BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 131

ERNST OTT

# Segmentierte Kalkschwämme (Sphinctozoa) aus der alpinen Mitteltrias und ihre Bedeutung als Riffbildner im Wettersteinkalk

Mit 10 Tafeln, 9 Abbildungen und 5 Tabellen im Text.

Vorgelegt von Richard Dehm
in der Sitzung vom 5. Mai 1967

MÜNCHEN 1967

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KOMMISSION BEI DER C.H.BECK'SCHEN VERLAGSBUCHHANDLUNG MÜNCHEN

Druck der C. H. Beck'schen Buchdruckerei Nördlingen

# INHALT


Vorwort . . . . . 5

I. Einführung . . . . . 7

a) Einleitung und Problemstellung . . . . . 7

b) Material und Methodik . . . . . 8

c) Zur Systematik der fossilen Kalkschwämme . . . . . 9

d) Die Bedeutung der Telmatoblasten für die Skelettbildung der Pharetronen . . . . . 11

e) Zur Neueinteilung der Sphinctozoa durch SEILACHER 1962 . . . . . 12

II. Die Sphinctozoa der alpinen Mitteltrias . . . . . 15

Superfamilie Aporata

a) Familie Thaumastocoeliidae n. fam. . . . . 15

1. *Thaumastocoelia cassiana* STEINMANN . . . . . 16

2. *Enoplocoelia armata* (KLIPSTEIN) . . . . . 17

b) Familie Celyphiidae DE LAUBENFELS . . . . . 18

1. *Celyphia submarginata* (MÜNSTER) . . . . . 18

2. *Follicatena* n. g. . . . . 20

*Follicatena cautica* n. sp. . . . . 22

3. Zur Organisation der Sphinctozoa, am Beispiel von *Follicatena cautica* . . . . . 22

4. *Vesicocaulis* n. g. . . . . 25

*Vesicocaulis alpinus* n. sp. . . . . 25

*Vesicocaulis depressus* n. sp. . . . . 26

Zum Kanalsystem der *Vesicocaulis*-Arten . . . . . 27

5. *Girtyocoelia oenipontana* n. sp. . . . . 28

Superfamilie Porata

c) Familie Sebargasiidae STEINMANN . . . . . 29

1. Gattung *Colospongia* LAUBE . . . . . 29

*Colospongia dubia* (MÜNSTER) . . . . . 30

*Colospongia catenulata* n. sp., die perlschnurförmige Art des Wettersteinkalks . . . . . 31

*Colospongia semseyi* (VINASSA) . . . . . 34

d) Familie Cystothalamiidae GIRTY . . . . . 35

1. *Cystothalamia bavarica* n. sp. . . . . 36

2. *Uvanella* n. g. . . . . 38

*Uvanella irregularis* n. sp. . . . . 38

e) Familie Verticillitidae STEINMANN . . . . . 40

1. *Dictyocoelia manon* (MÜNSTER) . . . . . 40

f) Familie Cryptocoeliidae STEINMANN . . . . . 42
1. *Cryptocoelia zitteli* STEINMANN . . . . . 42
2. *Stylothalamia* n. g. . . . . 44
*Stylothalamia dehmi* n. sp. . . . . 44
g) Bemerkung zu *Holocoelia* STEINMANN und *Oligoplagia* HERAK . . . . . 46
1. *Holocoelia toulai* STEINMANN . . . . . 47
2. *Oligoplagia carnica* HERAK . . . . . 48

III. Systematische Ergebnisse . . . . . 49
a) Bestimmungsschlüssel für die Gattungen der Sphinctozoa . . . . . 49
b) Zur Phylogenie der Sphinctozoen . . . . . 54
c) Vergleich der Sphinctozoa mit den Archaeocyatha . . . . . 57

IV. Ökologie . . . . . 61
a) Vorkommen der mitteltriadischen Sphinctozoen . . . . . 61
b) Der Lebensraum der Raibler Sphinctozoen . . . . . 62
c) Die Riff-Fazies im Wettersteinkalk als Lebensraum der Sphinctozoen . . . . . 62
d) Die Lebensbedingungen in den Wettersteinkalk-Riffen . . . . . 67
e) Kurzer Vergleich mit den Riffen aus dem Perm und aus der Obertrias . . . . . 68
f) Die Segmentierung der Sphinctozoen, eine Anpassung an den Riff-Biotop? . . . . . 69

V. Faziesverteilung im Wettersteinkalk . . . . . 71
a) Einführung . . . . . 71
b) Die Verteilung von Wirtelalgen und Riffbildnern im Karwendel . . . . . 72
c) Zur Entstehungs-Geschichte eines Wettersteinkalk-Atolls . . . . . 76
d) Die Abfolge der einzelnen Fazies-Bereiche . . . . . 77
e) Regionaler Anwendungsbereich der Atoll-Vorstellung . . . . . 80

VI. Zusammenfassung . . . . . 83

Abstract . . . . . 86

Angeführte Schriften . . . . . 87

Tafelerklärungen . . . . . 91

# VORWORT

Die vorliegende Arbeit wurde durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht und am Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität in München ausgeführt. Sie ist ein Begleit-Ergebnis von Untersuchungen, die ursprünglich nur den triadischen Kalkalgen im Kaiser- und Karwendelgebirge gelten sollten.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung, die auch weiterhin großzügig gewährt wurde, als das Thema über den anfangs gesteckten Rahmen hinausging.

Zu besonderem Dank bin ich dem Vorstand des erwähnten Universitäts-Institutes, Prof. Dr. R. Dehm verpflichtet, für seine stete Förderung und sein Interesse am Fortgang der Untersuchungen.

Für fachliche Diskussionen danke ich ferner den Herren Professoren und Doktoren A. G. Fischer (Princeton), E. Flügel (Darmstadt), H. Hagn (München), A. Seilacher (Tübingen), H. Zankl (Berlin), sowie P. Schmidt-Thomé und seinen Mitarbeitern H. Bögel, P. Enders, H. Frisch und O. Kraus (alle München). Mit Dr. M. Sarnthein (Innsbruck) verbinden mich gemeinsame Gelände-Begehungen und ein anregender Gedankenaustausch.

# I. EINFÜHRUNG

## a) Einleitung und Problemstellung

In der ladinischen Stufe der nordalpinen Trias betrachtete man seit langem den Wettersteinkalk als Riffbildung und die Partnachschichten als gleichalte Beckenfazies. Dabei blieb der Wettersteinkalk im ganzen ziemlich ungegliedert. Erst neuerdings ist man bemüht, auch innerhalb dieses Riffkomplexes noch weiter zu differenzieren, wobei sich schon rein lithologisch 2 weitgefaßte Faziesräume ausgliedern lassen: massige, oft großoolithreiche Partien können als Riffe im engeren Sinne von den gut gebankten, oft diploporenführenden Lagunensedimenten abgetrennt werden.

Die vorliegende Arbeit hat unter anderem auch das Ziel, diese Trennung mit Faziesfossilien durchzuführen. Für die Lagunenfazies haben sich dabei die Wirtelalgen (Dasycladaceen) als brauchbare Objekte erwiesen, die sowohl horizontal als auch vertikal eine Untergliederung der Lagunensedimente erlauben, und die entgegen weitverbreiteter Ansicht am Aufbau der eigentlichen Riffe nicht beteiligt sind. Doch gibt es auch für das Riff selbst eine Reihe von guten Faziesfossilien, die bisher allerdings viel zu wenig beachtet wurden. So ist zum Beispiel im Standardwerk von Reis, der dreiteiligen Fauna des Wettersteinkalkes (1900, 1905, 1926), kein Kalkschwamm erwähnt. Gleichwohl sind es aber gerade Kalkschwämme, die das Riffbild im Wettersteinkalk wesentlich mitbestimmen. Daneben spielen Korallen, Hydrozoen und Solenoporaceen eine Rolle, besonders aber *Tubiphytes obscurus* Maslov, ein Fossil noch unklarer Stellung, das wie die Nubeculinellen im Treuchtlinger Marmor durch seine Anwitterung in Form milchweißer Flecken und Flämmchen auffällt. Daneben begegnen einem immer wieder neue Problematika, und wenn man einmal den Wettersteinkalk in seiner Riff-Fazies gesehen und ein paar Hundert Dünnschliffe davon gemacht hat, dann kann man sich nur wundern über die vielzitierte Eintönigkeit und angebliche Fossilarmut dieses Gesteins. Wie sollte auch ein Kalkstein, dessen Riffnatur kaum einmal bezweifelt wurde, annähernd fossilleer sein, wo doch heute ein Riff den Lebensraum mit der größten Besiedelungsdichte verschiedenartiger Organismen darstellt?

Im folgenden sind aus dieser reichen Riffgesellschaft nur die gekammerten Kalkschwämme oder Sphinctozoa herausgegriffen, weil sie die auffallendste Gruppe in den mitteltriadischen Riffbiotopen bilden. Im Gegensatz zu den ungegliederten Inozoa oder Pharetronen im engeren Sinne weisen sie einen Reichtum an inneren Merkmalen auf, der eine erfreuliche Bearbeitung verspricht. Allerdings ist die Bestimmung nur im Dünnschliff oder wenigstens im Anschliff möglich, denn äußerlich sehen die in der Innenstruktur unterschiedlichsten Gattungen oft mehr oder weniger gleich aus, nämlich perlschnurförmig. Obwohl es an Beobachtungen dieser durchaus häufigen Riffbauer nicht gefehlt hat, ist in die Wettersteinkalk-Literatur nicht viel mehr als der Ausdruck „perlschnurartige Colospon-

gien" eingegangen, weil man sich offenbar nie die Mühe eines Schliffes gemacht hat. So konnte auch HERAK 1944 in seiner Übersicht über die triadischen Sycones, die sich ausschließlich mit gegliederten Sphinctozoen befaßt, aus dem Wettersteinkalk nur eine einzige fragliche *Amblysiphonella* angeben. – Da es ohnehin über die Sphinctozoa nicht viele Untersuchungen gibt und da sie allem Anschein nach in der Trias ihre Hauptverbreitung haben, durfte man sich aus dem Studium der mitteltriadischen alpinen Formen eine Bereicherung der Kenntnis dieser noch wenig bekannten Tiergruppe erhoffen. Dies war das Arbeitsziel in paläontologischer Hinsicht. Um die Untersuchung auf eine breitere Basis zu stellen, wurden neben den neugefundenen Wettersteinkalk-Formen noch die Arten aus den Cassianer Schichten herangezogen, soweit sie bisher bekannt sind, desweiteren einige Formen, die in den Raibler Schichten vorkommen. Bei den scheinbar längst gesicherten Arten der Cassianer Schichten ergaben sich schon die ersten Schwierigkeiten, denn viele der alten Originale waren ohne Kenntnis der heute entscheidenden Innenstruktur aufgestellt worden und sie wurden auch nicht von späteren Bearbeitern nachgeprüft, so daß Überschneidungen und Fehlzuordnungen nicht ausblieben, gerade bei der immer wieder zitierten *Colospongia*. Über die somit notwendig gewordenen nomenklatorischen Voruntersuchungen, die über den alpinen und über den triadischen Rahmen zu sehr hinausführten, wurde bereits an anderer Stelle berichtet (OTT 1967).

Als regionalgeologischer Aspekt bot sich die fazielle Gliederung des Wettersteinkalkes an. Aus der Verteilung von riffbauenden Kalkschwämmen einerseits und lagunenbewohnenden Wirtelalgen andererseits konnte man einen Einblick in die Entstehungsgeschichte und Paläogeographie der ladinischen Riffbildungen, insbesondere des „Karwendel-Atolls" erwarten.

### b) Material und Methodik

Die Fossilien wurden zum weitaus größten Teil selbst gesammelt und präpariert. Ergänzende Beobachtungen zur Verbreitung mancher Arten verdanke ich kartierenden Diplomanden der Münchener und Innsbrucker Hochschulinstitute, die mir ihre Funde zur Bestimmung brachten.

Die Kalkschwämme des Wettersteinkalkes entstammen alle der Riff-Fazies, die wiederum aus später noch zu erläuternden Gründen fast immer im unteren bis mittleren Wettersteinkalk auftritt. Wichtigste Fundorte: Karwendel-Südrand (Hafelekar-Riffkörper, vgl. SARNTHEIN 1965) und Nordrand (Grabenkarspitze, östl. Karwendelspitze); Wilder Kaiser-Südrand (Ellmauer Tor, nördl. Törlspitze, Ackerl-, Hochgrubachspitze); Zahmer Kaiser, Nordrand (Jovenspitze, Pyramidenspitze aus dem Winkelkar); Hochstaufen bei Reichenhall (Weg durch die Nordflanke); Wendelstein (Gipfel).

Die Funde aus den Raibler Schichten stammen vom Lafatscherbach-Profil im Karwendel und vom Stripsenjoch im Kaisergebirge, jeweils aus dem Sphaerocodienonkolith, der sich im Hangenden des ersten Schiefertonhorizontes einschaltet.

Die Untersuchungen an Cassianer Sphinctozoen fußen zum Teil auf Originalen zu den Arbeiten von MÜNSTER, LAUBE, HERAK und SEILACHER; die Stücke zu *Thaumastocoelia cassiana* und *Enoplocoelia armata* stammen aus unsortiert gebliebenen Aufsammlungen von Prof. E. KOKEN (1910) und wurden freundlicherweise vom Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen zur Bearbeitung und Aufbewahrung überlassen. Einige Funde in den Cipitkalkblöcken der Seiser Alm wurden anläßlich einer Studenten-Exkursion (1965) des hiesigen Instituts gemacht.

Zur Untersuchung dienten in erster Linie Dünnschliffe, in geringerem Ausmaß fanden Anschliffe, gut angewitterte Handstücke und Lackabzüge Verwendung. Es erwies sich oft notwendig, von ein und demselben Exemplar mehrere Schnitte zu gewinnen. Dazu wurde mit einem 0,8 mm dünnen Diamant-Sägblatt in einer Einspannvorrichtung das Überstehende so knapp am Objektträger abgeschnitten, daß sich bei einem Schliff nur ein Verschnitt von 1,5 mm ergab. Durch wiederholtes Aufkleben konnten auf diese Weise Serienschliffe hergestellt werden (vgl. besonders Taf. 10). Als Kittmittel diente AKEMI-transparent, ein Polyesterharz mit Härterzusatz, das in der Steinindustrie vielfach Verwendung findet und ein Arbeiten bei normaler Temperatur erlaubt.

Für die photographische Wiedergabe der Schliffe wurde teilweise der Schliff direkt als Negativ benützt, wobei sich eine Abbildung mit vertauschten Helligkeiten ergibt. In den Tafelerklärungen sind derartige Aufnahmen als „Direkt-Abzug" gekennzeichnet.

Das Belegmaterial wird mit Ausnahme einiger älterer Originale in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, 8 München 2, Richard-Wagner-Str. 10, aufbewahrt. Die Inventar- und Schliff-Nummern der abgebildeten Belege sind bei der jeweiligen Tafelerklärung angegeben.

## c) Zur Systematik der fossilen Kalkschwämme

HAECKEL hatte in seiner 3bändigen Monographie über die Kalkschwämme (1872) die Ansicht vertreten, daß fossile Zeugen dieser Tiergruppe wohl nur in Form loser Nadeln gefunden werden könnten, da der Skelettverband im ganzen zu hinfällig sei. – ZITTEL kam jedoch bei seinen Studien über fossile Spongien zu dem Ergebnis, daß zumindest die „Faserschwämme" mit ihren in verschlungenen Faserzügen eingebetteten Nadeln schon primär kalkige Spicula gehabt hätten, daß sie also echte Kalkschwämme seien (1878, S. 101). Da sie aber bei keiner der bekannten HAECKEL'schen Gruppen (Ascones, Sycones, Leucones) unterzubringen waren, vereinigte er sie in der neuen Familie der Pharetrones (griech. pharetra = Köcher, weil die Nadeln in den Fasern wie die Pfeile in einem Köcher gebündelt lagen). Die Familie war sehr weit gefaßt; neben vielgestaltigen, ungegliederten Formen fanden darin auch Gebilde Platz, die in einzelne Kammern aufgelöst waren und wo das eigentliche Kennzeichen der Gruppe, die Pharetronenfaser, nicht mehr in Erscheinung trat, dafür aber eine feste äußere Wand als wesentliches Stützelement anzusehen war.

ZITTEL war noch nicht auf das Problem eingegangen, das spätere Autoren als Streitfrage so sehr beschäftigen sollte, ob nämlich die kalkige Hüllmasse um die Nadeln herum ein primäres Erzeugnis des Schwammes sei oder ein Produkt der Fossilisation.

STEINMANN (1882), ein Schüler ZITTELS, erklärte die Fasermasse als primäres, kalkiges oder horniges Produkt. Zunächst wollte er aber die Pharetronen gar nicht als Schwämme verstanden wissen, weil sie in den dichten Dermalbildungen und in gewissen Skelettelementen sehr an Coelenteraten erinnerten. Deshalb erhob er die Pharetronen zu einer selbständigen Ordnung erloschener Coelenteraten und teilte sie in die beiden Unterordnungen der ungegliederten Inozoa und der gegliederten Sphinctozoa. Von dieser Deutung rückte STEINMANN in seinem Lehrbuch (1907) dann wieder ab, denn inzwischen hatte sein Straßburger Kollege DÖDERLEIN einen rezenten Kalkschwamm entdeckt *(Petrostroma schulzei)*, bei dem Vierstrahlernadeln zu festen Faserzügen verschmolzen waren, was den Verhältnissen bei den fossilen Pharetronen zu entsprechen schien. HINDE (1900) hatte ganz ähnliche Formen aus dem Eocän von Australien beschrieben. Und schon 1883 hatte DUNIKOWSKI an

den Pharetronen aus dem Essener Grünsand schöne Nadelpräparate gewinnen können, so daß die Schwamm-Natur der Pharetronen wieder allgemein anerkannt war; nicht jedoch die primäre Hartteil-Natur ihrer Faserzüge.

WELTER (1910) vertrat hierin die gleiche Auffassung wie sein Lehrer STEINMANN und er brachte die Vorstellungen beider in einem System zum Ausdruck, das großen Wert auf die primär harten Faserzüge legte: Die Calcarea werden in 2 Ordnungen eingeteilt, die eine mit freien, in weichem Mesenchym eingelagerten Nadeln (Dialytina RAUFF, vorwiegend rezent), die andere mit steinigem, aus zusammenhängenden Faserzügen bestehendem Skelett (Pharetrones ZITTEL, vorwiegend fossil, aber mit *Petrostroma schulzei* als wichtigem Rezentbeispiel). Dabei wurden die Pharetronina im engeren Sinne weiterhin nach STEINMANN in 2 Gruppen eingeteilt, in die ungegliederten Inozoa und die gegliederten Sphinctozoa. Diese Unterteilung wird auch von neueren deutschsprachigen Autoren beibehalten (SEILACHER, WAGNER, ZIEGLER 1964).

Im Gegensatz zu STEINMANN und WELTER hielten DUNIKOWSKI (1883, S. 299) und besonders RAUFF (1913, S. 120ff.) die Pharetronenfaser für ein sekundäres Gebilde, das erst bei der Fossilwerdung entstanden sei. Deshalb wollten sie es als systematisches Merkmal nicht gelten lassen. Die Pharetronen finden daher je nach der Deutung ihres Kanalsystems bei den Sycones oder Leucones Platz und werden nicht als eigenständige Gruppe betrachtet.

DE LAUBENFELS (1955) kombiniert die bis dahin bestehenden Einteilungen und kommt unter Einführung neuer, korrekt endender Namen für alte Begriffe zu 4 Ordnungen der Calcarea:

1. Solenida. Freie Nadeln, nach Ascon-Typ gebaut, meist rezent.
2. Lebetida. Freie Nadeln, höher organisiert als Ascon-Typ, meist rezent.
3. Pharetronida. Für Inozoa Steinmann. Vorwiegend fossil.
4. Thalamida. Für Sphinctozoa STEINMANN (partim); einige Sphinctozoen werden zu „Order uncertain" oder auch „Class uncertain" gestellt. Nur fossil.

Im System der rezenten Kalkschwämme von DENDY & ROW (1913) konnte man bisher die fossilen Pharetronen bei den Familien der Minchinellidae und Murrayonidae anschließen. Die neueste Klassifizierung durch BURTON (1963) löst jedoch diese Familien wieder auf. BURTON läßt nur noch 2 Familien der Calcarea gelten, die Homocoelidae nach dem Ascon-Typ und die Heterocoelidae nach einem komplizierteren Kanalsystem; bei den letzteren stehen auch die pharetronenähnlichen Gattungen *Minchinella*, *Petrostroma* und *Murrayona*.

Man muß sich darüber klar sein, daß bisher jedes System der fossilen Kalkschwämme in erster Linie ein praktisches formales Ordnungsschema ist, in dem die Erfassung verwandtschaftlicher Beziehungen nicht immer gewährleistet ist. Schon allein dem Befund, ob ein verkittender Zement vorliegt oder nicht, wird hier entscheidende Bedeutung beigemessen, obwohl das Vorhandensein oder Fehlen von Sponginzement bei rezenten Schwämmen nur sehr untergeordnet bewertet wird (vgl. KIRKPATRICK 1910, S. 125).

In der Gruppe der Sphinctozoa sind einfach alle gekammerten Formen zusammengefaßt. Das gemeinsame Merkmal der Segmentierung ist aber kaum durch natürliche Verwandtschaft bedingt, denn die Gruppe ist im Hinblick auf ihre sonstige Organisation ziemlich uneinheitlich. Darin stehen Formen mit schönem Dreistrahlerskelett (Sphaerosiphonidae) ohne Füllgewebe neben solchen mit mehr pharetronenfaserartigem Füllskelett (Verticillitidae) und solchen mit schichtiger Wand *(Colospongia, Celyphia)* oder auch sphaerolithischer Wand (Thaumastocoeliidae). – Die Systematik kann sich hier aber nicht nach den bei Rezentschwämmen üblichen Kriterien richten (Kern der Choanocyten apical oder basal; Nadelinventar). Sie wird deshalb immer eine mehr künstliche Einteilung nach äußeren Merkmalen bleiben und konvergente Entwicklung von echter Verwandtschaft nicht immer trennen können.

## d) Die Bedeutung der Telmatoblasten für die Skelettbildung der Pharetronen

Wie erwähnt, hat sich besonders RAUFF entschieden dagegen gewandt, daß die Pharetronen schon ursprünglich ein kalkiges Sklerosom um die Nadeln herum besessen hätten. Man muß zugeben, daß seine Untersuchungen an *Barroisia* (1913), auf denen im wesentlichen seine Ansichten fußen, die bis dahin genauesten an Pharetronen waren, daß er alle Einwände gegen seine Auffassung selber vorwegnimmt und diskutiert, und daß er an seine Beobachtungen scharfsinnige Gedanken knüpft, während man bei manchen anderen Bearbeitern von Pharetronen den Eindruck gewinnt, daß sie die Frage nach der primären oder sekundären Natur des Sklerosoms gar nicht berührt. Doch RAUFF hat die an *Barroisia* gewonnenen Ergebnisse zu sehr verallgemeinert und auf alle Pharetronen ausgedehnt. Vor allem hat er den dichten Dermalschichten vieler Sphinctozoen zu wenig Beachtung geschenkt und ebensowenig den blasigen Vesiculae, die ich für das Schlüssel-Merkmal zur Erklärung einer epithelialen Kalkabscheidung halten möchte. Vesiculae kommen zwar an der von ihm untersuchten *Barroisia* nicht vor, dafür kennzeichnen sie aber viele andere Sphinctozoen, auch solche, die selbst von RAUFF zu den Kalkschwämmen gerechnet werden (z. B. *Amblysiphonella*).

Schon die Beobachtung an den rezenten lithoninen Kalkschwämmen *(Petrostroma schulzei)* hatte gezeigt, daß Nadeln von einer gemeinsamen Kalkhülle umgeben und verschweißt werden können. Es sei dahingestellt, ob es nun so einen großen Unterschied bedeutet wie RAUFF (S. 122) meint, daß bei den Lithoninen nur 2–4 nebeneinanderliegende Nadeln verzementiert werden, während die Hüllmasse bei der „Pharetronenfaser gewöhnlich ganze Bündel zahlreicher, dicht zusammengepackter, aber nicht unmittelbar verwachsener, sondern diskreter, durch die Fasersubstanz zwar verkitteter, aber zugleich dadurch getrennter Nadeln umschließt". Um die Tatsache war nicht herumzukommen, daß es bei einigen rezenten Kalkschwämmen einen die Spicula verkittenden Kalkzement gab. Und eine derartige primäre Verkittung der Nadeln muß auch bei den Pharetronenfasern angenommen werden, denn die neueren Untersuchungen von intravitalem Bewuchs durch Epöken an solchen Kalkschwämmen lassen keinen anderen Schluß zu, als daß die Faserskelette schon zu Lebzeiten korallenartig hart waren (SEILACHER, S. 774; ZIEGLER 1964, S. 805 ff). Es sei noch erwähnt, daß neben Paläontologen (STEINMANN, WELTER, HINDE) gerade Zoologen, die sich mit rezenten Kalkschwämmen beschäftigten (HAECKEL, DÖDERLEIN, KIRKPATRICK), immer wieder auf den raschen Zerfall von abgestorbenen Rezentschwämmen hinwiesen und eine Erhaltung von ursprünglich fleischigen Fasern durch rasche Einbettung mit nachfolgender Karbonatfällung infolge Eiweißzerfalls für unmöglich hielten.

Nun gibt es eine Reihe von Sphinctozoen, bei denen sich auch bei guter Erhaltung keinerlei Nadeln im Kalkzement nachweisen lassen. Von Bedeutung hierzu sind die Studien ZIEGLERS (1964) über die dichten Hüllenschichten mancher Pharetronen. ZIEGLER hält es für wahrscheinlich, daß die dichte Wand von *Celyphia* schon primär keine Nadeln enthielt, weil man auch bei bester Erhaltung zwischen den konzentrischen Anwachsstreifen nie die Spur davon gefunden hatte. (RAUFF hätte *Celyphia* nicht als Beispiel gelten lassen, weil er sie nicht für einen Schwamm hielt.) Wenn man zudem aber noch die dünnen blasigen Lamellen (Vesiculae) vieler Sphinctozoen mit in Betracht zieht, die keinesfalls durch Spicula gebaut sein können, so kommt man zu dem Schluß, daß diese Schwämme zur epithelialen Abscheidung eines feinstmikritischen Kalkzements fähig gewesen sein müssen.

In diesem Zusammenhang sind die Beobachtungen KIRKPATRICKS an rezenten Kalkschwämmen wichtig. KIRKPATRICK (1908) fand an *Minchinella lamellosa*, daß die spiculabildenden Skleroblasten schon in einem frühen Stadium ihrer Tätigkeit von einer zweiten Art kalkabscheidender Zellen bedeckt werden, die an den noch unfertigen Nadeln weiterbauen und sie verzementieren. Diese zementbildenden Zellen nannte er „Telmatoblasten" (1908, S. 509, nach griech. telma = Mörtel). An einem weiteren rezenten Kalkschwamm, *Murrayona phanolepis*, besteht das feste Stützskelett sogar nur aus Fasern reinen Kalkzements, Anlagen von Nadeln sind darin nicht mehr zu erkennen: „*Murrayona* is of interest to the palaeontologist, because he must take into consideration the possibility that some fossil Pharetrones, in which he has been unable to detect spicules, may never have possessed them" (1910, S. 131).

Ein ähnlicher Kalkschwamm, der ein steiniges Stützskelett ohne Nadeln besitzt, wurde neuerdings von VACELET & LÉVI (1958) beschrieben. (Diese ebenfalls zu den Murrayonidae gestellte *Petrobiona massiliana* hat übrigens sphaerolithische Faserstruktur, was im Hinblick auf die Cassianer Gattungen *Thaumastocoelia* und *Enoplocoelia* bedeutsam erscheint.)

Die Vorstellung von den Telmatoblasten als Hauptskelettbildner der Pharetronen ist zur Zeit in Mode. ZIEGLER und auch WAGNER (1964, S. 18) schreiben ihnen die Verkittung der Spicula bei den Pharetronen zu. Die nadelfreien, dichten Hüllschichten gewisser Sphinctozoen hält ZIEGLER für eine alleinige Bildung der Telmatoblasten, die hier schon vor den Skleroblasten in Tätigkeit getreten wären.

### e) Zur Neueinteilung der Sphinctozoa durch SEILACHER 1962

Unter den fossilen Kalkschwämmen hat die Gruppe der gegliederten Sphinctozoen bisher nur wenige Bearbeiter gefunden. – Die Grundlagen des Systems lieferte STEINMANN 1882 in seinen „Pharetronenstudien", in denen er das Hauptgewicht auf die segmentierten Formen legte und auch den Namen Sphinctozoa dafür prägte. – HERAK gab 1944 anhand des Materials im Naturhistorischen Museum zu Wien eine kurze Übersicht über die damals beschriebenen Arten der Trias. –

Die wichtigste Arbeit stammt von SEILACHER 1962: „Die Sphinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme". Darin werden alle bisher beschriebenen Arten zusammengestellt, zugleich wird eine Neueinteilung nach ganz anderen als bisher üblichen Kriterien verfaßt. Diese Neuordnung beruht auf folgender Abstufung der Merkmale (S. 783):

1. Struktur des Nadelskeletts
2. Wandbeschaffenheit (porat oder aporat)
3. Charakter des Oscularapparates (polytholosiid oder barroisiid)
4. Füllskelett (fehlend, reticulär, tubulär oder trabeculär)
5. Bildungsweise des Zentralrohres (retrosiphonat, bzw. crypto-, pseudo-, pro-, oder ambisiphonat)
6. Wuchsform und Kammergestalt (catenulat oder glomerat, bzw. abweichende Gestalten)
7. Wanddicke, Größe, Vesiculae.

Für meine Untersuchungen hat sich diese Einteilung als sehr brauchbar erwiesen. Sie wurde mit geringen Einschränkungen benützt. Das erste Merkmal fällt auch nach Meinung SEILACHERS in der Praxis meist weg, weil ein Nadelskelett kaum je erhalten ist. Ich habe an dieser Stelle der Wandstruktur eine gewisse Bedeutung beigemessen, denn eine schichtig oder sphaerolithisch erhaltene Wand ist sicher durch Unterschiede in der Primärstruktur

bedingt, die man in der Systematik berücksichtigen sollte. Eine ganz entscheidende Rolle in dieser Neufassung spielt die Perforation der Wand; danach werden 2 Superfamilien getrennt (Porata, Aporata), je nachdem die Außenwand gleichmäßig von Poren durchbrochen wird oder nur vereinzelte Ostienöffnungen bei sonst dichter Wand aufweist. (Die älteren Gruppierungen legten auf dieses Merkmal keinen Wert). Daneben erwies sich die Definition von verschiedenen Füllgewebetypen und Zentralrohr-Anlagen als nützlich. Den unter 3) erwähnten Charakter des Oscular-Apparates habe ich nicht berücksichtigt, weil sich selbst nach Ansicht SEILACHERS (S. 780) „in der Praxis polytholosiider und barroisiider Bau nicht immer leicht unterscheiden lassen". Auch ohne dieses Merkmal können innerhalb der Superfamilien die nachfolgenden Taxa nach Füllskelett, Zentralrohr und Kammeranordnung charakterisiert werden. (Vgl. hierzu den Bestimmungsschlüssel S. 49).

