisch veränderte Skleren bzw. Skleren-Hohlräume. Ein Teil der Skleren-Hohlräume ist bereits durch die epitaktische Synvivo-Zementation verfüllt und somit nicht mehr erkennbar.
- 12: Exopinacoderm.
- 13: Endopinacoderm.

तिकale Astrorhizenkanäle, im Gegensatz zu kalkigen Demospongiern mit chaetetiden Bau, die Astrorhizen ohne vertikale Kanäle besitzen und auf die Oberfläche des kalkigen Skeletts beschränkt sind. Bei Spongien mit chaetetiden Basalskeletten werden oft frühestdiagenetische (»Synvivo-«) Zemente schon in den letzten gebildeten Tubenabschnitten des Kalkskeletts beobachtet (»backfill«). Bei Spongien mit stromatoporoiden Basalskeletten wird eine Synvivo-Zementation der Weichkörper-freien Hohlräume nur in den ontogenetisch wesentlich ältere

ren Teilen des Kalkskeletts beobachtet (Beobachtungen an *Astrosclera* und mesozoischen Stromatoporen).

Zunächst wird das Sklerenskelett gebildet, das in eine organische Matrix (Spongin bei den meisten Haplosclerida) eingebettet wird und das im Verlauf der späteren Ontogenese vom kalkigen Basalskeletts umschlossen wird. Das Kalkskelett übernimmt dann die Stützfunktion des Weichkörpers.

Die Astorhizensysteme markieren die Lage der Wasserabführkanäle. Dieses System verzweigt sich wurzelförmig innerhalb des Schwammes und wird von einer Vielzahl von Oscula durchsetzt (Abb. 5). Astorhizen-Systeme werden vor allem von Spongien ausgebildet, die inkrustieren und eine große Oberfläche bilden, z. B. die Süßwasserspongie *Spongilla fragilis* oder die meisten modernen corallinen Spongien wie *Astrosclera*, *Acanthochaetetes* und *Ceratoporella*.

Enzkadiella erenoensis wurde bis jetzt nur in den Backreef-Environments der ursprünglich tropischen Urgonplattform von Ereño (Prov. Guipuzcoa, Nordspanien) gefunden. Sie umkrustet dort Riffschutt, der vermutlich durch Sturm-Ereignisse in die Lagunen transportiert wurde. Dokumentiert werden diese Ereignisse durch Tempestite, die Algen wie *Lithophyllum* sp., *Ethelia alba* und Korallen des Riff- und Vorriff-Bereiches führen, die in den Lagunen sonst nicht beobachtet werden. Neben dem inkrustierenden corallinen Schwamm *Enzkadiella erenoensis* finden sich als autochthone Organismen nur noch die Alge *Lithocodium aggregatum*, die auf dem Basalskelett inkrustiert, sowie unbekannte kleine Organismen, die innerhalb der Poren des Kalkskeletts vermutlich postmortal siedelten.

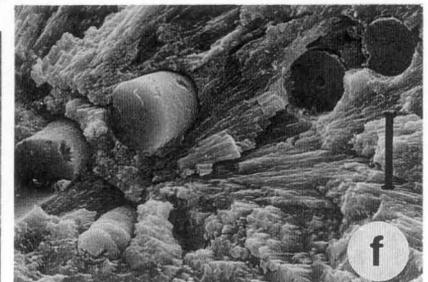
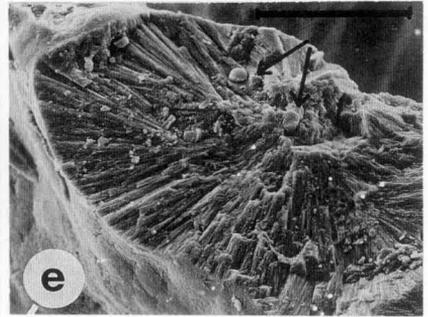
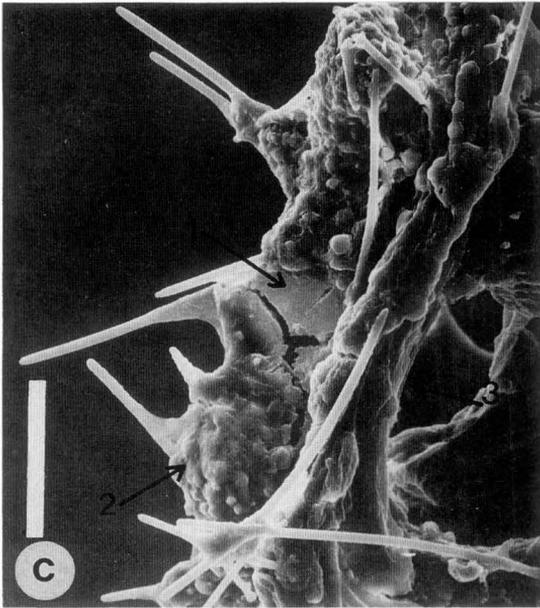
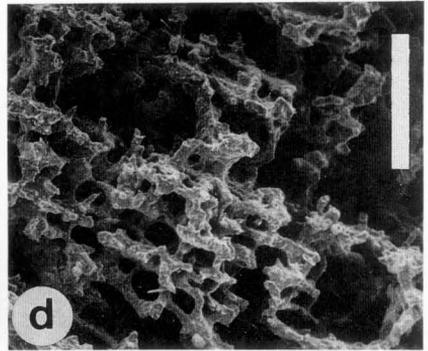
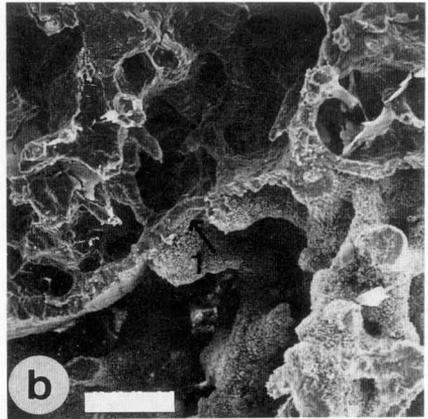
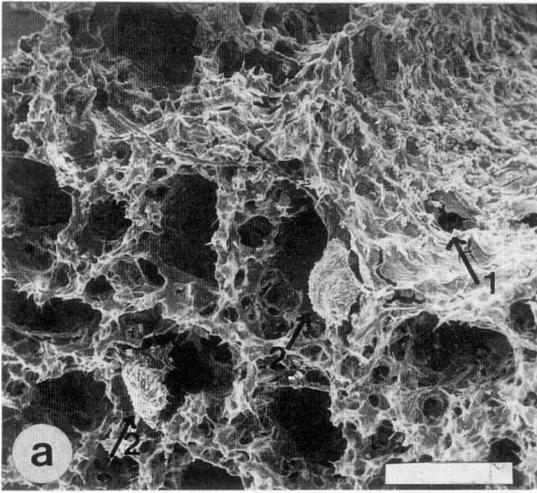
Moderne Demosponger mit stromatoporoiden Kalkskelett

