

# Die Cortex der fossilen Pharetronen (Kalkschwämme)

Autor(en): **Ziegler, Bernhard**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **57 (1964)**

Heft 2

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-163163>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Die Cortex der fossilen Pharetronen (Kalkschwämme)

von **Bernhard Ziegler**

(Paläontologisches Institut der Universität Zürich)

Mit 9 Textfiguren und 3 Tafeln

---

## VORWORT

Es wird heute allgemein anerkannt, dass die von K. A. ZITTEL (1878) so benannten Pharetronen Kalkschwämme sind. Umstritten ist jedoch, inwieweit die Merkmale, die sie in ihrem jetzigen Zustand zeigen, durch die Fossilisation beeinflusst sind. Das gilt für alle Teile des Skelettes, sowohl für die «Pharetronen-Fasern» selbst als auch für die Hüllschichten, die häufig das Faser-Geflecht umgeben. Die Folge dieser Unsicherheit ist, dass weder die Organisation der Pharetronen, noch ihr Platz innerhalb der Kalkschwämme, noch ihr System völlig geklärt sind. Zwar beschäftigen sich einige sehr gründliche Arbeiten mit einzelnen Gruppen innerhalb der Pharetronen (vgl. z. B. G. STEINMANN 1882, H. RAUFF 1913 und 1938, A. SEILACHER 1961), doch lassen sich die Ergebnisse kaum auf ihre Gesamtheit übertragen.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es, durch eine detaillierte Analyse eines einzelnen Bau-Elementes der Pharetronen, der Hüllschichten, einen Beitrag zur morphologischen Kenntnis dieser Spongien-Gruppe zu liefern. Erst nach dem Vorliegen weiterer Arbeiten wird es möglich sein, aus den morphologischen Befunden auch taxionomische Schlüsse zu ziehen.

Das bearbeitete Material entstammt folgenden Sammlungen: Naturhistorisches Museum Basel, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Freiburg im Breisgau, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen und Paläontologisches Institut der Universität Zürich. Für Auskünfte und Hinweise bin ich ferner Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER (Zürich) und Doz. Dr. K. VOGEL (Frankfurt a.M.) zu Dank verpflichtet.

### 1. Die Natur des Pharetronen-Skelettes

Bezeichnend für die Pharetronen ist die sogenannte «Pharetronen-Faser». Es handelt sich bei diesem Bau-Element um wurmförmige, ineinander verschlungene und miteinander verflochtene Gebilde von etwa 0,1–1 mm Dicke. Das Faser-Geflecht erfüllt – jedenfalls in den meisten Fällen – den gesamten Schwamm-Körper mit einem mehr oder weniger dichten Maschenwerk, das nur dort, wo Kanäle durchziehen, ausgespart bleibt.

Bei manchen Pharetronen spannt sich über die Oberfläche des Faser-Geflechtes noch eine Hülle. Vor allem in der Nähe der Anheftungsfläche tritt sie häufig auf; sie kann jedoch bis auf den Scheitel der Schwämme hinaufgreifen. Wo, wie bei vielen Sphinctozoen, das Faser-Geflecht fehlt oder nur schwach entwickelt ist, bildet die Hüllschicht das auffallendste Skelettelement. Sie wird in der Literatur unter den verschiedensten Namen erwähnt, so zum Beispiel als Rinde (A. GOLDFUSS 1833, A. VON KLIPSTEIN 1843, F. A. QUENSTEDT 1878), als Epithek (E. DE FROMENTEL 1859, F. A. ROEMER 1864, G. C. LAUBE 1865, A. POMEL 1872), als Hülle (G. C. LAUBE 1865, F. A. QUENSTEDT 1878), als Deckschicht (E. VON DUNIKOWSKI 1883, F. OPPLIGER 1929, H. RAUFF 1893, O. ZEISE 1897), als Dermal-schicht (G. J. HINDE 1883, 1887, F. OPPLIGER 1929, F. A. QUENSTEDT 1858), als Dermal-skelett (K. A. ZITTEL 1878) oder als Epidermis (G. STEINMANN 1882). Die Hüllschicht der Sphinctozoen wird von G. STEINMANN (1913), O. WILCKENS (1937), M. HERAK (1943) und A. SEILACHER (1961) als Wand<sup>1)</sup> bezeichnet.

Der Streit der Meinungen über die Natur des Pharetronen-Skelettes hat sich bisher in erster Linie an der Pharetronen-Faser selbst entzündet, während die Hüllschichten weniger beachtet wurden. Auf der Vorarbeit K. A. ZITTEL'S (1878) aufbauend, gelangten E. VON DUNIKOWSKI (1883) und G. J. HINDE (1883) zu völlig verschiedenen Ergebnissen. Beide beobachteten – ebenso wie schon K. A. ZITTEL – dass die Faser selbst kein einheitliches Gebilde ist, sondern aus Kalknadeln aufgebaut wird. E. VON DUNIKOWSKI schloss aus Vergleichen mit rezenten Kalkschwämmen, dass allein die Nadeln primär seien, die sie umhüllenden Fasern dagegen ein Produkt der Fossilisation darstellten: «Die Faser ist bei den meisten Pharetronen kein ursprüngliches, sondern ein sekundäres, lediglich durch den Fossilisationsprocess bedingtes Gebilde». G. J. HINDE dagegen betrachtete die Fasern als primär und konnte diese Ansicht gut begründen (1883, S. 159). Trotzdem wird auch heute noch vielfach (z. B. L. MORET 1921, 1952, A. H. MÜLLER 1958) die Pharetronen-Faser als ein Produkt der Fossilisation angesehen (sofern die Bearbeiter von Pharetronen diese für das Verständnis der Organismen doch eigentlich entscheidende Frage überhaupt berühren). Das geht sicherlich darauf zurück, dass H. RAUFF (1893, 1913, 1938) sich mit dem ganzen Gewicht seiner Autorität dem Standpunkt E. VON DUNIKOWSKI'S angeschlossen hatte.

Eine dritte Deutung der Pharetronen-Faser bringt J. VACELET (1960). Er vergleicht die fossilen Pharetronen mit den rezenten Kalkschwämmen *Murrayona phanolepis* und *Petrobiona massiliana* und glaubt, es handle sich bei den Faserzügen fossiler Pharetronen sicher «nicht um das primäre Skelett, sondern um den Steinkern der Maschen dieses Skelett-Netzes». «Les quelques spicules qui sont restés en place dans les canaux constituent les spicules de ce qu'on a appelé la fibre» (1960, S. 433, 436).

Auch über das Wesen der Hüllschichten gehen die Anschauungen weit auseinander. E. VON DUNIKOWSKI (1883, S. 301) beobachtete zwar Strukturen in den «Deckschichten» von *Diplostoma*, *Elasmostoma* und *Peronidella*, betrachtete sie jedoch als «natürliche Folge des Fossilisationsprocesses». H. RAUFF (1893, S. 183) schreibt: «Zum Teil haben diese Deckschichten ihrer Analyse bisher unüberwind-

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung «Wand» wird allerdings bei Kieselschwämmen auf das skelett-tragende Choanosom angewandt.

liche Schwierigkeiten entgegengesetzt; aber dass sie schon ursprünglich aus dichten, oder nur von Poren oder Ostien durchbrochenen, homogenen, strukturlosen . . . Kalkhäuten bestanden haben, wie sie vielfach jetzt erscheinen, ist nach allem, was wir über die Schutzskelette der Spongien wissen, sehr unwahrscheinlich». Er hält die Hüllschichten in ihrer jetzt vorliegenden Gestalt für postmortal. Auch M. W. DE LAUBENFELS (1955, S. E 97) glaubt an sekundäre Veränderungen bei den Hüllschichten: «In life, the [fine-textured, commonly wrinkled] dermis may have been flexible».

Auf der anderen Seite vertritt G. STEINMANN (1882, S. 186) mit Nachdruck die Ansicht, dass die Hüllschichten, jedenfalls der Sphinctozoen, primär seien. Er stützt seine Auffassung auf den Nachweis bohrender Thallophyten und schreibt: «Es liegt auf der Hand, dass solch' zarte Gebilde unmöglich bei einer Umkrystallisation des Kalkes erhalten bleiben, sondern dass sie nur in wenig oder gar nicht veränderter Kalkmasse so klar und deutlich beobachtet werden können». A. SEILACHER (1961) hält die «Wand» der Sphinctozoen ebenfalls für ursprünglich verkalkt, da sie unverdrückt schwere Epizoen tragen kann: «Alle Indizien sprechen dafür, dass das Sklerosom schon zu Lebzeiten korallenartig hart und fest gewesen ist». Er räumt jedoch die Möglichkeit ein, dass «dem lebenden Sklerosom eine derartige Widerstandsfähigkeit vielleicht gar nicht zukam, sondern dass es erst durch unmittelbar nach dem Tode auftretende Verkalkung verfestigt worden» ist (1961, S. 774).

Die Hüllschichten, denen die vorliegende Untersuchung gilt, sind losgelöst von den Pharetronen-Fasern nicht zu verstehen. Es ist darum notwendig, auch die Natur der Pharetronen-Faser zu erörtern. Die besten Auskünfte über mögliche Veränderungen, welche die Skelett-Elemente postmortal erlitten haben können, geben Vorgänge, die eindeutig das lebende Tier betroffen haben. In erster Linie ist dabei an intravitalen Bewuchs zu denken.

Zahlreiche Epizoen wie Serpuliden, Bryozoen und manche Lamellibranchiaten brauchen für ihre Ansiedlung ein festes Substrat. Sofern der Nachweis gelingt, dass solche Organismen zu Lebzeiten eines Schwammes auf seinen Skelett-Elementen aufgewachsen waren, muss die Anheftungsfläche schon primär fest gewesen sein. Ein lockeres, durch Weichteile («Sarkode», H. RAUFF 1893) zusammengehaltenes Haufwerk von Kalkspiculae kann als Unterlage der Epizoen nicht ausreichen.

Über einen ersten Fall intravitalen Aufwuchses auf Sphinctozoen berichtet A. SEILACHER (1961, S. 773, Erläuterungen zu Abb. 6c): «Von drei auf einem älteren Individuum wachsenden Tochterschwämmen wurde einer . . . noch im Leben von einer Koralle besiedelt und musste nach der Seite weiterwachsen». Einige weitere Beispiele zeigen, dass der Bewuchs öfters lebende Schwämme betroffen hat.

1. *Peronidella* cf. *furcata* (GOLDFUSS); Unterkreide von Schöppenstedt bei Braunschweig (NW-Deutschland) (Taf. 1, Fig. 1; vgl. auch B. ZIEGLER 1964, S. 93, Taf. 11, Fig. 2a und b, Fig. 3). Das Faserskelett des Schwammes lässt zwei Wachstumsperioden erkennen. Nach Abschluss der ersten und vor Beginn der zweiten setzten sich – unter anderem – eine *Exogyra* und eine *Serpula* fest. Beim Weiterwachsen des Schwammes stand die *Exogyra*-Klappe dem Fortbau des Faserskelettes im Wege, das darum an ihr bogenförmig zurückblieb. Die Serpuliden-Röhre dagegen

wurde teilweise überwachsen. Nur ihr vorderster Abschnitt blickt noch unter den Fasern der zweiten Wachstumsperiode des Schwammes hervor.