## II. DIE SPHINCTOZOA DER ALPINEN MITTELTRIAS

### Superfamilie APORATA

#### a) Familie Thaumastocoeliidae n. fam.

In dieser neuen Familie möchte ich die imperforaten Gattungen ohne Füllskelett, aber mit sphaerolithischer Wandstruktur zusammenfassen. – Die sphaerolithische Wanderhaltung bei Kalkschwämmen ist in ihrer Entstehung umstritten. Während ZITTEL (S. 104) und RAUFF (1893, S. 101) an einer auf jeden Fall sekundären Bildung festhielten, erklärte STEINMANN zumindest die Außenschicht der im folgenden zu besprechenden Gattung *Thaumastocoelia* für primär. Denn in ihr hatte er feine Gänge von bohrenden Thallophyten festgestellt, die seiner Ansicht nach eine Umkristallisierung nicht so unversehrt überstanden hätten. Die Vermutung, daß eine aus Kalksphaerolithen bestehende Faser bei Kalkschwämmen schon primär vorkommen könne, erhielt durch den Fund der rezenten *Astrosclera willeyana* durch LISTER 1900 neue Nahrung. *A. willeyana*, die zunächst als Vertreter einer neuen Kalkschwamm-Familie galt, besaß feste Skelettmaschen aus Aragonitsphaerolithen, zwischen denen – allerdings kieselige – Schwammnadeln gefunden wurden. (Später wurde der eigentümliche Fund durch W. WELTNER 1910 für eine Vergesellschaftung verschiedener Bohrschwämme in einem Madreporarierskelett erklärt.) Obwohl seinerzeit schon LISTER nach einem Vergleich mit Cassianer Pharetronen die Sphaerolithe dieser fossilen Kalkschwämme für sekundär und nicht mit denjenigen von *A. willeyana* vergleichbar erachtete, wurde dieses vermeintliche Rezentbeispiel von O. WELTER (S. 47) als Beweis für die Primärnatur gewisser Pharetronenskelette gewertet, und es hat auch als solcher Eingang in STEINMANNS Lehrbuch gefunden (Fig. 149, S. 111). Wenn auch nun *A. willeyana* wahrscheinlich gar kein Kalkschwamm ist, so wurde späterhin eine solche Skelettstruktur doch noch an zwei rezenten Schwämmen gefunden, deren Zugehörigkeit zu den Calcarea nicht bestritten wird. Es sind dies die schon im vorigen Kapitel erwähnte *Murrayona phanolepis* (KIRKPATRICK 1910, Taf. 11, Fig. 16), die ein inneres Stützskelett aus polygonalen Kalkelementen mit radialfaseriger Struktur hat, und die neuerdings von VACELET & LÉVI 1958 beschriebene *Petrobiona massiliana*, die ebenfalls zu den Murrayonidae gerechnet wird und schon im Titel jener Mitteilung als überlebender Pharetrone vorgestellt wird. *Petrobiona* soll nach VACELET 1960, S. 434 eine sphaerolithische Faserstruktur zeigen. – Daraus erhellt, daß eine sphaerolithische Skeletterhaltung bei Kalkschwämmen nicht von vornherein für sekundär angesehen werden kann.

Es soll nun gar nicht behauptet werden, daß bei *Thaumastocoelia* oder *Enoplocoelia* eine noch unveränderte Primärstruktur vorliegt, aber diese Wanderhaltung geht doch wohl auf eine schon andere Ausgangsstruktur zurück als beispielsweise bei der in denselben Cassia-

ner Schichten vorkommenden, stets aber mit lamellär erhaltener Wand zu findenden Gattung *Celyphia*. Daher erscheint es mir angebracht, diese Unterschiede in der Systematik zu berücksichtigen und *Enoplocoelia* aus der Familie der Celyphiidae herauszunehmen, und ebenso *Sollasia*, von der ich kein Material untersuchen konnte, die aber nach RAUFFS Bericht über die Nachuntersuchung der STEINMANN'schen Originale die gleiche Wandstruktur mit *Thaumastocoelia* und *Enoplocoelia* teilt (vgl. RAUFF 1893, S. 101 ff). *Thaumastocoelia* selbst stand im System SEILACHERS in der Superfamilie Porata, also weit entfernt von *Sollasia* und *Enoplocoelia*. Dies gründet wahrscheinlich darauf, daß STEINMANN in seiner Originalbeschreibung von feinen Zwischenräumen zwischen den Körnern der Außenschicht spricht, „die man leicht als die Mündungen zarter Canälchen deuten könnte". Es handelt sich hierbei aber nur um Fissuren zwischen den Sphaerolithen, die sich nicht durch die innere Prismenlage ins Kammerlumen fortsetzen, so daß die Wand als imperforat anzusprechen ist.

Gegen den systematischen Wert einer sphaerolithischen Wandstruktur wurde verschiedentlich angeführt, daß dieses Merkmal bei den Inozoa quer durch Gattungen hindurchlaufen könne, ja daß sogar innerhalb desselben Stückes ein Übergang von Fasern mit deutlich erkennbaren Nadeln in Fasern mit radialfaseriger Struktur unter Auslöschung des ursprünglichen Bildes stattfinden könne. Bei *Thaumastocoelia* ist letzteres aber nicht der Fall, die Nadeln sind gleichwohl sehr schön erhalten (vgl. Taf. 4, Fig. 9). Außerdem wurden bisher alle Exemplare von *Th. cassiana* in dieser bezeichnenden Erhaltung gefunden (vgl. bei STEINMANN, HERAK, und die im folgenden beschriebenen), ebenso alle von *Enoplocoelia armata*, soweit hier auf die Innenstruktur geachtet wurde (vgl. RAUFF 1893, S. 102).

### 1. *Thaumastocoelia cassiana* STEINMANN

Taf. 4, Fig. 7–9

1882 *Thaumastocoelia Cassiana*, STEINMANN, 153, Taf. 7 (5), 8 (3), 9 (5)
1944 *Thaumastocoelia cassiana*, HERAK, 127, Taf. 13, Fig. 5.

Bisher waren nur die beiden Exemplare der Synonymliste bekannt. Dazu kommen nun 4 weitere, die ich aus einer unsortierten Kollektion St. Cassianer Kleinfossilien (durch Prof. E. KOKEN, Tübingen, 1910) heraussuchen konnte. Als Fundortsangabe war lediglich ein Zettel mit der Aufschrift „Stuores" beigefügt. Es handelt sich um fragmentarische Stämmchen von 6–9 mm ⌀, die Segmente sind tonnenförmig oder nach oben hin trapezförmig erweitert, halb bis zwei Drittel so hoch wie breit. Die Außenseite erscheint fein gekörnelt (Taf. 4, Fig. 7) oder grobbrunzelig umkrustet; besonders auffallend sind einige erhabene Ostien, deren Zahl pro Segment sehr schwankt, im Höchstfall aber 10 erreichen kann.

Im Anschliff sieht man zunächst, daß die äußeren Einschnürungen die innere Segmentation wiedergeben (im Gegensatz zu *Enoplocoelia armata*). Die Segmentdecken sind von einigen größeren Scheitelporen durchbrochen, die in ihrer Öffnungsweite etwa den Ostien der Außenwand entsprechen (0,2–0,3 mm ⌀). Die Kammern sind alle hohl, Füllgewebe oder auch nur Vesiculae scheinen durchwegs zu fehlen.

Auf die Wandstruktur hat STEINMANN sehr großen Wert gelegt und obwohl er nur ein Exemplar zur Verfügung hatte, konnte er die Verhältnisse durch Dünnschliffe im wesentlichen klären. Die Wand besteht aus 2 Schichten, einer äußeren, dunkler gefärbten Sphaerolithschicht, die die körnelige Anwitterung der Oberfläche bewirkt, und einer inneren, klaren

Prismenschicht. Hinsichtlich ihrer Genese sind die beiden Schichten aber nicht als verschieden zu bezeichnen, wie man nach STEINMANN annehmen könnte, denn die innere entsteht lediglich durch einseitiges Auswachsen der Sphaerolithe, welche sich durch ungestörtes Wachstum nach innen zu einen 0,2–0,3 mm dicken Mantel von parallelfaserigen Prismen ausbilden können. In der Außenschicht behindern sich die zahlreichen Sphaerolithkeime gegenseitig in ihrer Ausdehnung, so daß sie sich polygonal gegeneinander abflachen und klein bleiben. Die Prismenschicht ist nicht etwa eine sekundäre Kruste von Anlagerungsspatit. Wenn eine solche spätere Hohlraumausfüllung vorhanden ist, setzt sie deutlich abgrenzbar erst nach der Prismenschicht an (Taf. 4, Fig. 9). Im Schliff ist dabei ein Farbkontrast wahrzunehmen, denn Sphaerolithschicht und Prismenlage sind gleichermaßen bernsteinfarben, zeigen also auch hierin ihre gemeinsame Entstehung an, während die Hohlraumfüllung glasklar und farblos ist. –

Es ist nun auffallend, daß sich nur nach innen zum Kammerlumen hin so ein Bart von Prismen ausbilden kann und nicht auch nach außen, was gegen eine sekundäre Entstehung der Prismenschicht zu sprechen scheint. Dies ist wohl nur so zu verstehen, daß sich dieses Anwachsen der Prismenschicht nur unter Bedeckung des lebenden Endosoms vollziehen konnte. Das erklärt auch, daß vereinzelt Sphaerolithe im Kammerlumen isoliert zu finden sind, die sich ungestört nach allen Seiten entwickeln konnten und daher viel größer sind als die in der Außenwand; sie sind wohl frei im Endosom liegend gewachsen.

Wenn eine jüngere Kammer angelegt wird, wird das nunmehr als Boden dienende Segmentdach der unteren Kammer gleichfalls von einer Prismenlage bedeckt, so daß in den Trennwänden der Segmente eine körnelige Sphaerolithschicht sowohl oben wie unten von einer Prismenschicht überzogen ist. (Diese Verhältnisse hat STEINMANN an *Sollasia* in der gleichen Weise geschildert und abgebildet, weshalb wohl *Sollasia* auch in dieser Familie hier eingereiht werden darf.) Die sonderbaren Nadeln sind bei *Thaumastocoelia* nicht auf die innere Schicht beschränkt, wie ursprünglich angegeben; sie konnten auch in der äußeren körneligen Lage wahrgenommen werden (vgl. auch RAUFF 1893, S. 101).

*Thaumastocoelia cassiana* ist bisher nur aus den Cassianer Schichten (Stuores-Wiesen) bekannt. Ein von VINASSA (1908, S. 10, Taf. 3, Fig. 1–2) als *Th. bakonica* beschriebenes Einzelexemplar aus äquivalenten Schichten des Bakony soll sich durch mehr abgerundete Segmente und größere Wanddicke unterscheiden. Die von PARONA (S. 38, Taf. 8, Fig. 2) aus dem unteren Perm des Sosio-Tales (Sizilien) beschriebene *Th. permosicula* wurde nur nach äußeren Merkmalen in diese Gattung gestellt, die Zuordnung ist somit sehr fraglich.

### 2. *Enoplocoelia armata* (KLIPSTEIN)

Taf. 4, Fig. 4–6

1843 *Scyphia ? armata*, KLIPSTEIN, 284, Taf. 19, Fig. 13–14.
1865 *Verrucospongia armata*, LAUBE, 236, Taf. 1, Fig. 10.
1882 *Enoplocoelia armata*, STEINMANN, 166, Taf. 6, Fig. 4.

*Enoplocoelia armata* weist gegenüber *Thaumastocoelia cassiana* einen zentralen Kanal und wesentlich niedrigere Segmente auf. Von außen aber sehen beide Arten in ihrem Ostienschmuck ziemlich ähnlich aus. Es ist daher leicht möglich, daß von dem durch KLIPSTEIN und LAUBE beschriebenen Material nicht alles zu *Enoplocoelia* gehört, denn der Innenbau wurde damals nicht untersucht. Diesen hat erst STEINMANN durch Anschliffe geklärt. Seine

Exemplare, die sich in der Münchner Sammlung befunden haben, sind durch Kriegsschäden verloren gegangen.

Auch das nachfolgend beschriebene Exemplar aus den Aufsammlungen KOKENS habe ich zunächst nicht für eine *Enoplocoelia* gehalten, denn das Zentralrohr war an den Querbrüchen nicht so leicht zu erkennen und von außen schienen sich durch die Einschnürungen Kammern von Form und Größe einer *Thaumastocoelia* abzuzeichnen (vgl. Taf. 4, Fig. 5). Der dazugehörige Anschliff (Taf. 4, Fig. 4) zeigt jedoch, daß sich hier im Inneren mehr Segmente verbergen als von außen angedeutet wird. Die Kammern sind schildförmig niedrig, am vorliegenden Stück 0,9–1,5 mm hoch und 5 mm breit, die einfachen Böden bzw. Decken sind wie die Wand des Zentralrohres von zerstreut stehenden Poren von 0,1–0,2 mm durchbrochen. Der zentrale Kanal hat ein Lumen von 0,7 mm; die Außenwand ist von mehreren erhabenen, zum Teil fast geschnäbelten Ostien besetzt. (Das leiterförmige Schnittbild der Abbildung von STEINMANN, Taf. 6, Fig. 4a kommt durch eine tangentiale Schnittlage zustande, die nur die randlichen Partien eröffnet und das Zentralrohr selbst nicht erfaßt.)

Die Wand von *Enoplocoelia armata* ist durch kleine Kalksphaerolithe aufgebaut (vgl. Schliffbild 6 auf Taf. 4). Eine innere Prismenschicht wie bei *Thaumastocoelia cassiana* fehlt hier, ebensowenig wurden Nadeln wahrgenommen. Die Wandung der seinerzeit von STEINMANN beschriebenen Exemplare war, nach den Nachuntersuchungen RAUFFS zu urteilen, ebenfalls sphaerolithisch ausgebildet, also nicht kieselig, wie ursprünglich angegeben (vgl. RAUFF 1893, S. 102). – Ein Füllgewebe fehlt, Vesiculae wurden nicht beobachtet.

STEINMANN hat *Enoplocoelia* verwandtschaftlich ganz in die Nähe von *Barroisia* gestellt. Diese Gattung hat jedoch eine gleichmäßig perforierte Außenwand ohne Ostien, weshalb sie nach heutiger Ansicht in die andere Superfamilie (Porata) zu stellen ist, außerdem münden bei *Barroisia* die Kammern durch wirtelig angeordnete, größere Fensterchen ins Zentralrohr. Desweiteren scheint das deutlich erhaltene Nadelskelett schon auf eine primär andere Wandzusammensetzung hinzudeuten.

*Enoplocoelia* ist bisher nur in der einen Art aus den Cassianer Schichten sicher bekannt. Ein einziges Bruchstück aus dem Perm von Sizilien wurde von PARONA (S. 45, Taf. 8, Fig. 3) als *E. contabulata* beschrieben. Die Wandstruktur wurde nicht untersucht, das aufgebrochene Stück läßt auch keinerlei Zentralrohr erkennen, so daß auch hier wiederum starke Zweifel an der richtigen Zuordnung anzumelden sind (vgl. auch SEILACHER, S. 752).

## b) Familie Celyphiidae DE LAUBENFELS

### 1. *Celyphia submarginata* (MÜNSTER)

Taf. 5, Fig. 7–9; Taf. 6

* V 1841 *Manon submarginatum*, MÜNSTER, 27, Taf. 1, Fig. 9.
V 1841 *Manon pisiforme*, MÜNSTER, 28, Taf. 1, Fig. 10.
1865 *Verrucospongia submarginata*, LAUBE, 237, Taf. 1, Fig. 11, 11a.
1865 *Verrucospongia crassa*, LAUBE, 237, Taf. 1, Fig. 13.
1872 *Celyphia submarginata*, *C. pisiformis*, POMEL, 230.
1878 *Manon submarginatum*, QUENSTEDT, 539, Taf. 140, Fig. 29.

1878 *Verrucospongia*, QUENSTEDT, 540, Taf. 140, Fig. 30 (Abb. LAUBE).
1878 *Celyphia submarginata*, ZITTEL, 119.
1882 *Celyphia submarginata*, STEINMANN, 158, Taf. 7, Fig. 6–10.
1901 *Celyphia submarginata*, VINASSA, 13, Taf. 1, Fig. 14.
? 1933 *Celyphia* ? n. f., PARONA, 36, Abb. 1.
1962 *Celyphia submarginata*, SEILACHER, 750.
V 1964 *Celyphia submarginata*, ZIEGLER, 808, Abb. 1.

*Celyphia submarginata* sieht zunächst überhaupt nicht nach einem Kalkschwamm aus. Das Fehlen jeglicher Pharetronenfasern oder Nadeln und die dichte Wand bewirkten, daß dieses Fossil seit jeher umstritten war. ZITTEL (S. 119) stellt es „nur mit vielen Zweifeln zu den Kalkschwämmen". STEINMANN hielt es zusammen mit den übrigen Pharetronen zuerst ohnehin für Coelenteraten und auch RAUFF lehnte die Schwamm-Natur von *Celyphia* entschieden ab, allerdings wies er ihr anderswo auch keinen Platz zu. Der Gattungsname wurde von POMEL 1872 für die MÜNSTER'schen Arten *Manon submarginatum* und *M. pisiforme* aus St. Cassian errichtet. LAUBE, ZITTEL und spätere Autoren halten diese beiden Arten für konspezifisch, was sicher berechtigt ist, weil sie sich nur geringfügig in der Wuchsform unterscheiden.

Die Belege zu MÜNSTER besitzt die Münchener Sammlung. Es handelt sich um sessile, nach Art der Seepocken auf Muschelschalen festgeheftete Kammern von kugeliger bis eiförmiger Gestalt, die zu unregelmäßigen Knollen zusammengedrängt sein können oder auch isoliert wachsen. Bei größeren Aggregaten läßt sich manchmal eine deutliche Größenzunahme der jeweils jüngeren Kammern beobachten; so ist zum Beispiel an einem nicht abgebildeten Paratyp zu MÜNSTER in einem Haufwerk von 19 Kammern die Anfangskammer 1,5 mm im ⌀, die Endkammer 10 mm im ⌀. Die glatte Außenseite ist mit einigen Ostien bestückt (2–14 pro Kammer); diese haben meist einen emporstehenden Rand. –

Gute Abbildungen der Wuchsform bringen neben MÜNSTER auch LAUBE und VINASSA. SEILACHER spricht in seiner Kurzdiagnose bezüglich des Wuchses von „moniliformen, asiphonaten Stämmchen" (S. 750), doch ist unter dem bisher abgebildeten Material kein Exemplar, das mehr als 3 übereinandergestellte Kammern umfassen würde. Auch STEINMANN (S. 161) erwähnt, daß sich die späteren Segmente nur selten frei entwickeln, während die älteren Kammern stets in mehr oder weniger unregelmäßiger Weise einem Substrat aufgewachsen seien.

Die Kammerwand ist mit Ausnahme der Ostien imperforat. An den besser erhaltenen Exemplaren der Cassianer Schichten ist ein lamellöser Feinbau zu erkennen. Zwischen den feinen Schlieren der Wand stellen sich manchmal kleinere, allseits geschlossene, bläschenartige Hohlräume ein. An Innenstrukturen sind neben den für viele Sphinctozoen bezeichnenden Vesiculae besonders die von STEINMANN beschriebenen Einstülpungen der inneren Wandschichten an den Ostien zu erwähnen, die als zerlappte Fortsätze ins Innere strahlen und sich oft in ein feines Netzwerk aufzweigen. (Bei den von ZIEGLER 1964, S. 808 erwähnten „Pharetronenfasern im Bereich der Ostien" am stark angewitterten Typ zu *Manon pisiforme* liegen wohl Querschnitte solcher Einstülpungen vor.)

*Celyphia submarginata* soll nach STEINMANN (S. 161) „eines der häufigeren Vorkommnisse in den Cassianer Schichten" sein. Nunmehr kann diese Art auch aus den Raibler Schichten der Nordalpen bekannt gemacht werden, denn in den dunklen Sphaerocodien-Onkolithen kommen zahlreiche inkrustierende, kalkschalig-imperforate Epöken vor, die hierher zu stellen sind. Wenn auch die Wand selbst sehr grobspätig rekristallisiert ist und keine Einzelheiten mehr erkennen läßt, so gestatten die übrigen Merkmale doch eine sichere Zuordnung: Wuchsform, einfache Ostien mit emporstehendem Rand, Vesiculae und be-

sonders die für *Celyphia submarginata* typischen Einstülpungen im Bereich der Ostien (vgl. Taf. 5, Fig. 7–9 u. Taf. 6). Um die Übereinstimmung gerade dieser Füllstrukturen mit denjenigen der Cassianer Exemplare zu klären, wurden auch von 2 Paratypen zu MÜNSTER Dünnschliffe angefertigt, zumal dieses Füllgewebe ohnehin noch ungenügend bekannt war. Dabei zeigte sich, daß diese zerlappten Fortsätze im wesentlichen Anschnitten von dünnwandigen, weitlumigen Röhren entsprechen. Diese Röhren entspringen am Ostium, sie verzweigen sich und durchziehen das Kammerlumen. Sie endigen offen, wobei sich ihre Wand stark zerschlitzt und in ein lockermaschiges Netzwerk auffasert. Im Schnitt trifft man daher sowohl Anschnitte intakter Röhren als auch wirr verkrümmte Maschenstücke. Im Vergleich zu anderen Sphinctozoen bleibt das Füllgewebe hier sehr locker. Das am besten als „tubulär-reticulär" zu bezeichnende Füllwerk stellt das Stützgewebe für das Endosom dar. Da diese röhrigen Einstülpungen zumindest im Bereich der Ostien die Funktion eines echten Zentralrohres erfüllten, kann man *C. submarginata* auch nicht länger dem asiphonaten, sondern besser dem pseudosiphonaten Typ zurechnen.

Die Wuchsform der Raibler Exemplare ist sehr mannigfaltig, neben halbkugeligen Kammern gibt es schlauchförmige, abgeplattete und eingedellte. LAUBE hat solche Formen als eigene Art abgetrennt (*Verrucospongia crassa*, 1865, S. 237, Taf. 1, Fig. 13), als weiteren Grund gibt er an, daß die Ostien hier von verschiedener Größe seien, während die MÜNSTER'schen Spezies nur Ostien von gleicher Größe habe. Letzteres trifft jedoch keineswegs zu, weshalb diese Form, die von späteren Autoren übrigens nie mehr erwähnt wird, ebenfalls zu *Celyphia submarginata* zu stellen ist. – Die dem Substrat aufliegende Kalklamelle ist in ihrer Form vom Untergrund abhängig, oft sehr unregelmäßig ausgerandet und in der Regel dünner als die Außenwand.

Unter Berücksichtigung der neuen Beobachtungen lautet die Diagnose von *Celyphia submarginata:*

Inkrustierende, isolierte oder unregelmäßig aneinandergereihte Kammern (1,5–12 mm ⌀), oft mit dem Wachstum der Kolonie an Größe zunehmend, die jüngsten Segmente teils frei über das Substrat erhoben. Außenwand glatt, imperforat, nur mit scharfrandig aufragenden Ostien besetzt. An den Berührstellen ist die Wand doppelt, also von beiden Segmenten gebildet. Kammern pseudosiphonat, hervorgerufen durch röhrige Einstülpungen an den Ostien, die sich zuletzt in ein zartes Netzwerk auffasern und somit ein lockeres, tubulär-recticuläres Füllgewebe erzeugen. Als Füllstrukturen außerdem Vesiculae.

Verbreitung: Cassianer Schichten, nordalpine Raibler Schichten, Obere Mergel von Veszprém (Bakony). Oberladin-Karn.

Möglicherweise kommt *C. submarginata* selbst oder eine andere Art schon im Perm vor, denn PARONA berichtet von einem Fragment (S. 36, Abb. 1, *Celyphia* ? n. f., 20 mm ⌀ Sosio-Tal, Sizilien), das allerdings nur aus 1 Kammer besteht, aber an den Ostien ähnlich zerlappte Fortsätze wie die Cassianer Exemplare haben soll.

## 2. *Follicatena* n. g.

Name: Nach lateinisch follis, -is = Blase, Buckel und catena, -ae = Kette.

Diagnose: Catenulate Stämmchen aus imperforaten Kammern mit dichter Wand, asiphonat bis cryptosiphonat. Ostien zu mehreren vereinigt in Siebplatten; auch die Segmente untereinander kommunizieren durch derartige Siebfehler. Kammern hohl oder meist mit Vesiculae erfüllt, kein anderweitiges Füllgewebe.

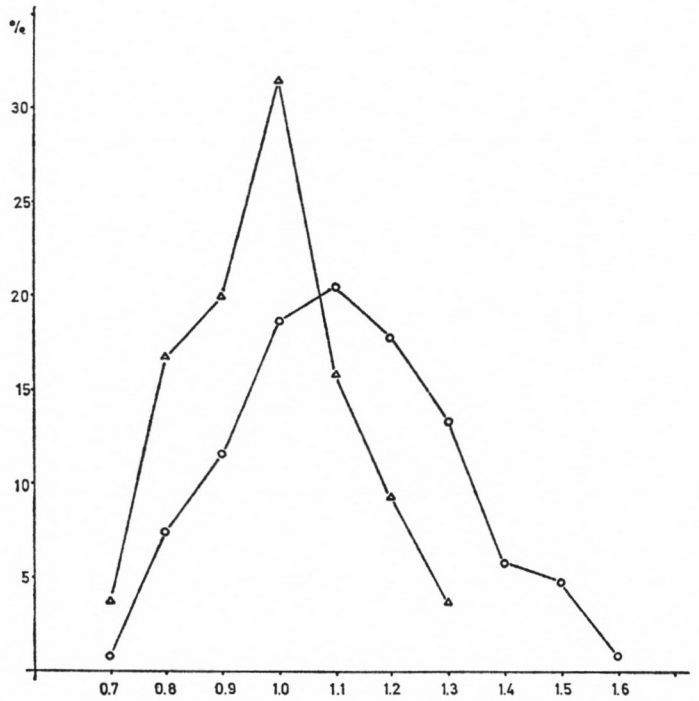



Abb. 1: Häufigkeits-Diagramm des Breiten/Höhen-Index. Verbundene Dreiecke: *Follicatena cautica* (aus 54 Kammern). Verbundene Kreise: *Colospongia catenulata* (aus 123 Kammern).

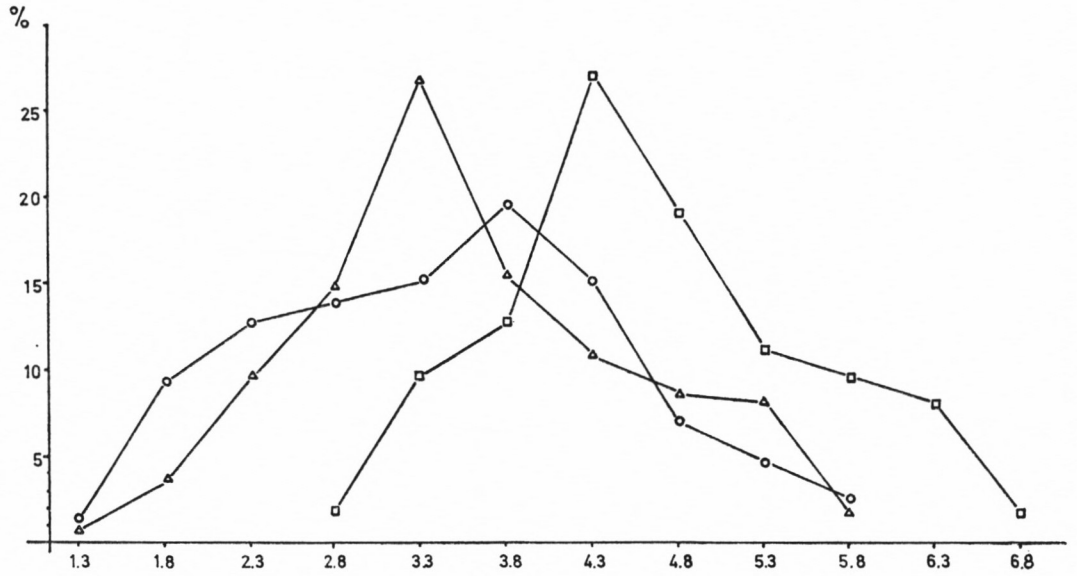



Abb. 2: Verteilung des Kammer-Durchmessers (in mm). Verbundene Kreise: *Vesicocaulis alpinus* (87 Kammern); verbundene Dreiecke: *Colospongia catenulata* (210 Kammern); verbundene Quadrate: *Follicatena cautica* (63 Kammern).

Typ der Gattung und bisher einzige Art:

*Follicatena cautica* n. sp.

Taf. 1, Fig. 1–7

Name: Lateinisch cauticus = riffbewohnend, nach cautes, -is = Riff.

Holotyp: Exemplar zu Taf. 1, Fig. 1, 2 und 5; in 2 Schliffen.

Fundort und -schicht: Ellmauer Tor (Kaisergebirge, Tirol), westl. Einschartung, 2000m; Wettersteinkalk in Riff-Fazies; ladinische Stufe der alpinen Trias.

Material und Verbreitung: Mehrere Anschnitte in Schliffen, 1 Handstück mit guter Anwitterung. Wettersteinkalk (Wilder Kaiser, Karwendel) und Cipit-Kalkblöcke an der Mahlknecht-Schwaige (Seiser Alm, Südtirol).

Beschreibung: Stämmchen aus etwa kugeligen oder tonnenförmigen Segmenten, manchmal verzweigt, von 4–7 mm Durchmesser. Die Kammern, die im Verlauf der Kette in der Größe ziemlich gleichbleiben, sind oft reich mit blasigen Lamellen erfüllt (Vesiculae). Füllgewebe und Zentralrohr fehlen. Die Wand ist imperforat und dicht, 0,2–0,4 mm dick. Die Ostien sind zu Siebfeldern von 0,5 bis 2,0 mm ⌀ vereinigt, durch welche die Kammern untereinander und mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Die Wand an der Verwachsungsstelle zweier Kammern ist doppelt, da beide Segmente zur Wandbildung beitragen. (Zum Durchmesser und Breiten-Höhen-Index der Kammern vergleiche die Diagramme der Abb. 1 u. 2).

Vergleiche: Von den anderen Gattungen der Familie Celyphiidae käme für einen Vergleich am ehesten *Henricellum* in Betracht, doch ist das Material hierzu völlig unzureichend. *Henricellum insigne* Wilckens (1 Anschnitt, 11 mm ⌀, Obertrias von Seran/Molukken) hat hohle Kammern mit imperforater Wand, alternierend angeordnet sollen auf den Ostien kleine Nebenkammern aufsitzen; bei einem einzigen Anschnitt von 2½ Segmenten läßt sich allerdings nicht sagen, ob hier nur ein zufälliger Schnitteffekt vorliegt. – *Celyphia* ist durch das bereits beschriebene tubulär-reticuläre Füllgewebe nicht zu verwechseln. Die übrigen Gattungen der Celyphiidae sind allein schon durch den Besitz eines Zentralrohres leicht von *Follicatena* zu unterscheiden.

Einige andere Beobachtungen an *Follicatena cautica* sind von allgemeinem Interesse für die Organisation der Sphinctozoa. Auf sie wird im nächsten Kapitel eingegangen.