Calcifibrospongia actinostromarioides HARTMAN 1979 (Abb. 5)

Dieser coralline Schwamm ist bis heute nur von der Bahama-Bank bekannt und weicht in vielen Merkmalen von den übrigen bekannten corallinen Spongien ab. *Calcifibrospongia* besitzt keinen chaetetiden Bau des aragonitischen Basalskeletts, sondern eine stromatoporoiden Internstruktur (Abb. 6b, d). Der Schwamm kann einen Durchmesser von über 30 cm und eine Höhe von ca. 10 cm erreichen. Das kalkige Basalskelett wird aus aragonitischen Sphaerulithen aufgebaut (Abb. 6e) und besteht aus einem, auf den ersten Blick, unregelmäßigen Netzwerk von verschiedenen Öffnungen und Kanalsystemen unterschiedlichster Funktionen (Abb. 6a). Es lassen sich Ein- und Ausström-Kanäle unterscheiden. In einem horizontalen Schnitt zeigt

Abb. 6. *Calcifibrospongia actinostromarioides* HARTMAN, Andros Island (Bahama-Bank) (REM-Bilder).

- a: Querbruch eines getrockneten Exemplares mit einem Hauptausströmkanal (rechts oben), in den ein Nebenausströmkanal mündet (1). Weiter erkennbar sind für die Ordnung Haplosclerida typische Gemmulae (2). Maßstab 1 mm.
- b: Grenzbereich zwischen Weichkörper und dem Basalskelett ohne Weichkörper (1). Der Schwamm bildet hier ein horizontales Skelettelement, eventuell vergleichbar mit den Latilaminae fossiler Stromatoporen. Maßstab 300 µm.
- c: Oberfläche des Schwammes mit dem spikulären Skelett eines haploscleriden Schwammes (strongyle Megaskleren) verbunden durch Spongin-Brücken (1). Diese Brücken werden durch Aragonitpseudulite verkalkt (2). Durch die fortschreitende Verkalkung werden die Skleren vollständig in das Kalkskelett integriert (3). Maßstab 100 µm.
- d: Longitudinalbruch mit deutlich erkennbaren horizontalen Laminae. Maßstab 1 mm.
- e: Querbruch einer Wandstruktur mit erkennbarer Sphaerulitstruktur und Resten der Spicula (Pfeile). Maßstab 50 µm.
- f: In das Aragonitskelett integrierte Skleren. Maßstab 3 µm.
- g: Sklerenlösungshohlraum mit beginnender epitaktischer Zementation. Maßstab 3 µm.



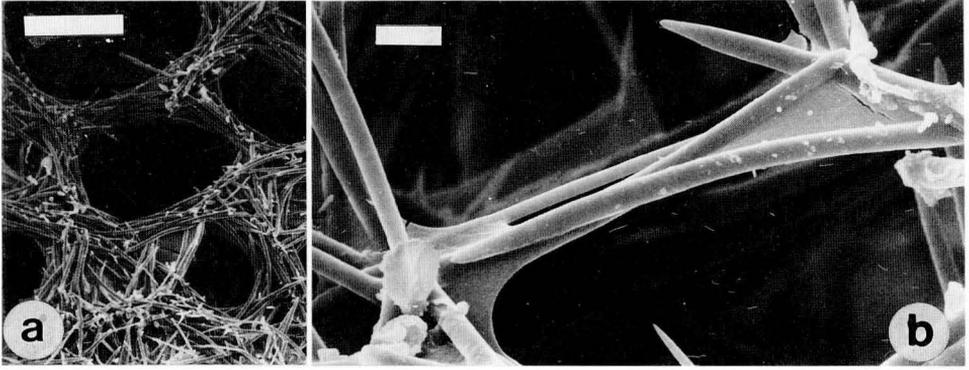


Abb. 7. *Petrosia* sp. aus einem Rotalgen-Riff (Corallingène) vor Banyuls sur Mer (Wassertiefe 25 m) (Mittelmeer) (REM-Bilder).

- a: Charakteristische Anordnung der fusiformen Megaskleren bei einem haploscleriden Schwamm. Maßstab 300 µm.
 b: Vernetzungspunkte der Skleren. Die organische Haut besteht aus Spongin (vgl. Abb. 6c, 4e). Maßstab 30 µm.

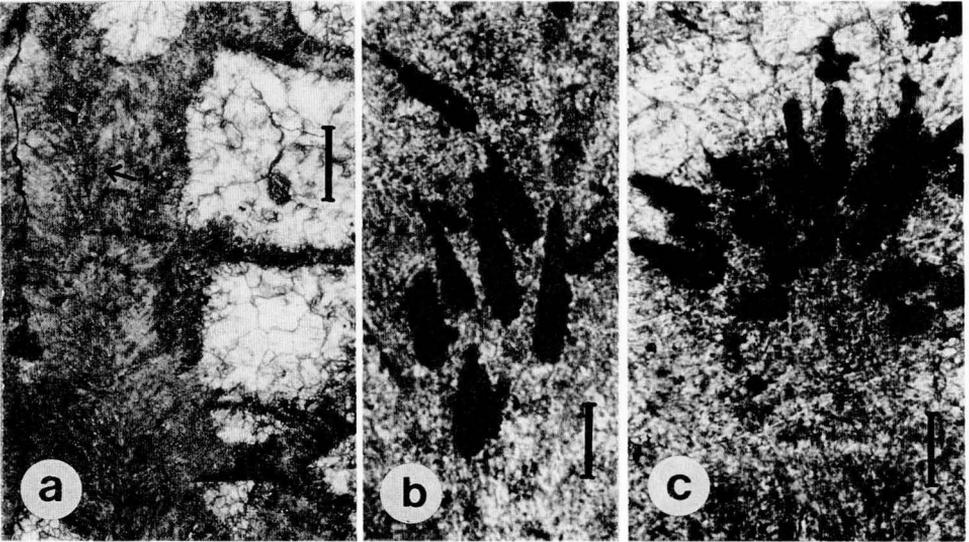


Abb. 8. *Dehornella crustans* HUDSON aus dem Oberjura von Israel. Dieser Schwamm zeigt eine Sklerenanordnung, die typisch ist für die Ordnung Axinellida (Unterklasse Tetractinomorpha) (Dünnschliffe, LM-Bilder).