2. «*Stellispongia*» *concinna* (KLIPSTEIN); Cassianer Schichten (Trias) der Settsass-Scharte bei St. Cassian (Prov. Bozen, Italien) (Taf. 1, Fig. 2, Taf. 2, Fig. 1; vgl. auch B. ZIEGLER 1964, S. 93, Taf. 11, Fig. 4). Auch hier sind zwei deutlich geschiedene Wachstumsphasen erkennbar. Das erste Stadium besteht aus einem umgekehrt kegelförmigen Schwammkörper, dessen Mantelfläche von einer schwach welligen, dichten Hüllschicht überzogen wird. Seine Oberseite zeigt ein feinmaschiges Geflecht von Pharetronen-Fasern, auf dem eine Serpuliden-Röhre festgeheftet ist (Taf. 1, Fig. 2). Weitere Serpeln sitzen auf der Hüllschicht (Taf. 2, Fig. 1). In einer zweiten Wachstumsphase bildete der Schwamm eine Wucherung, die das zuerst entstandene Skelett randlich und von der Oberseite her einhüllte. Dabei griff das Fasergeflecht sowohl über die Serpel auf der Schwamm-Oberseite als auch über eine der Röhren auf der Hüllschicht hinweg und deckte sie teilweise zu.

3. *Elasmostoma*<sup>2)</sup> cf. *acutimargo* (ROEMER); Unterkreide von Schöppenstedt bei Braunschweig (NW-Deutschland) (Taf. 1, Fig. 9). Ein röhrenförmiger Seitenspross des Schwammes (vgl. B. ZIEGLER 1965) trägt eine bogig gekrümmte Röhre einer Serpula. Die Reaktionen des Schwammes auf den Bewuchs sind deutlich zu erkennen. Seine Hüllschicht steigt an der Anheftungsfläche der Serpula narbenförmig empor. Ausserdem scheinen die Poren der Hüllschicht dort, wo die Röhre festgewachsen war, weitgehend geschlossen worden zu sein.

4. *Colospongia dubia* (MÜNSTER), Cassianer Schichten (Trias) der Seelandalpe bei Schluderbach (Carbonin; Prov. Bozen, Italien) (Taf. 1, Fig. 8). Die dicke, von Poren durchbrochene Hüllschicht des untersten Segmentes des Sphinctozoen ist von einer Serpuliden-Röhre bewachsen. Diese muss sich auf ihrer Unterlage festgesetzt haben, ehe das zweite Segment gebildet wurde. Die Hüllschicht des zweiten Segmentes greift randlich auf die Serpuliden-Röhre hinauf, wird jedoch insgesamt in ihrem Wachstum stark behindert. Erst die obere Hälfte des zweiten Segmentes und das dritte Segment wachsen ungestört.

In allen diesen Fällen hat der Bewuchs lebende Schwämme betroffen. Das Substrat des Aufwuchses muss dabei fest gewesen sein. Diese Feststellung gilt für die Pharetronen-Fasern ebenso wie für die Hüllschichten. Vorgänge, die erst postmortal zu einer Verkalkung der heute vorliegenden Skelett-Elemente geführt haben, sind auszuschliessen. Fasern und Hüllschichten der Pharetronen sind darum primär.

## 2. Der Bau der Hüllschichten

Nur selten erlaubt es der Erhaltungszustand, die Struktur der Hüllschichten zu untersuchen. Meist sind sie so umkristallisiert, dass sämtliche Feinheiten des Baues verlorengegangen sind. Die wenigen Ausnahmen, zu denen zusätzlich noch die Angaben bei G. J. HINDE (1893) treten, genügen indessen zu einer grundsätzlichen Deutung der Hüllschichten. Bei den Inozoa stützt sie sich in erster Linie auf die

<sup>2)</sup> Typ der Gattung ist nicht, wie M. W. DE LAUBENFELS (1955) angibt, *Tragos acutimargo* ROEMER, sondern *Elasmostoma frondescens* FROMENTEL (E. DE FROMENTEL 1859, S. 43; vgl. auch B. S. SOKOLOV 1962, S. 35).

Befunde an *Enaulofungia corallina* FROMENTEL, bei den Sphinctozoa auf Beobachtungen an *Celyphia submarginata* (MÜNSTER).

*Enaulofungia corallina* FROMENTEL ist eine recht häufige Art im unteren «Rauracien» (Malm, oberes Oxfordien) des Berner Jura. Die Schwammkörper sind rundlich, ihr Durchmesser beträgt ungefähr 1–3 cm. Mit ihrer Basis sind sie an den verschiedensten Substraten angeheftet; gelegentlich umfassen sie zylindrische Körper, vermutlich Pflanzenstengel. In manchen Fällen, jedoch keinesfalls bei der Mehrzahl der Stücke, ist die Unterseite des Schwammes ganz oder teilweise von einer dichten, etwas welligen bis runzeligen Hüllschicht überzogen (Taf. 2, Fig. 4). Der Schwammkörper selbst ist aus einem relativ lockeren Geflecht von Kalkfasern<sup>3)</sup> aufgebaut, die etwa 0,2 mm dick sind. Die Maschenweite schwankt zwischen 0,2 und 0,5 mm. Im Scheitel des Schwammes münden Kanäle, die mit einer Weite von 0,5–1 mm aus der Tiefe heraufführen. In die Oberfläche des Schwammes sind weitere Kanäle eingesenkt, die in etwas unregelmässigem Verlauf dem Scheitel zustreben<sup>4)</sup>. Die Skelett-Fasern enthalten relativ grosse dreistrahlige Nadeln (G. J. HINDE 1883, Taf. 35, Fig. 3b)<sup>5)</sup>. Die Länge eines Strahles beträgt ungefähr 0,3 mm. Nach G. J. HINDE werden sie von weiteren, wesentlich kleineren Nadeln umhüllt.

Bei guterhaltenen Stücken kann man beobachten, dass auch in die Hüllschicht zahlreiche dreistrahlige Nadeln eingelagert sind (Taf. 3, Fig. 3). Diese Dreistrahler lassen sich aus der Grundform eines Tetraeders ableiten. Dabei ist der vierte («apicale»), in das obere (beziehungsweise von der Hüllschicht aus gesehen: äussere) Eck des Tetraeders weisende Strahl stets völlig rückgebildet. Zugleich sind die drei verbleibenden Strahlen etwas aufgebogen. Es entsteht so eine sehr flache und niedrige, dreiseitige Pyramide, deren Kanten von den Strahlen der Spiculae gebildet werden (vgl. auch E. HENTSCHEL 1923, S. 314). Die Grundfläche der Pyramide verläuft fast immer parallel zur Oberfläche der Hüllschicht; nur selten ist sie wenig gekippt. In der Aufsicht zeigen darum die drei Strahlen der Spiculae Winkel von 120°. Ihre Länge beträgt etwa 0,3 mm. Die Spiculae überlagern sich gegenseitig; an der Bildung der Hüllschicht sind oft mehrere Lagen beteiligt. Sie sind in eine anscheinend strukturlose und dichte Kalkhaut<sup>6)</sup> von etwa 0,2–0,5 mm Dicke eingelagert. Nur ein Teil von ihnen ragt mit dem Zentrum (das heisst mit der Spitze der Pyramide) über diese dichte Masse empor. Manche Spiculae sind nur mit dem äussersten Teil ihrer Strahlen in der Hüllschicht verankert. Es ist wahrscheinlich, dass sich im Leben nach aussen weitere Lagen von Spiculae angeschlossen haben. Mit dem Tode des Schwammes und der Zersetzung der Weichteile ist jedoch ihre Verbindung zur Hüllschicht verloren gegangen. Sie sind deshalb nicht im Zusammenhang mit dem übrigen Skelett eingebettet worden.

*Radispongia radiceformis* (GOLDFUSS)<sup>7)</sup> aus dem oberen Jura Süddeutschlands, des Randen und des Aargaus zeigt im Prinzip einen ähnlichen Bau der Hüllschicht wie *Enaulofungia*. Das Faserskelett des länglichen, oft knorrigen, mit seiner Spitze festgehefteten Schwammkörpers (Taf. 2, Fig. 2, 3 und 7) wird in

<sup>3)</sup> Ein Grossteil des Materials ist allerdings sekundär verkieselt.

<sup>4)</sup> Siehe Systematisch-Nomenklatorische Anmerkung Nr. 1.

<sup>5)</sup> Siehe Systematisch-Nomenklatorische Anmerkung Nr. 2.

<sup>6)</sup> Bei den vorliegenden Stücken fast ausnahmslos diagenetisch verändert.

<sup>7)</sup> Siehe Systematisch-Nomenklatorische Anmerkung Nr. 3.

unterschiedlichem Ausmass von einer dichten Hüllschicht umkleidet. Bei manchen Individuen ist diese Hüllschicht nur lückenhaft und dünn ausgebildet; bei anderen Stücken reicht sie oft bis weit auf den Scheitel hinauf. Sie ist anscheinend strukturlos; nur bei guterhaltenen Stücken sind sehr zarte dreistrahligte Nadeln sichtbar, deren Form und Anordnung mit den Spiculae von *Enaulofungia* übereinstimmt. Ihre Grösse ist allerdings wesentlich geringer; ein Strahl ist nur ungefähr 0,1 mm lang (Taf. 3, Fig. 2). Sehr ähnliche, nur geringfügig grössere dreistrahligte Nadeln sind ferner in die Hüllschicht eingelagert, die bei dem von F. A. QUENSTEDT (1878, Taf. 125, Fig. 5) als «*Spongites semicinctus*»<sup>8)</sup> abgebildeten Exemplar kragenförmig den Schwammkörper umgibt (Taf. 2, Fig. 8; Taf. 3, Fig. 1).

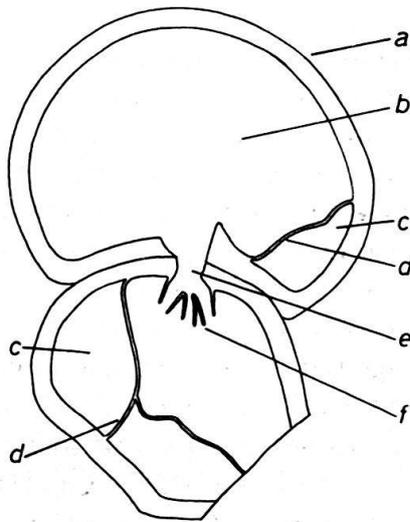


Fig. 1. *Celyphia submarginata* (MÜNSTER), Trias (Cassianer Schichten), St. Cassian (Prov. Bozen, Italien); halbschematischer Schnitt (Samml. München, AS VII 282).  $\times 5,5$ .

- a Hüllschicht (=«Wand»)
- b Kammer-Hohlraum (Choanosom)
- c Nebenkammer
- d Vesiculäre Trennwand
- e «Ostie»
- f Fingerförmige Fortsätze auf der Innenseite der «Ostie».

*Celyphia submarginata* (MÜNSTER) aus den Cassianer Schichten (Trias) der Südtiroler Dolomiten gehört zu den merkwürdigsten Kalkschwämmen überhaupt. Auf einem Substrat – meist sind es Trümmer von Muschelschalen – ist ein Knäuel von mehr oder weniger zahlreichen kugelförmigen Gebilden festgeheftet. Der Durchmesser der Kugeln nimmt offensichtlich mit dem Alter des Tieres zu (Taf. 1, Fig. 4). Die Kugeln selbst sind hohl; nur vereinzelt sind durch dünne Wände Nebenkammern abgetrennt (Textfig. 1). Am Typus von *Celyphia pisiformis* (MÜNSTER), den G. C. LAUBE (1865), K. A. ZITTEL (1878), G. STEINMANN (1882) und A. SEILACHER (1961) als konspezifisch mit *Celyphia submarginata* (MÜNSTER) betrachten, sind an einzelnen Stellen (möglicherweise im Bereich der «Ostien») unter der stark angewitterten Hüllschicht im Inneren der kugelförmigen Kammern deutliche Phare-

<sup>8)</sup> Siehe Systematisch-Nomenklatorische Anmerkung Nr. 4.

tronen-Fasern erkennbar (Taf. 1, Fig. 11). Die Fasern haben einen Durchmesser von etwa 0,1 mm; ihre Feinstruktur ist nicht festzustellen. Offensichtlich kommt demnach bei *Celyphia* – sofern das Innere der Kammern nicht überhaupt hohl ist – sowohl ein reticuläres (Pharetronen-Fasern) als auch ein vesiculäres (blasenförmige Wände der Nebenkammern) Füllgewebe vor.