### 3. Zur Organisation der Sphinctozoa, am Beispiel von *Follicatena cautica*

Wuchsform:

Die wahre Länge der Ketten kann wie bei den meisten Sphinctozoen nicht angegeben werden, weil die Segmente längs der Verwachsungsnaht leicht auseinanderbrechen können. Bei *Follicatena cautica* findet man in der Regel 5 bis 9 Kammern im Zusammenhang (Höchstzahl 12). Nicht ganz sicher ist weiterhin, wie diese Stämmchen am Substrat wurzeln. Es spricht aber viel dafür, daß bei den kettenförmigen Arten mit gleichbleibender Kammerfolge schon die Anfangskammer etwa die Größe der folgenden hatte. Denn in den zahlreichen Schliffen, die kettenförmige Arten wie *Follicatena cautica* oder die noch zu besprechenden *Colospongia catenulata* und *Vesicocaulis alpinus* beinhalten, wurde nie ein Exemplar gefunden, das sich über einem Knäuel kleinerer Kammern entwickelt hätte oder

das aus einer trichterförmig anschwellenden Reihe jugendlicher Kammern hervorgegangen wäre. Wohl aber finden sich Schliffbilder, die große, breit aufgewachsene Kammern in deutlichem Kontakt mit dem Substrat, z. B. auf anderen Schwämmen zeigen (vgl. Taf. 8, Fig. 1) Sphinctozoa mit deutlicher Größenzunahme der Kammern bilden nur kurze, keulig-gedrungene Stämmchen aus wenigen Segmenten (vgl. *Colospongia dubia*, Taf. 4, Fig. 1–3) oder knollige Wuchsformen (vgl. *Stylothalamia dehmi*, Taf. 10 und Abb. 4) oder die Kammern bleiben am Boden festgeheftet wie bei *Celyphia submarginata*. Daß das letztere nicht auch bei den kettenförmigen Sphinctozoen des Wettersteinkalkes der Fall ist, erhellt daraus, daß man die Ketten oft allseits von Anlagerungsspatit umkrustet findet. Sie müssen demnach frei in einen Hohlraum geragt haben. Aus den Verzweigungsformen sieht man, daß sie nicht immer aufrecht nach oben strebten (vgl. Taf. 7, Fig. 3); ebenso kann man nach geopetalen Gefügen im Schliffbild schließen, daß manche Exemplare an Decken von Kleinhöhlen festgeheftet waren und frei nach unten in den Raum wachsen konnten.

Eine ontogenetische Differenzierung ist an der Kammerfolge nie zu bemerken. (Eine Ausnahme bildet hierin vielleicht der problematische Organismus *Cheilosporites tirolensis* Wähner aus rätischen Riffkalken, der zwar meist als Rotalge oder neuerdings auch als Foraminifere (vgl. Fischer 1962) gedeutet wird, bei dem man aber auch mit der Möglichkeit rechnen muß, daß es sich um einen thalamiden Kalkschwamm handelt. Hierbei hätte sich erst nach einigen asiphonaten Anfangskammern eine Reihe von retrosiphonaten Gliedern entwickelt.)

Vesiculae:

Vesiculae sind bei den Sphinctozoa eine weitverbreitete Erscheinung. Sie kommen sowohl bei aporaten wie bei poraten Gattungen vor. Gewöhnlich handelt es sich um glattwandige, diaphragmenartige Bildungen im Kammerlumen oder zwischen den Maschen eines Füllskelettes, bei siphonaten Arten oft auch im Zentralrohr selbst. Fig. 7 der Taf. 1 zeigt einen eigenartigen Fall bei *Follicatena cautica*, wo ein Haufwerk von kleinen Vesiculae aus einer Lücke der Kammerwand nach außen vorquillt. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine Art Kallusbildung nach einer Verletzung. Die Wand der Blasen war imperforat. Man sieht am Beispiel der Fig. 1 auf Taf. 1, daß von der Sedimentfüllung einer verletzten Blase keine Spur in den benachbarten Raum dringen konnte. – Schon verschiedentlich wurde beobachtet, daß sich die Vesiculae vorwiegend in den unteren, älteren Kammern finden, während die oberen gänzlich frei davon sind oder nur wenige randständige enthalten (vgl. auch bei *Follicatena cautica*, Taf. 1, Fig. 6).

In den älteren Arbeiten werden diese „blasigen Ausfüllungslamellen" immer nur als rätselhafte, aber zugleich charakteristische Bildungen erwähnt. Erst Seilacher befaßt sich mit der funktionellen Deutung dieser Erscheinung und weist darauf hin, daß man diese absolut dichten Lamellen nicht wie die anderen Füllgewebe als ein Stützskelett für das Kanalsystem ansehen darf, weil sie die Kanäle des Endosoms glatt durchschnitten hätten. Er hält die Vesiculae für „Produkte eines sich blasenförmig in Etappen zurückziehenden Epithels" (S. 742).

Meines Erachtens muß man den Gedanken Seilachers konsequent weiterführen und annehmen, daß sich der lebende Schwammkörper beim Anbau jüngerer Kammern aus den älteren, unteren sukzessive zurückgezogen hat. Als erstes hat sich dabei der Weichkörper stellenweise von der Kammerwand abgelöst und durch eine Epithelfront jeweils eine Kalklamelle abgeschieden. Jenseits dieser Lamelle war dann kein lebendes Gewebe mehr. Jedes weitere Rückzugsstadium wird durch eine Trennwand markiert. (Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die Vesiculae von 2 Seiten her im Mesenchym gebildet wurden und daß dabei ab-

geschnürtes Gewebe zurückblieb. Auch der glatte und gleichmäßig gekrümmte Verlauf der Lamellen spricht dagegen. Die gleiche Ablösung von der Membran zeigt übrigens auch eine Pflanzenzelle im Plasmolyseversuch).

An manchen Kammern bei *Follicatena* sieht man, daß bei dieser vesiculären Füllung bis zuletzt ein verbindender Durchstrom zwischen den Ostienöffnungen aufrechterhalten wurde. (Taf. 1, Fig. 4). Andererseits konnten die seitlichen Ostienfelder auch wieder sehr frühzeitig stillgelegt werden (vgl. Taf. 1, Fig. 2).

Mit dem Einbau solcher Rückzugslamellen wurde natürlich eine erhebliche Verfestigung des Unterbaues erzielt. Deshalb kann man hier sehr wohl auch von einem inneren Stützskelett sprechen, nur hat es nicht dem lebenden Schwamm direkt als Träger des Kanalsystems gedient, wie die anderen Füllgewebetypen, sondern es hat die unteren, verlassenen Stockwerke ausgestützt, auf denen der Organismus weiterbauen mußte. Nach dieser Deutung hat der Schwamm also nur die jeweils jüngsten Segmente bewohnt, vielleicht nur die oberen 3 oder 4 seines Astes. Die Vesiculae sind demnach nicht nur äußerlich den Dissepimenten bei Korallen ähnlich, sondern haben auch funktionell deren Bedeutung. Es liegt hier ein interessanter Fall von konvergenter Entwicklung bei verschiedenen Tierstämmen vor, der wohl durch das Leben im Riff-Biotop bedingt ist.

Wandbildung:

Wie wurde bei *Follicatena cautica* eine neue Kammer angebaut? Wahrscheinlich ist dabei ein Teil des Weichkörpers als kugeliger, nackter Klumpen durch das terminale Ostienfeld ausgetreten und hat sofort allseits mit der Abscheidung einer (nadelfreien) dichten, äußeren Wand begonnen, in der nur die Ostienbezirke für das abströmende Wasser freiblieben. Diese Außenwand wurde so massiv gebaut, daß sich ein weiteres Stützskelett für das Kanalsystem im Inneren zunächst noch erübrigte. Zu diesem Punkt seien die Ausführungen Zieglers (1964, S. 813) zur Wandbildung bei Sphinctozoen zitiert:

„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 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".

Das Skelett von *Follicatena* und von einigen anderen imperforaten Gattungen scheint ein Außenskelett zu sein; dafür spricht auch die doppelte Wand an den Nahtstellen der Segmente (Taf. 1, Fig. 1, 5) und an den längsseitigen Verwachsungsflächen zweier Äste. Bei perforaten Gattungen dagegen ist die Wand zwischen 2 Segmenten immer nur einfach, das Dach einer Kammer ist zugleich der Boden der nächsten. Hier war wohl die Wand auch außen von lebender Substanz bedeckt, in der sich vielleicht isolierte Nadeln der Cortex befunden haben.

Die Hauptschwierigkeit in der Interpretation der Sphinctozoen als Kalkschwämme liegt wohl darin, daß man sich nur ungern von der Vorstellung freimacht, Schwämme müßten unbedingt ein Stützskelett aus Nadeln haben oder – soweit es fossile betrifft – wenigstens vor der Fossilisation besessen haben. Nun gehört es aber durchaus nicht zur Definition eines Schwammes, daß er überhaupt anorganische Hartteile ausscheide, und falls er solche besäße, daß sie nicht in Form von nadelfreiem Kalkzement vorliegen dürften. Die äußerst zartwandigen und glatten Vesiculae sind bestimmt nicht als Nadelskelett-Bildungen zu er-

klären. Deshalb ist man gezwungen, diese blasigen Wände als Erzeugnis eines zementabscheidenden Epithels (aus Telmatoblasten) zu deuten. – An den gut erhaltenen Sphinctozoen der Cassianer Schichten ist oft ein schichtiger Aufbau der Wand zu beobachten, wie ihn STEINMANN und ZIEGLER von *Celyphia* beschrieben haben. Dasselbe konnte auch an *Colospongia dubia* festgestellt werden (Taf. 4, Fig. 1; vgl. auch OTT 1967, S. 53). Dort lösen sich die innersten, zuletzt abgeschiedenen Lagen der Außenwand ab und setzen sich als frei in das Kammerlumen gespannte Vesiculae fort. Das beweist, daß hier die Außenwand und die Vesiculae auf gleiche Weise gebildet wurden, mit anderen Worten, daß auch die Außenwand ein Erzeugnis der Telmatoblasten sein muß. Bei *Colospongia* kommt noch hinzu, daß auch die Poren der älteren Kammern durch nachträgliche Zementfüllung von innen her verschlossen werden können. Eine ganz ähnliche Erscheinung hat RAUFF an *Barroisia* beobachtet (1913, S. 117), und sie war mitbestimmend für die Deutung des Zements als späteres Fossilisationsprodukt, weil er zu Lebzeiten des Schwammes ja die Poren verschlossen hätte. Wohl hat RAUFF angedeutet, daß man diese Schwierigkeit umgehen könnte, wenn man den Zement als Alterserscheinung auffaßt, doch tat er diesen letzten Schritt nicht, weil ihm der rezente Vergleich dafür fehlte. – Wir müssen aber nach all den Beobachtungen den Schluß ziehen, daß diese thalamiden Schwämme zur Abscheidung eines epithelialen Kalkzementes fähig waren, weil dies alle Befunde erklärt: Vesiculae als Rückzugslamellen, die dichten Hüllschichten der Wand, die nachträglich verstopften Poren und auch die Verkittung von Spicula. –

Entscheidend für die Schwamm-Deutung der Sphinctozoen sind letztlich also nicht die Nadeln, die man schon bei einigen Formen gefunden hat, sondern diejenigen Merkmale, die auf eine Ernährung durch Herbeistrudeln und Filtrieren hindeuten und die es bei Coelenteraten nicht gibt: Wandporen, Ostien, kloakaler Ausfuhrgang, Öffnungen mit deutlichem Anschluß eines Kanalsystems. Die schönen Dreistrahler-Nadeln bei *Barroisia* und *Thalamopora* sind ein willkommener, zusätzlicher Beweis für die Schwammnatur dieser Fossilien, man müßte die genannten Gattungen aber auch ohne Kenntnis der Nadeln genau so zu den Kalkschwämmen rechnen.

### 4. *Vesicocaulis* n. g.

Name: Lateinisch vesica, -ae = Blase und caulis, -is = Strunk, Stiel.

Diagnose: Catenulate, zum Teil verzweigte Stämmchen aus übereinander reitenden, sich überlappenden Kammern. Kammerwand imperforat und sehr dünn. Bezeichnend ist ein umfangreiches achsiales Kanalsystem, das aus einem einzigen größeren Kanal oder aus mehreren Tubuli besteht, die von einem dicken, vielfach durchbrochenen, grobreticulären Maschenwerk umgeben sind. Davon zweigen oft Ableger zu den randlichen Ostien-Feldern hin. Das Kammerlumen wird oft von blasigen Lamellen durchzogen. Nahe der Kammerwand ist das vesiculäre Füllwerk zu mehr oder weniger wandparallelen, schichtigen Lagen verdichtet.

Typ der Gattung:

*Vesicocaulis alpinus* n. sp.

Taf. 2, Fig. 1–6, Taf. 8, Fig. 1

Name: Nach dem Vorkommen im alpinen Wettersteinkalk.

Holotyp: Exemplar zu Taf. 2, Fig. 6. (Im gleichen Schliff finden sich auch die Schnitte zu Fig. 1, 3 und 4).

Fundort und -schicht: S-Flanke der Grabenkarspitze in der nördlichen Karwendel-Kette (Tirol); unterer Wettersteinkalk in Riff-Fazies; ladinische Stufe der alpinen Trias.

Material und Verbreitung: 31 Anschnitte in Schliffen, 2 Handstücke mit angewitterten und polierten Exemplaren. Bisher nur vom angegebenen Fundort.

Beschreibung: Der Durchmesser beträgt in der Regel 3 bis 4 mm (1,5–**3,5**–5,7 mm; bei 87 Kammern, vgl. Diagramm Abb. 2). Die Segmente reiten aufeinander, wobei die Kalotte einer Kammer von der nächstfolgenden deutlich umgriffen wird. Bei *V. alpinus* sind die Kammern annähernd doppelt so breit wie hoch. Dieses Breiten-Höhen-Verhältnis ist ziemlich konstant und kann als Artmerkmal Verwendung finden (vgl. Diagramm Abb. 3. Als Breite wird der größte ⌀ senkrecht zur Längsachse gemessen, als Höhe die Entfernung von Scheitel zu Scheitel). Die primäre Wandlage besteht aus einer verhältnismäßig zarten 0,05–0,10 mm dicken Kalklamelle, die sich auch als dunkle Grenze zwischen den Segmenten deutlich hervorhebt (Taf. 2, Fig. 2, 3). Das übrige Wandmaterial wird von nachträglich abgeschiedenen, der Primärwand etwa parallel laufenden vesiculären Verstärkungslagen gebildet. Auf das Dach einer Kammer wird von der folgenden keine gleichdicke Schicht aufgelegt wie etwa bei *Follicatena cautica*, sondern es werden nur wenige wandparallele Vesiculae gleichsam als Tapeten eingezogen.

Im Innern fällt das umfangreiche Wandsystem des Zentralrohr-Apparates auf. Der achsiale Kanal ist nur in sehr seltenen Fällen durch ein einfaches Kalkrohr markiert, gewöhnlich legt sich um den 0,3–0,5 mm weiten Tubulus eine verstärkte Mantelzone aus grobreticulären Maschen, die kleinere gewundene Kanälchen einschließen. Das ganze Zentralrohr-System erreicht somit 1,5–2 mm im Durchmesser, also etwa die Hälfte der gesamten Kammerbreite. Aus diesem Kanalsystem lösen sich Abzweigungen, die an die Peripherie der Kammern ziehen und dort in Siebplatten ausmünden.

Die Entstehung dieses Kanalsystems wird im Anschluß an die Beschreibung von *Vesicocaulis depressus* behandelt.

### *Vesicocaulis depressus* n. sp.

Taf. 3, Fig. 1–4

Name: Lateinisch depressus = niedergedrückt, wegen der niederen Kammern.

Holotyp: Exemplar zu Taf. 3, Fig. 1 und 2 (in 2 Schliffen).

Fundort und -schicht: Hafelekarspitze-Nordflanke, oberhalb Innsbruck (Karwendelgebirge). Wettersteinkalk in Riff-Fazies, ladinische Stufe der alpinen Trias.

Material: 7 Schliffe vom gleichen Handstück.

Beschreibung: 3–4 mm dicke, teils verzweigte Stämmchen aus schildförmig abgeflachten, übereinander getürmten Kammern, von einem umfangreichen achsialen Kanalsystem durchzogen. Kammern imperforat, etwa 5 mal so breit wie hoch. Das Kanalsystem besteht aus 3–6 Röhren von 0,3 mm ⌀, das umkleidende reticulär-vesiculäre Maschenwerk und seine Ausläufer lassen in den Kammern nur mehr wenig freien Raum übrig. In den Bezirk der Ostienfelder sind 2–4 der niederen Kammern einbezogen. Die Außenwände sind dünn und wie bei *V. alpinus* von vesiculären Schleierlagen ausgekleidet.

Unterschiede der beiden Arten: Ein wesentlicher Unterschied liegt im Breiten-Höhen-Index der Kammern (vgl. Diagramm Abb. 3). Bei *V. alpinus* ist nur 1 zentraler Kanal vorhanden, bei *V. depressus* 3–6 gleichberechtigte. Die Ostienfelder bei *V. alpinus* liegen jeweils innerhalb einer Kammer, bei *V. depressus* sind 2–4 Kammern daran beteiligt.

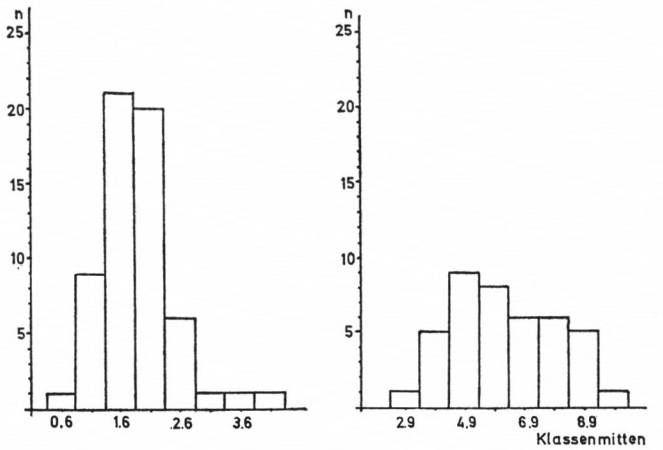



Abb. 3: Säulendiagramme des Breiten/Höhen-Index der *Vesicocaulis*-Arten. Links *V. alpinus* (60 Kammern); rechts *V. depressus* (41 Kammern).

## Zum Kanalsystem der beiden *Vesicocaulis*-Arten

Die Entstehung des Zentralrohres spielt in der systematischen Neueinteilung der Sphinctozoen durch SEILACHER eine ziemlich wichtige Rolle, obwohl man am fertigen Schwamm nicht immer klar erkennen kann, auf welche Weise es gebildet worden ist. Grundsätzlich gibt es 2 Möglichkeiten; einmal, daß zuerst die Kammerwände gebildet werden und das Rohr sekundär darin entsteht, oder daß zuerst das Rohr vorgebaut wird und sich um dieses nachträglich die Kammer herumfügt. Bei sekundärer Anlage des Rohres gibt es nach SEILACHER (S. 743 ff) verschiedene Typen; den retrosiphonaten durch Umbiegen der Segmentdecken nach unten, den ambisiphonaten durch gleichzeitiges Wachstum vom Boden und Scheitel einer Kammer aus, den pseudosiphonaten durch eine Aussparung im Füllgewebe ohne Beteiligung der Kammerwände. Asiphonat wird ein thalamider Kalkschwamm genannt, wenn er kein Zentralrohr besitzt; cryptosiphonat, wenn ebenfalls keine Anlage zu erkennen ist, aber durch gewisse Merkmale an den Segmentdecken (etwa durch eine große Scheitelöffnung bei *Sollasia*) eine bevorzugte Durchflußbahn angedeutet wird. – Die primäre Entstehung des Zentralrohres durch Durchwachsen der Segmentdecken nach oben wird prosiphonat genannt.

Bei *Vesicocaulis* liegt nun höchstwahrscheinlich der prosiphonate Typ vor, der bisher nur von der Gattung *Girtyocoelia* bekannt war. Dafür sprechen die oft spitz vorgezogenen Kammerwände an den Durchgangsstellen des Kanalsystems und das manchmal zu beobachtende Vorwuchern des Rohrmantels an den Ostienfeldern (Taf. 2, Fig. 1–4). Außerdem sind durch die prosiphonate Anlage des starken Maschengewebes um das Zentralrohr die auffallend schwachen Kammerwände am besten zu verstehen. Das eigentlich tragende Element des Stämmchens ist hier nämlich das Gerüst des achsialen Rohres. Während bei *Follicatena* zunächst – vor Einbau der Vesiculae – allein die Kammerwand die Stützfunktion innehat, und daher entsprechend dick sein muß, kommt *Vesicocaulis* mit einer verhältnismäßig zarten Kammerwand aus, weil in dem starken achsialen Maschenwerk schon vor der Abrundung der Kammer eine stützende Gewebesäule zur Verfügung stand, um die sich der Anbau der umschließenden Wand vollziehen konnte.

Den Durchfluß durch den Schwammkörper der *Vesicocaulis*-Arten kann man in einem gewissen Sinne mit den Verhältnissen eines natürlichen Fließgewässers vergleichen. Die

stärkste Strömung folgt dem achsialen Kanalsystem; die dünnwandigen Kammern entsprechen Buchten mit Still- und Kehrwasserbereichen, in denen der Absatz von Schwebstoffen, hier also von Nahrungspartikeln stattfinden konnte. Angesaugt wurde wahrscheinlich durch die seitlichen Siebfelder, das Ausströmen erfolgte durch die terminale Ostien-Platte.

Auch für die Vesicocaulis-Arten trifft zu, daß ältere Kammern beim Anbau jüngerer stillgelegt wurden. So erklärt sich der Einbau von Vesiculae in den Kammern und selbst im Zentralrohr (vgl. Taf. 2, Fig. 5).

### 5. *Girtyocoelia oenipontana* n. sp.

Taf. 3, Fig. 5–7

Name: Lateinisch oenipontanus = Adjektiv zu Innsbruck, nach dem Fundort.

Holotyp: Exemplar zu Taf. 3, Fig. 7.

Fundort und -schicht: Hafelekarspitze (Gipfelbereich) oberhalb Innsbruck, Wettersteinkalk in Riff-Fazies, ladinische Stufe, alpine Trias.

Material: 3 Längsschnitte, 5 Schrägschnitte.

Beschreibung: Zierliche perlschnurartige Ketten aus etwa kugeligen Segmenten, 1,3 bis 1,9 mm im ∅, die deutlich voneinander abgeschnürt an einem 0,3–0,5 mm starken Zentralrohr aufgereiht sind. Wand der Kammern und des Zentralrohres nur mit vereinzelten einfachen Öffnungen (0,1–0,2 mm ∅), Kammern hohl oder mit wenigen Vesiculae erfüllt, die sich in wandparallelen Schleiern anlagern und auch im Zentralrohr auftreten.

Bemerkungen: Obwohl von dieser Form nicht viel Material vorliegt, ergeben sich doch klar die Kennzeichen einer Gattung, die von Girty (1908 b) aus dem Perm von Texas unter dem illegitimen Namen *Heterocoelia* aufgestellt wurde. Cossmann (1909) änderte den Namen in *Girtyocoelia* (nicht zu verwechseln mit *Girtycoelia* King 1932, ebenfalls einer Sphinctozoengattung, die aber von Ott 1967 für kongenerisch mit *Colospongia* erklärt wird). – Charakteristisch sind die sich kaum überlappenden, deutlich voneinander abgesetzten Kammern an einem prosiphonaten Zentralrohr, ferner die imperforate Wand mit nur vereinzelten Ostien. Von *Girtyocoelia* existierten bisher 3 Arten, alle aus dem Jungpaläozoikum Nordamerikas und alle bedeutend größer als *G. oenipontana* n. sp. *G. beedei* und *G. dunbari* haben außerdem geschnäbelte, nach außen weit vorragende Ostien. Dieses Merkmal wird oft für die gesamte Gattung angegeben, doch hat *G. sphaerica* ganz normale Ostien, während sie bei *G. oenipontana* zum Teil sogar etwas nach innen eingestülpt sind (Taf. 3, Fig. 7). Die vesiculären Füllschleier werden von keiner der amerikanischen Arten angegeben.

Tab. 1: Vergleich der bekannten *Girtyocoelia*-Arten

| | Außen-∅ mm | Zentralrohr ∅ | Vesiculae | Ostien | Alter |
|---|---|---|---|---|---|
| *G. beedei* (Girty) 1908 | 5–10 | 1 | — | geschnäbelt | O. Karbon |
| *G. sphaerica* (King) 1932 | 7–8 | 2 | — | einfach | Perm |
| *G. dunbari* King 1943 | 12–14 | 2 | — | geschnäbelt | Perm |
| *G. oenipontana* n. sp. | 1–2 | 0,4 | + | einfach, z. T. eingestülpt | Trias |

Durch *G. oenipontana* wird die Gattung erstmals für die Trias nachgewiesen. Das von PARONA aus dem Perm von Sizilien angeführte Einzelexemplar (Taf. 8, Fig. 1, *Heterocoelia beedei* GIRTY ?) gehört nach Abbildung und Beschreibung, und nach den Bemerkungen SEILACHERS (S. 733) hierzu, nicht in die Gattung *Girtyocoelia*.

## Superfamilie PORATA

### c) Familie Sebargasiidae STEINMANN

#### 1. Gattung *Colospongia* LAUBE

*Colospongia* ist die einzige Gattung thalamider Kalkschwämme, deren Name in der Wettersteinkalk-Literatur gelegentlich angeführt wird. So spricht z. B. AMPFERER (1933, S. 38) von „perlschnurartigen Colospongien" im Kaiser; auch LEUCHS (1907, S. 77) gab schon *Colospongia* sp. an einigen Stellen im Kaisergebirge an. OSSWALD (1928, S. 17) erwähnt „einige Colospongiae" aus einer Riffgesellschaft im Wettersteinkalk des Wendelsteins. Aus dem Karwendel berichten AMPFERER & OHNESORGE von Funden an der Arzler Reise und in der Seegrube (1924, S. 27–28, *Colospongia*) und TRUSHEIM (1930, S. 107) führt die „perlschnurartige *Colospongia*" (unter den Kalkalgen) im nördlichen Karwendel auf. – Eine genauere Untersuchung war jedoch nie erfolgt, ebensowenig wurde ein Exemplar aus dem Wettersteinkalk abgebildet.

Bei der Schliff-Untersuchung dieser in den Wettersteinkalk-Riffen ziemlich verbreiteten Perlschnüre fiel mir zunächst auf, daß diese Gebilde gar nicht zur herrschenden Auffassung von *Colospongia* im Sinne von ZITTEL, STEINMANN, HERAK oder SEILACHER paßten, weil sie kein reticuläres Füllgewebe und kein Zentralrohr besaßen. Vielmehr kam hier nach der Innenstruktur nur die alte Gattung *Steinmannia* WAAGEN & WENTZEL 1888 in Frage (die von DE LAUBENFELS 1955 in *Waagenella*, dann von FONTAINE 1962 in *Takreamina* umbenannt worden war). Auch zeigte schon ein Vergleich aller existierenden Abbildungen von *Colospongia dubia*, daß unter diesem Namen offensichtlich heterogenes Material beschrieben worden war. Die von WÖHRMANN (Raibler Schichten) und JEKELIUS (Triaskalk von Brasov, Rumänien) publizierten Stücke haben keine Scheitelöffnung mit anschließendem Zentralrohr und scheinen der Originaldiagnose von LAUBE 1865 noch am ehesten zu entsprechen, während die Cassianer Exemplare von STEINMANN, HERAK und SEILACHER einen zentralen Kanal und ein reticuläres Füllgewebe zeigen. TOULA wiederum beschreibt aus dem Jägerhauskalk bei Baden in der Nähe von Wien einige Varietäten zu *Colospongia dubia*, die zwar eine große Scheitelöffnung, aber offenbar kein Reticulärgewebe im Innern haben. Ein übriges zur Verwirrung tut VINASSA, der eine sehr fragmentarische, jedenfalls aber Zentralrohr und Füllgewebe entbehrende „*Colospongia dubia*" (1901, Taf. 2, Fig. 14) für voll übereinstimmend mit der von STEINMANN beschriebenen Cassianer Art erklärt, während er eine tatsächlich damit übereinstimmende Form (Taf. 1, Fig. 4–5) als „nov. genus et species" bezeichnet.

Zu all dem war über die systematisch so wichtige Innenstruktur am Typus-Exemplar zu LAUBE (1865, Taf. 1, Fig. 16) nichts bekannt. Ich habe mich daher bemüht, dieses Stück für einen Anschliff auf der Rückseite zu erhalten, was von der Geologischen Bundesanstalt in Wien auch in dankenswerter Weise gestattet wurde (vgl. Taf. 4, Fig. 1, 2). Da-

bei ergab sich, daß *Colospongia* den gleichen Bau hat wie die später beschriebenen Gattungen *Steinmannia* (= *Waagenella* = *Takreamina*) und *Girtycoelia* KING und daher alle diesen jüngeren Namen durch Priorität ersetzt. Die Gattungsdiagnose von *Colospongia* lautet demnach:

„Der einfache oder verzweigte Schwamm besteht aus aufeinander reitenden Kammern von kugeliger, abgeflachter oder gestreckter Form. Das perforierte Dach einer Kammer bildet in einfacher Schicht den Boden der nächstfolgenden. Die Wände sind von geraden, unverzweigten Poren durchbrochen, darunter können sich vereinzelte größere Öffnungen in der Außenwand befinden (Ostien, 0 bis 3 pro Kammer). Die Kammern sind hohl oder von dünnwandigen, nicht perforierten, blasig gewölbten Lamellen erfüllt (Vesiculae). Die ursprünglichen Poren können zum Teil sekundär verschlossen sein, durch Tätigkeit des Schwammes oder Fossilisation." (Zit. n. OTT 1967, S. 50.)

Der thalamide Kalkschwamm der Cassianer Schichten mit dem Zentralrohr und dem reticulären Füllgewebe wurde durch ZITTEL in einer fälschlich erweiterten Diagnose mit dem Typus von LAUBE vermengt (ZITTEL 1878, S. 117). Er wird im folgenden unter *Dictyocoelia* nov. nom. beschrieben. – Bei den von TOULA beschriebenen *Colospongia*-Varietäten befindet sich unter anderem eine *Amblysiphonella* sp., desweiteren anorganisch umkrustete Schälchen, die mit Schwämmen überhaupt nichts zu tun haben. (Über die Untersuchung des Originals zu *Colospongia dubia* und einiger anderer Belege zu triadischen Sphinctozoen wurde bereits bei OTT 1967 ausführlich berichtet).

### *Colospongia dubia* (MÜNSTER)

Taf. 4, Fig. 1–3

? 1841 *Manon dubium*, MÜNSTER, S. 28, Taf. 1, Fig. 11.
* V 1865 *Colospongia dubia*, LAUBE, S. 18, Taf. 1, Fig. 16.
? 1901 *Colospongia dubia*, VINASSA, S. 15, Taf. 2, Fig. 14a–c.
V 1944 *Steinmannia utriculus*, HERAK, S. 122, Taf. 14, Fig. 3.
V 1944 *Steinmannia utriculus*, HERAK, S. 122, Taf. 14, Fig. 4.
V 1967 *Colospongia dubia*, OTT, S. 53, Abb. 1 (Exempl. LAUBE).