- a: Vertikale Pfeiler mit clinogonaler kalzitischer Mikrostruktur und erhaltener plumoser Anordnung der Spicula (1). Die stylen Skleren liegen als Kalzitpseudomorphosen vor. Maßstab 200 µm.
 b: Pyritisierte Stylen. Maßstab 50 µm.
 c: Pyritisierte style Megaskleren. Die plumose Anordnung der Skleren ist ein charakteristisches Merkmal der Ordnung Axinellida. Maßstab 50 µm.

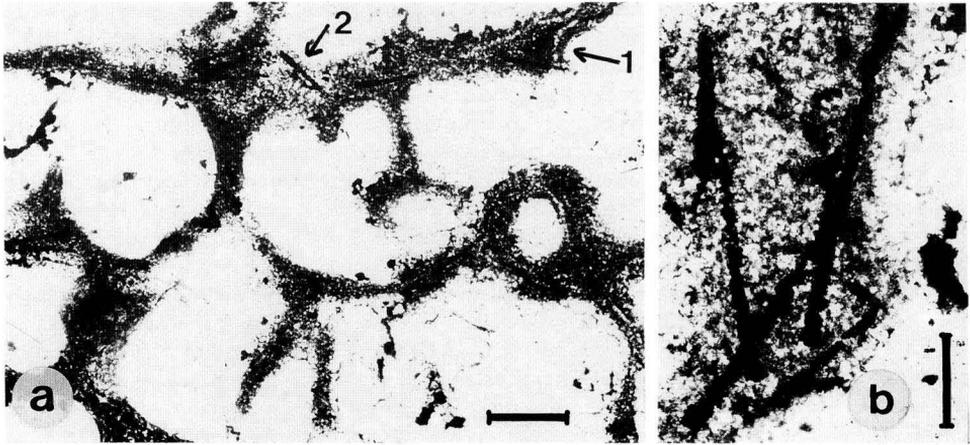


Abb. 9. *Actinostromaria lecompti* HUDSON aus dem Oberjura von Saudiarabien (Abbildung aus WOOD & REITNER 1986). Vermutlich handelt es sich um einen axinelliden Schwamm.

- a: Horizontalschnitt mit Pyritpseudomorphosen der subtylostylen Skleren (2). Die Wandstruktur ist mikritisch (granular). Die äußere Struktur der Wand zeichnet das ursprüngliche organische Skelett nach. Maßstab 200 µm.
- b: Pyritpseudomorphosen der subtylostylen Skleren. Der Pyrit besteht aus Framboiden, die auf Bakterien zurückgeführt werden können. Maßstab 50 µm.

sich dann ein charakteristisches, allerdings internes Astrorhizen-System (vgl. HARTMAN 1979: 470, Fig. 6). Das Lebendgewebe überzieht einen Großteil des ontogenetisch jungen Teils des Kalkskeletts. Bei großen Exemplaren sind 1,5–3 cm des Basalskeletts von Lebendgewebe überzogen.

Die Kalzifizierung des Skeletts geht von Kollagen-Fibrillen des organischen primären Stützskeletts aus (Abb. 6c) und zeichnet dieses nach. Das Kalkskelett ist in diesem Fall homolog dem Sponginskelett der Ceractinomorpha (HARTMAN 1979).

Das spikuläre Skelett besteht aus simplen strongylen Megaskleren mit einer Länge von 189–197 µm. Die Skleren sind ursprünglich in das Kollagenskelett eingebaut und werden dann von den Aragonitsphaerulithen umgeben (Abb. 6c, e, f). Mikroskleren sind nicht bekannt.

Die Anordnung der Skleren ist charakteristisch für die Ordnung Haplosclerida und zeigt gute Übereinstimmungen zu den Gattungen *Adocia* und *Petrosia* (Abb. 7).

Calcifibrospongia actinostromarioides zeigt gute Übereinstimmungen mit der jurassischen Gattung *Burgundia* und zwar im Bau des Basalskeletts und im System der internen Astrorhizen. Die neue Gattung *Euzkadiella* weist bei den Skleren Übereinstimmungen zu *Calcifibrospongia* auf und ist wie diese ein Vertreter der Ordnung Haplosclerida. Die systematische Zugehörigkeit von *Burgundia* ist allerdings unbekannt.

Astrosclera willeyana LISTER 1900 (Abb. 10)

Ebenfalls einen stromatoporoiden Bau zeigt *Astrosclera willeyana* aus den indopazifischen Riffen. Es handelt sich meist um pyriforme bis halbkugelige Formen (Abb. 10a), gelegentlich von zylindrischem Bau mit einer domartigen Oberfläche. Die Größe dieser Spongie schwankt zwischen wenigen Millimetern und ca. 15 Zentimetern (LISTER 1900; VACELET 1981; AYLING 1982; BASILE et al. 1984). Das kalkige Basalskelett ist ebenfalls aus aragonitischen Sphaerulithen

aufgebaut. Die Aragonitsphaerulithe werden als kugelige Einzelkörper intrazellulär gebildet (Abb. 10d). Die einzelnen Sphaerulithe werden, nach Rückzug des Lebendgewebes, durch epitaktisches Wachstum der Aragonitkristalle zu einer soliden Wandstruktur verschmolzen (Abb. 10c, f). Die Internstruktur des Basalskeletts ist irregulär und zeigt vertikale Astrorhizen-Kanalsysteme, vertikale Pfeiler und horizontale Skelettelemente (Tabulae) (Abb. 10b). An der Oberfläche des Schwammes finden sich wieder Astrorhizen-Systeme.

Neben dem aragonitischen Skelett existiert ein spikuläres Skelett aus acanthostylen Megaskleren (Abb. 10e), die durch Synvivo-Zementation der Sphärolithe in das Kalkskelett eingebaut werden können (Abb. 10d, f). BASILE et al. (1984) beschreiben Individuen von *Astroscлера* aus dem Enewetak-Atoll ohne kieseligen Skleren.

Das Fehlen der Megaskleren bei verschiedenen Individuen ist für die Interpretation fossiler Organismen mit stromatoporoidem Bau ohne Skleren im Basalskelett wichtig.

Ein vollständiger Sklerenverlust wird auch bei *Vaceletia crypta* (VACELET 1979) einem ceractinomorphen Demospongier mit einem thalamiden, aragonitischen Basalskelett beobachtet. Fossile coralline Spongien müssen also nicht unbedingt Skleren besitzen, so daß für manchen Organismus mit ähnlichen Kalkskeletten die systematische Zuordnung offen bleiben muß.