Die Hüllen der Kugeln von *Celyphia submarginata* (MÜNSTER) sind bei einem Durchmesser von 7 mm etwa 0,4 mm dick. Sie sind vollkommen dicht und zeigen im Querschliff einen deutlich schichtigen Aufbau. Auf jeder kugelförmigen Kammer sind in die «Wand» wenige «Ostien» eingelassen, die einen Durchmesser von ungefähr 1 mm besitzen und deren Ränder oft aufgebogen sind. Ihre Innenseite trägt die von G. STEINMANN (1882, S. 158–159) beschriebenen fingerförmig zerlappten Fortsätze.

Die Oberfläche der Kugelhüllen ist bei den meisten Exemplaren völlig glatt. Immerhin kannte schon G. STEINMANN Individuen, deren «Wand» aussen «durch feine, erhabene, miteinander anastomosierende Streifen rauh» ist. Bei guterhaltenen Stücken entpuppen sich diese Erhabenheiten als wurmförmige, miteinander verschlungene Fasern, die stark an die Skelett-Fasern der Pharetronen erinnern. Nadeln waren in ihnen allerdings bisher nicht nachzuweisen, doch fällt dieser Nachteil wenig ins Gewicht, da zum Nachweis von Nadeln in Pharetronen-Fasern ganz allgemein ein ungewöhnlich günstiger Erhaltungszustand notwendig ist. Die Fasern der Oberfläche der Kugelhüllen bei *Celyphia* sind etwa 0,05–0,1 mm dick<sup>9</sup>). In der unmittelbaren Umrandung der «Oscula» sind sie nur ganz schwach angedeutet; erst in einiger Entfernung werden sie kräftiger (Taf. 2, Fig. 9).

Diese Fasern sind auch unter der Überlagerung durch die nächstjüngere Kammer erkennbar. Schon G. STEINMANN (1882) fiel es auf, dass sich die «kugeligen, locker aneinandergesetzten Segmente» oft «nicht einmal berühren, sondern einen Zwischenraum zwischen sich lassen». Nach G. STEINMANN wird dieser Zwischenraum von «Versteinerungsmasse» erfüllt (1882, S. 161, Erläuterungen zu Taf. 7, Fig. 10); er ist jedoch in erster Linie durch die Fasern der Oberfläche der Kugelhüllen bedingt. Ihren Unregelmässigkeiten schmiegt sich die Hülle der nächstjüngeren Kammer weitgehend an.

### 3. Vergleich mit rezenten Kalkschwämmen

Die meisten rezenten Kalkschwämme sind in wesentlichen Punkten von den fossilen Pharetronen verschieden. Ihre Spiculae sind in der Regel isoliert, selten zu Bündeln angeordnet oder mit ihren Enden aneinandergelastet. Kalkfasern, die in ihrem Inneren Kalkspiculae enthalten, sind fast ausnahmslos auf die fossilen Pharetronen beschränkt. Trotzdem kann ein Vergleich des Skelett-Baues von Pharetronen und rezenten Kalkschwämmen wesentliches über die Natur der Hüllschichten aussagen.

Bei manchen rezenten Kalkschwämmen, zum Beispiel bei *Hypograntia infrequens* CARTER (vgl. M. BURTON 1963, S. 531) treten vier verschiedene Skelettschichten auf. Das Choanosom, das heisst der die Geisselkammern enthaltende

<sup>9</sup>) Auch die Pharetronen-Fasern von *Stellispongia* besitzen einen Durchmesser von nur rund 0,1 mm.

Teil des Schwammes, wird von Vierstrahlern mit verlängertem Apicalstrahl gestützt. Seinen Abschluss gegen den Paragaster (beziehungsweise gegen die Cloakalhöhle nach M. BURTON) bildet die Cloakalmembran, die kleine Cloakal-Spiculae enthält. Den Abschluss des Schwammes nach aussen stellt die Dermalmembran mit kleinen stabförmigen Dermal-Nadeln dar. Zwischen der Dermalmembran und dem Coanosom liegt noch eine weitere Schicht, die ebenfalls ihre typischen Spiculae besitzt (Textfig. 2). Wenn diese Weichkörper-Schicht zwischen Dermalmembran und Choanosom eine gewisse Dicke erreicht, so wird sie als Rinde oder Cortex bezeichnet.

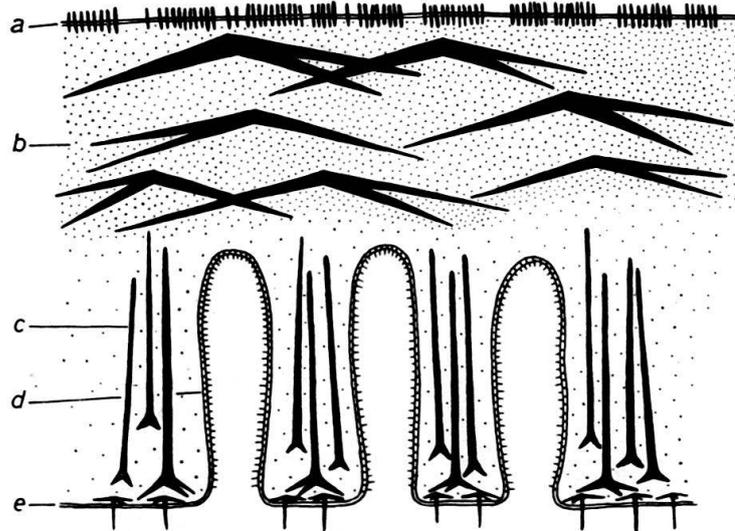


Fig. 2. *Hypograntia infrequens* CARTER; schematischer Schnitt (nach M. BURTON 1963, verändert).

- a Dermalmembran und Dermalnadeln
- b Cortex und Corticalnadeln
- c Choanosom mit Stützskelett
- d Geisselepithel
- e Cloakalmembran und Cloakalnadeln.

Auch bei den oft mit den fossilen Pharetronen verglichenen Gattungen *Plectoninia* (vgl. G. J. HINDE 1900, S. 50) und *Minchinella* (vgl. R. KIRKPATRICK 1908, S. 503) sind Choanosom- und Cortical-Skelett deutlich voneinander verschieden. Vor allem bei *Minchinella* steht einem Netzwerk von Kalkfasern, die aus Nadeln bestehen, welche von Kalkzement umhüllt werden, und die das Choanosom stützen, eine dermale und cloakale Hülle isolierter ein-, drei- und vierstrahliger Spiculae gegenüber. Entsprechend den Verhältnissen bei *Hypograntia* und in Analogie zu gewissen tetraxoniden Kieselschwämmen kann man diese Hülle als Cortex bezeichnen (Textfig. 3).

*Minchinella* ist noch in einer weiteren Hinsicht für das Verständnis der Hüllschichten der Pharetronen wichtig. Die Spiculae der Kalkschwämme werden bekanntlich von Skleroblasten gebildet, auf die indessen weder die Kalkfasern der Pharetronen noch die Hüllschichten zurückgeführt werden können. Bei *Minchinella* gelang R. KIRKPATRICK (1908, S. 509) der Nachweis, dass besondere Telmatoblasten, die an manchen Orten eine geschlossene Zellschicht bilden, für die

Auflagerung des Zementes auf die zu Bündeln angeordneten Spiculae verantwortlich sind (vgl. auch O. A. WELTER 1910, S. 48). Es ist anzunehmen, dass sie auch der Ort sind, an dem die Spiculae-freien Kalkskelette von *Murrayona phanolepis* (vgl. R. KIRKPATRICK 1910) und *Petrobiona massiliana* (vgl. J. VACELET & C. LEVI 1958; J. VACELET 1960 und 1964) entstehen.

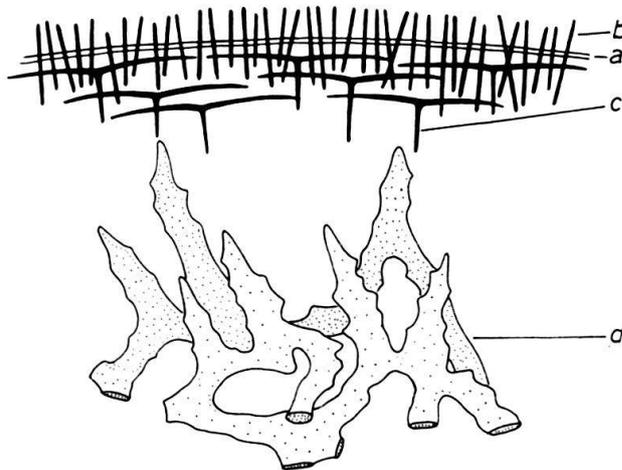


Fig. 3. *Minchinella lamellosa* KIRKPATRICK; schematischer Schnitt (nach R. KIRKPATRICK 1908, verändert).  $\times 180$ .

- a Dermalmembran
- b Dermalnadeln
- c Cortical-Skelett
- d Fasern des Choanosoms.

#### 4. Die Cortex der Pharetronen

Aus den Verhältnissen bei rezenten Kalkschwämmen ergibt sich zwanglos eine Deutung der Skelett-Elemente der fossilen Pharetronen. Es kann kein Zweifel daran bestehen, dass das Faser-Netzwerk das Stütz-Skelett des Choanosoms darstellt. Über die Oberfläche des Choanosoms (beziehungsweise des Fasergeflechtes) muss sich als Abschluss des Weichkörpers noch eine Dermalmembran gespannt haben. Sobald jedoch Indizien dafür vorliegen, dass über dem Choanosom eine mächtigere Lage von Weichteilen folgte, kann dies nur eine Rindenschicht oder Cortex gewesen sein, die sich zwischen Choanosom und Dermalmembran einschob.

Die Befunde an *Enaulofungia* zeigen, dass die Hüllschichten bei dieser Gattung nur der Basis einer Folge von Lagen isolierter Kalkspiculae entsprechen. Es ist wahrscheinlich, dass ähnliches auch für die Hüllschichten anderer Gattungen gilt, ohne dass man jedoch diese Vermutung verallgemeinern dürfte. In diesen Fällen stellt die Hüllschicht also die tiefste Partie einer Cortex dar. Deren vollständige Dicke ist nicht festzustellen, da die oberen Lagen von Spiculae zusammen mit der Dermalmembran bei der Fossilisation verloren gegangen sind. Es ergibt sich daraus, dass die Hüllschicht jedenfalls bei den untersuchten Gattungen nicht die Dermalbildung darstellt, als die sie bisher stets angesprochen wurde. Sie dürfte vielmehr als Absonderung einer zusammenhängenden Lage von Telmatoblasten an der Basis der Cortex zu verstehen sein (Textfig. 4 und 5).

Die Cortex kann zu Lebzeiten des Tieres nicht allein auf den Bereich der Hüllschichten beschränkt gewesen sein. Bei allen Formen, bei denen sie überhaupt ausgebildet war, hat sie sich über die gesamte Oberfläche des Schwammes erstreckt. Sie ist jedoch nur an denjenigen Stellen fossil erhalten geblieben, an denen eine Lage von Telmatoblasten Kalkzement ausgeschieden hat, der die Spiculae verkittete und mit den Fasern des Choanosoms verschweisste. An allen anderen Punkten der Schwamm-Oberfläche mussten die isolierten Spiculae von Cortex und Dermalmembran mit dem Tode des Schwammes verlorengehen.