Zur Vollständigkeit wird hier nochmals *Colospongia dubia* anhand des Originalexemplares und eines schönen Stückes (Taf. 4, Fig. 1; Original zu *Steinmannia utriculus* bei HERAK, S. 122) kurz beschrieben. Es handelt sich dabei um kurze, keulige Stämmchen aus 5–6 an Größe laufend zunehmenden Segmenten. Der schichtige Feinbau der Wand ist besonders am Exemplar zu Taf. 4, Fig. 1 gut zu erkennen. Die Poren der Außenwand sind nur in der Scheitelregion der Kammern offen, während sie in der unteren Hälfte durch Kalkanlagerung von innen her verschlossen wurden und von außen nur mehr als seichte Eindellungen bemerkbar sind. Die Vesiculae, die hier ebenfalls in den Anfangskammern angereichert sind, lösen sich von den innersten Wandlagen ab. Füllgewebe und Zentralrohr fehlen wie bei allen *Colospongia*-Arten. Das Typus-Exemplar zeigt 1–2 Ostien pro Kammer, die in einer Reihe untereinander stehen.

Verbreitung: Bisher sind nur die 3 Exemplare der Synonymliste mit Sicherheit zu *Colospongia dubia* zu stellen. Das Stück zu MÜNSTER, auf das LAUBE seine Spezies bezog, hatte nur aus einer einzigen Kammer bestanden, weshalb die Identität sehr fraglich ist, und war auch schon 1864 nicht mehr vorhanden, als LAUBE die Sammlung in München inspizierte (vgl. LAUBE 1864, S. 403). Alle Funde stammen aus den Cassianer Schichten.

### *Colospongia catenulata* n. sp., die perlschnurförmige Art des Wettersteinkalkes

Die eingangs zitierten Autoren, die die Gattung *Colospongia* aus dem Wettersteinkalk angeben, haben tatsächlich Recht behalten, obwohl man nach damaligem Stand der Nomenklatur den Namen *Steinmannia* hätte erwarten sollen. Zu welcher Art gehört nun die Form des Wettersteinkalkes, die sich durch verzweigte Ketten von ziemlich kleinen 3–4 mm im ⌀ messenden Kammern auszeichnet, und deren Ostien, falls überhaupt vorhanden, in der Äquatorialebene der Kammern liegen? Nachdem durch die Zusammenlegung mit *Steinmannia* und *Girtycoelia* die einst monotypische Gattung *Colospongia* sehr artenreich geworden ist, muß man zunächst prüfen, ob nicht eine schon bekannte Art in Frage kommt. Der Vergleich mit den bestehenden Arten ist allerdings sehr erschwert, weil den Beschreibungen nur sehr spärliches Material zugrunde liegt, meist nur ein einziger Anschnitt.

Die keulige *Colospongia dubia* kommt nicht in Betracht. –

Erwähnt werden muß hier noch eine *C. pertusa*, die von ROTHPLETZ (1888, S. 421) für die Raibler Schichten im Karwendel angegeben wird, und die auf einen von KLIPSTEIN 1843 (S. 282, Taf. 19, Fig. 4) beschriebenen Schwamm *Manon pertusum* aus den Cassianer Schichten zurückgeht. KLIPSTEIN hat die Innenstruktur dieses Schwammes nicht gezeichnet, doch seinen Worten nach „liess sich ein röhrenförmiges Fortsetzen der runden Oeffnungen durch das sehr verwirrte krausige Zellengewebe bis tief ins Innere verfolgen", was keinesfalls für eine *Colospongia* nach heutiger Definition spricht, eher für *Dictyocoelia*.

Die VINASSA'sche Art *Steinmannia utriculus* aus der Obertrias von Timor, mit der HERAK z. B. *Colospongia dubia* aus den Cassianer Schichten vereinigt hat, gehört wie *Steinmannia wanneri* und *St. lydia* zur Gattung *Polytholosia* RAUFF, sensu SEILACHER, wie sich aus dem gleichartigen Füllgewebe ergibt (vgl. OTT 1967, S. 50).

Somit verbleiben für einen Vergleich die in nachfolgender Tabelle aufgeführten Arten:

Tab. 2: Die *Colospongia*-Arten aus den ehemaligen Gattungen *Steinmannia* und *Girtycoelia*

| | ⌀ mm | Alter | Gebiet | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|
| *C. elongata* (WILCKENS) | 15–20 | O.-Trias | Seran | 1 Anschnitt |
| *C.* cf. *elongata* (WILCKENS) | 13–31 | O.-Trias | Seran | 1 Anschnitt |
| *C.* cf. *gemina* (SIEBER) | 7–11 | Rät | Alpen | 1 Anschnitt |
| *C. irregularis* (VINASSA) | 7–14 | O.-Trias | Timor | 1 Anschnitt |
| *C. semseyi* (VINASSA) | 8–18 | M. Trias | Bakony | verschachtelte K. |
| *C. americana* (GIRTY) | 9 | Perm | Texas | 1 Exemplar |
| *C. gemina* (WAAGEN & WENTZEL) | 10–14 | Perm | Indien | 1 Anschnitt |
| *C. salinaria* (WAAGEN & WENTZRL) | 19 | Perm | Indien | 1 Bruchstück |
| *C. benjamini* (GIRTY) | 10 | O.-Karbon | Texas | |
| *C. typica* (KING) | 5–10 | O.-Karbon | Texas | Ostien an den Segmentgrenzen |

Die Gattung *Colospongia* ist im Vergleich zu anderen Sphinctozoen merkmalsarm, da ihr ein echtes Füllgewebe und ein Zentralrohr fehlen. Bei der Artabtrennung ist man deshalb auf die Wuchsform und auf die Größe und Gestalt der Kammern angewiesen. Zur sinnvol-

len Ermittlung solcher Werte genügt allerdings nicht nur ein einzelnes Exemplar, wie es den meisten vorstehenden Arten zugrunde liegt. Daher sind die Messungen über den Breiten-Höhen-Index und über den Durchmesser der Kammern an der nachfolgend beschriebenen Wettersteinkalk-Form nur sehr bedingt vergleichbar, solange von den anderen Arten nicht mehr Material vorliegt. Nach der Größe zu urteilen entspricht davon keine der Art des Wettersteinkalkes, denn bei letzterer wurde unter etwa 300 Kammern kein Durchmesser über 7 mm gefunden. Bei allen oben angeführten Arten fehlen auch Schliffe zur Aufhellung der Wandstruktur.

## *Colospongia catenulata* n. sp.

Taf. 7, Fig. 3–4; Taf. 8, Fig. 1–5

Name: Nach lateinisch catenula, ae = Kettchen

Holotyp: Handstück zu Taf. 7, Fig. 3

Fundort und -schicht: Ackerlspitze (Wilder Kaiser), Wettersteinkalk, ladinische Stufe der alpinen Trias.

Material und Verbreitung: Zahlreiche Schliffe, einige angewitterte Exemplare. In der Riff-Fazies des Wettersteinkalkes sehr verbreitet, häufigster thalamider Kalkschwamm, auf den fast alle Angaben über perlschnurartige Colospongien im Wettersteinkalk zurückgehen. Bekannt aus Mieminger Gebirge, Wetterstein-Gebirge, Wendelstein, besonders aber Kaisergebirge (Kopfkraxen, Sonneck, Ellmauer Tor, Nördliche Törlspitze, Hochgrubachspitzen, Ackerlspitze) und Karwendel (Grabenkarspitze, Östliche Karwendelspitze, Larchetfleckspitzen, Hafelekarspitze. Vgl. auch SARNTHEIN 1965, S. 138, dort von mir noch als *Takreamina* sp. bestimmt).

Beschreibung: Perlschnüre aus einer ziemlich gleichförmigen Folge kugeliger oder faßförmiger Kammern, im Verlauf meist etwas gewunden, öfters verzweigt. Durchmesser 1,3–**3,3**–6,0 mm (vgl. Diagramm Abb. 2). Breiten-Höhen-Index der Kammern 0,75–**1,51**–1,65 (Diagramm Abb. 1). Segmente ursprünglich allseits perforat, hohl oder seltener mit Vesiculae erfüllt, teils ohne Ostium, teils mit 1–2 äquatorial stehenden Ostien. Die Ostien sind einfache Öffnungen von 0,4–0,5 mm ⌀, ohne emporstehenden Rand. Die Wandporen erweitern sich trichterförmig nach außen, ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,10 und 0,25 mm. Auch an ein und derselben Kammer sind nicht alle von gleicher Größe oder alle kreisrund, in den Zwickelfüllungen schalten sich kleinere ein. Es gibt aber keine Überdeckung zweier Muster von jeweils größeren und kleineren Poren, wie dies in idealisierter Weise etwa bei *C. salinaria* dargestellt worden ist. Die Porendichte (Anzahl pro mm²) beträgt etwa 20. Das Scheiteldach bildet zugleich den Boden der nächstfolgenden Kammer und es besteht kein Unterschied zwischen den Trennwänden der Segmente und den nach außen grenzenden Wandpartien.

Bemerkungen: Die Feststellung der Ostienzahl pro Kammer bereitet Schwierigkeiten, weil die Schwämme angewittert nur im Relief vorliegen und sich nicht auf längere Erstrekkung freipräparieren lassen. Auch im Schliff ist naturgemäß nur sehr selten ein Ostium getroffen. Durch Losbrechen einzelner Kammern und durch Verschleifen einzelner Stücke konnte ermittelt werden, daß die Kammern nicht selten eine größere Öffnung aufweisen, manchmal auch 2 nebeneinander stehende, oft aber auch überhaupt keine. Der Besitz oder das Fehlen von solchen Ostien wird von SEILACHER noch als Trennungsmerkmal der Gat-

tungen *Girtycoelia* KING und der alten *Steinmannia* angegeben, obwohl KING selber diese Unterscheidung nicht durch den Besitz von Ostien begründet, denn auch bei seiner *Girtycoelia* kommen Kammern mit und ohne Ostien vor (KING 1932, S. 80). Andererseits sind auch bei *Steinmannia* schon Formen mit Ostien beschrieben worden, z. B. *St. semseyi*, während die angeblich ostienlosen Steinmannien meist nur in einem einzigen Anschnitt vorlagen, an dem dies gar nicht beurteilt werden konnte. Schon deshalb also waren die Gattungen nicht durch dieses eine Merkmal zu trennen; hierin werden beide zu *Colospongia* gerechnet.

Auch *Colospongia dubia* hat 1–2 Ostien pro Kammer und zwar liegen sie alle untereinander auf derselben Seite des Stämmchens. Dies scheint auch bei *C. catenulata* der Fall zu sein. Am Holotyp (Taf. 7, Fig. 3) sind alle dem Beschauer zugewandt, am Exemplar zu Taf. 3, Fig. 4 sind sie möglicherweise im Gestein verborgen. Die Anlage auf nur einer Seite mag durch Lichteinfall oder Strömungswirkung bedingt sein.

Einige Probleme wirft der Erhaltungszustand auf, denn es gibt Exemplare, die die ursprüngliche Perforation nicht oder kaum mehr erkennen lassen und damit eine imperforate Gattung vortäuschen. Bei größerem Material sind jedoch alle Übergänge in der Erhaltung zu perforaten Formen zu beobachten, auch kommen innerhalb einer umkristallisierten Kette immer wieder Kammern vor, die die ehemalige Perforation noch schemenhaft zeigen. Ein Unterschied, der auch bei stärkster Umkristallisierung gegenüber echten imperforaten Gattungen noch konstatiert werden kann, ist die Ausbildung der Zwischenwände, denn diese bestehen bei *Colospongia* aus nur einer Schicht wie die Außenwand auch, während bei imperforaten Gattungen, wie etwa *Follicatena*, die nachfolgende Kammer noch eine zusätzliche Bodenschicht auflagert. Da derartige umkristallisierte Stücke ziemlich oft vorkommen, ist auch davon ein typisches Exemplar abgebildet worden (Taf. 8, Fig. 5).

In vielen Fällen erscheint die Wand im Dünnschliff zweischichtig. Die äußere Schicht besteht aus den Anschnitten der Porenmaschen. Im Schliffbild sieht man sie als kegelförmige Zacken aus grauem bis schwarzem Mikrit, der sich nach innen zu immer mehr aufhellt und schließlich in eine zusammenhängende zweite Schicht übergeht, welche die meisten Poren an der Basis zu verschließen scheint. Erst nach dieser zweiten Schicht setzt nach innen zu eine Spatitfüllung oder eingedrungenes Sedimentmaterial an (vgl. hierzu Taf. 8, Fig. 3). Es ist unklar, ob es sich dabei um eine Bildung des Schwammes selbst oder um eine Veränderung beim Fossilisationsprozeß handelt.

Vergleiche: Zum Vergleich mit anderen Arten der Gattung wird auf die vorstehende Tabelle verwiesen. Der Größe nach kommt *C. catenulata* der *C. typica* am nächsten, doch unterscheidet sich die permische Art durch die an den Segmentgrenzen plazierten Ostien, während bei *C. catenulata* die Ostien äquatorial stehen.

Mit *C. catenulata* identisch ist wahrscheinlich die von JEKELIUS (Taf. 2, Fig. 1–7) als *Colospongia dubia* abgebildete Art aus dem Triaskalk von Brasov (Rumänien). Seine Exemplare weisen Ostien und Verzweigungen auf und entsprechen im Habitus den Wettersteinkalk-Formen. Die Innenstruktur ist leider nicht bekannt. Die Bearbeitung des reichen Schwamm-Bestandes dieser Lokalität (228 Exemplare) sollte einer späteren Publikation vorbehalten bleiben. In Wien, wo JEKELIUS damals die Fauna von Brasov bearbeitet hatte, war über das Erscheinen dieser angekündigten Arbeit und über den Verbleib des Belegmaterials nichts zu erfahren.

TRUSHEIM führte die perlschnurartige *Colospongia* des Wettersteinkalkes unter den Kalkalgen auf. Ganz so abwegig war dies nicht, denn es besteht tatsächlich eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit den rosenkranzförmigen *Mizzia*-Arten (Dasycladaceae), die im Perm weit verbreitet sind. Die Gitter-Kugeln bei *Mizzia* (0,5–2,5 mm ⌀) stehen aber nicht durch

ein Sieb von Poren miteinander in Verbindung, sondern sie kommunizieren durch eine einzige größere Öffnung, die vom durchlaufenden zentralen Zellschlauch herrührt, sind also oben und unten offen. Sie zerfallen auch sehr leicht in die einzelnen Segmente, so daß nur selten einmal zwei oder höchstens drei im Zusammenhang gefunden werden. Die Ostien und Vesiculae von *Colospongia* beweisen überdies, daß hier keine Alge vorliegen kann.

### *Colospongia semseyi* (Vinassa)

Taf. 5, Fig. 4; Taf. 6

V 1889 *Colospongia dubia*, Wöhrmann, 188, Taf. 5, Fig. 1, 2
1901 *Steinmannia Semseyi*, Vinassa, 14, Abb. 3, 4; Taf. 1, Fig. 15–23

Diesen thalamiden Kalkschwamm gibt als erster Wöhrmann aus den Raibler Schichten an. Seine Exemplare stammen etwa aus der gleichen Gegend (Haller Anger, Karwendel) wie die hierin beschriebenen, die Anwitterung und der Charakter der Handstücke stimmen ebenfalls überein. Das Gestein, in dem diese Kalkschwämme zusammen mit zahlreichen Fossilresten vorkommen, ist der sogenannte Cardita-Oolith der älteren Literatur, in unserem Fall identisch mit der ersten Sphaerocodienbank im Liegenden der Raibler Serie. Von der Mikrofazies dieses Gesteins gibt der Dünnschliff zu Taf. 6 einen Ausschnitt, in dem die Beteiligung der verschiedenen Kalkschwämme besonders zum Ausdruck kommt.

Wie schon Wöhrmann betont, gibt es unter diesen Colospongien der Raibler Onkolithe sowohl unregelmäßige Exemplare mit ineinandergeschachtelten Kammern als auch mehr rosenkranzförmig gestreckte. Doch sind auch in den kettig entwickelten Stämmchen immer wieder niedrige oder verschachtelte Kammern eingeschaltet. Vesiculae kommen nur sehr vereinzelt vor.

Die Bestimmung durch Wöhrmann als *C. dubia* kann nicht aufrecht erhalten werden, denn diese Art zeichnet sich durch kurze, keulige Stämmchen aus, mit gleichmäßiger Größenzunahme der Kammern.

Eine Übereinstimmung besteht aber mit der von Vinassa aus der Trias des Bakony (Karn!) beschriebenen *C. semseyi*, die gleichfalls durch verschachtelte Kammern auffällt und in der Größe auch sehr nahe kommt. Bei *C. semseyi*, die ausnahmsweise einmal durch mehr Material belegt ist als die übrigen älteren Arten zu *Colospongia*, wird stellenweise auch die Anlage eines retrosiphonaten Zentralrohres sichtbar (vgl. Vinassa, Taf. 1, Fig. 17). Dieses verschwindet im Laufe der Kammerfolge wieder, weil darauf wieder asiphonate Kammern angelegt werden. Wie aus dem Beispiel auf Taf. 6 ersichtlich, kommt es auch bei der Raibler Form zur Anlage solcher retrosiphonater Kammern. Die Parallelität hinsichtlich dieses Strukturmerkmals erlaubt wohl eine Vereinigung der Raibler Vorkommen mit den gleichalten des Bakony.

Ein derartiger Wechsel von asiphonaten und retrosiphonaten Kammern wurde von Seilacher auch an *Polytholosia polystoma* beobachtet, die beiden Typen kommen dort bei nahe verwandten Arten vor. Im Falle von *Colospongia* und *Amblysiphonella* werden aber durch dieses Merkmal 2 Gattungen auseinander gehalten. *Colospongia semseyi* zeigt hierin also schon Anklänge an *Amblysiphonella*, ja man könnte sie mit gewissem Recht auch als *Amblysiphonella* mit häufiger Regeneration zum asiphonaten Kammer-Typ bezeichnen. Das Beispiel wirft ein Licht auf die engen Beziehungen der beiden Gattungen, die sich auch in der geologischen Reichweite (Oberkarbon-Obertrias) entsprechen. Gleichwohl aber

scheint der asiphonate Typ in einigen *Colospongia*-Arten sehr konstant zu sein, denn bei *C. catenulata* wurde trotz reichen Materials nie eine retrosiphonate Kammer gefunden.

Die abgebildeten Schliffe von *Colospongia semseyi* bringen gegenüber den angewitterten Stücken nichts Neues, weil die Wand sehr grobspätig rekristallisiert ist und keine Einzelheiten mehr erkennen läßt. Fig. 4 der Taf. 5 zeigt einen gekrümmten asiphonaten Ast, der sich über verschachtelten Kammern erhebt, das Exemplar in Taf. 6 hat ein retrosiphonates Segment über einem asiphonaten entwickelt. Vesiculae fehlen. Der Durchmesser der Segmente beträgt zwischen 5 und 12 mm.

Fundort: Lafatscher Niederleger im Hinterautal (Karwendel), Sphaerocodienkalk der Raibler Schichten (Taf. 5, Fig. 4). Sphaerocodienkalk am Nordfuß des Totenkirchls, Wilder Kaiser (Taf. 6).

## d) Familie Cystothalamiidae Girty

Diese Familie steht hier bei den Porata, obwohl sie in der abschließenden Neueinteilung bei Seilacher (S. 783) unter den Aporata erscheint, demnach also imperforate Gattungen umfassen sollte. Seilacher hat außerdem die Familie der Guadalupiidae damit vereinigt (die er – wohl aus Versehen – eine Seite vorher noch als namengebende Familie für alle diese glomeraten Gattungen aus dem Perm angekündigt hatte).

Die Familien der Guadalupiidae und Cystothalamiidae hatte Girty 1908a jeweils nur an Hand der Gattungen *Guadalupia* und *Cystothalamia* errichtet. 1943 bereicherte King die Guadalupiidae durch seine *Polyphymaspongia* und zugleich erweiterte er die Familiendiagnose der Cystothalamiidae und stellte das neue Genus *Cystauletes* dazu (vgl. King 1943, S. 30). Dieser zuletzt genannten Familienerweiterung durch King werden wir hierin nicht folgen; zunächst muß aber zur Auffassung Seilachers Stellung bezogen werden:

Die Vereinigung der besagten Familien durch Seilacher wäre vom Inhalt her zu verstehen, wenn die Formen nicht (mit Ausnahme von *Cystauletes*) zu den Aporata geschlagen würden. Es werden keine besonderen Gründe dafür angegeben, weshalb z. B. *Cystothalamia* nicht auch perforat sein sollte. Gewiß, auf den Abbildungen Girtys kann man dies nicht deutlich genug erkennen, doch muß man wohl dem Autor hier glauben, wenn er außer den Ostien noch „numerous small regularly arranged openings in the outer walls" angibt (Girty 1908a, S. 89). Auch von *Guadalupia* – wo übrigens auch Seilacher nach „imperforat" ein Fragezeichen für angebracht hält – schreiben die Autoren, daß die Oberfläche porös sei, und nach den Abbildungen bei Girty (1908a, Taf. 6, Fig. 1b, 3b) und Parona (Taf. 9, Fig. 11–12) kann man schließen, daß zumindest die äußere Wand perforat sein muß, bei den Stücken von Parona offenbar auch die inneren Trennwände der röhrigen Kammern. Von *Polyphymaspongia* bildet King (1943, Taf. 1, Fig. 8) eine Oberflächenansicht ab, auf der die Poren gut zu sehen sind. – Die in Frage stehenden Gattungen *Cystothalamia*, *Guadalupia* und *Polyphymaspongia* sind demnach alle als perforat anzusprechen, zumindest bezüglich ihrer Oberflächenwände. Die inneren Wände dagegen scheinen oft nur sehr spärlich perforat zu sein; man vergleiche hierzu nur das tangentiale Schliffbild von *Cystothalamia nodulifera*, das Girty auf Taf. 7, Fig. 1 bringt. Ein durchaus ähnliches Schnittbild zeigen auch die im folgenden zu beschreibenden Formen aus dem Wettersteinkalk (Taf. 1, Fig. 8, *Cystothalamia bavarica* n. sp.; Taf. 3, Fig. 8, *Uvanella irregularis* n.g. et n. sp.), und dies veranlaßt mich, diese Funde in der Familie der Cystothalamiidae unterzubringen.

Über die Vereinigung oder Beibehaltung der beiden Familien Cystothalamiidae und Guadalupiidae kann man geteilter Auffassung sein. Ich habe hierin die Familien im Sinne von GIRTY getrennt gelassen. Denn bei den ungenügenden Kenntnissen, die wir von den in Frage stehenden Formen derzeit haben, läßt sich nichts Genaueres aussagen. Nur eine Nachuntersuchung der Originale durch Schliffe oder neue Funde könnten hier weiterhelfen. Die im abschließenden Bestimmungsschlüssel (S. 49) folgende Aufteilung halte ich daher keineswegs für endgültig, doch glaube ich, daß sie den Gegebenheiten zunächst besser entspricht als die bei SEILACHER. Für die ungenügende Kenntnis von *Guadalupia* spricht z. B. auch ihre Stellung im System von DE LAUBENFELS, der sie unter „Class uncertain" aufführt. Und einige von GIRTY (S. 85, Taf. 5, Fig. 7–10) als *Guadalupia* ? sp. beschriebene Stücke sind sicher nichts anderes als Segmente der permischen Wirtelalge *Mizzia* (Dasycladaceae).

*Cystauletes* KING ist allseits gleichmäßig perforat. Die Gattung, von der nur die oberkarbonische Art *C. mammilosus* bekannt ist, wurde seinerzeit durch KING in die Familie der Cystothalamiidae gestellt, weil angeblich von allen bekannten Formen *Cystothalamia* die engsten Beziehungen dazu hatte. *Cystauletes* wurde als Vorläufer von *Cystothalamia* aufgefaßt, wobei die phylogenetische Entwicklung in einer Reduktion des Zentralrohres und in einer Auflösung der geregelten Kammeranordnung bestanden hätte. KING, der seine Bestimmungen und Vergleiche übrigens auch ohne Augenschein der GIRTY'schen Originale vornehmen mußte, hat damals (1943) offenbar die Arbeit von INAI (1936) nicht gekannt, der eine ebenfalls oberkarbonische Form als *Discosiphonella manchuriensis* beschrieben hatte, die auf jeden Fall engste Beziehungen zu *Cystauletes* hat, ja man könnte sie sogar als seitlich stark zusammengedrücktes, fächerförmig abgeflachtes *Cystauletes*-Stämmchen bezeichnen (vgl. INAI, Abb. 1–4). INAI hat den Fund in die Verwandtschaft von *Amblysiphonella* gestellt. Auch SEILACHER hat *Amblysiphonella*, *Discosiphonella* und *Cystauletes* zusammen in einer Familie (Sebargasiidae) gruppiert, was ich für richtig halte. Bei den allseits perforaten und füllgewebe-freien Formen der Sebargasiidae haben sich hier schon in Oberkarbon 3 Wuchstypen herausgebildet, die später bei den Sphaerocoeliidae als konvergente Typen in Dreistrahler-Bauweise wieder erscheinen (vgl. S. 55).

Abschließend läßt sich zur Familie der Cystothalamiidae sagen, daß sie wie die Guadalupiidae nicht zu den Aporata gehört, da die Außenwände der in Frage stehenden Formen perforat sind. Die inneren Wände dagegen sind teilweise imperforat mit nur vereinzelten Verbindungsporen. Die genannten Familien nehmen also hierin eine Mittelstellung zwischen Porata und Aporata ein. Zur Klassifizierung dient aber die äußere Oberfläche, und die ist hier als perforat anzusprechen. – Die Gattung *Cystauletes* KING ist gleichmäßig perforat in allen Wandbezirken (vgl. KING 1943, S. 31, Taf. 1, Fig. 3–5). Sie gehört nicht zu den Cystothalamiidae, wo sie von ihrem Autor eingereiht wurde, sondern zur Familie der Sebargasiidae, wo sie sich zwanglos an schon bekannte Gattungen anfügen läßt.

### 1. *Cystothalamia bavarica* n. sp.

Taf. 7, Fig. 5, Taf. 1, Fig. 8

Name: Nach dem Vorkommen in den Bayerischen Alpen (Wendelstein).

Holotyp: Handstück zu Taf. 7, Fig. 5, dazu 2 Schliffe u. 1 Anschnitt.

Diagnose: Zylindrisches Stämmchen (15 mm ⌀), bestehend aus einem 3–4 mm weiten Zentralrohr und einer Ummantelung von traubig gehäuften Kammern. Die Kammern ha-

ben 2–3 mm im Durchmesser und sind in der Regel in doppelter Lage um das Zentralrohr angeordnet, so daß der Mantel aus einer inneren und äußeren Schicht von Kammern aufgebaut wird. Die Wand des Zentralrohres sowie die Außenwand sind regelmäßig perforat, während die Wände des Zwischengewebes nur vereinzelt Verbindungsöffnungen aufweisen. Kammern und Zentralrohr sind im vorliegenden Stück vesiculär gefüllt. Wanddicke 0,2–0,3 mm, am Zentralrohr verstärkt. Poren 0,2 mm ⌀, Verbindungsporen im Mantelgewebe 0,3–0,5 mm im ⌀. Ob der an Oberfläche außerdem noch größere Ostien vorhanden waren, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen.

Fundort: Bergsturz-Blöcke vom Wendelstein-Gipfel, verstreut im Gelände der Reindler Alm, Bayr. Alpen. Wettersteinkalk in Riff-Fazies, sehr fossilreich (vgl. Osswald, S. 17).

Bemerkungen: Es wurde zwar nur 1 Exemplar gefunden, davon konnten aber unter Erhaltung der angewitterten Seite noch 2 Schliffe und 1 Anschliff gewonnen werden, so daß das Beobachtungsmaterial hinreicht, um den Fund als neue Spezies der Gattung *Cystothalamia* zu charakterisieren. Die Erhaltung im Schliff läßt zu wünschen übrig, denn die Wandsubstanz ist dolomitisiert. Dagegen ist die Anwitterung sehr gut. Man sieht ein schuppiges Gebilde mit deutlicher Mittelachse, das auf 5 cm Länge erhalten ist (Taf. 7, Fig. 5). Das ganze erinnert etwas an einen traubigen Fruchtstand, der längs der zentralen Achse eröffnet ist. In Wirklichkeit liegt hier der Steinkern eines Zentralrohres vor, das von glomerat angeordneten, halbkugeligen Kammern umkleidet ist. Die Wandsubstanz ist herausgewittert, die kalzitische Füllung der ehemaligen Kammer-Hohlräume steht erhaben. – Schon mit unbewaffnetem Auge erblickt man auf dem Steinkern des Zentralrohres ein Muster von kurzen, stacheligen Warzen, das der Ausfüllung ehemaliger Poren entspricht. Die Wand vom Zentralrohr zu den Kammern hin war demnach ziemlich dicht und regelmäßig perforiert. Ebenso erkennt man eine Perforation an der Außenseite des Stämmchens. Dagegen findet man zwischen den Kammern untereinander kaum Verbindungslöcher. Durch langsames Herunterschleifen an einer Schnittfläche ließ sich zeigen, daß die Kammern miteinander meist nur durch eine einzige Öffnung kommunizieren. Diese Öffnung ist größer als die übrigen Wandporen der Außenseite oder der Kloakalrohr-Wand und liegt meist randlich in den Zwickeln. Die Wandauskleidung des Zentralrohres ist dicker als die übrigen Wände im Schwammkörper. *Cystothalamia bavarica* zeigt somit eine Differenzierung des Skelettes in 3 Bereiche: Im Innern eine perforierte und verstärkte Auskleidung der kloakalen Röhre, dann ein eher imperforates Zwischengewebe mit nur vereinzelten Verbindungsöffnungen, darauf als äußere Begrenzung wieder ein perforiertes Außenpflaster.

Im Schliff (Taf. 1, Fig. 8) sieht man außerdem, daß die Kammern und auch das Zentralrohr selbst mit vesiculären Lamellen erfüllt sind. Auch hier wird man wieder annehmen müssen, daß sich der Organismus beim Anbau höherer Kammern aus den unteren zurückgezogen hat, unter Abscheidung von trennenden Vesiculae.

Vergleiche: Für einen Vergleich kommt eigentlich nur das Material zu *Cystothalamia nodulifera* von Girty in Frage, weil dies die einzige sicher bekannte Art ist. Die Oberfläche dieser permischen Formen ist pustulös, hervorgerufen durch einzelne hervorstehende Ostien, die Wuchsform ist ästig-verzweigt. Die Innenstruktur ist im Tangentialschliff ziemlich ähnlich (vgl. Girty 1908, Taf. 7, Fig. 1). Das Zentralrohr soll nach Girty nicht besonders tief eingesenkt sein, sondern blind in einem Haufwerk von Kammern endigen. Wieviele Schichten von Kammern das Zentralrohr als Umhüllung begleiten, wird nicht gesagt. – *Cystothalamia bavarica* n. sp. unterscheidet sich durch den strengen Aufbau. Ein Zentralrohr ist hier bei der triadischen Art deutlich ausgeprägt. Es wird regelmäßig von einer doppelten Schicht von Kammern begleitet. Der Durchmesser des Stämmchens wie des Zentralrohres

ist keinen Schwankungen unterworfen. Das Stück ist mit 15 mm ⌀ erheblich größer als die permischen (7–10 mm).