Die bei *Astroscлера* beobachteten acanthostylen Skleren sind charakteristisch für die Familie Agelasidae, Unterklasse Ceractinomorpha (VACELET 1985). VACELET (1985) folgt somit der Ansicht von LEVI (1973), der die Agelasidae aufgrund der Viviparie der Parenchymella-Larve ebenfalls zu den Ceractinomorpha stellt. BERQUIST 1978 dagegen stellt die Familie Agelasidae aufgrund von biochemischen Übereinstimmungen zur Ordnung Axinellida, die zur Unterklasse Tetractinomorpha gezählt wird. Zwei Arten der Gattung *Agelas* weisen ovipare Parenchymella-Larven auf, die charakteristisch für die Tetractinomorpha sind. Die Agelasidae sind somit vermutlich eine polyphyletische Gruppe. *Astroscлера* muß allerdings aufgrund der viviparen Parenchymella-Larve in die Unterklasse Ceractinomorpha gestellt werden (Abb. 11).

Diagnose bei den modernen und fossilen corallinen Schwämmen

Ein zentrales Problem bei der Klärung des Stromatoporen-Problems ist die Bestimmung der ursprünglichen Mineralogie und die Bestimmung der Mikrostruktur des Basalskeletts. Bei den heutigen corallinen Spongien findet sich als Skelettmineral überwiegend Aragonit. Mg-Kalzit wird bei der Klasse Demospongiae nur bei *Acanthochaetetes* und *Merlia* sowie bei der Klasse Calcarea (z. B. *Murrayona* und *Petrobiona*) beobachtet (WENDT 1979, REITNER & ENGESER im Druck). Soweit bis jetzt bekannt, ist Aragonit auch das vorherrschende Skelettmineral bei den meisten fossilen corallinen Spongien (WENDT 1979; HARTMAN et al. 1980). Mg-Kalzit ist bei den fossilen corallinen Spongien auf die Acanthochaetetidae und einige we-

Abb. 10. *Astroscлера willeyana* LISTER aus Neukaledonien. Dieser coralline Schwamm muß aufgrund seiner Viviparie und seiner Skleren zu den ceractinomorphen »Agelasidae« gestellt werden.

a: *Astroscлера* mit Astrorhizensystem. Maßstab 1 cm.

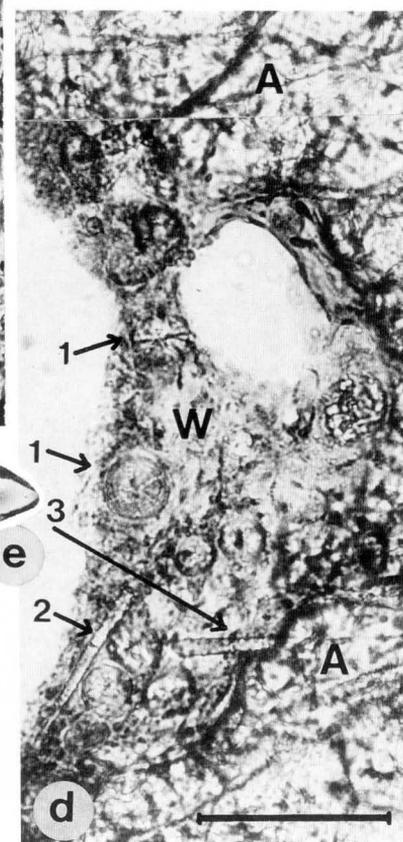
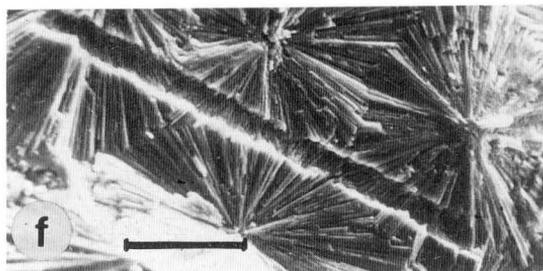
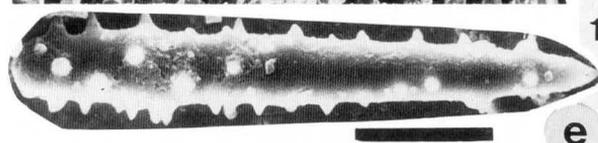
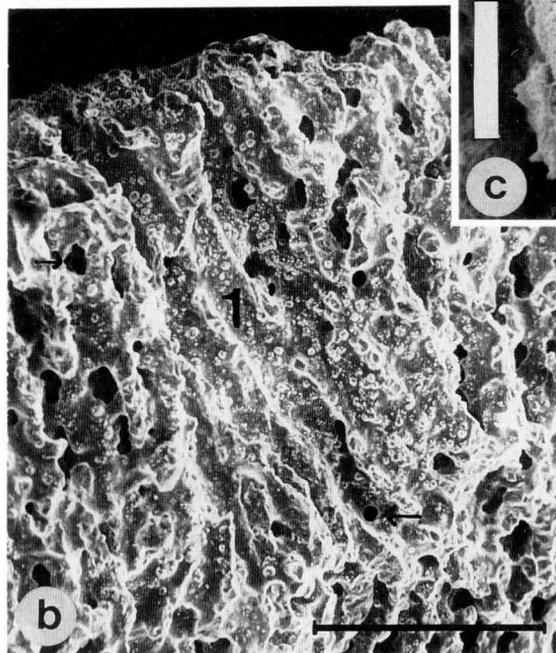
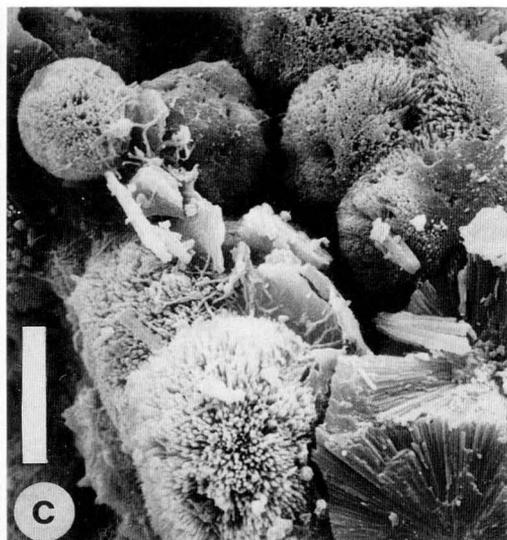
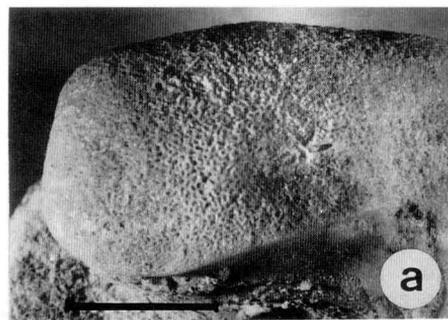
b: Querbruch mit deutlichen vertikalen Astrokanälen (1) (REM-Bild). Maßstab 1 mm.

c: Intrazellulär gebildete Aragonitsphärolithe (1) mit verschiedenen Stufen einer epitaktischen Zementation. Diese Zementation erzeugt ein massives Kalkskelett (REM-Bild). Maßstab 20 µm.

d: Histologischer Schnitt von *Astroscлера* mit Weichkörper (W) und bereits zementiertem aragonitischen Basalskelett (A). Im Weichkörper erkennbar sind die intrazellulär gebildeten Aragonitsphärolithe (1) und die acanthostylen Skleren (2). Durch die Zementation werden die Skleren in das Aragonitskelett eingebaut (3) (LM-Bild). Maßstab 100 µm.

e: Acanthostyle Megasklere. Maßstab 25 µm.

f: Sphärolitisches Aragonitskelett mit Sklerenlösungshohlraum. Maßstab 25 µm.