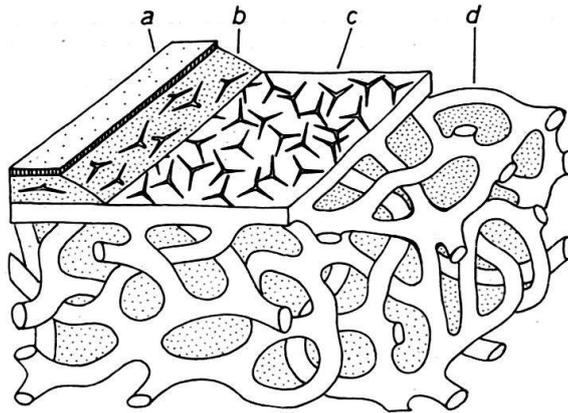


Fig. 4. *Enaulofungia corallina* FROMENTEL; Rekonstruktion der Cortex.

- a Dermalmembran
- b Cortex mit freien Spiculae
- c Hüllschicht mit verkitteten Spiculae
- d Fasern des Choanosoms.

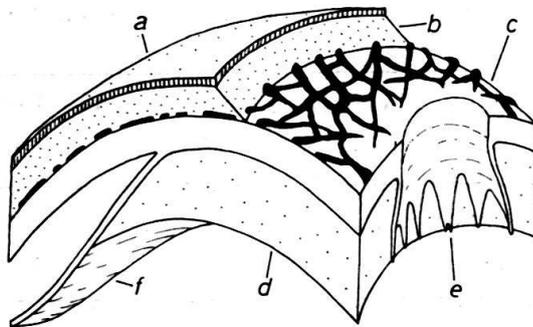


Fig. 5. *Celyphia submarginata* (MÜNSTER); Rekonstruktion der Cortex.

- a Dermalmembran
- b Cortex
- c Hüllschicht mit aufsitzenden Fasern
- d Choanosom
- e Fingerförmige Fortsätze auf der Innenseite der «Ostien»
- f Vesiculäre Trennwand einer Nebenkammer.

Die Hüllschichten von *Enaulofungia* verkitten die bereits fertig gebildeten Spiculae. Die Kalkabscheidung durch die Telmatoblasten setzt hier also erst in einem Stadium ein, in dem die Skleroblasten ihre Aufgabe bereits erfüllt haben<sup>10)</sup>.

<sup>10)</sup> Auch die Pharetronen-Faser kann erst gebildet werden, wenn die Skleroblasten die Abscheidung der eingeschlossenen Spiculae beendet haben.

Bei jungen Individuen sind darum Hüllschichten auf diejenigen Körperabschnitte beschränkt, an denen kein Wachstum mehr stattfindet. Bei kugeligen Formen wie *Enaulofungia* sind das kleine Teile der Basis, während bei kegelförmigen Gebilden die Hüllschichten auch auf die Seite hochsteigen können. Ausgewachsene Stücke dagegen können bis hoch auf den Scheitel hinauf mit Hüllschichten überzogen sein. Auf jeden Fall aber wird verständlich, warum «ein so unwesentliches und unbeständiges Merkmal» wie das Vorkommen oder Fehlen einer Hüllschicht nicht «zur Unterscheidung von Gattungen verwerthet werden darf» (K. A. ZITTEL 1878, S. 131).

Andererseits ist es jedoch möglich, dass bei denjenigen Pharetronen, bei denen bisher alle Versuche fehlgeschlagen sind, Spiculae nachzuweisen, die Telmatoblasten schon sehr früh mit der Kalkabscheidung begonnen haben. Das gilt vor allem für die Hüllschichten vieler Sphinctozoen und würde hier auch das rhythmische Wachstum gut erklären. Bei der Gattung *Celyphia* ist an vielen Exemplaren der schichtige Aufbau der «Wand» deutlich zu erkennen; Spiculae waren indessen trotz guten Erhaltungszustandes noch nirgends zu beobachten. Es ist wahrscheinlich, dass dies keine Folge der Überlieferung ist, sondern dass die «Wand» schon primär keine Spiculae enthielt. Man darf annehmen, dass die Telmatoblasten die Hüllschicht zu einem Zeitpunkt gebildet haben, zu dem die Skleroblasten noch nicht funktionstüchtig waren.

Die frühe Ausscheidung des Cortikal-Skelettes vieler Sphinctozoen hatte verschiedene Folgen. Erstens erzwang sie das charakteristische rhythmische Wachstum und damit die Segmentierung. Zweitens liess sie in manchen Fällen die Bildung eines festen Stütz-Skelettes für das Choanosom überflüssig werden; sofern überhaupt noch Spiculae ausgeschieden wurden, blieben sie isoliert und gingen bei der Fossilisation verloren.

Die Ursache der überstürzten Bildung der Hüllschichten liegt wahrscheinlich in der Lebensweise der Sphinctozoen begründet. Zwar sind fast alle Pharetronen ausgeprägte Flachwasser-Bewohner, doch scheinen die Sphinctozoen – jedenfalls in Perm und Trias – im Riffbereich eine besonders grosse Rolle zu spielen. Die damit verbundenen Anforderungen an die Stabilität erklären, warum in der Cortex schon sehr frühzeitig durch die Telmatoblasten ohne vorhergehende Aktivität der Skleroblasten feste Skelette gebildet wurden.

Die dichten Skelette an der Grenze zwischen Cortex und Choanosom der Sphinctozoen sind somit wahrscheinlich umweltbedingt. Die Segmentierung der Tiere, welche auf diese Cortikal-Skelette zurückgeht, stellt darum eine Anpassung an das Biotop dar.

## 5. Die Cortex und das Kanalsystem

Für die grosse Masse der fossilen Pharetronen wird ein leucones Kanalsystem angenommen. Die Wasserzirkulation führte von der äusseren Oberfläche in die Maschen des Choanosoms, wo die Geisselkammern vermutet werden, und von dort aus zum «Paragaster» (wo dieser fehlt, mündet die Wasserzirkulation direkt im Scheitel oder auf der Oberfläche). Das Vorhandensein einer Cortex und besonders

die Anwesenheit einer dichten Hüllschicht an der Basis der Cortex können für die Wasserzirkulation nicht ohne Folgen bleiben.

Auch hier sind Vergleiche mit rezenten Kalkschwämmen aufschlussreich. Bei *Hypograntia infrequens* CARTER dringt das Wasser durch winzige Dermalporen in die Cortex. Hier wird es in relativ weiten Kanälen, die teilweise fast den Charakter von Subdermalräumen annehmen, gesammelt und den (in diesem Fall syconen) Geisselkammern zugeführt (Textfig. 6). Von ihnen geht die Zirkulation durch die Cloakalhöhle und das Osculum ins Freie. Ein ähnliches Verhalten ist für fossile Formen wie *Peronidella* und *Eusiphonella* wahrscheinlich. Nur sind hier die Geisselkammern nach dem leuconen Typ gebaut und liegen in den Maschen des Faserflechtes.

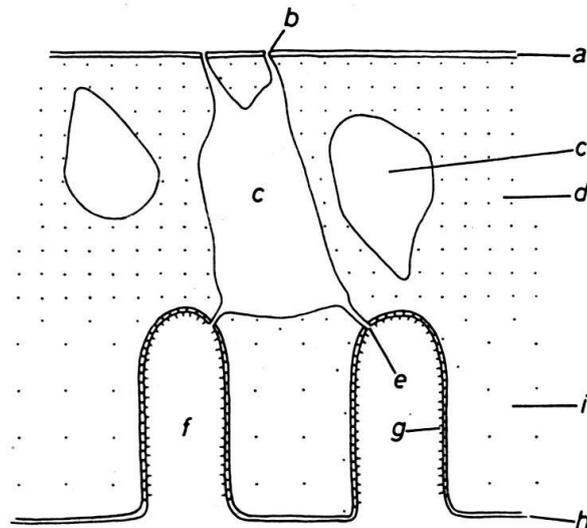


Fig. 6. *Hypograntia infrequens* CARTER; Schema des Kanalsystems (nach E. HENTSCHEL 1923, verändert).

- a Dermalmembran
- b Dermalpore
- c Subdermalräume und Einströmkanäle
- d Cortex
- e Kammerporen
- f Geisselkammern
- g Geisselepithel
- h Cloakalmembran
- i Choanosom.

Bei anderen Gattungen, deren Cloakalhöhle nicht deutlich ausgebildet ist, kompliziert sich das Bild. Für *Enaulofungia* (und wohl ebenso auch für *Stellispongia*) muss man annehmen, dass die Wasserzirkulation von den Dermalporen in grössere, mehr oder weniger radial verlaufende Einströmkanäle der Cortex führte, die an den Kammerporen (E. HENTSCHEL 1923, S. 313) endeten. Von ihnen aus wurde das Wasser auf die einzelnen Geisselkammern in den Maschen des Faserflechtes verteilt. Der Ausstrom ging zum Teil über Kanäle, die aus der Tiefe des Choanosoms zum Scheitel führten, zum Teil jedoch auch über oberflächenparallele Kanäle. Diese waren bei manchen Stücken deutlich in die Oberfläche des Choano-

soms eingesenkt (am extremsten bei *Blastinia*), bei anderen Exemplaren verliefen sie indessen ganz im Bereich der Cortex (Textfig. 7).

Wird im basalen Teil der Cortex eine dichte Hüllschicht gebildet, so muss das weitreichende Veränderungen in der Wasserzirkulation zur Folge haben. Bei *Enaulofungia* und *Stellispongia* ist es vorstellbar, dass die Geisselkammern im proximalen<sup>11)</sup> Teil des Schwammkörpers auch nach der Bildung der Hüllschicht noch aus den distalen Körperteilen beliefert werden. Auch eine Umbildung der Zugangswege zu den Geisselkammern erscheint bei der weitgehenden Beweglichkeit der Zellen des Choanosoms nicht ausgeschlossen. Bei hoch kegelförmigen oder zylindrischen Typen ohne deutliche Kanäle wie *Leiospongia* oder *Radicispongia* ist dies jedoch kaum mehr möglich. Man wird annehmen können, dass dort die proximal gelegenen Geisselkammern weitgehend ihre Funktion verloren haben und dass die Wasserzirkulation auf die distalen Körperteile beschränkt bleibt.

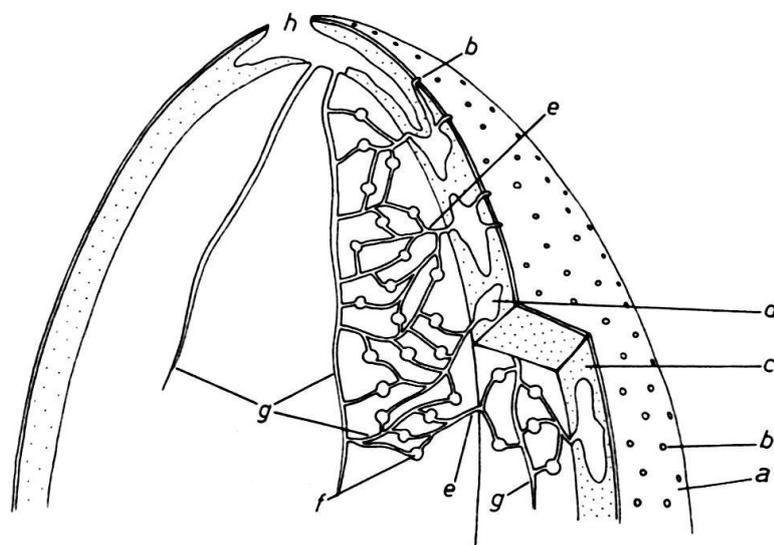


Fig. 7. *Enaulofungia corallina* FROMENTEL; Schema des Kanalsystems.