Aus dem Perm von Kambodscha wurden durch MANSUY (1914) 2 weitere *Cystothalamia*-Arten beschrieben (*C. takreemensis*, S. 9, Taf. 5, Fig. 2 und *C. asiatica*, S. 8, Taf. 1, Fig. 1, Taf. 5, Fig. 1), deren Innenbau nicht untersucht ist, so daß über die endgültige Zuordnung hier nicht entschieden werden kann (SEILACHER hält sie nach der Wandperforation eher zu *Cystauletes* gehörig). Sie entsprechen allerdings den von GIRTY (Taf. 31, Fig. 20a–b) abgebildeten verkieselten *Cystothalamia nodulifera*-Stücken in Wuchsform, Größe und auch Oberflächenperforation so sehr, daß man ohne weiteres verstehen kann, daß MANSUY diese Gattung dafür gewählt hat. Es ist leider nicht bekannt, ob hier nur eine einschichtige Wandlage aus Kammern um ein weites Zentralrohr herum vorhanden ist, was für *Cystauletes* sprechen würde, oder ob vom Scheitel her nur eine Einstülpung in ein dichteres Haufwerk von Kammern vorliegt. – Die von PARONA (S. 50, Taf. 9, Fig. 7–9) beschriebene *Cystothalamia nodulifera* hat sehr lange, röhrig ausgezogene Kammern und sieht eher nach einer *Guadalupia*-Art aus.

## 2. *Uvanella* n. g.

Name: Lateinisch uva = Traube, traubiger Klumpen.

Diagnose: Aggregate aus kleinen, grob perforaten, asiphonaten Kammern. Kammerwand von schlierigem Feinbau mit eingeschlossenen Hohlräumen und agglutinierten Sedimentpartikeln. Kein deutliches Zentralrohr. Kammern hohl oder mit vesiculärer Füllung. –

Bisher einzige Art:

### *Uvanella irregularis* n. sp.

Taf. 3, Fig. 8, Taf. 5, Fig. 1–3, Taf. 8, Fig. 1

Name: Wegen der unregelmäßigen Wuchsform und Kammergestalt.

Holotyp: Exemplar zu Taf. 5, Fig. 3. Davon ein weiterer Schliff Nr. 1341 a/67 und der Schnittrest mit angewitterter Oberfläche und polierter Schnittfläche, aufgeklebt auf einen Objektträger Nr. 1342 a/67.

Fundort: Ostgehänge der Jovenspitze im Zahmen Kaiser, verfallener Weg zur Jovenalm, unterer Wettersteinkalk in Riff-Fazies, zusammen mit Korallen und Pharetronen.

Weitere Fundorte im Wettersteinkalk: Hochstaufen, Wendelstein, Pyramidenspitze (Zahmer Kaiser), Grabenkarspitze (Karwendel), Heiterwand (Lechtaler Alpen). In den Raibler Schichten: Sphaerocodien-Onkolith vom Lafatscher Niederleger im Karwendel, zusammen mit den übrigen hierin beschriebenen Raibler Sphinctozoen im gleichen Handstück.

Beschreibung: Inkrustierende Klumpen aus unregelmäßig gestalteten Kammern. Größe der Aggregate: 5–15 mm im ⌀. Einzelkammern in der Regel breiter als hoch, teils brotlaibförmig oder auch schlauchartig verlängert (0,5–2,5 mm lang, 0,2–1,2 mm hoch), aber auch sehr abweichende Gestalten. Die Kammern kommunizieren durch einfache Löcher von wechselndem Durchmesser (0,15–0,50 mm) und ungleichmäßiger Verteilung. Es liegt hier ein Grenzfall zwischen den Typen „aporat" und „porat" vor; an manchen Kammern ist im Schnitt überhaupt keine Pore getroffen, vor allem wenn die Kammern sehr klein sind; dann wieder (besonders an einem Exemplar von der Heiterwand) finden sich auf einem Wandstück von 2 mm Länge 6 Poren nebeneinander. Die Porenform und -größe ist dabei sehr wechselnd (vgl. Tangentialschnitt Taf. 5, Fig. 3). Am besten läßt sich hier wohl der Aus-

druck „grob perforat" gebrauchen, den SEILACHER in manchen zweifelhaften Fällen verwendet. – Die Wanddicke ist nicht immer gleich, von 0,10 auf 0,35 mm an- und abschwellend; zum Teil springen auch pseudoseptenartige Ausbuchtungen der Wand ins Lumen der Kammern vor. Vesiculae sind oft reichlich entwickelt, ein anderweitiges Füllgewebe fehlt.

Die Schliffbilder zeigen eine beträchtliche Ähnlichkeit mit dem Schnittbild von *Cystothalamia nodulifera* (vgl. GIRTY 1908a, Tafel 7, Fig. 1). Daher habe ich *Uvanella* in die Familie der Cystothalamiidae eingeordnet, wenn auch die ästige Wuchsform und die erhabenen Ostien von *Cystothalamia* zunächst in eine ganz andere Richtung weisen. Ein Problem ist auch die Wandstruktur, die in solcher Ausbildung noch nirgends bei Sphinctozoen beobachtet wurde. Andererseits muß man im Auge behalten, daß der Wandbau bei den allermeisten Sphinctozoen noch gar nicht im Schliff untersucht ist, so daß durchaus die Möglichkeit besteht, daß auch andere Gattungen eine Wandstruktur ähnlich *Uvanella* haben. Wie sehr auch die Erhaltungsweise bei der Beurteilung der Wandstruktur mitspielt, zeigt ein Vergleich der *Uvanella*-Exemplare im Wettersteinkalk einerseits und in den Raibler Kalken andererseits. Die Wettersteinkalk-Exemplare zeigen zwar den schlierigen Feinbau mit vereinzelten Fremdeinschlüssen auch, doch vergleichsweise undeutlich, und man würde darauf vielleicht gar nicht aufmerksam werden, wenn nicht ebendiese Verhältnisse an den Raibler Exemplaren durch eine limonitische Färbung der Schlieren kontrastreich betont wären. Im Durchlicht sind die *Uvanella*-Skelette des Wettersteinkalkes grau bis schwarz, im Auflicht milchig weiß; die Raibler Exemplare sind im Auflicht gelblich-bernsteinfarben, im Durchlicht sehr heterogen, so daß hier der Wandbau besonders gut zu erkennen ist. Die Matrix besteht aus feinstkörnigen, braun vererzten Schlieren, zwischen die sich kleine kalziterfüllte Bläschen und größere linsige Sedimenteinlagerungen zwängen. Es muß sich dabei um primär agglutiniertes und nicht etwa sekundär in Schrumpfspalten eingedrungenes Fremdmaterial handeln, weil nachträglich erfüllte Kammerlumina in umnittelbarer Nachbarschaft mit ungetrübtem Kalzit erfüllt sind. Dieser schlierige Feinbau mit agglutiniertem Sedimentanteil kommt auch bei Auflichtbetrachtung der Schliffe gegen eine schwarze Unterlage sehr gut zum Ausdruck.

An dem in Taf. 5, Fig. 2 abgebildeten Ausschnitt fällt auf, daß sich in dem schlierigen Wandgewebe deutliche Stabnadeln abzeichnen. Sie sind hier an der Basis eines inkrustierenden *Uvanella*-Klumpens angereichert, der wiederum auf einem anderen, pharetronenartigen Schwamm festgewachsen ist (vgl. Taf. 5, Fig. 1). Es ist nun sehr sonderbar, daß solche Nadeln nur hier an diesem Exemplar und auch nur an der Basis so reichlich zu finden sind, während man in höheren Stockwerken des Klumpens keine mehr findet oder doch nur mit viel gutem Willen vage Andeutungen davon erkennen kann. Daher besteht die Möglichkeit, daß diese Nadeln aus der Unterlage stammen. Man kann sich nämlich das Faserskelett der Pharetronen von einer hinfälligen weichen Epithek umkleidet denken, in der – ähnlich den heutigen Kalkschwämmen – lose Nadeln eingelagert waren, die um die Ausström-Poren senkrecht zur Oberfläche hervorstanden. Derartige herausragende Spicula des Pharetronen könnte die sich darauf ansiedelnde *Uvanella* in ihr eigenes Gewebe eingebaut haben. Dabei wurden sie vielleicht in ihrer ursprünglichen Stellung bewahrt und durch die Einbettung in eine andersartige Skelettsubstanz in ihren Umrissen konserviert. Es ist nämlich auch auffällig, daß die erwähnten Nadeln alle mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche des unterlagernden Pharetronen stehen und nicht nur durch die Wände, sondern auch mitten durch das Kammerlumen der aufgewachsenen *Uvanella* ziehen. – In 8 Schliffen von Wettersteinkalk-Exemplaren wurden zweimal die Umrisse einer stabnadelartigen Bildung festgestellt. Doch jedesmal waren sie nur lose außen angeklebt und konnten daher kaum als eingebautes Stützelement aufgefaßt werden. Da es also noch nicht sicher

ist, daß die Stabnadeln in dem *Uvanella*-Skelett auch wirklich ein Erzeugnis dieses Schwammes selbst sind, wurde das Merkmal nicht in die Diagnose aufgenommen. Daß *Uvanella* überhaupt zu den Spinctozoen gehört, wird durch die Kammerung, die Poren und die Vesiculae nahegelegt.

Stellenweise erscheint das Skelett durch große Poren und durch die erwähnten Wandvorsprünge in ein lockermaschiges Netzwerk aufgelöst, in dem die einzelnen Kammern kaum mehr voneinander abgegrenzt werden können. In solchen Schnittbildern erinnert *Uvanella irregularis* stark an normale Pharetronen, denn der Übergang von glomerat wachsenden Sphinctozoen zu ungegliederten Pharetronen ist bei abnehmender Kammergröße naturgemäß sehr fließend. Dennoch lassen sich wichtige Unterschiede festhalten: Die verschlungenen Fasern eines Pharetronenskelettes sind im Durchmesser gleichbleibend dick; hier bei *Uvanella* werden solche Fasern nur durch Schnitteffekte an den Kammerwänden vorgetäuscht. In tangentialen Aufsichten (Taf. 5, Fig. 3) erkennt man, daß sich die „Fasern" flächig verbreitern, daß hier also echte Kammerung vorliegt. Das Fasergeflecht bei echten Pharetronen ist in der Regel auch viel engmaschiger. Auch wurden Vesiculae bei ungegliederten Inozoa bisher nicht beobachtet (obwohl sie auch durchaus zu erwarten sind). Sehr augenfällig ist auch die unterschiedliche Erhaltung der *Uvanella*-Skelette und der Faserskelette der Pharetronen im gleichen Medium. Die Pharetronen sind im Wettersteinkalk wie in den Raibler Schichten farblos durchsichtig erhalten, während *Uvanella* im Auflicht milchig-weiß bis bernsteinfarben, im Durchlicht immer dunkel erscheinend, erhalten ist. Der Kontrast kommt in Fig. 1 der Taf. 5 gut zum Ausdruck. An diesem Exemplar wird übrigens auch die Bedeutung der Vesiculae als Rückzugslamellen veranschaulicht. Sie nehmen hier nur ein Areal im Zentrum des Klumpens ein, während der äußere Hof noch frei von ihnen ist. Der innere halbkugelige Kern war also bereits stillgelegt.

## e) Familie Verticillitidae Steinmann

### 1. *Dictyocoelia manon* (Münster)

Taf. 7, Fig. 1–2- Taf. 9, Fig. 1–4

*V 1841 *Scyphia? Manon*, Münster, S. 29, Taf. 1, Fig. 15
V 1865 *Epeudea manon*, Laube, S. 231, Taf. 1, Fig. 2a–b.
1878 *Scyphia Manon*, Quenstedt, S. 540, Taf. 140, Fig. 31–32
1878 *Colospongia dubia*, Zittel, S. 117, ohne Abb.
1882 *Colospongia dubia*, Steinmann, S. 172, Taf. 6, Fig. 3
1901 Nov. genus et species, Vinassa, S. 17, Taf. 1, Fig. 4–5
V 1944 *Colospongia dubia*, Herak, S. 128, Taf. 13, Fig. 4
V 1962 *Colospongia dubia*, Seilacher, S. 751, Taf. 2, Fig. 3.
V 1967 *Dictyocoelia manon*, Ott, S. 55, Abb. 3 (Exemplar zu Münster).

Hierbei handelt es sich um den von Zittel und nachfolgenden Autoren irrtümlich zu *Colospongia dubia* gestellten Schwamm der Cassianer Schichten, der aber im Gegensatz zu *Colospongia* ein reticuläres Füllgewebe und ein Zentralrohr besitzt. Wie Untersuchungen am Originalexemplar zeigten, ist dieser Schwamm zuerst von Münster als *Scyphia? Manon* beschrieben worden. Der Gattungsname war neu zu vergeben. Im Hinblick auf das reticuläre Stützskelett wurde dafür *Dictyocoelia* gewählt (vgl. Ott 1967, S. 55).

Beschreibung: Die Stämmchen bestehen aus tonnenförmigen Segmenten, wobei die Segmentierung von außen nicht immer klar erkennbar ist. Ein zentraler Kanal durchzieht den Stamm in seiner ganzen Länge und mündet in einem scheitelständigen, meist eingesenkten Osculum aus. Bei gleichbleibendem Stammdurchmesser können bezüglich der Segmenthöhen innerhalb desselben Stranges beträchtliche Schwankungen auftreten (vgl. Taf. 9, Fig. 1, 2, 4). Auch die absolute Größe und das Verhältnis von Außendurchmesser zu Zentralrohr-Durchmesser variiert hier sehr stark (vgl. Tabelle 3).

Die Kammern sind perforat, seitenständige größere Ostien scheinen zu fehlen. Außer durch das Zentralrohr stehen die Kammern auch durch die perforierten Segmentdecken in Verbindung.

Das Füllgewebe ist vom reticulären Typ und ähnelt aufs erste dem Maschenwerk sonstiger Pharetronenfasern. Jedoch treten nicht so viele regellose Anastomosen wie im Pharetronen-Gewebe auf, dafür aber mehr vertikale Stützelemente, die im Längsschnitt pfeilerartig aussehen. Ein Querschliff (Taf. 9, Fig. 3) zeigt aber, daß dies keine isolierten Säulen sind, sondern flächig verbreiterte, wandartige Gebilde, mit auffälliger Tendenz zur Oberflächenvergrößerung durch wellige Verbiegungen, vorspringende Leisten und Zusammenschluß zu Röhren. Querjoche und Wanddurchbrüche lassen in der Schliffebene das Bild eines wirren Reticulums entstehen. Das Ganze ist als Stützskelett für das Choanosom aufzufassen. – Neben einem glattwandigen, scharf konturierten Netzwerk (Taf. 9, Fig. 1–3) kommt auch eine dichtere Ausbildung vor, bei der die Gewebemaschen von vesiculären Schleiern umsponnen sind (Taf. 9, Fig. 4). Die Unterschiede in der Dichte des Füllgewebes sind sicher keine spezifischen, denn an einem Exemplar aus dem Cipitkalk-Blöcken, konnte ein Wechsel der Füllgewebsdichte innerhalb desselben Stämmchens beobachtet werden.

Tab. 3: Abmessungen einiger Exemplare von *Dictyocoelia manon* (in mm).

| Kammer-Breite | Kammer-Höhe | Breit./Höh. Index | Zentralrohr ∅ | Zentralrohr in % Außen-∅ |
|---|---|---|---|---|
| 12,0 | 10,0 | 1,20 | 5,0 | 41,6 |
| 12,0 | 5,6 | 2,14 | 5,2 | 43,2 |
| 10,0 | 11,0 | 0,91 | 5,2 | 52,0 |
| 9,8 | 7,2 | 1,36 | 3,5 | 35,8 |
| 6,2 | 4,6 | 1,35 | 2,0 | 32,2 |
| 2,4 | 2,5 | 0,96 | 0,4 | 16,6 |
| 2,8 | 3,5 | 0,80 | 0,7 | 25,0 |
| 6,3 | 6,6 | 0,98 | 1,3 | 20,6 |
| 7,6 | 2,8 | 2,79 | 1,0 | 13,1 |
| 8,5 | 4,0 | 2,12 | 2,0 | 23,5 |
| 14,0 | — | — | 3,5 | 25,0 |
| 11,2 | 6,5 | 1,72 | 5,1 | 45,5 |
| 4,8 | — | — | 1,5 | 31,1 |

Das Original zu Münster und damit der Holotyp dieser Art hat nur 3 mm ∅, gehört also mit den zu kleinsten Exemplaren. Das größte der gefundenen Exemplare hat 14 mm ∅.

Schon von Seilacher (Taf. 3, Fig. 3) wurde besonders darauf hingewiesen, daß hier auch bei einem reticulären Sphinctozoen typische Vesiculae in den Kanälen entwickelt sein können. Dies ist bei *Dictyocoelia* in der Tat häufig der Fall. Sehr schön sind diese nachträglich eingezogenen Diaphragmen an dem Exemplar zu beobachten, das in Taf. 9, Fig. 1–3

im Längs-, Quer- und Tangentialschliff abgebildet wurde. Auch im Zentralrohr selbst können bei *Dictyocoelia* Vesiculae auftreten.

Eine äußere Wand kann vom Füllgewebe nicht scharf geschieden werden, da der Abschluß nach außen hin und zum Zentralrohr hin nur durch einen etwas dichteren Zusammenschluß der Skelettmaschen bewirkt wird.

Verbreitung: Neben dem altbekannten Vorkommen in den Cassianer Schichten ist noch das Exemplar von VINASSA aus dem Bakony erwähnenswert. Auch in den Cipitkalk-Blökken der Seiser Alm kommt *Dictyocoelia manon* vor (an der Mahlknecht-Schwaige), hier übrigens auch in verzweigten Exemplaren. In der Riff-Fazies des Wettersteinkalkes ist sie ein weit verbreitetes Charakterfossil (Funde im Mieminger Gebirge, Karwendel, Kaiser, Wendelstein, Hochstaufen).

### f) Familie Cryptocoeliidae STEINMANN

Diese Familie umfaßte bisher nur die eine Art *Cryptocoelia zitteli*, die sich durch ein eigentümliches Füllskelett aus isolierten Pfeilern auszeichnen sollte. Leider war nur das einzige Exemplar bekannt, das STEINMANN (1882, S. 176, Taf. 7, Fig. 1, 2) aus den Cassianer Schichten beschrieben hatte, wenn man hier einmal von einem zweifelhaften Fund aus der Trias des Bakony absieht (*Cryptocoelia* ( ?) cfr. *Zitteli*, bei VISSA 1901, S. 15, ohne Abb.). Die Schwamm-Natur von *Cryptocoelia* galt keineswegs als sicher, die niedrigen, durch senkrechte Pfeiler gestützten Kammern erinnerten sehr an Hydrozoen.

SEILACHER hat unter seinen 4 Füllgewebe-Typen bei Sphinctozoen auch einen „trabeculären" an Hand dieser *Cryptocoelia* ausgeschieden. Weil dieses Pfeiler-Gewebe aber nur durch das eine Stück verkörpert und sonst noch nirgends bei Kalkschwämmen gefunden war, und weil man auch gar nicht genau wußte, wie es im Querschnitt aussah, betrachtete SEILACHER den trabeculären Typ als sehr zweifelhaft und bemerkte, „daß sich ohne Nachuntersuchung des Originals oder neue Funde nichts Bestimmteres über die Gattung aussagen läßt" (S. 738). – Um das Original habe ich mich vergebens bemüht, es war in der Straßburger Sammlung nicht aufzufinden. Besser steht es dagegen mit Neufunden. Im Wettersteinkalk wurde *Cryptocoelia zitteli* selbst wiederentdeckt, aus den Raibler Schichten kann ein weiterer thalamider Kalkschwamm bekannt gemacht werden (*Stylothalamia dehmi* n. g. et n. sp.), dessen Füllskelett ebenfalls aus isolierten Pfeilern besteht. Damit ist also klargestellt, daß ein trabeculäres Füllskelett bei Sphinctozoen tatsächlich vorkommt. Im übrigen besitzen beide Formen gleichmäßig perforierte Wände mit eingestreuten größeren Ostien und die für so viele Sphinctozoen charakteristischen Vesiculae, was man als Beweis für die Schwamm-Natur gelten lassen kann.

#### 1. *Cryptocoelia zitteli* STEINMANN

Taf. 9, Fig. 5–7

1882 *Cryptocoelia Zitteli*, S. 176, Taf. 7 (1,2); 8 (5); 9 (4)

Der neue Fundort befindet sich in der Nordflanke des Hochstaufen bei Reichenhall, an einer Wegaussprengung der Steiganlage bei 1350m. Es wurden 2 Exemplare gefunden. Ein gegabeltes Stämmchen von 5–6 mm ⌀, das als poliertes Handstück erhalten blieb,

und ein Einzelstämmchen, das zu Dünnschliffen verarbeitet wurde. Die schildförmigen Kammern sind nur 0,6–**0,87**–1,2 mm hoch (Durchschnittswert aus 25 Kammern). Durch das starke Herablaufen am Rande sitzen die Segmente fast ohne Einschnürung aufeinander, so daß die innere Segmentierung durch den äußeren Umriß kaum angedeutet wird.

Das trabeculäre Füllgewebe besteht aus plump erscheinenden Säulen von wechselnder Dicke (0,2–0,4 mm), mit unregelmäßig ausgerandeten Konturen. Gegen die Segmentgrenzen setzt eine Verbreiterung dieser Stützen ein, zum Teil auch eine Verzweigung und es kommt zur gewölbeartigen Verschmelzung zu einem Dach, in dem Poren von 0,1–0,2 mm ⌀ freibleiben. Auch die Basis der Pfeiler ist sockelartig verbreitert und durch eine gut erkennbare Grenze vom darunterliegenden Segmentdach geschieden. Pfeilerdichte im Querschnitt: 6–10 pro mm². Als Feinstruktur zeigen die Pfeiler eine Lamellierung, die konkordant zu den Segmentgrenzen, also konvex nach oben verläuft (Taf. 9, Fig. 6). Man muß dies wohl auf eine Anwachsschichtung zurückführen. Gleichwohl kann man deshalb aber nicht sagen, daß die Pfeiler von unten nach oben gewachsen seien und durch Verbreiterung als Abschluß einer Wachstumsperiode ein Dach gebildet hätten. Denn auch in der Wand von *Colospongia dubia* (Taf. 4, Fig. 1) kann man eine solche Feinschichtung beobachten, die ebenfalls konvex nach oben verläuft; hierbei war aber ohne Zweifel die äußerste Schicht zuerst da und die inneren wurden darauf unten angelagert. Bei *Cryptocoelia zitteli* wurde diese Anlagerung von innen her laufend fortgesetzt, bis die Pfeiler den Boden des Segmentes erreichten. Einige blieben auch unvollendet und hängen tropfsteinartig von der Decke herunter; gerade an solchen vorspringenden Punkten wurden dann nachträgliche Vesiculae befestigt. Man darf sich also durch die nach oben weisende Feinschichtung nicht täuschen lassen und annehmen, daß das Wachstum der Stützen gleichsinnig verlaufen wäre. – Die Pfeiler sind einander so genähert, daß zwischen ihnen ein deutliches Kanalsystem erkennbar bleibt. Mitunter ist darin ein größerer Durchfluß ausgespart, der sich durch einige Segmente hin verfolgen läßt (Taf. 9, Fig. 5). Auf die Ausmündung solcher größerer Kanäle gehen wohl die Ostien zurück, von denen Steinmann an seinem Exemplar berichtet hat.

Im Kanalsystem ist *Cryptocoelia zitteli* am ehesten mit *Dictyocoelia manon* zu vergleichen. Es besteht auch eine gewisse Verwechslungsgefahr mit tangentialen Schnitten von *Dictyocoelia manon*, da bei dieser Art das längs geschnittene Füllskelett eine scheinbar trabeculäre Ausbildung zeigt. Die Kammern sind dort jedoch meist viel höher, die „Pfeiler" schlanker und öfters vernetzt, auch ohne erkennbare Anwachsstreifung. Ein Querschnitt zeigt natürlich den Unterschied am besten: Bei *Cryptocoelia* runde, isolierte Pfeiler und kein Zentralrohr; bei *Dictyocoelia* einen Zentralkanal und ein verschlungenes Maschenwerk, das nur im Längsschnitt ein Pfeilergewebe vortäuscht.

Die Übereinstimmung mit dem von Steinmann beschriebenen Exemplar ist nicht nur auf die äußere Form, die gleiche Ausbildung von Poren, Ostien und Füllskelett beschränkt. Auch die feinblättrige Mikrostruktur der Pfeiler ist an dem Cassianer Exemplar sehr gut zu sehen, und zwar auf dem Schliff-Foto (1882, Taf. 9, Fig. 4), das Steinmann glücklicherweise beigefügt hat. Auf diese Lamellierung weist zwar Steinmann gar nicht hin, denn ihm schienen gewisse skleriten-artige Strukturen wichtiger zu sein, die er mit Kalkkörpern der Alcyonarien vergleichen wollte. Derartige Strukturen sind an den Wettersteinkalk-Exemplaren nicht gefunden worden, doch die seinerzeit gar nicht beachtete Lamellierung tritt hier in derselben Weise auf und dient uns als wichtiger Beweis für die Parallelisierung der Funde.

An neuen Beobachtungen kommen die Vesiculae hinzu, deren universelles Auftreten bei Sphinctozoen also auch an trabeculären Typen seine Bestätigung findet. Sie sind sowohl

quer zu den Kanälen als auch als senkrechte Trennscheiden eingezogen. Es muß unentschieden bleiben, ob diese blasigen Lamellen dem STEINMANN'schen Exemplar überhaupt fehlten, oder ob sie auf dem Anschliff nicht als deutlich dünnwandigere Elemente erkannt wurden. Vielleicht geht das gelegentliche Anastomosieren der Pfeiler zu einem kubischen Maschenwerk, von dem STEINMANN berichtet, gerade auf solche Vesiculae-Brücken zurück. Doch würde das Fehlen der Vesiculae als systematisches Merkmal nicht so sehr in die Waagschale fallen, da wir diese nachträglich eingezogenen Lamellen als Altersbildung auffassen müssen.

## 2. *Stylothalamia* n. g.

Name: Griechisch stylos = Säule, Pfeiler, thalamos = Kammer.

Diagnose: Perforate Spinctozoen mit trabeculären Stützgewebe aus entfernt stehenden, schlanken, oft röhrig ausgebildeten Pfeilern. Stämmchen asiphonat oder retrosiphonat.

Typ der Gattung und bisher einzige Art:

### *Stylothalamia dehmi* n. sp.

Taf. 10, Fig. 1–5; Taf. 5, Fig. 5–6; Taf. 6

Name: Benannt nach dem Paläontologen Prof. Dr. RICHARD DEHM, München.

Holotyp: Exemplar zu Taf. 10, Fig. 1–5 (5 Dünnschliffe einer Querschnitts-Serie).

Fundort und -schicht: Lafatscher Niederleger im Hinterautal (Karwendelgebirge, Tirol) Sphaerocodien-Kalk der Raibler Schichten.

Material und Verbreitung: 5 Exemplare in insgesamt 10 Schliffen, 1 Anschnitt. Die Stücke stammen aus nur 2 Handstücken; die Herkunft des einen ist im Fundort des Holotyps angegeben, das andere stammt aus den gleichen Sphaerocodienkalken vom Stripsenjoch im Kaisergebirge. Man darf annehmen, daß der thalamide Kalkschwamm in diesen Schichten verbreitet ist, nachdem er in den beiden nächstbesten Proben enthalten ist, die genauer auf Schwämme hin durchmustert wurden. Eine oberflächliche Betrachtung genügt allerdings nicht, um diese zartwandigen Gebilde ausfindig zu machen. Die erwähnten Handstücke, jeweils Blöcke von einigen Kilo Gewicht, wurden in Scheiben zersägt und darauf wurden die nassen Schnittflächen mit der Lupe abgesucht.

Beschreibung: Sich übergreifende, schildförmig gewölbte Kammern bilden keulige Stämmchen oder Knollen von 8–10 mm Höhe und 4–18 mm Durchmesser. Die Wuchsform kommt durch rasche Größenzunahme der jeweils jüngeren Segmente zustande. Die Kammern sind dünnwandig (0,10–0,15 mm), allseits durchbrochen von Poren (0,10–0,20 mm ⌀) vereinzelt mit einer größeren Öffnung ausgestattet (Ostium 0,40–0,50 mm ⌀). Der Schwamm kann nach dem asiphonaten oder nach dem retrosiphonaten Bautyp gebaut sein. Im ersten Fall sind die Kammern eines Stämmchens alle schildförmig, ein Zentralrohr fehlt, die Wuchsform ist keulig (Taf. 6). Im zweiten Fall entsteht ein weites, vom Scheitel her eingestülptes Zentralrohr, das nach Bildung einiger glomerater Anfangskammern angelegt wird und durch eine Folge von ringförmig geschlossenen Kammern umgürtet wird (vgl. Abb. 4). Die Poren zum Zentralrohr hin sind hier nicht größer als die der Außenwand. Charakteristisch ist das trabeculäre Füllgewebe. Es besteht aus entfernt stehenden,

schlanken, meist gerade verlaufenden Pfeilern von 0,10–0,20 mm ⌀, die als Stützen zwischen den Segmentdecken eingezogen sind. Pfeilerdichte: 4–6 pro mm². Als Füllstrukturen treten außerdem noch Vesiculae auf, vor allem in den Anfangskammern.

Erklärung der Schliff-Serie 1–5 der Tafel 10: Der Holotyp liegt in einer Serie von 5 Querschliffen vor. Bei bekanntem Abstand der Schliffebenen ließ sich (über ein Papiermodell) ein Aufrißbild rekonstruieren, das in Abb. 4 wiedergegeben ist. Daß hier eine durchgehende Öffnung vom Scheitel her eingestülpt ist, ist durch die unterschiedliche Sedimentfüllung dieser zentralen Kloake im Vergleich zu den übrigen Kammer-Lumina dokumentiert. Der zuoberst geführte Schnitt (5) schneidet die höchste ringförmige Kammer und erfaßt gerade noch das aufgewölbte Dach der nächstunteren Kammer, das an 2 Stellen beiderseits des Zentralrohres eröffent ist. Man sieht daran die quergeschnittenen Pfeiler der letzten Kammer, die tangentiale Aufsicht auf das perforierte Dach der vorletzten Kammer und das weite Zentralrohr, das hier „leer" ist, d. h. nachträglich von Kalzit erfüllt wurde. An den Schliffen 4, 3 und 2 erkennt man in diesem Rohr eine auffallend gröbere Sedimentfüllung mit sperrigem Gut (umkrustete Schalentrümmer, 1 Seeigelstachel, 1 Ostracodengehäuse), das nur von oben hereingekommen sein kann, denn in die Kammern selbst ist durch die siebartigen Wände nur viel feinkörnigeres Material eingedrungen; zum Teil sind auch Hohlräume frei geblieben („Wasserwaagen", besonders in 2). Wenn dennoch größere Gebilde in den Kammern vorhanden sind, so handelt es sich dabei um nachträgliche Bewohner, die in dem verlassenen Gittergehäuse heranwuchsen (sessile, sandschalige und kalkschalige Foraminiferen, agglutinierte Wurmbauten) oder um postmortale Eindringlinge (ein größerer Fraßgang bei 1). Im basalen Schnitt (1) ist von dem Zentralrohr nichts mehr wahrzunehmen, es endet also zwischen den Schliffen 2 und 1. An den Schliffen 3 und 4 ist noch ein seitlich sprossendes Tochterexemplar getroffen, das nach dem asiphonaten Typ gebaut ist, also kein Zentralrohr zeigt. Außerdem zeigt Schliff 4 im Segmentdach der drittletzten Kammer ein kreisförmiges Ostium mit scharfrandiger Begrenzung, das die übrigen Wandporen an Größe deutlich übertrifft. Die Poren selbst erscheinen in den tangentialen Aufsichtsflächen mehr oder weniger rundlich, länglich oval oder auch lappig ausgerandet, die Unregelmäßigkeit im Umriß nimmt zu, wenn der Tangentialschnitt tiefere Wandschichten erfaßt, weil hier Verzerrungen an den Ursprungsstellen der Stützpfeiler auftreten.