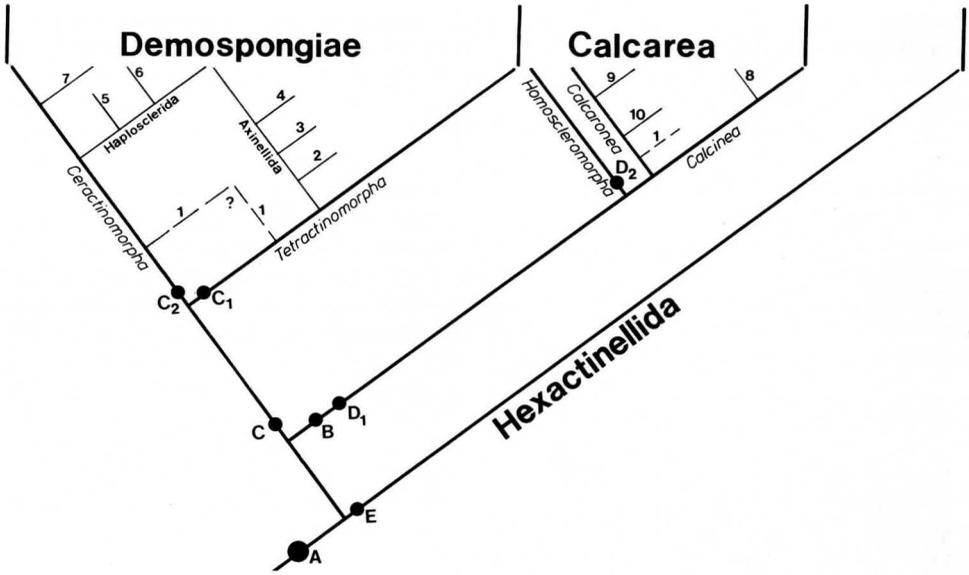


Abb. 11. Vereinfachtes Kladogram (nach VAN SOEST 1984; REITNER im Druck), aus dem die polyphyletische Natur der Spongien mit stromatoporoideem Kalkskelett hervorgeht.

- 1: Paläozoische »Stromatoporen«
- 2: *Parallelopora mira*
- 3: Milleporellidae
- 4: Actinostromariidae
- 5: *Euzkadiella*
- 6: *Calcifibrospongia*
- 7: *Astroclera*
- 8: Murrayonida
- 9: Lithonina
- 10: Calcaronider »Stromatopore« aus dem Dogger

- A: Skleren
- B: Amphiblastula-Larve
- C: Parenchymella-Larve
- C₁: Ovipare Parenchymella-Larve
- C₂: Vivipare Parenchymella-Larve
- D₁: Caltropis (CaCO₃)
- D₂: Caltropis (SiO₂)
- E: Hexactine Skleren.

nige andere Gruppen beschränkt (z. B. die triassische »Sphinctozoen« Gattung *Cassianothalamia*, REITNER b, in Druck). Auffällig ist, daß es eine Reihe von mesozoischen corallinen Spongien mit sehr gut erhaltenen Mikrostrukturen gibt, z. B. *Blastochaetetes* und die Parastromatoporoidea, obwohl die Diagenesebedingungen keine gute Erhaltung erwarten lassen. Eine ähnlich gute Erhaltung zeigt auch die hier beschriebene Form *Euzkadiella. ereñoensis*. Die Mikrostruktur der mit vergesellschafteten Scleractinier zeigt ausnahmslos einen blockigen Kalzit ohne erhaltene Detailstrukturen. Die bei der Aragonitlösung entstandenen Hohlräume wurden fröhdiagenetisch teilweise mit Mikrit oder einem vadosen Silt aufgefüllt. Da die Scleractinier nahezu dieselbe Mikrostruktur wie die modernen aragonitischen corallinen Spongien zeigen, hätte *Euzkadiella*, falls ursprünglich aragonitisch, die gleiche Diagenese durchmachen sollen. Es fehlen bei *Euzkadiella* allerdings die charakteristischen neomorphen Kalzite oder die spätdiagenetischen Blockzemente der Lösungshohlräume (LONGMAN 1980). Die Basalskelette von *Euzkadiella* sind ähnlich guterhalten wie die übrigen kalzitischen Organismen, wie Brachiopoden, Bryozoen und Austern. Aus diesem Grund dürfte vermutlich die Primärmineralogie von *Euzkadiella* Mg-kalzitisch gewesen sein. Energie dispersive Röntgenanalysen (EDAX) ergeben erhöhte Mg-Gehalte der Wandstrukturen im Gegensatz zu den Ze-

menten. Es fehlen aber charakteristische Diageneseerkmale des Hoch-Mg-Kalzits (z. B. Mikritisierung) (BATHURST 1975; TOWE & HEMLEBEN 1976; REITNER 1984). Vermutlich hängt die gute Erhaltung der Mikrostrukturen mit der Größe der vermutlichen Mg-Kalzitkristalle zusammen, die in den meisten Fällen um 50 μm betragen haben, so daß es nicht zu einer Mikritisierung der Kristalle kam. Die Untersuchungen dazu sind allerdings noch nicht abgeschlossen. Eine mögliche Tief-Mg Kalzit Mineralogie ist von Organismen dieser Organisationsstufe bis jetzt nicht bekannt und auch unwahrscheinlich.

Die primäre vermutliche Mg-kalzitische Mineralogie ist auch der Grund, warum die Skleren noch als Pseudomorphosen erhalten sind. Bei neomorphen Prozessen oder Auflösungen der Kalkskelette durch vadose Wässer, würde sich das Erhaltungspotential der Skleren erheblich verringern, wie eigene Beobachtungen an guterhaltenen, z. T. noch aragonitischen corallinen Spongien vom Djebel Tebaga (Oberperm von Tunesien) und aus den Cassianer Schichten (Unterkarn, Dolomiten) gezeigt haben.