- a Dermalmembran
- b Dermalporen
- c Cortex
- d Subdermalräume
- e Zuführende Kanäle
- f Geisselkammern
- g Abführende Kanäle
- h Osculum

Manche Gattungen lösen dieses Problem auf sehr elegante Weise. Entweder sie bilden gar keine dichte Hüllschicht aus; die Basal-Lage der Cortex trägt dann zahlreiche feine Poren, wie das zum Beispiel bei *Colospongia* (Taf. 1, Fig. 8) und zum Teil auch bei *Elasmostoma* (Taf. 1, Fig. 9) der Fall ist. Oder es bleiben in der Hüllschicht einzelne grössere Öffnungen ausgespart (*Elasmostoma*; *Eudea*, Taf. 2, Fig. 6). Der Wasserstrom, der in den Einströmkanälen der Cortex gesammelt wurde, konnte durch sie in das Choanosom eintreten (Textfig. 8). Schliesslich kommt es auch vor,

<sup>11)</sup> Die Bezeichnungen proximal und distal beziehen sich hier auf die Anheftungsfläche des Schwammes.

dass Einströmkanäle den proximalen Teil des Schwamm-Körpers erschliessen (Textfig. 9).

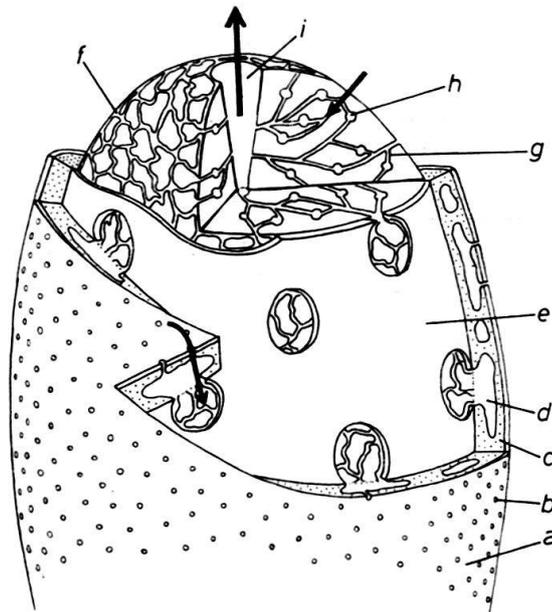


Fig. 8. *Eudea perforata* (QUENSTEDT); Rekonstruktion und Schema des Kanalsystems.

- a Dermalmembran
- b Dermalporen
- c Cortex
- d Subdermalräume und Einströmkanäle
- e Hüllschicht
- f Fasergeflecht des Choanosoms
- g Kanäle
- h Geisselkammern
- i Osculum.

Am schwierigsten ist das Kanalsystem bei Gattungen wie *Celyphia* zu deuten. Alle Anzeichen sprechen dafür, dass das Innere der kugelförmigen Kammern dem Choanosom mit den – vermutlich leuconen – Geisselkammern entspricht. Die wenigen Öffnungen (= «Ostien») in der dichten Hüllschicht lassen indessen keinen Unterschied zwischen den Poren der Einströmkanäle und dem Osculum erkennen. Trotzdem kann eine der Öffnungen als Osculum gedient haben, während die übrigen die Durchtrittsstellen der Einströmkanäle darstellen. Es ist jedoch auch nicht völlig auszuschliessen, dass die Wasserzirkulation pulsierte, das heisst, dass zu gewissen Zeiten Wasser durch die «Ostien» einströmte, zu anderen Zeiten dagegen ausgestossen wurde. Bei solchen Formen, die nur aus einer einzigen Kammer mit einer einzigen Öffnung bestehen, ist ein abwechslungsweises Ein- und Ausströmen des Wassers durch die Öffnung sogar die einzige Möglichkeit, wie die Wasserzirkulation funktionieren konnte. Auf keinen Fall ist es darum richtig, die Öffnungen in der Hüllschicht von *Celyphia* einfach als Oscula zu bezeichnen, wie das G. C. LAUBE (1865), K. A. ZITTEL (1878) und M. W. DE LAUBENFELS (1955) tun.

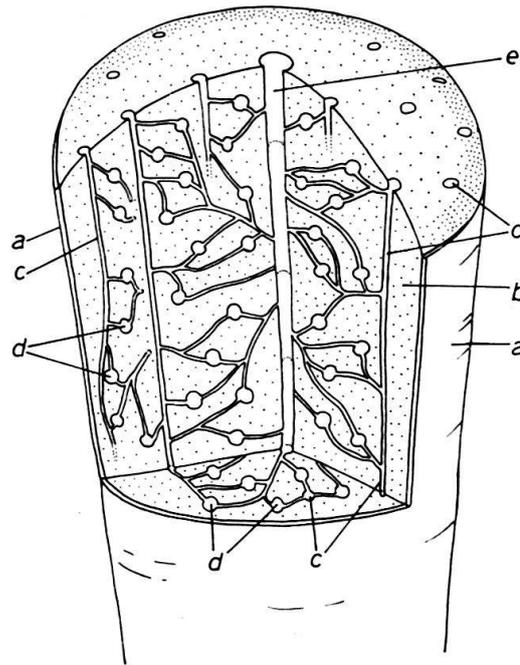


Fig. 9. *Epitheles induta* (QUENSTEDT); Schema des Kanalsystems (Cortex und Dermalmembran sind abgehoben!).

- a Hüllschicht
- b Choanosom
- c Zuführende Kanäle
- d Geisselkammern
- e Ausfuhrkanal.

## 6. Systematisch-nomenklatorische Anmerkungen

1. Bei manchen Exemplaren der Gattung *Enaulofungia* ragen zwischen den radialen Kanälen der Schwamm-Oberfläche nur schmale Leisten des Fasergeflechtes empor. Der Habitus dieser Stücke erinnert stark an denjenigen der Gattung *Blastinia*. Da der Feinbau der Faser in beiden Gattungen anscheinend im wesentlichen übereinstimmt, könnte eine vertiefte Untersuchung möglicherweise die Synonymie von *Enaulofungia* und *Blastinia* ergeben.

2. Durch die grossen dreistrahligen Nadeln unterscheidet sich *Enaulofungia* FROMENTEL 1859 (nicht 1861, wie DE LAUBENFELS angibt) von der im Habitus ähnlichen *Stellispongia* D'ORBIGNY (Taf. 1, Fig. 5), deren Fasern aus kleinen und kurzen Stabnadeln zusammengesetzt sind (G. STEINMANN 1882, G. J. HINDE 1893, H. RAUFF 1938). Die von M. W. DE LAUBENFELS (1955), B. S. SOKOLOV (1962) und A. H. MÜLLER (1963) als charakteristisch für *Stellispongia* abgebildete Art *glomerata* QUENSTEDT<sup>12)</sup> ist eine *Enaulofungia* (vgl. G. J. HINDE 1893, H. RAUFF 1938, W. WAGNER 1963). Die Verschiedenheit der Nadeln bei *Stellispongia* und *Enaulofungia* bedingt auch Unterschiede in der Dicke der Fasern und in der Maschenweite des Skelettes. So sind selbst ohne Kenntnis des Feinbaues der Fasern (in den meisten Fällen sind die Strukturen ja diagenetisch zerstört) Rückschlüsse auf die Gat-

<sup>12)</sup> *Stellispongia glomerata* (QU.) bei A. H. MÜLLER (1963, S. 145, Abb. 158) ist *Enaulofungia corallina* FROMENTEL.

tungszugehörigkeit möglich. Mit grosser Wahrscheinlichkeit sind grob- und weitmaschige Formen aus der Trias (Taf. 2, Fig. 5) und dem Lias (Taf. 1, Fig. 10) der Südalpen deshalb als *Enaulofungia* zu bestimmen (Die Stücke aus dem Lias des Südtessin zitiert F. WIEDENMAYER 1963, S. 588 noch als *Stellispongia*). Mit *Enaulofungia* (Typ: *E. corallina* FROMENTEL) ist die Gattung *Holcospongia* HINDE 1893 subjektiv synonym.

3. M. W. DE LAUBENFELS (1955) führt die Gattung *Radici-spongia* unter den «unrecognizable supposed sponges» auf. Wie indessen schon K. A. ZITTEL (1878), G. J. HINDE (1883) und F. OPPLIGER (1897 und 1929) dargelegt haben, ist *Scyphia radici-formis* GOLDFUSS (nicht QUENSTEDT, wie DE LAUBENFELS angibt) aufs engste mit *Peronidella* verknüpft. Aus nomenklatorischen Gründen (*Radici-spongia* QUENSTEDT 1878 hat Priorität vor *Peronidella* ZITTEL in HINDE 1893 = *Peronella* ZITTEL 1878) ist jedoch ihre Aufnahme in diese Gattung nicht möglich. Um den eingebürgerten Namen *Peronidella* nicht zu gefährden, ist es darum das beste, *Radici-spongia* als eine mit *Peronidella* nahe verwandte eigene Gattung anzusprechen.

4. Bisher wurde *Spongites semicinctus* QUENSTEDT stets (K. A. ZITTEL 1878, G. J. HINDE 1883, F. OPPLIGER 1897 und 1929) auf F. A. QUENSTEDT 1878 bezogen und als *Stellispongia* beziehungsweise *Holcospongia* (= *Enaulofungia*) gedeutet. Beides ist jedoch unzutreffend. F. A. QUENSTEDT bildet 1858 unter dem Namen *Spongites semicinctus* fünf Exemplare ab (S. 694, Taf. 84, Fig. 4–9), schränkt jedoch im Text den Gebrauch des Namens *semicinctus* wieder ein. Das einzige Stück, dem der Name uneingeschränkt belassen wird, ist das Original zu Taf. 84, Fig. 9, das deshalb als Lectotypus anzusehen ist. Dieses Exemplar fällt indessen in die Variationsbreite von *Scyphia radici-formis* GOLDFUSS und gehört damit zu *Radici-spongia*. Das vorliegende, 1878 als *semicinctus* beschriebene Stück ist jedoch keine *Radici-spongia*. Gestalt, Osculum und Anordnung der Hüllschicht sprechen dagegen. Immerhin dürfte es in den Kreis um *Peronidella* gehören; *Stellispongia* und *Enaulofungia* kommen auf Grund der Spiculae nicht in Betracht. *Spongites semicinctus* QUENSTEDT wird fälschlicherweise von M. W. DE LAUBENFELS als Typ der Gattung *Desmospongia* ETALLON angegeben und unter den «unrecognizable supposed sponges» aufgeführt. Typus dieser 1864 (nicht 1863) aufgestellten Gattung ist indessen *Spongites semicinctus cribratus* QUENSTEDT (1858, Taf. 84, Fig. 5–6; nicht, wie angegeben 1878; vgl. J. THURMANN & A. ETALLON 1864, S. 422). Diese Form gehört wahrscheinlich in die Verwandtschaft von *Sestrostomella*. Sie stammt von Sirchingen (Kreis Münsingen, Baden-Württemberg, SW-Deutschland) nicht aus Frankreich, wie DE LAUBENFELS schreibt. B. S. SOKOLOV (1962, S. 37) gibt A. POMEL (1872) als Autor von *Desmospongia* an. Das ist unzutreffend. A. POMEL (1872, S. 223) und H. RAUFF (1893, S. 71) beziehen sich ausdrücklich auf A. ETALLON, nennen jedoch als Typus von *Desmospongia* die Art *thurmanni*, die tatsächlich Typus der Gattung *Di-desmospongia* A. ETALLON 1864 (S. 422) ist.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Das Faser-Geflecht der fossilen Pharetronen wird bei vielen Formen teilweise von einer dichten oder von Öffnungen durchbrochenen kalkigen Hüllschicht umgeben. Fasern und Hüllschichten sind primär angelegt und keine Folge der Fossi-

lisation. Bei gut erhaltenen Exemplaren lässt sich der Aufbau der Hüllschicht erkennen: Lagen von Kalkspiculae werden an ihrer Basis durch eine dichte Kalkplatte verkittet.