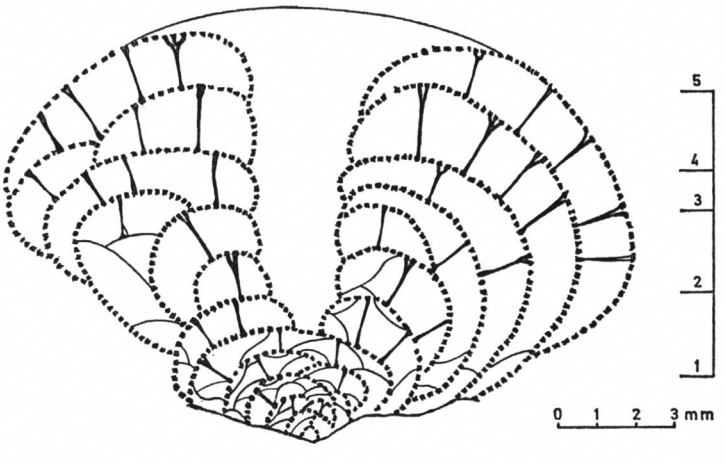



Abb. 4: Schematisches Schnittbild von *Stylothalamia dehmi*. Aufriß rekonstruiert nach den 5 Schliffen der Tafel 10. Abstand der Schliffe 1–5 rechts angegeben.

Am Holotyp ist der retrosiphonate Bautyp verwirklicht, gleichzeitig aber ist an diesem die seitliche Sprossung eines weiteren Exemplares zu sehen, das asiphonat gebaut ist. Auch zwei weitere keulige Stämmchen in anderen Schliffen haben kein eingestülptes Zentralrohr. Dies zeigt schon, daß man hier bei *Stylothalamia* diese beiden Bautypen und die damit verbundene Wuchsform nicht als Merkmal nur Artentrennung verwenden darf (vgl. das bei *Colospongia semseyi* Gesagte).

Zum Pfeilerskelett: Während die niedrigen Kammern der *Cryptocoelia zitteli* mit breiten Pfeilern so dicht besetzt sind, daß zwischen ihnen deutlich ein Kanalsystem erkennbar bleibt, stehen die schlanken Stützen bei *Stylothalamia dehmi* weit entfernt und lassen viel freien Raum zwischen sich, in dem man sich das Choanosom ausgespannt denken muß, ähnlich wie bei der gänzlich hohlen *Colospongia*. In den Pfeilern ist hier keine Anwachsschichtung zu erkennen. Sie wäre auch auf jeden Fall verloren gegangen, denn in den dunklen Raibler Sphaerocodien-Kalken sind die Skelette der Sphinctozoen viel grobspätiger rekristallisiert als oft im Wettersteinkalk (vgl. auch *Colospongia semseyi* und *Celyphia submarginata*). Wahrscheinlich sind die dünnen Pfeiler hier auch gar nicht durch aneinandergeschichtete Lamellen gewachsen wie bei *Cryptocoelia*. Man findet bei *Stylothalamia dehmi* keine Aufspaltung der Stützen auf halber Kammerhöhe, ebensowenig den etwas pendelnden Verlauf und den dauernd schwankenden Durchmesser der massigen Pfeiler von *Cryptocoelia zitteli*. Oft sieht man im Längsschnitt die Pfeiler an den Segmentdecken aus 2 oder 3 kurzen, bald miteinander verschmelzenden Stelzen hervorgehen (Taf. 5, Fig. 5). Das kommt davon, daß die kalkigen Umwandungen einer oder einiger benachbarter Poren ins Innere röhrig verlängert sind, wobei sie sich konisch verjüngen und sich zu einem einzigen Stützstab vereinigen. Den vom Porenlumen her stammenden Hohlraum sieht man noch eine Strecke weit als Seele in den Schaft des Pfeilers hineinziehen oder auch ganz hindurchlaufen (Taf. 5, Fig. 6). Viele Pfeiler erscheinen deshalb im Querschnitt als hohle Röhrchen. – Dies alles kommt bei *Cryptocoelia* nicht vor. – Wo die Pfeiler dem Segmentboden aufsitzen, sind sie wieder kapitellartig angeschwollen oder in einen Stützteller verbreitert. Zum Teil wurden Pfeiler auch erst nach den Vesiculae eingezogen, denn es konnte ein Fall beobachtet werden, wo sich quer durch eine Kammer eine blasige Lamelle spannt, an der von oben kommende Pfeiler ihr Ende finden und mit verbreiteter Basis aufsitzen. Sie stützen nur den oben verbleibenden Hohlraum aus. Die Vesicula muß also schon eingezogen worden sein, noch ehe die Pfeiler den Boden ihrer Kammer erreicht hatten.

Vergleiche: Eine gewisse Ähnlichkeit besteht zu Hydrozoen, vor allem zu den Schnittbildern einer liassischen Form, *Ellipsactinia bonomii* Vialli (1938, S. 59, Taf. 2, Fig. 1–6, Textfig. 1), die isolierte Pfeiler zwischen perforierten Lamellen aufweist. Die Pfeiler sind dort ziemlich dick und zeigen ein sternförmiges Lumen. — Daß *Stylothalamia dehmi* keine Hydrozoe, sondern ein thalamider Kalkschwamm ist, erscheint mir durch das eingestülpte Zentralrohr, durch Vesiculae und durch das Ostium im Segmentdach hinreichend bewiesen. – Auf die Parallelen in der Organisation zu einem ordovizischen schwammähnlichen Fossil (*Calathium* sp.) wird im Zusammenhang mit den Archaeocyatha auf S. 59 eingegangen.

### g) Bemerkung zu *Holocoelia* Steinmann und *Oligoplagia* Herak

Es bleiben noch zwei Formen zu besprechen, die von Herak in seiner Übersicht über die triadischen Sycones mit aufgeführt und offenbar als Sphinctozoa erachtet werden, obwohl die eine keinerlei Segmentierung aufweist, die andere eine von den übrigen thalamiden

Kalkschwämmen sehr abweichende. Bei SEILACHER sind die beiden Genera nirgends erwähnt, bei DE LAUBENFELS sind sie unter „Order uncertain" im Anschluß an die Thalamida eingereiht.

### 1. *Holocoelia toulai* STEINMANN

*V 1913 *Holocoelia Toulai*, STEINMANN in TOULA, S. 86, Abb. 1–4
1913 *Holocoelia Toulai*, TOULA, S. 85, Taf. 4, Fig. 8–10
1944 *Holocoelia toulai*, HERAK, S. 131, Taf. 14, Fig. 1, Taf. 13, Fig. 2

Es handelt sich dabei um etwa 1 cm dicke, knotige Stengel, die von einer runzeligen Epithek umkleidet sind. Durch Verzweigung bilden sie des öfteren lockere Stöcke; nach ihrer Gabelung streben die Äste wieder mehr oder weniger parallel empor und enden in einem gewölbten Scheitel. Weder auf dem Scheitel noch in der Wand wurden bisher Poren gefunden, auch keine entfernt stehenden Ostien. Eine Segmentierung ist zwar von außen durch ringförmige Runzeln der Epithek manchmal angedeutet, im Innern fehlt sie indessen völlig. Das hat auch STEINMANN in seiner Originalbeschreibung ausdrücklich betont. Umso unerfindlicher bleibt es, warum er die Form gleich im ersten Satz seines bei TOULA 1913 abgedruckten Beitrages lapidar zu den Sphinctozoa stellt, zu einer Gruppe also, die von ihm selbst (31 Jahre früher) gerade wegen der ausgeprägten inneren Segmentierung aufgestellt worden war.

Über den inneren Bau läßt sich nicht viel sagen. An den von mir untersuchten Stücken waren die Stämmchen ursprünglich jedenfalls nicht hohl, denn die Füllung besteht weder aus Sediment noch aus Hohlraumspatit, sondern aus einer umkristallisierten Masse, in der an wenigen Stellen noch eine undeutliche pharetronenartige Faserstruktur zu erkennen ist, ähnlich dem umkristallisierten Pharetroniden, der auf Taf. 8, Fig. 1 in der Übersichtsaufnahme der schwammführenden Riff-Fazies des Wettersteinkalkes abgebildet ist. Man sieht in dieser Grundmasse aber auch immer wieder Inseln von grobspätigem Kalzit platzgreifen, und vielleicht hat STEINMANN bei dem nur fingernagelgroßen Schliff zu seiner Textabbildung 4 einen solchen Bereich getroffen, wodurch er zu dem Schluß kam, daß hier durchwegs hohle Röhren vorgelegen hätten. – Die Wand hebt sich von der Füllmasse oft nur undeutlich ab, ein Zentralkanal scheint zu fehlen.

Korallenartige Äste wie *Holocoelia toulai* kommen im Wettersteinkalk häufig vor. Es liegt hier eine konvergente Wuchsform vor, die sicherlich von verschiedenartigen Organismengruppen ausgebildet worden ist, zumindest von Coelenteraten und Schwämmen zugleich. Denn man kann derartige Stengel finden, die im Schliff deutlich Septen zeigen, und auch solche, die ein Pharetronenfaser-Geflecht und zum Teil auch einen Zentralkanal erkennen lassen. Eine halbwegs sichere Zuordnung ist somit nur im Schliff möglich. Gegen eine Deutung der Typus-Exemplare von *Holocoelia* als Korallen spricht die geschlossene Epithek, die auch den zugerundeten Scheitel vollkommen umschließt. Wenn man die Gebilde bei Schwämmen unterbringen will, muß man natürlich unterstellen, daß die Wand ursprünglich fein perforat war und daß infolge Umkristalisierung nichts mehr davon zu erkennen ist. Ansonsten kämen auch noch Hydrozoen in Betracht, da deren Skelett oft an Pharetronenfasern erinnern kann. – Sphinctozoa sind aber im Falle von *Holocoelia toulai* sicherlich auszuschließen.

*Holocoelia toulai* ist im Wettersteinkalk ein weitverbreiteter Riffbildner (Kaiser, Karwendel, Mieminger). Es wurden Stöcke bis 18 cm Höhe beobachtet.

### 2. *Oligoplagia carnica* Herak

1944 *Oligoplagia carnica*, Herak, S. 130, Abb. 5, Taf. 14, Fig. 2

Die Zuordnung dieses Fossils zu den Sphinctozoa muß vorläufig abgelehnt werden. Die dünnwandigen Röhren (3–10 mm ⌀) sind gänzlich hohl und werden durch entfernt stehende horizontale Querböden von gleicher Dicke wie die Außenwand abgeteilt. Der Querschnitt der Röhren ist überall gleich, eine Einschnürung an den Querböden fehlt, das obere oder untere Ende eines solchen Rohres ist unbekannt. Es wurden weder Poren, Ostien, Füllgewebe oder irgendwelche Durchflußeinrichtungen an den Böden beobachtet, die einen Anhaltspunkt für die Schwamm-Deutung bieten könnten. – Eine gewisse Ähnlichkeit besteht hingegen mit der eigentümlichen Korallengattung *Pinacophyllum* Frech, die sich durch nur sehr kurze dornige Septen-Anlagen und durch – allerdings dichter aufeinanderfolgende – Querböden auszeichnet (vgl. S. 66). *Oligoplagia carnica* muß als Problematikum betrachtet werden.

## III. SYSTEMATISCHE ERGEBNISSE

Die systematischen Ergebnisse sind im nachfolgenden Bestimmungsschlüssel für die Gattungen der Sphinctozoa niedergelegt. Das Gerüst dieser Einteilung wurde von SEILACHER übernommen und an den entsprechenden Punkten ergänzt und korrigiert. Neu hinzu gekommen ist die Familie der aporaten Thaumastocoeliidae, die sich aus *Thaumastocoelia* (bisher bei den Porata) und *Enoplocoelia* und *Sollasia* rekrutiert. Die Familien der Cystothalamiidae und Guadalupiidae wurden getrennt beibehalten und von den Aporata zu den Porata gestellt. Den systematischen Konsequenzen der Nachuntersuchung einiger Originale durch OTT 1967 wurde Rechnung getragen, ebenso wurden die WILCKENS'schen Gattungen *Deningeria*, *Seranella* und *Cryptocoeliopsis* im Sinne SEILACHERS zu einer einzigen Gattung zusammengezogen.

Für das in dieser Form niedergelegte System waren maßgebend: Die Schliff-Untersuchung der Neufunde aus der alpinen Trias; die Nachuntersuchung einiger Originale aus den Cassianer und Raibler Schichten zu den Arbeiten von MÜNSTER, LAUBE, WÖHRMANN und HERAK; die Untersuchung der Belege zu RAUFF 1938 (Trias, peruanische Kordillere), VINASSA 1915 (Obertrias von Timor), zum Teil auch WILCKENS (Obertrias von Seran) und SEILACHER (soweit in der Tübinger Sammlung aufbewahrt); desweiteren ein ausführliches Studium der bestehenden Literatur. Von den jurassisch/kretazischen Gattungen konnten *Barroisia* und *Thalamopora* in Schliffen und Peels selbst untersucht werden.

Bei der Untersuchung von *Barroisia* aus dem Neokom von Farringdon hat sich übrigens herausgestellt, daß das pharetronenartige Zwischengewebe zwischen den einzelnen *Barroisia*-Stämmchen gar nicht zu *Barroisia* selbst gehört, sondern von einem anderen Pharetronen stammt, der oft mit *Barroisia* zu innigen Klumpen verwachsen ist. Schon RAUFF (1913, S. 102) hat diese Möglichkeit erwogen, für seine Argumentation hielt er dies jedoch für unwichtig, weil die „spikulverkittende Hüllmasse" in jenem Zwischengewebe und in der *Barroisia*-Wand selbst genau dieselbe sei. Immerhin ist es aber interessant, daß die typische verschlungene Pharetronenfaser, an der sich der Streit um die primäre Hartteilnatur des Sklerosoms so sehr entzündet hatte, bei Sphinctozoen wahrscheinlich gar nicht vorkommt.

### a) Bestimmungsschlüssel für die Gattungen der Sphinctozoa

Ordnung **Sphinctozoa** STEINMANN

(= Thalamida DE LAUBENFELS)

Segmentierte Kalkschwämme aus hohlen oder mit Füllgewebe ausgestatteten Kammern, welche perlschnurförmige und traubige Stämmchen sowie Knollen und flach ausgebreitete Fächer aufbauen. Skelettterhaltung unterschiedlich; Wand strukturlos oder fein lamellär oder auch sphaerolithisch, nur selten sieht

man in dem kalkigen Sklerosom Nadeln eingelagert. Gemeinsames Merkmal ist die Kammerung, die aber kaum immer eine innige natürliche Verwandtschaft ausdrückt. Verbreitung der Gruppe: Karbon bis Oberkreide.

A) Außenwand dicht, mit nur vereinzelten Ostien:

Superfam. **Aporata** SEILACHER 1962

A I. Außenseite körnelig, Kammern catenulat angeordnet, Wand sphaerolithisch, z.T. mit einseitig nach innen entwickelter Prismenschicht und daher zweischichtig erscheinend; kein Füllgewebe:

Fam. **Thaumastocoeliidae** n. fam.

a) cryptosiphonat

1. Segmentdecken mit einigen weiten Scheitelporen, seitliche Ostien erhaben, Kammern tonnenförmig oder trapezförmig nach oben erweitert; Wand zweischichtig, in der Prismenschicht irreguläre Nadeln:

*Thaumastocoelia* STEINMANN 1882

2. Segmentdecken nur mit einer einzigen großen Öffnung, außen körnelig (wegen der deutlich zweischichtigen Wand hier eingereiht, obwohl die sphaerolithische Natur der körneligen Außenschicht nicht erwiesen ist; nur ungenügend in einem einzigen Exemplar bekannt), umwallte Ostien:

*Sollasia* STEINMANN 1882

b) retro- oder ambisiphonat

Kammern flach, äußere Segmentierung undeutlich, sphaerolithische Wand, erhabene Ostien; vereinzelte größere Poren in den Segmentdecken und in der Wand des Zentralrohres:

*Enoplocoelia* STEINMANN 1882

A II. Wand einschichtig, einzelne Ostien oder zerstreut stehende Ostienfelder, Kammern meist catenulat geordnet, Füllgewebe fehlend oder an den Bereich des Zentralrohres und der Ostien gebunden, vielfach Vesiculae:

Fam. **Celyphiidae** DE LAUBENFELS 1955

a) asiphonat

Kammern catenulat, mit außen auf den Ostien aufsitzenden Nebenkammern in alternierender Folge (?), Kammern hohl (ungenügend bekannt, nur ein Anschnitt mit 2½ Segmenten):

*Henricellum* WILCKENS 1937

b) cryptosiphonat

Ostien zu Feldern vereinigt, Kammern durch ebensolche Siebplatten kommunizierend, Segmentböden doppelt, oft reiche vesiculäre Füllung, catenulat:

*Follicatena* n. g.

c) pseudosiphonat

Ostien einzeln, mit scharfem Rand; von den Ostien gehen röhrige Einstülpungen ins Innere, die sich in ein lockeres Netzwerk verlieren. Kammern meist am Boden festgewachsen, selten freie Ketten:

*Celyphia* POMEL 1872

d) prosiphonat

1. Zentralrohr mit einfacher Wand, Ostien einzeln, z.T. geschnäbelt, kein Füllgewebe, aber Vesiculae; catenulat:

*Girtyocoelia* COSSMANN 1909 (pro *Heterocoelia* GIRTY 1908)

2. Zentralrohr vielfach durchbrochen mit reticulärer Umhüllung, auch mehrere zentrale Kanäle vorhanden, Vesiculae, Ostien zu Feldern vereinigt, Kammern dünnwandig; catenulat:

*Vesicocaulis* n. g.

A III. Kammern glomerat angeordnet:

Fam. incerta

Glomerate Stämmchen mit wirtelig stehenden Kammern, die sich polygonal abflachen und auf der Außenseite je ein eingesenktes Ostium zeigen. Innenbau nicht untersucht, keine Diagnose.

*Polyedra* H. & G. TERMIER 1956

B) Außenwand perforat, mit oder ohne zusätzliche Ostien:

Superfam. **Porata** SEILACHER 1962

B I. Kammern ohne Füllskelett und ohne Vesiculae, Skelett aus verzementierten Dreistrahlern:

Fam. **Sphaerocoeliidae** STEINMANN 1882

a) cryptosiphonat

Stämmchen catenulat, Segmente durch 1 größeren Porus verbunden:

*Sphaerocoelia* STEINMANN 1882

b) ambisiphonat

1. catenulate Anordnung, Kammern ringförmig, zum Zentralrohr größere Poren als in der Außenwand:

*Barroisia* STEINMANN 1882

2. glomerate Kammeranordnung, mehrere Kammern in einem Wirtel stehend, zum Zentralrohr mit größeren Fensterchen mündend:

*Thalamopora* RÖMER 1841

B II. Kammern in einer oder zwei Schichten zu flachen Fächern oder Waben geordnet, z. T. Aufwölbung dieser Flächen zu knolligen Stämmchen. In den röhrig verlängerten Kammern quer ausgespannte Vesiculae, kein weiteres Füllskelett. Oberfläche grob perforat, Längswände der Kammern nur zerstreut porat:

Fam. **Guadalupiidae** GITRY 1908

a) Kammern röhrig verlängert, meist in einer Schicht:

*Guadalupia* GIRTY 1908

b) flache Waben aus einer basalen Schicht kleiner Kammern mit einer Deckschicht größerer, mehr kugeliger Kammern:

*Polyphymaspongia* KING 1943

B III. Kammern glomerat, mit oder ohne eingesenktem Zentralrohr, z. T. sehr grobperforat; kein Füllgewebe, nur Vesiculae:

Fam. **Cystothalamiidae** GIRTY 1908

a) Knollen aus unregelmäßigen, grob perforierten Kammern; kein Zentralrohr, Vesiculae vorhanden, in der Wand einige eingebaute Stabnadeln:

*Uvanella* n. g.

b) glomerate Stämmchen aus blasigen Kammern, Zentralrohr durchziehend oder nur eingesenkt Außenwand perforat, Innenwände zerstreut porat, Oberfläche teils mit zusätzlichen Ostien:

*Cystothalamia* GIRTY 1908

B IV. Kammern ohne Füllskelett, aber oft mit Vesiculae, asiphonat oder primär retrosiphonat:

Fam. **Sebargasiidae** STEINMANN 1882

a) asiphonat, durchgehend moniliform

1. baumkuchenförmig, mit Ostien und weiten Scheitelporen:

*Imperatoria* DE GREGORIO 1930

2. perlschnur- oder keulenförmig, mit oder ohne Ostien:

*Colospongia* LAUBE 1865, sensu OTT 1966 (pro *Takreamina* FONTAINE = *Waagenella* DE LAUBENFELS = *Steinmannia* WAAGEN & WENTZEL und pro *Girtycoelia* KING)

b) retrosiphonat, mit Ringkammern um das Zentralrohr:

*Amblysiphonella* STEINMANN 1882 (inkl. *Sebargasia* STEINMANN und *Oligocoelia* VINASSA 1901)

c) retrosiphonat, angeblich wie *Amblysiphonella*, aber Zentralrohr in 4 Kanäle unterteilt (ungenügend bekannt, dem Orig. nach wohl eher zu *Polytholosia*):

*Tetraproctosia* RAUFF 1938

d) retrosiphonat, Kammern glomerat und in einschichtiger Lage um das Zentralrohr angeordnet:

1. Stämmchen rundlich:

*Cystauletes* KING 1943

2. seitlich abgeflacht, mit spaltförmigem Zentralraum:

*Discosiphonella* INAI 1936

B V. Kammern mit tubulärem Füllskelett:

Fam. **Polytholosiidae** SEILACHER 1962

a) asiphonat bis retrosiphonat, Wuchs ketten- bis kegelförmig:

*Polytholosia* RAUFF 1938, sensu SEILACHER 1962

b) asiphonat, fächerförmiger Wuchs, Füllgewebe sehr spärlich:

*Ascosymplegma* RAUFF 1938, sensu SEILACHER 1962

B VI. Kammern mit reticulärem Füllskelett:

Fam. **Verticillitidae** STEINMANN 1882

a) Kammern flach schildförmig, Segmentdecken und Faserwerk zartwandig, mit ausgespartem Zentralrohr, pseudosiphonat ( ?)

1. schlanke Stämmchen

*Preverticillites* PARONA 1933

2. mehr oder weniger halbkugelig, abgeflacht:

*Verticillites* DEFRANCE 1869, sensu STEINMANN 1882

b) Kammern kugelig, Füllskelett in älteren Kammern deutlich verstärkt, Zentralrohr nur gelegentlich vorhanden, ? pseudosiphonat:

*Deningeria* WILCKENS 1937 (inkl. die von demselben Autor 1937 aufgestellten Gattungen *Cryptocoeliopsis* und *Seranella*).

c) Kammern kugelig, Füllgewebe grob reticulär, vom Zentralrohr ausgehend, ambisiphonat (?), (ungenügend bekannt):

*Welteria* VINASSA 1915

d) retrosiphonat mit scheitelständigem Osculum, Kammern kugelig bis tonnenförmig, grob reticulär:

*Dictyocoelia* OTT 1967 (nov. nom. pro *Colospongia* sensu ZITTEL 1878, non LAUBE 1865)

B VII. Kammern mit trabeculärem Füllgewebe:

Fam. **Cryptocoeliidae** STEINMANN 1882

a) Stützpfeiler massig dicht stehend, lamellär gestreift; Kammern schildförmig abgeflacht, in den Kanälen Vesiculae, zusätzliche größere Ostien:

*Cryptocoelia* STEINMANN 1882

b) Stützpfeiler schlank, entfernt stehend; Stämmchen asiphonat oder primär retrosiphonat, keulig bis kugelig:

*Stylothalamia* n. g.

Tabelle 4: Stratigraphische Verbreitung der Sphinctozoen-Gattungen mit Angabe der Artenzahl

| | Karbon | Perm | Trias | Jura | Kreide |
|---|---|---|---|---|---|
| APORATA | | | | | |
| Thaumastocoeliidae: | | | | | |
| *Thaumastocoelia* | | ? | 2 | | |
| *Sollasia* | 1 | ? | | | |
| *Enoplocoelia* | | ? | 1 | | |
| Celyphiidae: | | | | | |
| *Henricellum* | | | 1 | | |
| *Follicatena* | | | 1 | | |
| *Celyphia* | | ? | 1 | | |
| *Girtyocoelia* | 2 | 1 | 1 | | |
| *Vesicocaulis* | | | 2 | | |
| Fam. incerta: | | | | | |
| *Polyedra* | | 1 | | | |

| | Karbon | Perm | Trias | Jura | Kreide |
|---|---|---|---|---|---|
| PORATA | | | | | |
| Sphaerocoeliidae: | | | | | |
| *Sphaerocoelia* | | | | 1 | 2 |
| *Barroisia* | | | | 2 | 7 |
| *Thalamopora* | | | | 3 | 2 |
| Guadalupiidae: | | | | | |
| *Guadalupia* | | 9 | | | |
| *Polyphymaspongia* | | 1 | | | |
| Cystothalamiidae: | | | | | |
| *Cystothalamia* | | 3 | 1 | | |
| *Uvanella* | | | 1 | | |
| Sebargasiidae: | | | | | |
| *Imperatoria* | | 1 | | | |
| *Colospongia* | 2 | 4 | 5 | | |
| *Amblysiphonella* | 4 | 13 | 5 | | |
| *Tetraproctosia* | | | 1 | | |
| *Cystauletes* | 1 | | | | |
| *Discosiphonella* | 1 | | | | |
| Polytholosiidae: | | | | | |
| *Polytholosia* | | | 6 | | |
| *Ascosymplegma* | | | 2 | | |
| Verticillitidae: | | | | | |
| *Verticillites* | | | | | 1 |
| *Preverticillites* | | 1 | | | |
| *Deningeria* | | | 4 | | |
| *Welteria* | | | 1 | | |
| *Dictyocoelia* | | | 1 | | |
| Cryptocoeliidae: | | | | | |
| *Cryptocoelia* | | | 1 | | |
| *Stylothalamia* | | | 1 | | |
| Gesamtzahl der Gattungen | 6 | 9 | 19 | 3 | 4 |
| davon auf die Formation beschränkt | 3 | 5 | 15 | – | 1 |
| Gesamtzahl der Arten | 11 | 34 | 38 | 6 | 12 |

## b) Zur Phylogenie der Sphinctozoen

SEILACHER hat sich nicht weiter auf phylogenetische Erwägungen eingelassen. Die lückenhafte Kenntnis der meisten Arten ist auch nicht gerade ermunternd für derartige Überlegungen. Wenn man aber das vorliegende Material nach Familien-Merkmalen und stratigraphischer Verbreitung ordnet (vgl. Tab. 4 und Abb. 5), so ergeben sich doch einige Zusammenhänge, die man festhalten sollte.

Zunächst ist aus der Tab. 4 rein nach Zahlen festzustellen, daß aus dem Perm und aus der Trias etwa gleich viele Arten bekannt geworden sind. Man muß hierbei allerdings in Rechnung stellen, daß bei der Aufstellung von neuen Arten in manchen Gattungen (z. B. *Guadalupia*, *Amblysiphonella*) recht großzügig allein nach Kammergestalt und Wanddicke verfahren wurde. Ein besseres Bild von der Entwicklung der Sphinctozoa ergibt sich, wenn man nur die Zahlen der Gattungen vergleicht: Die Sphinctozoa beginnen im Oberkarbon mit 6 Gattungen. Im Perm zählen wir 9, davon reichen 3 aus dem Oberkarbon herauf. Ihre Blüte erreichen die Sphinctozoa in der Trias mit 19 Gattungen. Davon sind 15 auf die Trias beschränkt, 3 sind Durchläufer aus dem Oberkarbon. Die Formenfülle in der Trias steht mit der Entstehung der 3 Füllgewebe-Typen in ursächlichem Zusammenhang, denn die Ausbildung von verschiedenen Füllgeweben (reticulär, tubulär, trabeculär) setzt im wesentlichen erst in der Trias ein und sorgt für die Entwicklung neuer Formen, während die konservativen Gattungen aus dem Oberkarbon weiterhin existieren.

Im Karbon sind noch alle Sphinctozoa frei von Füllgeweben, abgesehen natürlich von den universellen Vesiculae, die wir nicht als echtes Füllgewebe betrachten wollen, weil sie Rückzugslamellen und keine Stützstrukturen für das Kanalsystem darstellen. Im Perm ist bisher nur 1 Vertreter mit Füllgewebe bekannt geworden, das reticuläre Genus *Preverticillites*, dessen Nachfahren auch als einzige der füllgewebetragenden Sphinctozoen die Wende Trias/Jura zu überleben scheinen, denn in der Kreide tritt noch eine nahezu gleich gestaltete Form auf (*Verticillites*).

Im Lias oder Dogger wurden noch keine Sphinctozoen gefunden. Das mag auch damit zusammenhängen, daß Riffe aus dieser Zeit kaum bekannt sind. Alle Sphinctozoen wurden bisher aus Riffen oder riffnahen Biotopen geborgen.

Eine isoliert stehende Gruppe bilden die 3 Gattungen aus Malm und Kreide (Sphaerocoeliidae), die keinerlei Füllgewebe und bemerkenswerter Weise auch keine Vesiculae ausbilden, dafür aber durch ein deutliches Nadelskelett gekennzeichnet sind, wie es in dieser Ausprägung bei älteren Sphinctozoen noch nirgends gefunden wurde. Wahrscheinlich stellen die Sphaerocoeliidae eine fremdstämmige Gruppe dar, die vielleicht auf nicht-pharetronide Kalkschwämme zurückgeführt werden muß (? Ordnung Lebetida De Laubenfels). Hierin zeigt sich, daß die gemeinsame Segmentierung innerhalb der Sphinctozoa nicht als Beweis für eine gemeinsame Wurzel dieser Fossilgruppe angesehen werden darf. Interessant ist die Konvergenz in den Wuchstypen, die bei den Sphaerocoeliidae im jüngeren Mesozoikum und bei den Sebargasiidae schon im Oberkarbon jeweils innerhalb der gleichen Familie gegeben ist:

| | Sebargasiidae | Sphaerocoeliidae |
|---|---|---|
| 1. moniliform u. asiphonat | *Colospongia* | *Sphaerocoelia* |
| 2. retrosiphonat mit Ringkammern | *Amblysiphonella* | *Barroisia* |
| 3. retrosiphonat mit glomeraten Kammern | *Discosiphonella*<br>*Cystauletes* | *Thalamopora* |

Bei den Porata können alle Formen mit Füllgewebe auf die Sebargasiidae zurückgeführt werden, wenn man die Voraussetzung macht, daß an einer Kammer die äußere Wand das Primäre darstellt und daß von dort aus das Füllgewebe nach innen zu gewachsen ist. Als äußere Wand gilt hier natürlich auch die Wandung eines primär-retrosiphonaten Zentralrohres vom *Amblysiphonella*-Typ.