Die Diagenese des Skelett-Opals, aus dem die Skleren aufgebaut sind, beginnt schon zu Lebzeiten des Schwammes (Synvivo-Diagenese). Die Auflösung bzw. Anlösung der Skleren erfolgt bereits kurz nach der Bildung des Basalskeletts. Sie wird vermutlich verursacht durch die mikrobakterielle Zersetzung der zentralen organischen Fibrillen. Dabei werden offensichtlich pH-Werte unter 4 oder über 8 erreicht, die verantwortlich sind für die Korrosion bzw. Auflösung der Skleren (LAND 1976). Es kann bei diesem Prozeß zur Bildung von frambioden Pyriten kommen, die durch Bakterien in aneroben Mikromilieus des Skleren-Hohlraums entstehen. Beobachtet werden diese Phänomene, mit Ausnahme der frambioden Pyrite, die bis jetzt nur bei fossilen Material auftreten, bei *Ceratoporella*, *Calcifibrospongia* (Abb. 6g) und *Astroclera*.

Die entstandenen Hohlräume werden allerdings meist durch epitaktisches Wachstum der Aragonit- oder Kalzitkristalle synvivo-diagenetisch zementiert (Abb. 6g). Die ursprünglichen Hohlräume lassen sich dann nicht mehr erkennen. Dies ist auch der Grund, warum in vielen Fällen die Skleren nur in den ontogenetisch jüngsten Teilen des Basalskeletts erhalten sind. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß sich bei vielen fossilen, corallinen Spongien keine Skleren finden. In den ontogenetisch jüngsten Abschnitten des Basalskeletts können Skleren noch eine Zeitlang erhalten bleiben. Die Folge ist eine spätere Auflösung der Skleren und eine Zementation der Hohlräume mit (a) einem kalzitischen Einkristall, (b) mehreren Kalzitkristallen, (c) Pyrit, (d) (Abb. 8, 9) Quarz oder (e) einer Verfüllung des Lösungshohlraumes mit Sediment. Fall a wurde bisher bei einigen Stücken von fossilen Acanthochaetiden beobachtet (REITNER & ENGESER 1987). Fall b und c sind der Normalfall. Fall d ist bis jetzt vom Verfasser nur bei *Preceeratoporella* vom Djebel Tebaga (Tunesien) beobachtet worden; allerdings ist dieser Fall bei nicht verkalkten Kieselschwämmen häufig. Fall e ist ebenfalls selten und beschränkt sich auf Skleren-Hohlräume am äußeren Rand des Basalskeletts.

Bei *Euzkadiella erenoensis* ließ sich folgender Diagneseablauf rekonstruieren:

1. Auflösung der Skleren innerhalb des kalzitischen Basalskeletts (synvivo) (Abb. 6g).
2. Partielle, epitaktische Zementation der Sklerenhohlräume. Dadurch können die beobachteten, sklerenlosen Partien innerhalb des Basalskeletts entstehen (Abb. 6g).
3. Umlagerung des Objektes. Dabei kommt es zu einer teilweisen Verfüllung der Hohlräume des Schwammes mit Mikrit. Damit erklärt sich die Mikritfüllung bei einem Teil der äußeren Sklerenhohlräume (Fall e).
4. Spätdiagenetische, leichte Sparitisierung (»grain growth«) des Basalskeletts, allerdings ohne Zerstörung der fibrösen, sphaerulithischen Mikrostruktur. Die Resthohlräume, darunter auch die Lösungsporen der Skleren, werden mit einem spätdiagenetischen granularen, sparitischen Kalzit verfüllt (Fall b).

Die Gattung *Euzkadiella* besaß mit größter Wahrscheinlichkeit ein Mg-kalzitisches Basalskelett, im Gegensatz zu den modernen kalkigen Demospongiern mit stromatoporoiden

Bau und vielen fossilen Stromatoporen, mit aragonitischem Skelett. Die Skleren bestanden ursprünglich aus einem Opal. Die Möglichkeit, daß es sich bei den beobachteten Sklerenpseudomorphosen um ursprünglich kalzitische Spicula der Klasse *Calcarea* gehandelt hat, kann aufgrund des beobachteten Diageneseablaufes und der Form der Skleren ausgeschlossen werden.

Diskussion

Astrosclera und *Calcifibrospongia* zeigen zwei verschiedene Typen von Astrorhizensystemen, die auch bei fossilen Formen beobachtet werden. *Euzykadiella* besitzt ein Astrorhizensystem, das weitgehend mit dem von *Astrosclera* identisch ist. Dieses System wird auch am häufigsten bei fossilen Arten beobachtet. Das interne Astrorhizensystem von *Calcifibrospongia* wird bis jetzt nur bei der mesozoischen Gattung *Burgundia* und bei den Disjectoporiden aus dem Oberperm des Djebel Tebaga beobachtet. Die funktionelle Deutung dieses Merkmals ist schwierig und hängt vermutlich mit der Lage und Art der Choanocytenkammern innerhalb des Basalskeletts zusammen. Die Kalkskelette von *Astrosclera* und *Calcifibrospongia* bestehen aus einem sphaerulithischen Aragonit, der allerdings unterschiedlich gebildet wird. Bei *Astrosclera* werden die Sphaerulithe intrazellulär gebildet und durch epitaktisches Kristallwachstum zu Pfeilern und Tabulae verschmolzen (Abb. 10c). Eine intrazelluläre Bildung des kalkigen Basalskeletts wird bei den corallinen Spongien nur bei *Astrosclera* beobachtet. Bei *Calcifibrospongia* werden die Sphaerulithe extrazellulär durch Verkalkung des organischen Stützskeletts gebildet (Abb. 6c). Diese biologisch gesehen weitgehend unkontrollierte Verkalkung hat eine vollständige Integration des spikulären Skeletts zur Folge. Bei *Astrosclera* wird nur ein Teil der Spicula durch die Synvivo-Zementation in das Basalskelett integriert. Bei den fossilen Beispielen dürfte in der Regel eine weitgehend unkontrollierte Biomineralisation für die Bildung der Basalskelette verantwortlich gewesen sein, d. h., die Mineralisation erfolgte extrazellulär in einer Schleimschicht zwischen dem Pinacoderm und dem Basalskelett. Im Fall von *Euzykadiella* ist dies sehr wahrscheinlich, da die Bildung von kalzitischen Sphaerulithen bei anderen Invertebraten, z. B. *Argonauta*, ein primitives Verkalkungsmuster darstellen. Ein analoger Verkalkungsprozess wie bei *Calcifibrospongia* kann auch für *Euzykadiella* angenommen werden, da diese Form ebenfalls ein haplosclerider Schwamm ist.