Das Faser-Geflecht der Pharetronen entspricht dem Choanosom mit den Geisselkammern. Die darüber folgenden Partien mit Lagen von Kalkspiculae stellen eine Cortex dar. Die kalkigen Hüllschichten sind in der Regel keine Dermalbildungen, sondern liegen an der Grenze von Choanosom und Cortex. Sie werden vermutlich ebenso wie die Fasern von Telmatoblasten gebildet.

Die Telmatoblasten verkitten meist erst die fertig gebildeten Spiculae. Vorkommen oder Fehlen von Hüllschichten richten sich deshalb in erster Linie nach dem Alter des Tieres. Sie sind keine systematisch bedeutsamen Merkmale. Primärstrukturlose Hüllschichten werden gebildet, wenn die Telmatoblasten mit ihrer Tätigkeit beginnen, ehe die Skleroblasten Spiculae ausscheiden.

Die Bildung dichter Hüllschichten kann den Verlauf und die Funktion des Kanalsystems der betroffenen Stücke weitgehend beeinflussen. Im Lichte der neuen Ergebnisse werden Rekonstruktionen von Cortex und Kanalsystem der Gattungen *Enaulofungia*, *Eudea*, *Epitheles* und *Celyphia* gegeben. Abschliessend werden systematische und nomenklatorische Fragen besprochen.

#### SUMMARY

In many forms of the fossil Pharetronids the network of fibres is partly enveloped by a layer which might be dense or perforated. The fibres and the covering layer are primarily applied and are not a result of the fossilisation. With well preserved specimens one recognizes the structure of the covering bed: Layers of calcareous spicules are luted at their bases by a dense calcareous plate.

The network of fibres of the fossil Pharetronids corresponds to the choanosome with the flagellate chambers. The shists which follow above with layers of calcareous spicules represent a cortex. The calcareous covering layers normally are not dermal formations, but are situated at the boundary of the choanosome and the cortex. They probably are formed in the same way as the fibres: By telmatoblasts.

In many cases the telmatoblasts lute the already formed spicules. Therefore the presence or absence of the covering layers are dependent on the age of the animal. They do not represent important systematic characteristics. Covering layers without any spicular structure are formed if the telmatoblasts secrete lime before the scleroblasts are active.

The formation of dense covering layers may influence considerably the direction and the function of the channel system of the specimens concerned. In the light of the new results reconstructions are given regarding the cortex and the channel system of the genera *Enaulofungia*, *Eudea*, *Epitheles*, and *Celyphia*. Finally questions of systematics and nomenclature are discussed.

#### RÉSUMÉ

Chez de nombreuses formes le réseau de fibre des Pharétronnes fossiles est en partie enveloppé par une couche calcaire dense ou perforée. Les fibres et les couches tégumentaires sont primairement établies et ne sont pas une conséquence de la fos-

silisation. Chez des exemplaires bien conservés on reconnaît la structure de la couche tégumentaire: des couches de spicules calcaires sont lutées à leur base par une dense plaque calcaire.

Le réseau de fibre des Pharétrones correspond au choanosome avec les corbeilles vibratiles. Les parties supérieures qui en suivent avec des couches de spicules calcaires représentent une cortex. Les couches tégumentaires calcaires ne sont normalement pas de formations dermiques, mais se situent entre le choanosome et la cortex. Elles sont probablement formées par les telmatoblastes comme les fibres.

Les telmatoblastes lutent en général les spicules déjà formées. Pour cette raison la présence ou l'absence de couches tégumentaires dépendent de l'âge de l'animal. Elles ne sont pas de caractères systématiques considérables. Des couches tégumentaires sans aucune structure sont formées, si les telmatoblastes sécrètent avant que les scléroblastes soient actives.

La formation de denses couches tégumentaires peut considérablement influencer le cours et la fonction du système du canal des spécimens en question. Selon les résultats nouveaux des reconstructions de la cortex et du système du canal sont données concernant les genres *Enaulofungia*, *Eudea*, *Epitheles* et *Celyphia*. Enfin des questions systématiques et de nomenclature sont discutées.

#### LITERATUR

- BURTON, M. (1963): *A revision of the classification of the Calcareous Sponges. With a Catalogue of the specimens in the British Museum (Natural History)*. 693 S., 375 Fig., London (British Museum [Natural History]).
- DUNIKOWSKI, E. VON (1883): *Die Pharetronen aus dem Cenoman von Essen und die systematische Stellung der Pharetronen*. *Palaeontographica* 29, 281–324, Taf. 37–40, Cassel.
- ETALLON, A. (1864): siehe unter THURMANN, J., & ETALLON, A. (1864).
- FROMENTEL, E. DE (1859): *Introduction à l'étude des éponges fossiles*. *Mém. Soc. Linnéenne Normand.* 11, 50 S., 4 Taf., Caen.
- GOLDFUSS, A. (1833): *Petrefacta Germaniae, 1. Teil*. 252 S., 71 Taf., Düsseldorf (Arnz & Comp.) 1826–1833.
- HENTSCHEL, E. (1923): *Porifera = Schwämme*. *Handb. Zool.* 1/2, 307–416, 90 Abb., Berlin und Leipzig.
- HERAK, M. (1943): *Zur Kenntnis triadischer Kalkschwämme (Sycones)*. *N. Jb. Mineral., Abh. B*, 88, 107–135, 2 Taf., 5 Fig., Stuttgart.
- HINDE, G. J. (1883): *Catalogue of the Fossil Sponges in the Geological Department of the British Museum (Natural History). With Descriptions of new and little-known Species*. 248 S., 38 Taf., London (British Museum [Natural History]).
- (1887): *A Monograph of the British Fossil Sponges. I. Sponges of Palaeozoic and Jurassic Strata. General Characters*. *Palaeontographical Soc.*, S. 44–92, London.
  - (1893): *A Monograph of the British Fossil Sponges. I. Sponges of the Palaeozoic and Jurassic Strata. Sponges of Jurassic Strata*. *Palaeontographical Soc.*, S. 189–264, Taf. 10–19, London.
  - (1900): *On some Remarkable Calcisponges from the Eocene Strata of Victoria (Australia)*. *Quart. Journ. Geol. Soc. London* 56, 50–65, Taf. 3–5, London.
- KIRKPATRICK, R. (1908): *On Two new Genera of Recent Pharetronid Sponges*. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (8) 2, 503–514, Taf. 13–15, London.
- (1910): *On a Remarkable Pharetronid Sponge from Christmas Island*. *Proc. R. Soc. London* 83, 124–133, Taf. 10–11, London.
- KLIPSTEIN, A. VON (1843): *Beiträge zur geologischen Kenntnis der östlichen Alpen*. 312 S., 20 Taf., Giessen (Heyer).