Beim tubulären Füllgewebe ist dabei an vereinzelten Poren die Umrandung nach innen ausgezogen worden, an den so entstandenen Röhren setzen dann Abzweigungen und seitliche Wucherungen an. Beim trabeculären Typ wurden entweder die Schnittpunkte der Oberflächen-Maschen säulig ins Innere verlängert (bei *Cryptocoelia*) oder es wurde – wie zunächst beim tubulären Typ – die ganze ringförmige Einfassung einer Pore röhrig verlängert, aber dann nicht als weitlumiger Kanal offen gehalten, sondern zu einem englumigen oder soliden Stützpfeiler verschmälert (bei *Stylothalamia*). Beim reticulären Typ wurde das gesamte Maschen-Netz der Oberfläche nach innen zurückverlagert, allerdings unter vielfachen Durchbrechungen und Auffaserungen. Wenn die reticulären Maschen von Anfang an stark durchbrochen sind, dann ergeben sich Übergänge zum trabeculären Typ von *Cryptocoelia*; eine solche Zwischenstellung scheint den Abbildungen nach der kretazische *Verticillites* einzunehmen (vgl. DOUVILLÉ, Taf. 13, Fig. 2). Nach den bisherigen Funden muß man annehmen, daß der reticuläre Füllgewebe-Typ der ursprünglichste und zugleich langlebigste ist, denn er beginnt im Perm und reicht bis in die Kreide. Von ihrer Entstehung her kann man den trabeculären und den tubulären Typ als Spezialfälle des reticulären betrachten, weil hier kein allseitiges Auswachsen nach innen zu stattfindet, sondern ein selektives an bestimmten Wandbezirken.

An allen drei Füllgewebe-Typen läßt sich diese Deutung der Entstehung durch Beobachtungen erhärten. Bei der tubulären Gattung *Polytholosia* sind die jüngsten, obersten Kammern vielfach noch hohl, es ist also auf jeden Fall vorerst nur die Kammerwand allein da, erst in älteren Segmenten wächst ein Füllgewebe ein. Beim reticulären Typ ist das Füllgewebe in jüngeren Kammern oft nur sehr zart vom Rande her entwickelt (vgl. *Deningeria*, WILCKENS, Taf. 11, Fig. 3). Bei *Cryptocoelia* konnte die Wachstumsschichtung der Pfeiler als parallele Anlagerung zur Außenwand interpretiert werden. – Da das Füllgewebe bei jedem der 3 Typen als wandbürtige Wucherung von einfachen, poraten Gattungen aufgefaßt werden kann, wurden in Abb. 5 bei den entsprechenden Familien der Crytocoeliidae, Verticillitidae und Polytholosiidae Verknüpfungen mit der Stammfamilie der Sebargasiidae durch offene Grenzen angedeutet.

Bei den Aporata sind die Beziehungen untereinander noch ziemlich unklar, vor allem innerhalb der Celyphiidae, einer sehr weitgefaßten Familie, die vorläufig nur durch das Merkmal einer imperforaten und dabei nicht-sphaerolithischen Kammerwand zusammengehalten wird. Ein Füllgewebe kommt auch hier zum Teil vor. Bei *Celyphia* selbst entsteht es nach dem tubulären Modus an den Ostien. Ein trabeculäres oder reticuläres Gewebe nach Art der Porata, also von der Außenwand her entstehend, ist bei den Aporata mit ihren nur sehr entfernt stehenden Porenöffnungen nicht ausgebildet. Dagegen kann ein reticuläres Gewebe vom Zentralrohr her seinen Ausgang nehmen, wenn die Wand dieses Zentralrohres vielfach durchbrochen ist. Bei *Vesicocaulis* ist dieser Fall verwirklicht. – Innerhalb der großzügig umgrenzten Celyphiidae sind 3 gesonderte Abteilungen angedeutet. Zuerst einmal *Celyphia* selber mit den charakteristischen, tubulären Verlängerungen an der Innenseite der Ostien. Zum zweiten die Gruppe um *Girtyocoelia*, die im Oberkarbon mit einfachem Zentralrohr beginnt, und in der Trias neben der konservativen Ausgangsform komplizierter gebaute Typen hervorbringt, die ein reticuläres Gewebe am Zentralrohr entwickeln oder den kloakalen Ausfuhrgang in mehrere Kanäle unterteilen. Als drittes sind die asiphonaten Gattungen *Henricellum* und *Follicatena* zu nennen. Sie nehmen mit ihrem primitiven Bau und dem vergleichsweise jungen Alter eine isolierte Stellung ein und lassen nach unten anschließende Funde erwarten. Überhaupt werden die Celyphiidae bei zunehmenden Funden wohl in mehrere Familien aufgeteilt werden müssen, vielleicht nach den erwähnten 3 Gruppen. Beim gegenwärtigen Stand der Kenntnis scheint dies jedoch etwas verfrüht zu sein.

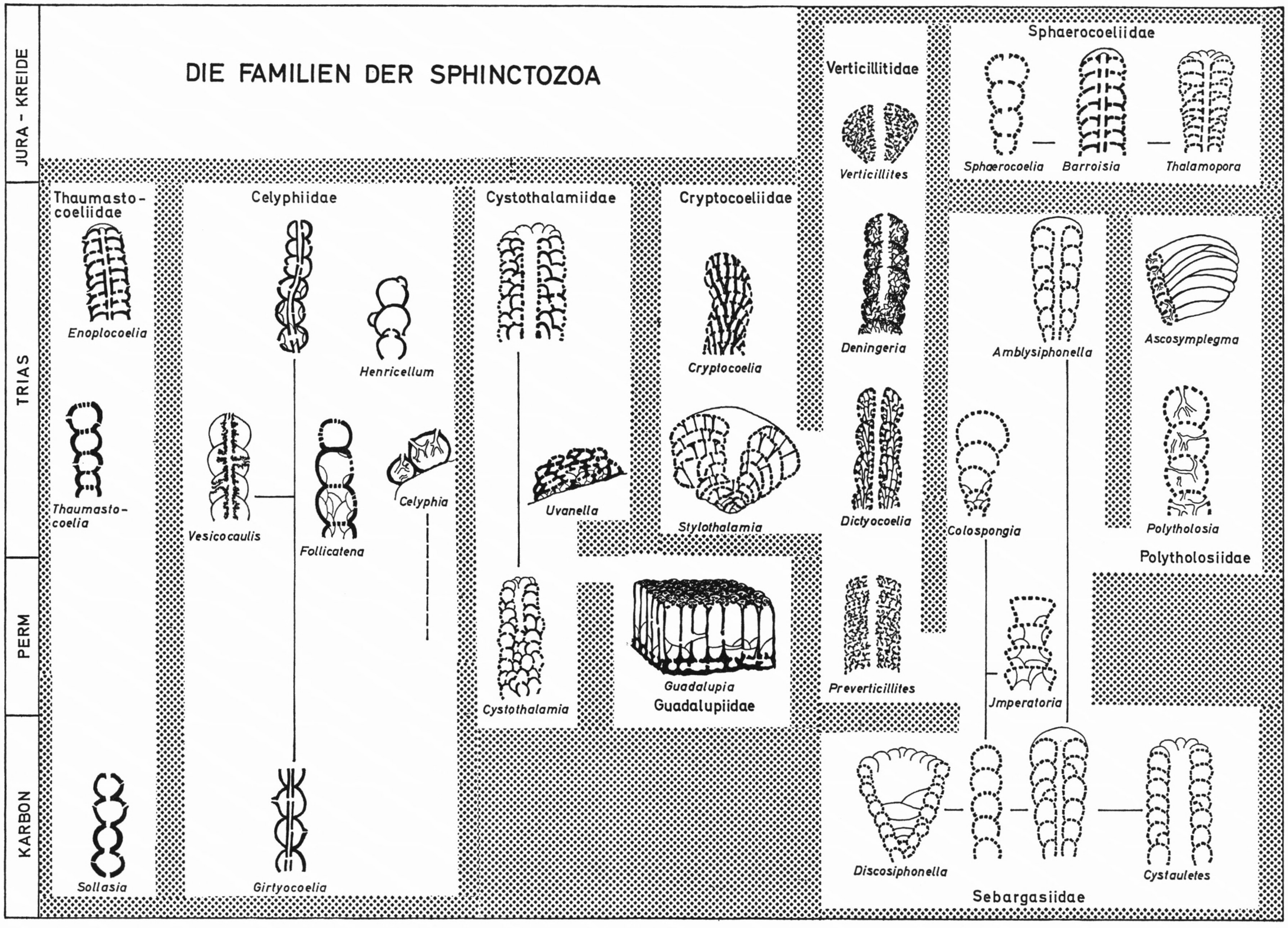



Abb. 5: Einteilung der Sphinctozoen nach Familien und stratigraphischer Reichweite. Offene Stellen im trennenden Raster sollen eine mögliche phylogenetische Verknüpfung von Familien andeuten. Senkrechte Striche bedeuten durchlaufende Gattungen. Schnittbilder schematisch, ohne Maßstab.

Ein Vorgehen wie bei den Porata, wo die Familien nach Art des Füllgewebes ausgegliedert werden, empfiehlt sich hier weniger. Denn dann kämen *Henricellum* und *Girtyocoelia* zusammen in eine Familie (ohne Füllgewebe) und *Vesicocaulis* in eine andere (reticulär), während *Celyphia* (tubulär) auf jeden Fall allein in der ursprünglichen Familie bleiben würde. Da das reticuläre Füllgewebe hier aber vom Zentralrohr ausgeht, wird man ihm nicht die gleiche Bedeutung zumessen können wie bei den Porata, sondern man wird die Formen mit prosiphonatem Zentralrohr (*Girtyocoelia*, *Vesicocaulis*) für untereinander näher verwandt halten als *Girtyocoelia* mit den asiphonaten Gattungen.

Die Errichtung einer eigenen Familie mit dem Typus *Thaumastocoelia* aufgrund der sphaerolithischen Wandstruktur wurde bereits bei der Beschreibung der triadischen Vertreter begründet.

Die Cystothalamiidae und Guadalupiidae nehmen infolge ihrer perforaten Oberfläche und ihrer eher imperforaten Innenwände eine vermittelnde Stellung zwischen Porata und Aporata ein. Über die Anschlußmöglichkeiten zu einer der beiden Großfamilien (Celyphiidae einerseits, Sebargasiidae andererseits) lassen sich noch keine hinreichend begründeten Vermutungen anstellen.

Abschließend kann man sagen, daß die Sphinctozoa im Oberkarbon mit 3 Wurzeln beginnen, an denen man keine näheren Beziehungen zueinander feststellen kann. Im Oberen Jura tritt eine weitere, isoliert stehende Familie hinzu, die Sphaerocoeliidae, die kein Füllgewebe und auch keine Vesiculae ausbilden und in ihren Nadel-Skeletten die Wuchsformen der oberkarbonischen Sebargasiidae kopieren. Die Sphinctozoa sind also als polyphyletische Gruppe anzusehen.

### c) Vergleich der Sphinctozoa mit den Archaeocyatha

Eine Verwandtschaft der STEINMANN'schen Sphinctozoa zu den Archaeocyatha hat schon DOUVILLÉ (1915) angenommen. In der Tat bestehen oft verblüffende Ähnlichkeiten in den Skelett-Strukturen beider Gruppen, zumal es auch bei den Archaeocyatha Formen mit vertikaler Segmentierung geben kann. Als Beispiel aus den einfachen Archaeocyatha ohne besondere Füllgewebe (Septoidea) sei hier nur eine Abbildung bei TAYLOR 1910 erwähnt (*Coscinocyathus equivallum*, Taf. 15, Fig. 85), die ebensogut einen Längsschnitt durch eine *Amblysiphonella* darstellen könnte, wenn nicht auch noch radial gestellte Septen die Ringkammern durchziehen würden. Jedenfalls schließt man aus den gewölbten Segmentdecken, die sich beiderseits des Zentralraumes korrespondierend gegenüberstehen, daß dieses Archaeocyathiden-Skelett genauso rhythmisch gewachsen ist wie eine *Amblysiphonella*.

Die Ähnlichkeit zu den Sphinctozoa ist aber weniger durch solche segmentierten Sonderfälle dokumentiert, als vielmehr durch die inneren Stützgewebe zahlreicher anderer, nichtsegmentierter Archaeocyatha, bei denen die Radialsepten (englisch: parieties) zugunsten eines Füllgewebes zurücktreten oder aufgelöst sind. Bei den Sphinctozoen wie bei den Archaeocyathiden bestand offenbar die Tendenz, zwischen 2 perforierten Wänden Stützstrukturen für ein Durchfluß-System aufzubauen. Diese Aufgabe wurde jeweils auf entsprechende Weise gelöst, und so ist es auch bei den kambrischen Archaeocyathiden schon zur Ausbildung von reticulären, trabeculären und tubulären Füllgeweben gekommen, wie später bei den Sphinctozoen.

Die Archaeocyatha werden von den Forschern, die sich eingehend damit beschäftigt haben (VOLOGDIN und seine Schule in Rußland, OKULITCH in Amerika) nicht als Schwämme betrachtet, sondern als eigenes Phylum abgetrennt. OKULITCH (1955, S. 7) führt zugunsten

dieser Auffassung 5 Punkte an, die allein für Archaeocyatha zutreffen sollen und nicht auch für Schwämme: Solide Trennwände; kloakale Ausfuhrgänge mit eigener, verfestigter Wand; nadelfreie Cortex; nadelfreies Füllskelett; Beschränkung auf kambrische Gesteine, während echte Kalkschwämme erst im Devon auftreten. – Wenn man vom letzten Punkt absieht, dann finden sich die schließlich entscheidenden strukturellen Merkmale alle auch bei den triadischen Sphinctozoen. Solange man aber die Sphinctozoa als Kalkschwämme gelten läßt, bleiben für die Abtrennung der Archaeocyatha als eigenes Phylum keine direkten morphologischen Beweise übrig, sondern nur theoretische Erwägungen, die sich mit der Natur der Weichteile befassen und mit den vermutlichen Larvenstadien, die zur Entstehung der primitivsten Metazoen geführt haben könnten. (Die diesbezüglichen Ansichten werden von D. Hill 1964, S. 247 ff referiert.) Einige russische Bearbeiter umgehen die Schwierigkeit neuerdings damit, daß sie einfach eine neue Archaeocyathiden-Klasse aufstellen, die bis in die Kreide gelebt haben soll und zu der „zahlreiche Gattungen der Sphinctozoa gehören". (Vologdin 1957, S. 45). Diese neue Klasse der Tabuloidea, in der die Tabulae einen wesentlichen Bestandteil des Skelettes ausmachen, wird von Vologdin (S. 39 ff) in einem System aufgestellt, das in eigens zitierter Zusammenarbeit mit bekannten russischen Bearbeitern dieser Gruppe entstand (u. a. mit Miagkova und Shuravleva; letztere wird als eigentliche Urheberin der Zusammenlegung mit den Sphinctozoen genannt). Für die neue Klasse der Tabuloidea stellen die Archaeocyatha selbst bisher nur 2 Gattungen (der oben erwähnte segmentierte *Coscinocyathus* bei Taylor zählt übrigens nicht dazu); welche Sphinctozoen-Gattungen nun aber namentlich dazugehören sollen, wird leider nicht gesagt. Vielleicht ist dabei auch an *Barroisia* gedacht, die ja bereits Douvillé mit den Archaeocyatha in Zusammenhang brachte, oder an eine andere Gattung der Spaerocoeliidae, wenn die neue Klasse schon bis in die Kreide gelebt haben soll. – Gerade bei den Sphaerocoeliiden ist aber die Schwamm-Natur wegen des ausgeprägten Dreistrahler-Skelettes noch nie bezweifelt worden.

Bei einer direkten Ableitung von den Archaeocyathiden kann ohnehin nur ein Teil der Sphinctozoen ins Auge gefaßt werden, nämlich die Porata, denn ein wesentliches gemeinsames Merkmal sind nun einmal die gleichmäßig perforierten Wände in beiden Gruppen. Und nur die Porata bilden auch die wandbürtigen Füllgewebe-Typen aus, die wir bei den Archaeocyatha schon finden. Die Aporata mit ihren dichten Wänden und nur vereinzelten Ostien wird man kaum bei den Archaeocyathiden anschließen wollen.

Die poraten Sphinctozoen lassen sich andererseits auf oberkarbonische Grundformen zurückführen. Und gerade diese einfachen, füllgewebe-freien Sebargasiidae aus dem Oberkarbon zeigen zu den Archaeocyatha weit weniger Beziehungen als die jüngeren Sphinctozoa. Die evolutionierten, füllgewebe-tragenden Archaeocyatha kommen als unmittelbare Vorläufer der vergleichsweise primitiven Sebargasiidae im Oberkarbon nicht in Frage. Die Stammformen der Archaeocyatha jedoch entfernen sich von den Sebargasiidae durch den einheitlichen kelchförmigen Wuchs und vor allem durch die Radialsepten, die vielfach als Hinweis für die Korallen-Nähe der Archaeocyatha gedeutet wurden. Bei den Sebargasiidae ist der archaeocyathiden-ähnliche Wuchs, also der primär retrosiphonate Wuchstyp, aus dem einfachen catenulaten Typ hervorgegangen, wie sich öfters an *Amblysiphonella* beobachten läßt, wo sich ringförmige Kammern über einfachen, asiphonaten Anfangskammern erheben (vgl. Seilacher, Taf. 7, Fig. 2, 3). Bei den Archaeocyathiden ist dieser Kelchwuchs aber primär, es entsteht von Anfang an ein oben offener Kelch, oft sogar vorerst nur dessen Außenwand. Bei einigen Formen bleibt die Innenwand immer embryonal, sie entsteht also nicht syngenetisch mit der Außenwand wie bei den oberkarbonischen, poraten Sphinctozoen.

Obwohl die Archaeocyathiden und die Sphinctozoen in gewissen Gruppen große Ähnlichkeiten zeigen, darf man darin keinen Beweis für eine direkte Verbindung sehen. Man darf nicht vergessen, daß es gerade die jüngeren, spezialisierten Typen auf beiden Seiten sind, die diese Ähnlichkeiten entwickelt haben, während die einfachen Grundformen die unterschiedlichen Baupläne noch unverfälschter erkennen lassen. Dies scheint ein deutlicher Hinweis auf eine bloße konvergente Entwicklung zu sein. –

Abschließend sei noch ein interessanter Fall in der Ausbildung eines trabeculären Füllgewebes erwähnt. TOOMEY & INGELS (1964, Taf. 171, Fig. 1–4) beschreiben aus dem unteren Ordovizium von Oklahoma ein *Calathium* sp., das in seinen Stützelementen eine auffallende Parallel-Entwicklung zu den Pfeilern der triadischen *Stylothalamia dehmi* zeigt. *Calathium* stellt ein doppelwandiges, allseits perforiertes Rohr mit gleichbleibendem Intervallum dar, dessen Wandungen durch „pseudospicular or rhablike structures" abgestützt sind. TOOMEY bezeichnet das Fossil als „quasi-sponge", das möglicherweise mit den Archaeocyatha mehr verwandt ist als mit den anderen Porifera. (Warum *Calathium* nicht gleich zu den Archaeocyatha gestellt wird, wird nicht erläutert. Eine ausführlichere Bearbeitung der Funde aus Oklahoma durch TOOMEY ist angekündigt). Funktionell bestehen in der Organisation von *Calathium* und einer retrosiphonat gebauten *Stylothalamia* sicherlich keine wesentlichen Unterschiede, nur daß *Stylothalamia* zudem noch gekammert ist. Der doppelwandige Bau um ein Zentralrohr ist bei *Calathium* sicher primär, bei *Stylothalamia* dagegen nur eine Abwandlung des asiphonaten Bauplans.

# IV. ÖKOLOGIE

## a) Vorkommen der mitteltriadischen Sphinctozoen

Die Tabelle 5 gibt einen Überblick über die mitteltriadischen Sphinctozoen-Arten und ihre Vorkommen. Die Sedimente, aus denen die Funde stammen, zeigen entweder deutlichen Riff-Charakter (Wettersteinkalk, weißer Triaskalk von Brasov, Cipitkalk-Blöcke als Absturzblöcke der Schlerndolomit-Riffe) oder sie zeigen durch ihre riffähnliche Zusammensetzung der Gesamtfauna einen Ablagerungsraum mit Schelf-Charakter an (Vergesellschaftung von Kalkschwämmen, Korallen, Hydrozoen in den Cassianer und Veszprémer Schichten). In der Tabelle fehlt der Jägerhaus-Kalk von Baden bei Wien, dessen Cassianer

Tab. 5: Verteilung der mitteltriadischen Sphinctozoen in den Lokalitäten der Ostalpen und Karpaten

| | Wettersteinkalk, nordalpine Trias | Raibler Schichten, nordalpine Trias | Cassianer Schichten, Seelandalpe, südalpine Trias | Cipitkalkblöcke u. Schlerndolomit, südalp. Trias | Obere Mergel v. Veszprém, Trias d. Bakony, Ungarn | Weißer Triaskalk v. Brasov, südl. Karpaten, Rumänien |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Amblysiphonella timorica* | ? | | | + | | |
| *Amblysiphonella lörentheyi* | | | | | + | |
| *A. (Oligocoelia) zitteli* | | | | | + | |
| *Celyphia submarginata* | | + | + | | + | |
| *Colospongia catenulata* | + | | | ? | | + |
| *Colospongia dubia* | | | + | | ? | ? |
| *Colospongia semseyi* | | + | | | + | |
| *Cryptocoelia zitteli* | + | | + | | ? | |
| *Cystothalamia bavarica* | + | | | | | |
| *Dictyocoelia manon* | + | | + | + | + | |
| *Enoplocoelia armata* | | | + | | | |
| *Follicatena cautica* | + | | | + | | |
| *Girtyocoelia oenipontana* | + | | | | | |
| *Stylothalamia dehmi* | | + | | | | |
| *Thaumastocoelia bakonica* | | | | | + | |
| *Thaumastocoelia cassiana* | | | + | | | |
| *Uvanella irregularis* | + | + | | | | |
| *Vesicocaulis alpinus* | + | | | | | |
| *Vesicocaulis depressus* | + | | | | | |

Fauna einige Sphinctozoen lieferte, die jedoch infolge schlechter Erhaltung nur eine Bestimmung der Gattungen *Amblysiphonella* und (?) *Colospongia* erlaubten (vgl. OTT 1967, S. 54). Des weiteren kommen im biosparitischen Klobenwand-Kalk (Anis-Ladin) bei Krampen in der Steiermark Kalkschwämme vor (vgl. H. FLÜGEL & PETAK, S. 27), die nach freundlicher Mitteilung von Prof. H. FLÜGEL zu den Gattungen *Colospongia* und *Dictyocoelia* gestellt werden sollen.

### b) Der Lebensraum der Raibler Sphinctozoen

Die Sphinctozoen der Raibler Schichten entstammen den fossilreichen Kalkbänken, die der basalen Schieferton-Folge der Raibler Profile eingelagert sind und die in der älteren Literatur den Namen Cardita-Oolithe führen. Sie sind mit den Sphaerocodien-Bänken identisch. Diese gelb-braun anwitternden Bänke sind unterschiedlich ausgebildet hinsichtlich der Größe und Packungsdichte der Sphaerocodien. Sphinctozoen wurden nur in den „besseren" Lagen gefunden, die sich durch mehr zerstreut eingelagerte, dafür aber sehr große Sphaerocodien-Onkoide (⌀ 10–15 mm) auszeichnen, und durch eine reiche Fossilwelt, die bereits von WÖHRMANN in ihrem makrofaunistischen Anteil beschrieben wurde. Im Schliff bereichert sich dieses Faunenbild durch zahlreiche Foraminiferen (hauptsächlich sessile Sandschaler und Kalkschaler), Ostracoden und anderen Organismen-Schutt. Einen wichtigen Anteil können auch agglutinierte „Wurmbauten" von 1–7 mm Röhrendurchmesser stellen (davon 1 Querschnitt auf Taf. 5, Fig. 1), außerdem durchziehen viele Fraßgänge und Bohrgänge das Sediment. Einen Eindruck dieser Mikrofazies vermittelt das Schliffbild der Tafel 6.

Die Verbindung der Faunen-Elemente zeigt ein warmes Flachwasser an (Korallen, Kalkschwämme). Für sehr geringe Wassertiefe und starke Durchbewegung sprechen zum einen die Algenkalk-Knollen der Sphaerocodien, zum andern die angepaßten Wuchsformen der Korallen (patelloider Wuchs bei *Thamnastraea zitteli*, *Omphalophyllia boletiformis*, *Montlivaultia tirolensis*, alle abgebildet bei WÖHRMANN 1889, Taf. 5) und auch der Kalkschwämme (inkrustierende Sphinctozoen wie *Celyphia submarginata*, *Uvanella irregularis*; knollige Stämmchen bei *Stylothalamia dehmi*; verschachtelte Kammern bei *Colospongia semseyi*).

Die fossilreichen Cardita-Oolithe mit den großen Sphaerocodien sind im Gegensatz zu einem Riff flächig weit verbreitet. Sie entstanden auf ausgedehnten Flachwasser-Plateaus die sich besonders über den Riff-Lagunen-Platten des Wettersteinkalkes im Untergrund entwickelt haben. Nach JERZ (1966, S. 77 und Abb. 31) ist über dem Fazies-Bereich der Partnachschichten eine entsprechende Verarmung der Raibler-Fauna festzustellen. Die Nordgrenze der Sphaerocodien-Verbreitung fällt in auffälliger Weise mit dem Nordsaum der großen Plateau-Stöcke des Wettersteinkalkes zusammen.

### c) Die Riff-Fazies im Wettersteinkalk als Lebensraum der Sphinctozoen

Die Sphinctozoen des Wettersteinkalks sind auf eine großoolith-reiche Fazies beschränkt, die bevorzugt – aber nicht überall – im unteren Wettersteinkalk auftritt. Schon AMPFERER & HAMMER haben in ihrer Beschreibung des südlichen Karwendels 1898 diese Fazies

gesondert behandelt, weil sie in der etwas dunkleren Gesteinsfarbe, im Reichtum an Großoolithen und im Faunenbestand einen deutlichen Unterschied zu den oberen Partien des Wettersteinkalkes erblickten, wo sie bei ausgeprägter Bankung und lichteren Gesteinsfarben ein Verarmen der Fauna auf wenige Turmschnecken-Arten feststellen konnten. Aus diesem Grunde nahmen sie eine Zweiteilung vor in den eigentlichen (oberen) Wettersteinkalk und den unteren „Partnachkalk". Der letztgenannte Name ist jedoch als ungeeignet zu verwerfen, weil er zu Verwechslungen mit den lithologisch ganz andersartigen Kalkbänken innerhalb der Partnachschichten Anlaß gibt. Der Name Partnachkalk sollte auf die pelitischen Beckenkalke des Ladins beschränkt bleiben (die bei Ampferer & Hammer gleichzeitig „Kalke der Partnachschichten" heißen), und nicht auf die großoolith- und faunenreichen Riff-Kalke des unteren Wettersteinkalks angewendet werden. Denn der von Ampferer & Hammer gesondert ausgeschiedene Anteil ist nichts anderes als die Riff-Fazies des Wettersteinkalks, die im Profil nach oben zu von der nachrückenden Lagunen-Fazies abgelöst wird.

Sarnthein hat gerade an der Innsbrucker Nordkette die Mitteltrias in einigen sedimentologischen Feinprofilen aufgenommen und darüber in 3 Mitteilungen berichtet (1965, 1966, 1967). Er nennt diesen unteren Abschnitt hier „Hafelekar-Riffkörper". Die lithologischen Daten des Gesteins und der rasche Fazieswechsel im Kleinen innerhalb dieser 537 m mächtigen Folge sind in seiner ersten Arbeit (S. 134–139) ausführlich dargestellt.

In grundsätzlich gleicher Ausbildung präsentiert sich der Wettersteinkalk auch an den anderen Fundorten von Sphinctozoen im Karwendel, Kaiser, Wendelstein und Hochstaufen (vgl. die in der Einleitung angeführten Fundpunkte). Einen Eindruck der Mikrofazies dieser Ausbildung vermittelt besonders das Schliffbild auf Taf. 8, Fig. 1 aus dem unteren Wettersteinkalk der Grabenkarspitze (nördl. Karwendel), in kleineren Ausschnitten natürlich auch die übrigen Abbildungen der Wettersteinkalk-Sphinctozoen. Die Mikrofazies entspricht dem bei E. Flügel & Flügel-Kahler 1963 als (1) definierten Typ aus dem obertriadischen Riff der Sauwand (Steiermark). Große, autochthone Komponenten mit dazwischen liegendem Feindetritus, also schlechte Sortierung, biogene Anlagerung zu einem Gerüst, Spatitbildung in den Hohlräumen kennzeichnen diese Riffkern-Fazies.

Die Bearbeitung der Fauna und Flora dieser Wettersteinkalk-Riffe steckt noch in den Anfängen. Ich habe in der vorliegenden Arbeit nur die Gruppe der Sphinctozoa als sehr bezeichnendes Faunenelement herausgegriffen, über die übrigen Riffbauer kann ich hier nur allgemein beschreibende Hinweise geben:

Der häufigste Riffbildner ist kein thalamider Kalkschwamm, sondern *Tubiphytes obscurus* (Taf. 8, Fig. 1), nach wie vor ein Problematikum. Die meist lappig verzweigten Äste von 0,5–3 mm ⌀ inkrustieren auf anderen Organismen und Riff-Detritus und spielen eine hervorragende Rolle als Gerüstbildner. Das Fossil fällt schon im Handstück durch seine milchweiße Farbe auf, die unregelmäßigen Flecken und Flämmchen erinnern an die Nubeculinellen im „Treuchtlinger Marmor". Im Schliff zeigt sich ein dichter Filz von fadenförmigen Elementen, der von einem feinlumigen achsialen Kanal durchzogen wird und auch andere unregelmäßige, aber scharf begrenzte Gewebelücken enthält. Je nach Interpretation dieser eingeschlossenen Hohlräume wird der Organismus anders gedeutet. Der Autor Maslov (1956) beschrieb *Tubiphytes obscurus* als fragliche Blaugrüne Algen; unabhängig davon stellte Rigby (1958) dieselben Gebilde aus den permischen Riffkalken Nordamerikas in eine neue Hydrozoenfamilie (als Gattung *Nigriporella*, *Tubiphytes* hat aber in jedem Fall die Priorität), nachdem schon bei Newell u. a. (1953, S. 112, Taf. 17 und 18) das Fossil als „possibly a hydrocoralline" beschrieben und abgebildet worden war. Die Hydrozoen-Deutung hat wenig Anklang gefunden. E. Flügel (1966, S. 56) führt *Tubiphytes* wieder

bei den Mikroproblematika auf, erwägt allerdings eine Zugehörigkeit zu den Rotalgen. – Obwohl erst 1956 beschrieben, wurde *Tubiphytes* inzwischen mehrfach abgebildet (Zitate bei E. FLÜGEL 1966) und an seiner weltweiten Verbreitung im Perm ist nicht mehr zu zweifeln. Im Wettersteinkalk wurde er bisher nicht beachtet, obwohl er das wichtigste Fossil im Riffbereich darstellt; auch aus sonstigen Trias-Gesteinen scheinen keine Funde publiziert zu sein. NEWELL berichtet vom Capitan-Riff, daß *Tubiphytes* für den Riff-Bereich selbst charakteristisch sei. Andere Autoren geben aber auch sein Vorkommen in Fusuliniden-Algen-Kalken an, die nicht unmittelbar einem Riff zugerechnet werden können. Im Wettersteinkalk jedenfalls ist *Tubiphytes obscurus* ein Fazies-Fossil für den Riff- und Vorriff-Bereich, es kommt natürlich als Detritus-Element auch noch in dem vom Riff direkt beeinflußten Achterriff-Bereich vor, zusammen mit *Teutloporella herculea*, nicht aber in der ferneren Lagune zusammen mit *Diplopora annulata*.