Astrosclera und *Calcifibrospongia* gehören zu unterschiedlichen Ordnungen innerhalb der Ceractinomorpha. Der Bau des Basalskeletts ist somit konvergent. Diese Beobachtung gilt in gleicher Weise auch für die fossilen Vertreter dieser Morphotypen. Die meisten fossilen Arten zeigen eine Skleren-Anordnung, die charakteristisch ist für die Ordnung Axinellida. Die axinelliden Demospongier gehören zur Unterklasse Tetractinomorpha, z. B. *Debornella* (Abb. 8). Dagegen ist *Euzykadiella* ein haplosclerider Demospongier, wie oben gezeigt wurde, und ist somit ein Vertreter der Ceractinomorpha. Innerhalb der zwei verschiedenen Unterklassen der Demospongier – die Homoscleromorpha werden als Schwestergruppe der *Calcarea* angesehen (VAN SOEST 1984, REITNER a im Druck) –, treten stromatoporoid, kalkige Basalskelette auf, die somit polyphyletischen Ursprungs sind. Die Klasse Sclerospongiae HARTMAN & GOREAU 1970 ist somit hinfällig (vgl. VACELET 1985; REITNER a, b im Druck). Bei den Demospongier mit »chaetetiden« und »sphinctozoiden« Bau (REITNER b, im Druck; REITNER & ENGESER 1983, 1985, 1987; ENGESER et al. 1986; REITNER & WOOD im Druck; VACELET 1985) wird ebenfalls ein polyphyletischer Ursprung der verschiedenen Basalskelette beobachtet.

Die corallinen Spongien umfassen auch Vertreter beider Unterklassen der *Calcarea*. Beobachtet werden Mg-kalzitische Basalskelette mit einem unregelmäßigen, z. T. stromatoporoiden Bau bei der Ordnung Murrayonida (Unterklasse *Calcinea*) und der Ordnung Lithonina (Unterklasse *Calcaronea*) (Abb. 11). Bei den *Calcarea* wird bei einer noch unbeschriebenen Form der Unterklasse *Calcaronea* aus dem Dogger von Südfrankreich ebenfalls ein stromato-

poroides Basalskelett beobachtet mit Astrorhizen und Latilaminae (Abb. 11). Bisher unbekannt sind verkalkte Hexactinellida und Homoscleromorpha.

Es ist außerdem denkbar, daß nicht nur bei Spongien ein solches Basalskelett gebildet wird. Die Kalkskelette der Hydrozoen weisen ebenfalls viele Übereinstimmungen mit denen der stromatoporoiden Spongien auf, wie von vielen Bearbeitern dieser Gruppe erkannt wurde (z. B. FENNINGER & FLAJS 1974). Ohne die Existenz von Skleren wird es oft schwierig sein, die Spongiennatur der meisten paläozoischen Stromatoporen zu beweisen. Allerdings stellen die Astrorhizensysteme eine Entscheidungshilfe dar. Man muß die Internstruktur analysieren und mit der Rhagon-Einheit der Demospongiae und dem Hydrorrhizal-System von *Hydractinia* vergleichen.

Der Begriff »Stromatoporen« sollte nur noch zur Charakterisierung von kalkigen Basalskeletten benutzt werden, da er keinen taxonomischen Wert hat.

Dank

Für die Überlassung des rezenten Vergleichsmaterials danke ich Herrn Prof. Dr. J. WENDT (Tübingen), Herrn Prof. Dr. J. VACELET (Station Endoume, Marseille) und Herrn Dr. PHILIPPE WILLENZ (Yale University) herzlich. Weiter gilt mein Dank Herrn Dr. T. ENGESER (Hamburg) und Frau Dr. R. WOOD (Freie Universität Berlin) für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Die rasterelektronischen Untersuchungen wurden am Geologischen Institut in Tübingen und an der Bundesanstalt für Materialprüfung in Berlin durchgeführt. Den Betreuern dieser Geräte, Herr HÜTTEMANN (Tübingen) und Frau STRAUSS (Bundesanstalt), sei für ihre geduldige Assistenz gedankt. Das Projekt wurde von der DFG (Re 665, 1-1) freundlicherweise finanziert. Die Comisión Nacional de Geología (Madrid) autorisierte freundlicherweise die Geländearbeit (Nr. 62/86).

Literatur

- AYLING, A. L. (1982): A redescription of *Astroscлера willeyana* LISTER, 1900 (Ceratoporellida, Demospongiae), a new record from the Great Barrier Reef. – Mem. Nat. Mus. Victoria, **43**: 99–103.
- BASILE, L. L.; CUFFEY, R. J. & KOSICH, D. F. (1984): Sclerosponges, Pharetronids, and Sphinctozoans (relict cryptic hard-bodied porifera) in the modern reefs of Enewetak Atoll. – J. Paleont., **58**: 636–650.
- BATHURST, R. G. C. (1975): Carbonate Sediments and their Diagenesis (2. Aufl.). – Dev. Sediment., **12**: 658; Oxford (Elsevier).
- BERQUIST, P. R. (1978): Sponges. – 268 S.; Berkely and Los Angeles (Univ. California Press).
- COPPER, P. (1985): Fossilized polyyps in 430-Myr-old *favosites* corals. – Nature, **316**: 142–144.
- ENGESER, T.; FLOQUET, M. & REITNER, J. (1986): Acanthochaetetidae (Hadromerida, Demospongiae) from the Coniacian of Vera de Bidasoa (Basque Pyrénées, Northern Spain). – Geobios, **19**: 849–854.
- FENNINGER, A. & FLAJS, G. (1974): Zur Mikrostruktur rezenter und fossiler Hydrozoa. – Biomin., **7**: 69–99.
- GRAY, D. (1980): Spicule Pseudomorphs in a new Paleozoic Chaetetid, and its Sclerosponge affinities. – Palaeontology, **23**: 803–820.
- HARTMAN, W. D. (1979): A new sclerosponge from the Bahamas and its relationship to Mesozoic stromatoporoids. – Coll. inter. CNRS, **291**: 467–474.
- HARTMAN, W. D. & GOREAU, T. F. (1970): Jamaican coralline sponges: their morphology, ecology, and fossil relatives. – [In:] FRY, W. G. (Hrsg.): The Biology of the Porifera. – Symp. Zool. Soc. London, **25**: 205–243.
- (1975): A Pacific tabulate sponge, living representative of a new order of sclerosponges. – Postilla, **167**: 21 S.
- HARTMAN, W. D.; WENDT, J. & WIEDENMAYER, F. (1980): Living and fossil Sponges. – Sedimenta, **8**: 274 S.
- HILL, D. (1981): Tabulata. – [In:] TEICHERT, C. (Hrsg.): Treatise Invert. Paleont. Coelenterata, Suppl. 1, Rugosa and Tabulata, F, 430–762; Boulder & Lawrence (Univ. Kansas Press).
- HUDSON, R. G. S. (1960): The tethyan Jurassic stromatoporoids *Stromatoporina*, *Dehornella*, and *Astroporina*. – Palaeontology, **2**: 180–199.
- KAZMIERCZAK, J. (1974): Lower Cretaceous sclerosponge from the Slovakian Tatra Mountains. – Palaeontology, **17**: 341–347.
- (1979): Sclerosponge nature of chaetetids evidenced by spiculated *Chaetetopsis favrei* (DENINGER 1906) from the Barremian of Crimea. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1979**: 97–108.
- (1981): Evidences for Cyanophyte Origin of Stromatoporoids. – [In:] MONTY, C. (Hrsg.): Phanerozoic Stromatolites: 230–241; Berlin (Springer).