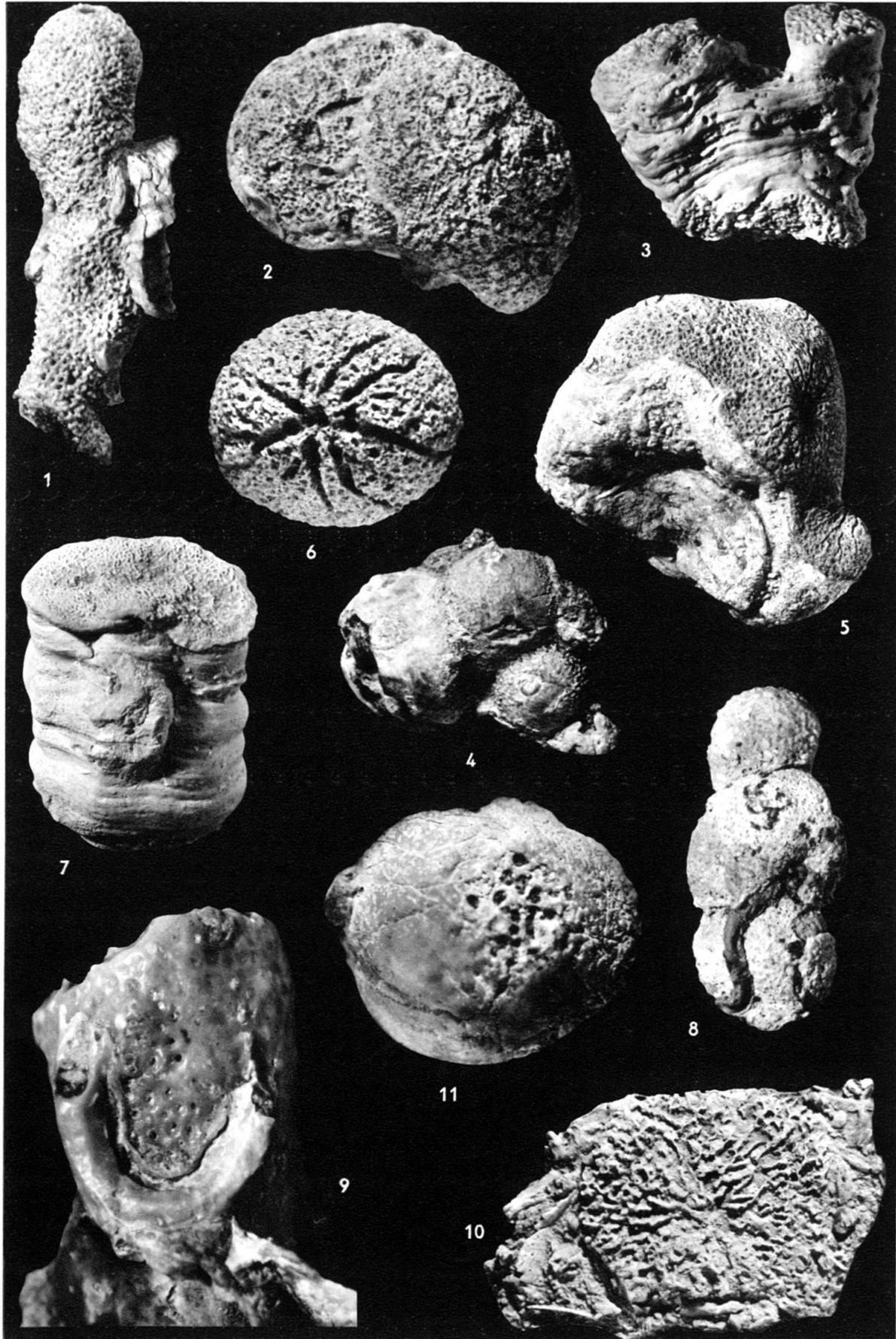
- LAUBE, G. C. (1865): *Die Fauna der Schichten von St. Cassian. Ein Beitrag zur Paläontologie der Alpenen Trias. I. Abtheilung. Spongitarien, Corallen, Echiniden und Crinoiden.* Denkschr. k. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl. 24, 223–296, Taf. 1–10, Wien.
- LAUBENFELS, M. W. DE (1955): *Porifera.* Treatise Invert. Paleont., E., S. E21–E112, Fig. 14–89, Lawrence, Kansas (University of Kansas Press).
- MORET, L. (1921): *Révision du genre Jereica ZITTEL (Éponge Lithistide crétacée). Sur le tissu fibreux des Rhizomorines et des Pharétronnes.* Bull. Soc. géol. France, (4), 21, 125–151, Taf. 6–7, 7 Fig., Paris.
- (1952): *Embranchement des Spongiaires (Porifera, Spongiata).* Traité Paléont. 1, 333–374, 22 Fig., Paris.
- MÜLLER, A. H. (1958): *Lehrbuch der Paläozoologie. Band II. Invertebraten. Teil 1. Protozoa-Mollusca 1.* XV + 566 S., 652 Fig., Jena (VEB Fischer), 1. Aufl.
- (1963): desgl. XV + 574 S., 712 Fig., Jena (VEB Fischer), 2. Aufl.
- OPPLIGER, F. (1897): *Die Juraspongien von Baden.* Abh. schweiz. paläont. Ges. 24, 1–58, Taf. 1–11, Zürich.
- (1929): *Die Kalkschwämme des schweizerischen Jura.* Abh. schweiz. paläont. Ges. 48, 1–31, Taf. 1–4, Basel.
- POMEL, A. (1872): *Paléontologie ou Description des Animaux fossiles de la Province d'Oran. Zoophytes. 5e Fascicule. Spongiaires.* Explic. Carte géol. Prov. d'Oran, 256 S., 36 Taf., Oran.
- QUENSTEDT, F. A. (1858): *Der Jura.* 842 S., 100 Taf., Tübingen (Laupp.)
- (1878): *Petrefaktenkunde Deutschlands. Der ersten Abtheilung fünfter Band. Korallen (Schwämme).* VIII + 612 S., 28 Taf., Leipzig (Fues).
- RAUFF, H. (1893): *Palaeospongiologie. Allgemeiner Theil.* Palaeontographica 40, 1–232, Fig. 1–48, Stuttgart.
- (1913): *Barroisia und die Pharetronenfrage.* Paläont. Z. 1, 75–144, Taf. 1–2, 12 Fig., Berlin.
- (1938): *Über einige Kalkschwämme aus der Trias der peruanischen Kordillere nebst einem Anhang über Stellispongia und ihre Arten.* Paläont. Z. 20, 177–214, Taf. 18–21, 10 Fig., Berlin.
- ROEMER, F. A. (1864): *Die Spongitarien des norddeutschen Kreidegebirges.* Palaeontographica 13, 1–63, Taf. 1–19, Cassel.
- SEILACHER, A. (1961): *Die Sphinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme.* Akad. Wiss. Literat. Mainz, Math.-Naturwiss. Kl., Abh. 1961/10, 721–790, 9 Taf., 8 Fig., Wiesbaden.
- СОКОЛОВ, Б. С. (1962): Тип Porifera. Губки. – Основы Палеонтологии. Губки, Археоциаты, Кишечнополостные, Черви, S. 17–83, Taf. 1–9, 124 Fig., Москва.
- STEINMANN, G. (1882): *Pharetronen-Studien.* N. Jb. Mineral. 1882/2, 139–191, Taf. 6–9, Stuttgart.
- (1913): *Pharetronen.* – In: F. TOULA: *Die Kalke vom Jägerhause unweit Baden (Rauchstallbrunnengraben) mit nordalpiner St. Cassianer Fauna.* Jb. k.k. geol. R. A. 63, 86–89, 4 Fig. (dazu Taf. 4, Fig. 1–10), Wien.
- THURMANN, J., & ETALLON, A. (1864): *Lethea Bruntrutana ou études paléontologiques et stratigraphiques sur les terrains jurassiques supérieurs du Jura Bernois et en particulier des environs de Porrentruy. Suite et fin.* N. Denkschr. schweiz. Ges. gesamt. Naturwiss. 20, 355–500, Taf. 50–62, Zürich.
- VACELET, J. (1960): *Interprétation nouvelle de la fibre des Éponges Pharétronides (Calcispongia) fossiles d'après les Pharétronides actuelles.* N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1960/10, 433–439, Stuttgart.
- (1964): *Étude monographique de l'Éponge Pharétronide de Méditerranée, Petrobiona massiliana Vacelet et Lévi. Les Pharétronides actuelles et fossiles.* 125 S., 3 Taf., 158 Fig., Gap (Lois-Jean) (Thèse Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille, N. d'ordre 133).
- VACELET, J., & LÉVI, C. (1958): *Un cas de survivance, en Méditerranée, du groupe d'éponges fossiles des Pharétronides.* C. rend. Acad. sci. 246, 318–320, 3 Fig., Paris.
- WAGNER, W. (1963): *Kieselschwämme und Schwamm-Ökologie im Korallenkalk des oberen Malm von Laisacker bei Neuburg a. d. Donau.* Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 3, 1–20, Taf. 1–2, München.
- WELTER, O. A. (1910): *Die Pharetronen aus dem Essener Grünsand.* Verh. naturhist. Ver. Rheinl. Westfal. 67, 1–82, Taf. 1–3, 10 Fig., Bonn.

- WIEDENMAYER, F. (1963): *Obere Trias bis mittlerer Lias zwischen Saltrio und Tremona (Lombardische Alpen). Die Wechselbeziehungen zwischen Stratigraphie, Sedimentologie und syngenetischer Tektonik.* Eclogae geol. Helv. 56/2, 529–640, 4 Taf., 38 Fig., Basel.
- WILCKENS, O. (1937): *Beiträge zur Paläontologie des Ostindischen Archipels. XIV. Korallen und Kalkschwämme aus dem obertriadischen Pharetronenkalk von Seran (Molukken).* N. Jb. Mineral., Beil. Bd., B 77, 171–211, Taf. 6–13, Stuttgart.
- ZEISE, O. (1897): *Palaeontologische Studien über die Grenzschichten der Jura- und Kreide-Formation im Gebiete der Karpathen, Alpen und Apenninen. 8. Abtheilung. Die Spongien der Stramberger Schichten.* Paläont. Mitt. Mus. k. bayer. Staat. 3, 289–342, Taf. 19–21, Stuttgart.
- ZIEGLER, B. (1964): *Bewuchs auf Spongien.* Paläont. Z. 38, 88–97, Taf. 10–12, 5 Fig., Stuttgart.  
– (1965): *Die Variabilität bei Pharetronen (Kalkschwämme).* Paläont. Z. 39, 3 Taf., im Druck. Stuttgart.
- ZITTEL, K. A. (1878): *Studien über fossile Spongien. V. Calcispongiae.* Abh. k. bayer. Akad. Wiss., II. Cl., 13, 101–138, Taf. 12, München.
- Auf die Arbeit W. WAGNER, (1964): *Zum Skelettbau oberjurassischer Kalkschwämme.* Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 4, 13–21, Taf. 4, 4 Fig., München, von der ich während des Druckes Kenntnis erhielt und deren Ergebnisse sich in einigen Punkten mit den hier vorgetragenen Ansichten decken, kann ich leider nicht mehr eingehen.

### Tafel I

- Fig. 1. *Peronidella cf. furcata* (GOLDFUSS); Unterkreide, Schöppenstedt bei Braunschweig (NW-Deutschland). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/19. × 2,5. Intravitaler Bewuchs.
- Fig. 2. «*Stellispongia*» *concinna* (KLIPSTEIN); Trias (Cassianer Schichten), Settsass-Scharte bei St. Cassian (Prov. Bozen, Italien). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/20. × 5. Intravitaler Bewuchs.
- Fig. 3. *Oculospongia capitata* (GOLDFUSS); Oberkreide (Maastrichtien), Petersberg bei Maastricht (Niederlande). Museum Basel, D 1107/1. × 2. Hüllschicht.
- Fig. 4. *Celyphia submarginata* (MÜNSTER); Trias (Cassianer Schichten), Settsass-Scharte bei St. Cassian (Prov. Bozen, Italien). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/29. × 3.
- Fig. 5. *Stellispongia variabilis* (MÜNSTER); Trias (Cassianer Schichten), Südtiroler Dolomiten (Italien). Samml. Tübingen, Po. 1296/1. × 1,5. Hüllschicht.
- Fig. 6. *Enaulofungia corallina* FROMENTEL; Oberjura (Oxfordien), Liesberg (Kt. Bern, Schweiz). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/30, × 2. Kanäle der Oberfläche des Choanosoms.
- Fig. 7. *Leiospongia involuta* (KLIPSTEIN); Trias (Cassianer Schichten), Schluderbach (Prov. Bozen, Italien). Samml. Tübingen, Po. 1296/2. × 2. Hüllschicht.
- Fig. 8. *Colospongia dubia* (MÜNSTER); Trias (Cassianer Schichten), Schluderbach (Prov. Bozen, Italien). Samml. Tübingen, Po. 1296/3. × 2. Hüllschicht mit intravitalem Bewuchs.
- Fig. 9. *Elasmostoma acutimargo* (ROEMER); Unterkreide, Schöppenstedt bei Braunschweig (NW-Deutschland). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/26. × 7. Röhrenförmiger Seitenspross; Hüllschicht mit intravitalem Bewuchs.
- Fig. 10. *Enaulofungia* sp.; Lias, Arzo (Kt. Ticino, Schweiz). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/31. × 2.
- Fig. 11. *Celyphia pisiformis* (MÜNSTER); Trias (Cassianer Schichten), St. Cassian (Prov. Bozen, Italien). Holotypus, Samml. München, AS VII 277. × 10.

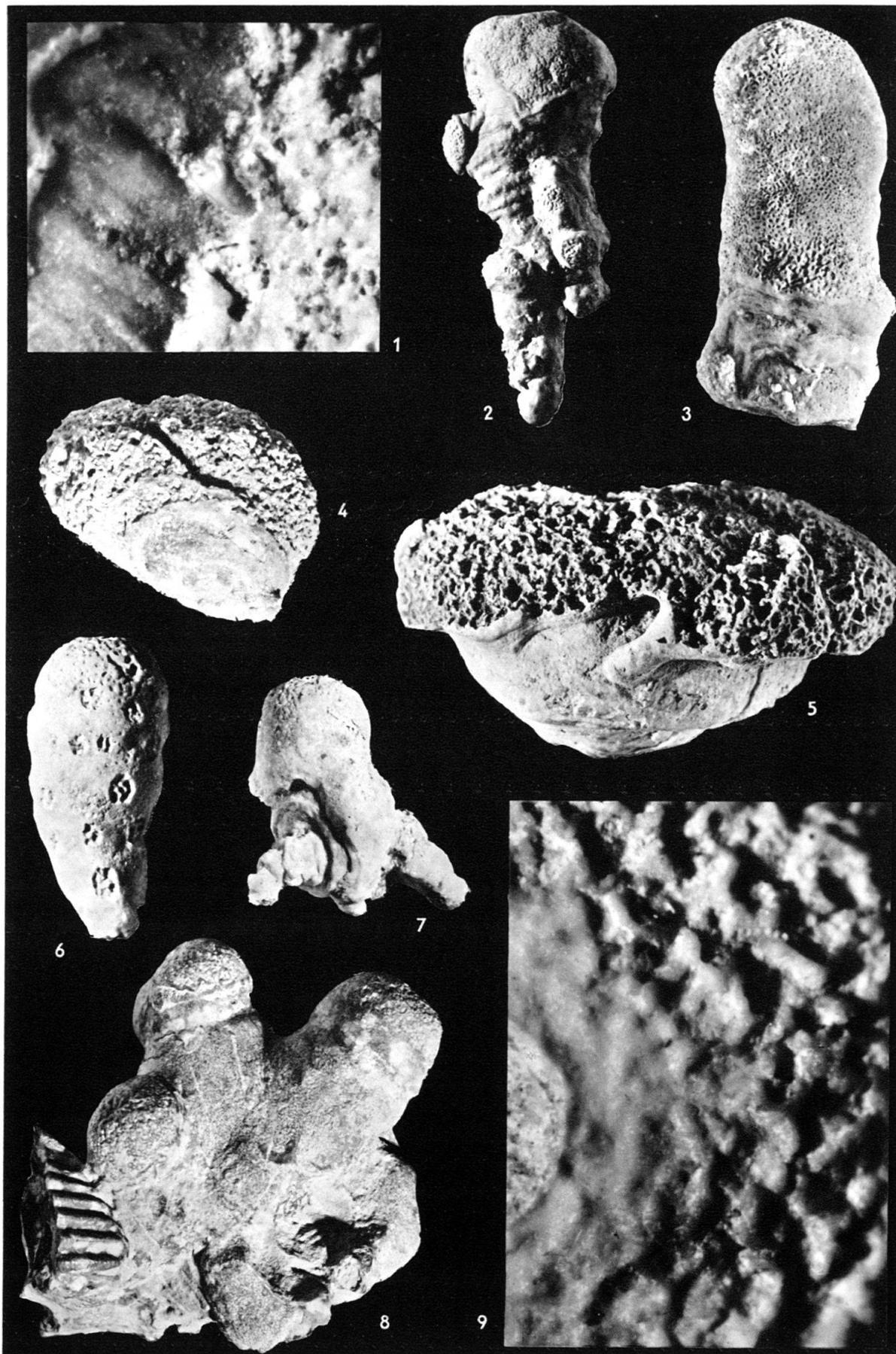
Phot. J. Aichinger (Zürich)



## Tafel II

- Fig. 1. «*Stellispongia*» *concinna* (KLIPSTEIN); Trias (Cassianer Schichten), Settsass-Scharte bei St. Cassian (Prov. Bozen, Italien). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/20. × 40. Hüllschicht mit intravitalem Bewuchs.
- Fig. 2. *Radici-spongia radici-formis* (GOLDFUSS); Oberjura, Sigmaringen (SW-Deutschland). Samml. Freiburg i. Br. × 1,5. Hüllschicht (vgl. auch Taf. 3, Fig. 2).
- Fig. 3. *Radici-spongia radici-formis* (GOLDFUSS); Oberjura, Randen (Kt. Schaffhausen, Schweiz). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/32. × 2. Hüllschicht an der Basis.
- Fig. 4. *Enaulofungia corallina* FROMENTEL; Oberjura (Oxfordien), Liesberg (Kt. Bern, Schweiz). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/34. × 2. Hüllschicht (vgl. auch Taf. 3, Fig. 3).
- Fig. 5. *Enaulofungia* sp.; Trias (Cassianer Schichten), Schluderbach (Prov. Bozen, Italien). Samml. Tübingen, Po. 1296/4. × 2. Hüllschicht und grobes Fasergeflecht des Choanosoms.
- Fig. 6. *Eudea perforata* (QUENSTEDT); Oberjura (unt. Tithon), Oerlinger Tal bei Ulm (SW-Deutschland). Samml. Tübingen, Original QUENSTEDT 1878, Taf. 124, Fig. 23. × 3. Von Öffnungen durchbrochene Hüllschicht.
- Fig. 7. *Radici-spongia radici-formis* (GOLDFUSS); Oberjura, Randen (Kt. Schaffhausen, Schweiz). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/33. × 2. Hüllschicht.
- Fig. 8. «*Spongites semicinctus*» QUENSTEDT; Oberjura (unt. Tithon), Söflingen bei Ulm (SW-Deutschland). Samml. Tübingen, Original QUENSTEDT 1878, Taf. 125, Fig. 5. × 1,5. Hüllschicht als schmaler Kragen (vgl. auch Taf. 3, Fig. 1).
- Fig. 9. *Celyphia submarginata* (MÜNSTER); Trias (Cassianer Schichten), St. Cassian (Prov. Bozen, Italien). Samml. Freiburg i. Br., Nr. 36. × 30. Hüllschicht mit aufsitzenden Fassern, «Ostie».

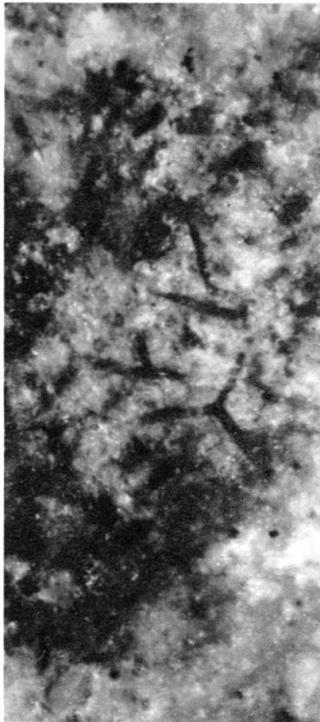
Phot. J. Aichinger (Zürich)



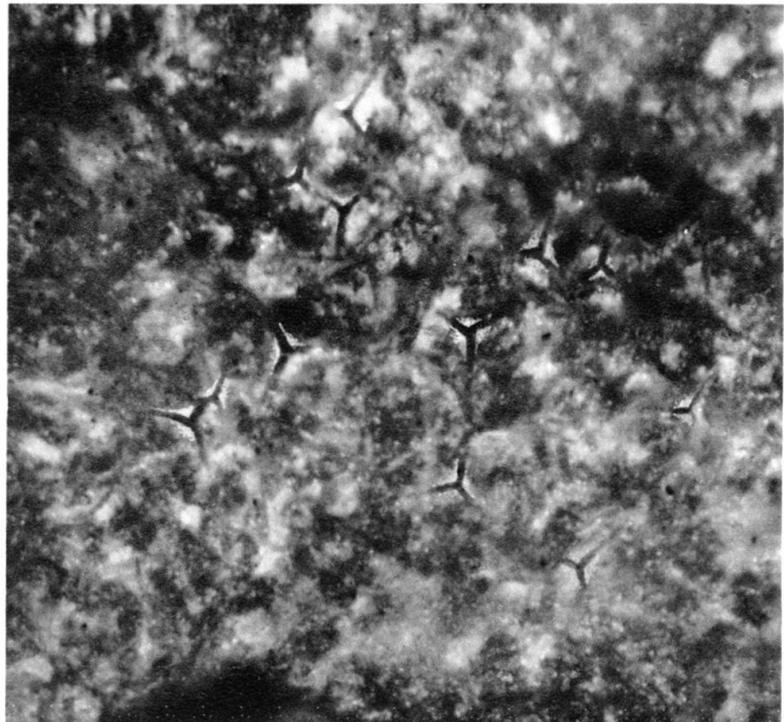
### Tafel III

- Fig. 1. «*Spongites semicinctus*» QUENSTEDT; Oberjura (unt. Tithon), Söflingen bei Ulm (SW-Deutschland). Samml. Tübingen, Original QUENSTEDT 1878, Taf. 125, Fig. 5. × 50. Spiculae der Hüllschicht (vgl. auch Taf. 2, Fig. 8).
- Fig. 2. *Radispongia radiformis* (GOLDFUSS); Oberjura, Sigmaringen (SW-Deutschland). Samml. Freiburg i. Br. × 50. Spiculae der Hüllschicht (vgl. auch Taf. 2, Fig. 2).
- Fig. 3. *Enaulofungia corallina* FROMENTEL; Oberjura (Oxfordien), Liesberg (Kt. Bern, Schweiz). Pal. Inst. Univ. Zürich, E/34. × 18. Hüllschicht und Spiculae der Cortex (vgl. auch Taf. 2, Fig. 4).

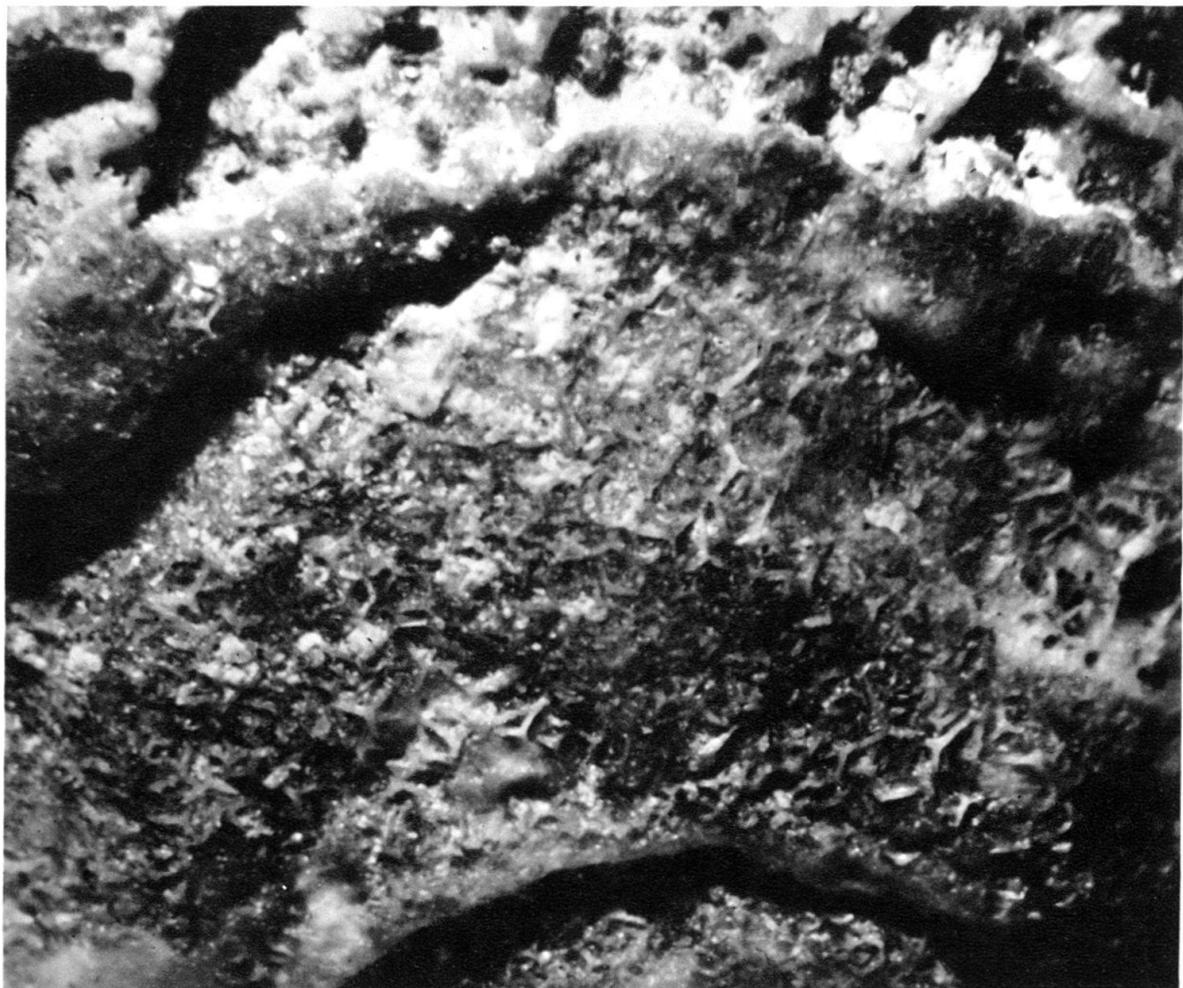
Phot. J. Aichinger (Zürich)



1



2



3