- KAZMIERCZAK, J. & HILMER, G. (1974): Sclerosponge nature of the Lower Hauterivian »bryozoan« *Neuropora pustulosa* (ROEMER 1839) from Western Germany. – Acta Paleont. Polon., 19: 443–453.
- LAND, L. S. (1976): Early dissolution of sponge spicules from reef sediments, North Jamaica. – J. sed. Petrol., 48: 337–344.
- LEVI, C. (1973): Systematique de la classe Demospongiaria (Demosponges). – [In:] GRASSE, P. P. (Hrsg.): Traité de Zoologie, III (1): 577–631; Paris (Masson).
- LISTER, J. J. (1900): *Astroclera willeyana*, the type of a new family of sponges. – [In:] WILLEY, A. (ed.): Zool. Results, Teil 4: 461–482; Cambridge.
- LONGMAN, M. W. (1980): Carbonate diagenesis textures from nearshore diagenetic environments. – Bull. AAPG, 64: 461–487.
- NEWELL, N. D. (1935): Some Mid-Pennsylvanian invertebrates from Kansas and Oklahoma: II. Stromatoporoidea, Anthozoa, and Gastropoda. – J. Paleont., 9: 341–355.
- REITNER, J. (1984): Mikrofazielle, palökologische und paläogeographische Analyse ausgewählter Vorkommen flachmariner Karbonate im Basko-Kantabrischen Strike Slip Fault-Becken-System (Nordspanien) an der Wende von der Unterkreide zur Oberkreide. – Diss. Geowiss. Fak. Univ. Tübingen, 211 S.; Tübingen.
- (im Druck): The polyphyletic origin of the »sphinctozoans«. – [In:] Proc. third internat. Conf. of Sponge Biology in Woods Hole. Smithsonian Inst. Press.
- (1987b): A new calcitic »sphinctozoan« (Demospongiae, Hadromerida) from the Early Carnian from the Cassian Formation (Dolomites, northern Italy) and its phylogenetic relationships. – Geobios, 20.
- REITNER, J. & ENGESER, T. (1983): Contributions to the systematics and the paleoecology of the family Acanthochaetetidae FISCHER, 1970 (order Tabulospongida, class Sclerospongiae). – Geobios., 16: 773–779.
- – (1985): Revision der Demospongier mit einem thalamiden, aragonitischen Basalskelett und trabekulärer Internstruktur (»Sphinctozoan« pars). – Berliner geowiss. Abh., (A) 60: 151–193.
- – (1987): Skeletal structures and habitats of Recent and fossil *Acanthochaetetes* (»sclerosponges«, subclass Tetractinomorpha). – Coral Reefs, 6: 13–18.
- REITNER, J. & WOOD, R. (im Druck): The polyphyletic origin of the Chaetetids. – Palaeontology.
- SCHERER, M. (1977): Preservation, alternation, and multiple cementation of aragonitic skeletons from the Cassian beds (U. Triassic, Southern Alps): petrographic and geochemical evidence. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 154: 213–262.
- SCHNORF, A. (1960): Parastromatoporidae nouveaux du Jurassique supérieur et du Valanginien inférieur du Jura. – Eclog. geol. Helv., 53: 729–732.
- STEARNS, C. W. (1972): The relationship of the Stromatoporoids to the sclerosponges. – Lethaia, 5: 369–388.
- TOWE, K. M. & HEMLEBEN, CHR. (1976): Diagenesis of magnesium-calcite: evidence from miliolacean foraminifera. – Geology, 4: 337–339.
- TWITCHEL, G. B. (1929): The structure and relationship of the true stromatoporoids. – Am Midl. Nat., 11: 270–306.
- VACELET, J. (1977): Une nouvelle relique du Secondaire; un représentant actuel des éponge fossiles Sphinctozoaires. – C. r. Seanc. Acad. Sci. Paris. 285: 509–511.
- (1979): Description et affinités d'une éponge Sphinctozoaire actuelle. – Coll. inter. CNRS, 291: 483–493.
- (1981): Éponges hypercalcifiées (»Pharétronides«, Sclérosponges») des cavités des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. – Bull. Mus. nat. Hist. Paris, 3 (sér 4, sec. A, Nr. 2): 313–351.
- (1985): Coralline sponges and the evolution of Porifera. – [In:] CONWAY MORRIS, S.; GEORGE, J. D.; GIBSON, R. & PLATT, H. M.: The origins and relationships of lower invertebrates. – Syst. Assoc. Spec. 28: 1–13; Oxford (Clarendon Press).
- VAN SOEST, R. (1984): Deficient *Merlia normani* Kirkpatrick, 1908, from the Curacao reefs, with a discussion on the phylogenetic interpretation of sclerosponges. – Bijdragen tot de Dierkunde, 54: 211–219.
- WAAGEN, W. & WENTZEL, J. (1887): Salt Range Fossils, Coelenterata. – Paleont. Indica, Ser. 13, 1: 958 S.
- WENDT, J. (1979): Development of skeletal formation, microstructure, and mineralogy of rigid calcareous sponges from the Late Palaeozoic to Recent. – Coll. inter. CNRS, 291: 449–457.
- WOOD, R. A. (im Druck): The placing of Mesozoic stromatoporoids in the porifera. – [In:] Proc. third internat. Conf. of Sponge Biology in Woods Hole. Smithsonian Inst. Press.
- WOOD, R. A. & REITNER, J. (1986): Poriferan affinities of Mesozoic stromatoporoids. – Palaeontology, 29: 469–475.
- YABE, H. & SUGIYAMA, T. (1935): Jurassic stromatoporoids from Japan. – Sci. Rep. Tohoku Univ., (ser 2) 14: 135–192.