Neben dem mehr inkrustierend wachsenden *Tubiphytes obscurus* kommen noch aufrechte, feinästige Stöcke vor, die einen ähnlichen Skelettbau und natürlich auch die milchweiße Mikrit-Farbe aufweisen, und deshalb wohl in die gleiche Verwandtschaft gehören. Ihre Bruchstücke bilden oft einen erheblichen Anteil des Fein-Detritus. Die autochthonen Stöcke findet man seltener; sie können bis zu mannshohen Sträuchern aufwachsen. (*Tubiphytes obscurus* und die übrigen Problematika seiner Verwandtschaft werde ich anhand eines umfangreichen Schliff-Materials an anderer Stelle beschreiben.)

Überhaupt sind feinästige Stöcke aus Einzelteilen von 0,5 bis 3 mm Durchmesser ein verbreitetes und auffälliges Element der Riff-Fauna im Wettersteinkalk. Es sind mindestens 5 verschiedene Typen zu unterscheiden, die wohl Wuchskonvergenzen verschiedenartiger Organismen darstellen:

(1) Verästelte Stöcke aus milchweißem Mikrit, mit spinnwebiger Feinstruktur und engem Lumen. *Tubiphytes*-Verwandte.
(2) Solide Kalzit-Stengel ohne Lumen, 0,5–1 mm im ⌀, bisher keine Innenstruktur nachgewiesen. Nach Dimension und Wuchsform vielleicht umkristallisierte, stengelige Kalkalgen, etwa wie *Cladogirvanella cipitensis* (vgl. OTT 1966 b, S. 163).
(3) Hohle Röhrchen ohne erkennbare Septen oder Böden. In lockerem Verband, nicht in direktem Kontakt wie andere mesozoische Tabulozoen. Ähnliche Stöcke kommen ebenfalls in den Cipitkalk-Blöcken vor. (Vgl. *Syringopora vermicularis*, KLIPSTEIN 1843, S. 288, Taf. 19, Fig. 21 und OTT 1966 b, S. 161, Abb. 2).
(4) Entfernt stehende, 3 mm im ⌀ messende und bis über 10 cm hohe Stengel, scheinbar solid. Im Schliff ist ein Pharetronen-Gewebe erkennbar, z. T. auch ein ausgespartes Zentralrohr. Die Außenwand erscheint jedoch dicht, ohne erkennbare Poren. Vielleicht kleine Formen von *Holocoelia toulai*.
(5) Feinästige Korallen (3 mm ⌀), mit erkennbaren Septen, die sich an der Epithek als Längsleisten abzeichnen. Von LAUBE (1865) als *Calamophyllia cassiana* beschrieben, von VOLZ (1896, S. 34) zur Gattung *Margarosmilia* gerechnet.

In welchem Ausmaß größere Korallen am Aufbau der Wettersteinkalk-Riffe beteiligt sind, läßt sich schwer sagen. Zumindest dürfen nicht einfach alle fingerdicken Stengel als solche angesprochen werden, da an einigen davon ein pharetronenartiges Maschengewebe im Schliff erkennbar ist (Vgl. Taf. 8, Fig. 1). Auch die dickeren Stengel von *Holocoelia toulai* gehören hierher. – Sichere Korallen sind jedoch stellenweise recht häufig. Hier sind die „Lithodendron-Stöcke" der älteren Literatur zu erwähnen, die heute allgemein als Thecosmilien bezeichnet werden, wohl mehr einer allgemeinen Sprachregelung zufolge als aufgrund einer genaueren Bestimmung. Doch kommt die Gattung „*Thecosmilia*" auch in

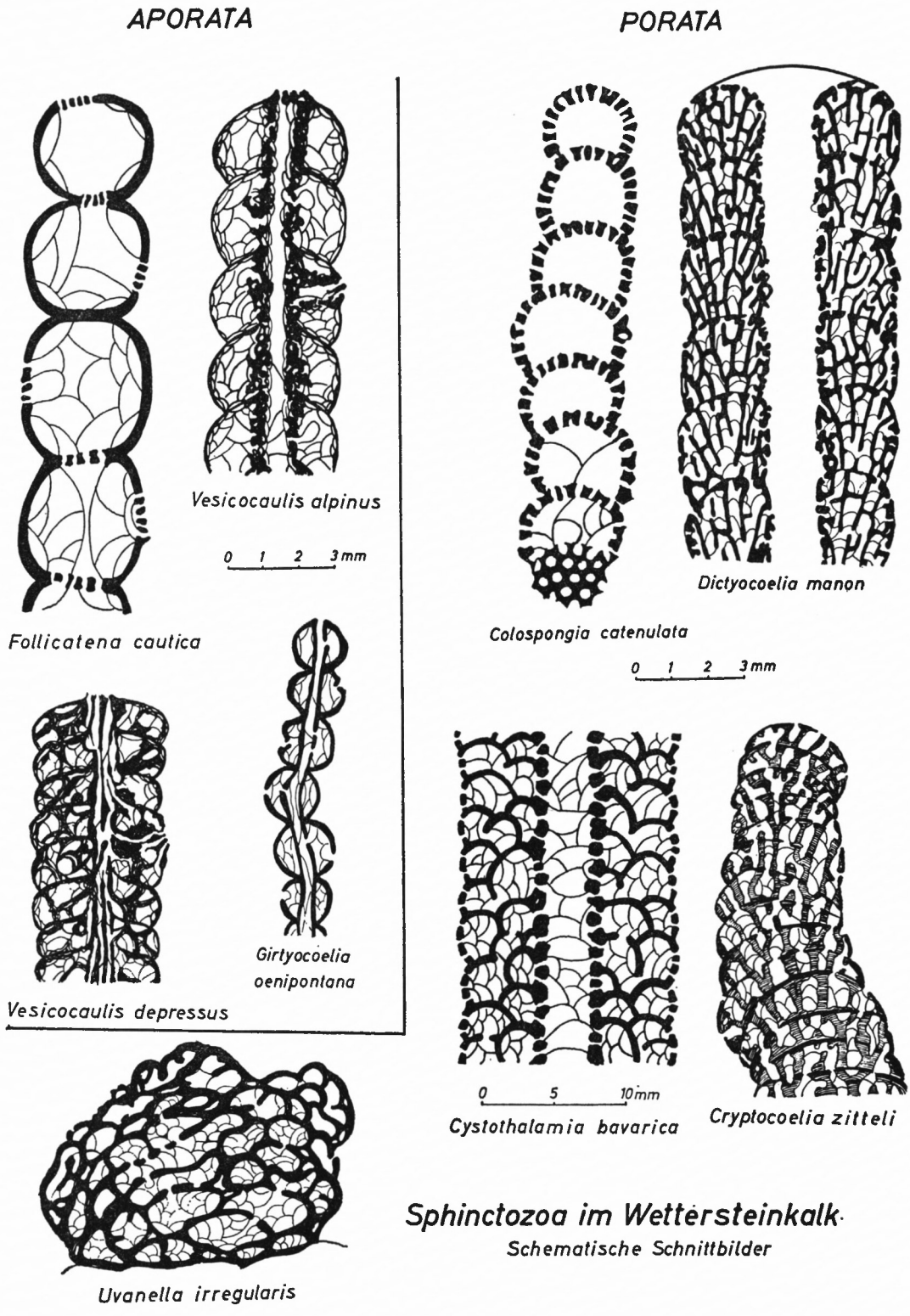



Abb. 6: Schematische Schnittbilder der in den Wettersteinkalk-Riffen vorkommenden Sphinctozoen.

Einzelexemplaren vor, ebenso *Margarosmilia*. Daneben kommen hohle Schläuche mit auffallenden, schrägen, konvexen oder konkaven Querböden vor; Septen sind ganz reduziert. Die Stücke sind nach freundlicher Mitteilung von Dr. H. ZANKL (Berlin), der sich mit entsprechenden Formen aus dem Dachsteinkalk beschäftigt hat, wahrscheinlich in die Gattung *Pinacophyllum* zu stellen. Die Kammerung erinnert oberflächlich an Sphinctozoen, doch fehlen jegliche Poren und auch Einschnürungen auf Höhe der Querböden. Solche Gebilde sind im Schlerndolomit und in den Cipitkalken ebenfalls verbreitet, nach eigenen Beobachtungen z. B. am Gehänge der Mahlknechtschwaige auf der Seiser Alm. – Wahrscheinlich geht schon eine Äußerung von MOJSISOVICS (1879, S. 177) darauf zurück: „Auf dem Wege von der Seisser Alpe über die äußere Schlernabdachung sieht man häufig verzweigte und gekammerte Hohlräume, welche Herr Dr. A. Bittner auf das bestimmteste für Reste von Korallen erklärt." (Die von LEONARDI, 1962, Abb. 32, als fragliche Stromatoporiden abgebildeten Reste aus dem Schlerndolomit sehen zwar durch die Einschnürungen an den Kammern und die nahezu rechtwinklige Verzweigung eher wieder wie Sphinctozoen aus, gehören aber möglicherweise auch hierher).

Korallen und Kalkschwämme scheinen für sich getrennte Nischen im Riffbereich zu bewohnen. Eine Durchdringung der beiden Gruppen im Block- oder Handstückbereich wurde nie festgestellt. Dies trifft auch für obertriadische Riffe zu (FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER, S. 99). Ja selbst die Kalkschwämme untereinander zeigen in ihrem Vorkommen immer das Vorwalten nur einer bestimmten Spezies. Bei zunehmender Kenntnis der Verhältnisse werden sich wahrscheinlich einzelne Biozönosen auch innerhalb des Riff-Bereiches ausscheiden lassen, die nach einer kennzeichnenden Form benannt werden können.

Die vielfältigste Gruppe unter den Riffbildnern stellen die Kalkschwämme. Die ungegliederten Pharetronen (Inozoa) sind zwar im Schliffbild auch in kleineren Resten gut als solche zu erkennen, die Bestimmung der Gattung oder Art ist aber nicht mit Sicherheit durchzuführen, solange nicht die aus den Cassianer Schichten beschriebenen Pharetronen im Schliff nachuntersucht sind. Das Kriterium der alten Autoren war hier meist die Wuchsform. ZIEGLER (1965) hat kürzlich anhand eines Beispieles gezeigt, wie variabel der Wuchs selbst an ein und demselben Pharetronen sein kann; morphologische Merkmale, nach denen man Gattungen (!) zu trennen gewohnt war, treten am gleichen Exemplar auf. – Nach den Anschnitten der Skelett-Muster zu urteilen, kommen in den von mir angefertigten Schliffen des Wettersteinkalks wenigstens 5 verschiedene Inozoen vor. Darunter ist mit Sicherheit die Gattung *Peronidella*, die in obertriadischen Riffen von größter Bedeutung ist.

Zur Kenntnis der merkmalsreicheren Sphinctozoa hoffe ich hierin einen Beitrag geleistet zu haben. Die speziell im Wettersteinkalk gefundenen Arten sind auf Abb. 6 in schematischen Schnittbildern dargestellt. Nach der Häufigkeit sind die Gattungen in folgender Reihe zu ordnen: *Colospongia*, *Dictyocoelia*, *Uvanella*, *Follicatena*, *Vesicocaulis*, *Girtyocoelia*, *Cryptocoelia*, *Cystothalamia*.

Hydrozoen wurden zusammen mit Sphinctozoen nur vereinzelt gefunden (vgl. das inkrustierende Exemplar auf Taf. 3, Fig. 4). Konzentrischschalige Knollen mit betontem Lagenbau und nicht erkennbaren Vertikalelementen, die wohl auf Hydrozoen bezogen werden können (Großoolithe sind hier sicher auszuschließen), können andernorts im Wettersteinkalk in Mengen auftreten (Vorriff-Bereich ?).

An organischen Elementen aus der Riff-Fazies sind weiters zu erwähnen: Daonellen und Schalen anderer Muscheln, Gastropoden-Schalen (auch große Chemnitzien, diese sind aber in der Lagune viel häufiger), Echiniden-Stacheln, Crinoiden-Stielglieder.

In den Schliffen fallen auch immer wieder 2 Organismen auf, die als Epöken auf Schwämmen von Bedeutung sind. Zum einen sind es sessile kalkschalige Foraminiferen (vgl. Taf. 2,

Fig. 6). Dieselben kommen auch in den Cipitkalk-Blöcken vor und in den Cassianer Schichten, wo sie von Ott (1966 b, S. 159, Taf. 13, Fig. 5) als Besiedler auf *Solenopora alcicornis* näher beschrieben wurden. – Das andere sind an Bryozoen erinnernde, halbkugelige Polster oder kurze Stämmchen (Taf. 2, Fig. 1, besonders auch Taf. 3, Fig. 6). Im Querschnitt zeigen sie ein bienenwaben-artiges Schnittbild, im Längsschnitt zur Peripherie hin abbiegende Röhrchen.

Kalkalgen beteiligen sich am Aufbau der Wettersteinkalk-Riffe nicht in dem Ausmaß, wie vielfach angenommen wird. Besonders sei betont, daß die Diploporen (Dasycladaceen) entgegen einer weitverbreiteten Meinung keine Riffbildner sind. Sie fehlen im Riff selbst, dagegen bevölkern sie die Lagune in ungeheuren Massen. Im Riffbereich spielen die wichtigste Rolle niedere Blaugrüne Algen, die als Krustenbildner zur biogenen Anlagerung und Gerüstbildung beitragen (vgl. die Stromatolith-Algenkrusten auf Taf. 9, Fig. 7). Daneben sind verschiedene Codiaceen (darunter *Ortonella*) im Riff selbst von einiger Bedeutung, und besonders auch die zu den Rotalgen zählenden Solenoporaceen (*Solenopora*, *Parachaetetes*). Der autochthone Standort dieser kompakten, flachkrustigen Rotalgen war höchstwahrscheinlich die Riff-Außenkante. Dafür spricht einmal die Wuchsform, zum andern die auffallend hohe Beteiligung solcher Rotalgen-Reste im Schutt des Vorriffbereiches. In einer Probe des untersten Wettersteinkalkes der Schaufelspitze (Bärenlahner-Kar, Karwendel), einem ausgewaschenen Fossilschutt-Gestein mit schlecht sortierten biogenen Komponenten (⌀ 1–25 mm, darunter fingerdicke Crinoiden-Stielglieder und bis 7 cm lange Schalentrümmer) und rein spatitischer Matrix nehmen Solenoporaceen-Thalli 5–18% der Dünnschliff-Flächen ein.

## d) Die Lebensbedingungen in den Wettersteinkalk-Riffen

Nach allem, was man über die ökologischen Ansprüche von Riff-Korallen, Kalkschwämmen und Kalkalgen weiß, muß man für den Bildungsraum der Wettersteinkalk-Riffe ein gut durchlichtetes, nährstoffreiches, warmes und bewegtes Seichtwasser annehmen. Wenn auch die Riffbildner naturgemäß nicht dieselben wie bei rezenten Riffen sind, so verlangt doch die überreiche biogene Karbonatproduktion grundsätzlich ähnliche physikalisch-chemische Voraussetzungen wie bei heutigen tropischen Riffen.

Die Ansprüche rezenter riffbauender Korallen und Kalkschwämme sind bei Flügel & Flügel-Kahler (Tabelle Seite 58) nach Angaben verschiedener Rezent-Ökologen zusammengestellt. Demnach liegt das Optimum an Wassertiefe für Kalkschwämme bei 4–18 m, für Korallen um 20 m. Kalkschwämme vertragen weder stagnierendes noch zu stark bewegtes Wasser. –

Die Mannigfaltigkeit der Riff-Fauna schließt ein extrem halines Wasser im Riff-Bereich selbst aus. Dagegen zeigt die Verarmung der Lebewelt in der Lagune auf nur wenige Dasycladaceen-Arten, verbunden mit Massenvegetation, ein Außenseiter-Milieu an, das nur von Spezialisten bewohnt werden konnte. Die gleichmäßig hohen Wassertemperaturen sind aber durch eben solche Dasycladaceen-Entfaltung aufs neue belegt.

Aufgrund der Wuchsform zahlreicher Riffbildner im Wettersteinkalk kann man annehmen, daß die Wasserbewegung nur mäßig stark war, auf keinen Fall so stark wie im Bildungsraum der Raibler Sphaerocodien-Bänke. Es fehlen im Wettersteinkalk-Riff sowohl die Sphaerocodien-Knollen selbst, als auch patelloide und knollige Wuchsformen bei Korallen. Mit Ausnahme von *Uvanella* wurden auch keine solchen kriechenden Sphinctozoen

wie in den Raiblern gefunden. Dagegen finden wir bis zu mannshohes Strauchwerk aus nur 1 mm dünnen Ästchen, aufrechten Säulenwuchs bei Korallen (5 mm stark und 15 cm hoch bei isolierten *Pinacophyllum* sp.). Auch die gegliederten Sphinctozoen machen durchaus keinen robusten Eindruck; bei 3 mm dicken Perlschnüren von *Colospongia catenulata* konnten bis zu 17 Segmente im Zusammenhang gefunden werden. Auf keinen Fall konnten diese Organismen in der Brandungszone der Riff-Außenkante existieren. (Dort war wohl der bevorzugte Standort der Solenoporaceen.) Es ist mir kein Aufschluß im Wettersteinkalk bekannt, an dem man die Breite des Riff-Saumes bestimmen könnte. Denn diese Fazies ist fast überall nur im unteren Wettersteinkalk zu finden, also von oben her nicht zugänglich. ZANKL gibt für die vergleichbare Zone in den Dachsteinkalk-Riffen 500 bis 1000 m an. Mit solchen Werten muß meines Erachtens auch im Wettersteinkalk mindestens gerechnet werden.

### e) Kurzer Vergleich mit den Riffen aus dem Perm und aus der Obertrias

Aufschlußreich ist ein Faunenvergleich mit dem permischen Capitan-Riff (NEWELL 1953, 1955) und mit den obertriadischen Riffen der Ostalpen (Beispiel Sauwand, FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER).

NEWELL (1955, S. 306) gibt als wichtigste Gerüstbildner in den permischen Riffen 3 Gruppen an: (1) Syconide Kalkschwämme, (2) eine fragliche Hydrozoe, (3) lamelläre Stromatolithalgen-Krusten. Bei den Kalkschwämmen bilden die Sphinctozoen den Hauptanteil. Es werden die Gattungen *Cystothalamia*, *Cystauletes*, *Guadalupia*, *Polyphymaspongia*, *Amblysiphonella*, *Colospongia* (= *Steinmannia*) und *Girtyocoelia* angegeben. Die fragliche Hydrozoe ist nichts anderes als *Tubiphytes obscurus*. Bei den Stromatolith-Algen kommen sowohl flächige, lamelläre Krusten vor (z. B. NEWELL 1955, Taf. 8, auf *Tubiphytes* inkrustierend), als auch säulige und knollige Typen (*Collenella guadalupensis*, 1953, Taf. 20, Fig. 2).

Man sieht, daß die Wettersteinkalk-Riffe in der Zusammensetzung der Gerüstbildner diesen permischen Riffen recht nahestehen. Die gemeinsamen Züge sind: der hohe Anteil an Sphinctozoen mit z. T. gleichen Gattungen; das reichliche Vorkommen von *Tubiphytes* in beiden Gesteinen; die Beteiligung von Stromatolithalgen-Krusten (wobei im Wettersteinkalk nur der flachkrustige Typ vorzukommen scheint).

In den obertriadischen Riffen nehmen zwar auch Kalkschwämme den Hauptanteil ein (vgl. ZAPFE, S. 351; FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER, S. 307; ZANKL, S. 133). Doch herrschen die ungegliederten Inozoa bei weitem vor, vor allem *Peronidella*-Arten. Im Riff der Sauwand wurden überhaupt keine Sphinctozoen gefunden. Das Auftreten von *Tubiphytes* wurde aus den Riffen der Obertrias noch nicht berichtet. Stromatolithalgen kommen in gleicher Weise vor. Die Korallen stellen sicherlich einen größeren Anteil, vor allem in rätischen Riffen. Daneben sind die Riffe der Obertrias noch durch die Beteiligung von spongiomorphen Hydrozoen, agglutinierenden Foraminiferen und anscheinend leitender Mikroproblematika (*Microtubus*) besonders ausgezeichnet.

Aus diesem kurzen Faunenvergleich ergibt sich, daß die Wettersteinkalk-Riffe zu den älteren permischen Riffen noch engere faunistische Beziehungen haben als zu den Riffen der Obertrias.

## f) Die Segmentierung der Sphinctozoen, eine Anpassung an den Riff-Biotop?

Noch ein Wort zur Segmentierung der Sphinctozoen, die verschiedentlich als Anpassung an den Riff-Biotop erklärt wird. SEILACHER (S. 786) schreibt: „Das Rindenskelett zwang zu rhythmischem Wachstum". – ZIEGLER (1964, S. 813) kommt hierin zur gleichen Anschauung, und da er den eigentlichen Zweck eines solchen Rindenskelettes in den erhöhten Stabilitäts-Eigenschaften für das Leben im Riff erblickt, folgert er: „Die Segmentierung der Tiere, welche auf diese Cortikal-Skelette zurückgeht, stellt darum eine Anpassung an das Biotop dar."

Dazu ist zu sagen, daß ein Cortikal-Skelett von der Art der Sphinctozoen für sich allein noch kein gekammertes Wachstum hervorruft, wie aus dem Beispiel vieler Archaeocyatha oder des erwähnten *Calathium* erhellt, die mit ebensolchen Cortikal-Skeletten als doppelwandige (vereinzelt auch einfache) Kelche oder Röhren wachsen, wobei sie immer oben offen sind, ohne Dach, also nicht gekammert. Entscheidend ist, daß das Skelett allseits geschlossen ist, dann ist kein Anwachsen von Wandsubstanz in einer bestimmten Richtung mehr möglich. Die Sphinctozoen mußten einfach deshalb gegliedert wachsen, weil sie ihr Skelett immer wieder oben zumachten, trivial ausgedrückt, weil sie immer „ein Dach über dem Kopf haben wollten".

Was die Anforderungen an die Stabilität betrifft, so waren sie im Wettersteinkalk-Riff nicht so überaus hoch, wenn man das aus den eher fragilen Wuchsformen zahlreicher Mitbewohner schließen darf. Bei den meisten Sphinctozoen werden die Aufgaben der Festigung auch gar nicht von dem Cortikal-Skelett allein getragen, sondern auch noch vom nachträglich eingebauten Füllgewebe oder von später eingezogenen Vesiculae übernommen. Bei den prosiphonaten Formen, besonders instruktiv bei den *Vesicocaulis*-Arten, ist die Außenhaut sogar höchstwahrscheinlich erst nach dem Zentralrohr angelegt worden, zumindest ist sie so dünnwandig, daß sie nicht als wesentliches Stützelement bewertet werden kann.

Die Sphinctozoen waren wegen ihrer ökologischen Ansprüche an einen Riff-Biotop gebunden. Ihr gekammertes Skelett hat sich dabei nicht nachteilig ausgewirkt, man kann es aber nicht als direkte Anpassung an die Umgebung interpretieren.

Dagegen kann man die eingebauten Trennlamellen (Vesiculae) als Anpassungserscheinung deuten. Denn derartige Rückzugs-Böden kommen in irgend einer Form immer wieder bei Riffbildnern vor, und zwar bei verschiedensten Tiergruppen (Korallen, Archaeocyathiden, Rudisten).

Es läßt sich schwer sagen, wodurch bei den Sphinctozoen diese Wachstums-Rhythmik gesteuert wurde. Temperaturschwankungen sind dabei nicht notwendigerweise anzunehmen. Im allgemeinen spielt bei rhythmischen Vorgängen in der Biologie die größte Rolle das Licht. Gerade bei von Plankton lebenden Tieren wie den Schwämmen kann der Mond-Zyklus von entscheidender Bedeutung sein, weil er wiederum die Entlassung von Schwärmern oder Larven zahlreicher anderer Organismen steuert. In Vollmondnächten halten sich die planktonischen Organismen in tieferen Wasserschichten auf als sonst bei Nacht, was wiederum zu rhythmischen Schwankungen im Nahrungsangebot der Konsumenten führt. Selbst bei den scheinbar konstanten jahreszeitlichen Bedingungen tropischer Riffe sind durchaus Zeitgeber für eine Wachstums-Rhythmik vorhanden.

# V. FAZIES-VERTEILUNG IM WETTERSTEINKALK

## a) Einführung

Die bahnbrechenden Untersuchungen von RICHTHOFEN (1860) und MOJSISOVICS (1879) an den Südtiroler Dolomit-Riffen hätten sich eigentlich auch beispielgebend auf die Interpretierung der nordalpinen Triaskomplexe auswirken sollen, sie taten es jedoch fast hundert Jahre lang nicht. Verzahnung von Riff- und Beckenfazies, Absturzblöcke der Riffhalde, Übergußschichtung, das Abstoßen von gebanktem Diploporen-Dolomit an massigem Schlerndolomit, das sind alles Beobachtungen, die in den Südtiroler Dolomiten längst erarbeitet waren, nach denen man aber im nordalpinen Bereich viel zu wenig Ausschau hielt. Zum Teil mag hier eine Überbewertung der aufkommenden Deckenlehre Schuld tragen, denn in den Nordalpen sind Faziesübergänge häufig tektonisch unterdrückt, und da konnte die Deckenlehre das unvermittelte Neben- und Übereinander zweier Fazies mit getrennten Decken-Stockwerken leicht erklären. – Zumindest im Wettersteinkalk hat es aber auch an differenzierteren Beobachtungen innerhalb der gleichen, hier der sogenannten „Riff-Fazies" gefehlt.

Es bedurfte erst wieder eines Anstoßes von außen, um das Augenmerk auf die nordalpinen Riff-Komplexe erneut zu lenken. Überaus befruchtend hat sich dabei die Arbeit von NEWELL und Mitarbeitern (1953) über den permischen Riff-Komplex der Guadalupe Mountains ausgewirkt. Die dort gewonnenen Ergebnisse ließen sich nun schlagartig auch auf die nordalpinen Verhältnisse anwenden. So wurde noch von amerikanischer Seite aus eine Neubearbeitung des obertriadischen Steinplatte-Riffs bei Waidring (Tirol) durchgeführt (OHLEN 1959). Die Riffbildung an der Trias/Jura-Wende in den bayerisch-tiroler Kalkalpen wurde durch FABRICIUS (1960; im Druck erschienen 1966) bearbeitet. Es folgten eingehende Studien an Dachsteinkalk-Riffen, besonders am Riff der Sauwand durch FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER 1963 (wobei die endgültige Beschreibung der Fauna allerdings immer noch aussteht). Eine ausführliche Bearbeitung des obertriadischen Göll-Brett-Riffes durch ZANKL ist im Druck. Das Fazies-Schema des permischen Riff-Komplexes konnte von SCHNEIDER (1964, S. 40) auch auf die ladinischen Riffbildungen übertragen werden, nach lithologischen Gesichtspunkten, ohne Analyse von Fauna und Flora.

Die Abfolge von Beckenfazies, Vorriff-Bereich, Riffkern, Achter-Riff und Lagune ist in den permischen, mitteltriadischen und obertriadischen Riffen überall etwa gleich. Auch in den lithologisch-mikrofaziellen Daten dieser Faziesbereiche (Korngrößenverteilung, Rundungsgrad, Sortierung, Komponenten, Matrix) finden sich bei stratigraphisch ganz verschieden alten Riffen weitgehende Übereinstimmungen (vgl. FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER, S. 108). Was sich dabei aber ändert, ist die Zusammensetzung der Lebewelt in Riff und

Lagune. Deshalb wird die sedimentologische Erforschung dieser organogenen Karbonatgesteine im vermehrten Umfang auch auf paläontologische Methoden zurückgreifen müssen.

Den Wettersteinkalk hat man früher ganz allgemein als „Riffkalk" bezeichnet oder auch als „Diploporen-Riff", weil die Kalkalge *Diplopora annulata* partienweise gesteinsbildend auftritt. Korallen-Funde wurden als zusätzlicher Beweis für den Gesamt-Riffcharakter des Gesteins gewertet. Man hat lange Zeit nur eine vertikale Gliederung des Schichtpaketes im Auge gehabt, die sich aber auch mehr nach gebanktem oder massigem Aussehen richtete als nach Fossilien, und hat zu wenig auf laterale Veränderungen des Fossilbestandes im Streichen geachtet. Nirgends findet sich in der älteren Wettersteinkalk-Literatur der deutliche Hinweis, daß sich Korallen einerseits und Diploporen andererseits in ihren Vorkommen streng ausschließen, stets wird *Diplopora* oder *Gyroporella* in den Faunenlisten in einem Atemzug mit anderen Riffbildnern angeführt. Nur Osswald (1929, S. 17) berichtet von einer Fossilgesellschaft des Wendelstein-Gipfels, wobei er auch Sphinctozoen als bezeichnendes Element erwähnt und vermerkt, daß man „sichere Kalkalgen (*Diplopora*), die anderwärts einen so großen Anteil am Aufbau des Wettersteinkalks haben, recht selten" findet. Im übrigen aber scheint man so ziemlich alle röhrigen Reste oder ringförmigen Fossil-Querschnitte im Millimeter-Bereich, von denen es natürlich auch in der Riff-Fazies etliche gibt, einfach oberflächlich als Diploporen bestimmt zu haben, denn das war nun einmal im Wettersteinkalk das nächstliegende. Aber selbst wenn es sich tatsächlich um echte Diploporen im Wettersteinkalk handelt, liegt nicht immer *Diplopora annulata* vor, wie meistens angegeben wird. Es kann sich dabei auch um *Teutloporella herculea* handeln, im oberen Wettersteinkalk sogar sicher nicht um *Diplopora annulata*, weil diese hier nicht mehr vorkommt, sondern in den meisten Fällen um *Poikiloporella duplicata* (Abb. 9). Wenn also in der älteren Literatur, z. B. bei Rothpletz (1888, S. 420) *Gyroporella annulata* im Karwendelgebirge „fast allerorten" angegeben wird, so ist nicht einmal ganz sicher, daß es sich dabei überhaupt um Diploporen gehandelt hat, desweiteren schon gar nicht, daß es immer die heutige *Diplopora annulata* war.

### b) Die Verteilung von Wirtelalgen und Riffbildnern im Karwendel

Auf die richtige Bestimmung der einzelnen Wirtelalgen-Arten ist größter Wert zu legen, weil sie entweder eine klare Faziesgebundenheit innerhalb der Lagune erkennen lassen oder auch zur vertikalen Grobeinteilung des Wettersteinkalkes herangezogen werden können (vgl. Abb. 9).

*Diplopora annulata* und *Teutloporella herculea* schließen sich in ihren Vorkommen in der Regel gänzlich aus. Schon Pia ist diese Merkwürdigkeit aufgefallen, daß die beiden Algen trotz gleichen Alters nicht gemeinsam im gleichen Handstück gefunden werden, obwohl auch kein wesentlicher fazieller Unterschied in ihren Vorkommen erkennbar sei. Pia nahm an, daß *Teutloporella herculea* einen Streifen am Südrand der Nördlichen Kalkalpen einnehme, während *Diplopora annulata* in den nördlich angrenzenden Gebieten vorherrschend sei (1940, S. 260). Auch in den Westkarpaten bewohnen diese beiden Algen getrennte Areale, was ebenfalls von Pia an gleicher Stelle angeführt wird und neuerdings von Biely & Bystrický (1964) bestätigt wird. Die letztgenannten Autoren sehen darin ebenfalls keine Fazies-Unterschiede im Vorkommen: „Der Umstand, daß beide Arten nicht gemeinsam in einem Handstück (bzw. Dünnschliff) vorkommen, weist bloß auf gut abgegrenzte vonein-

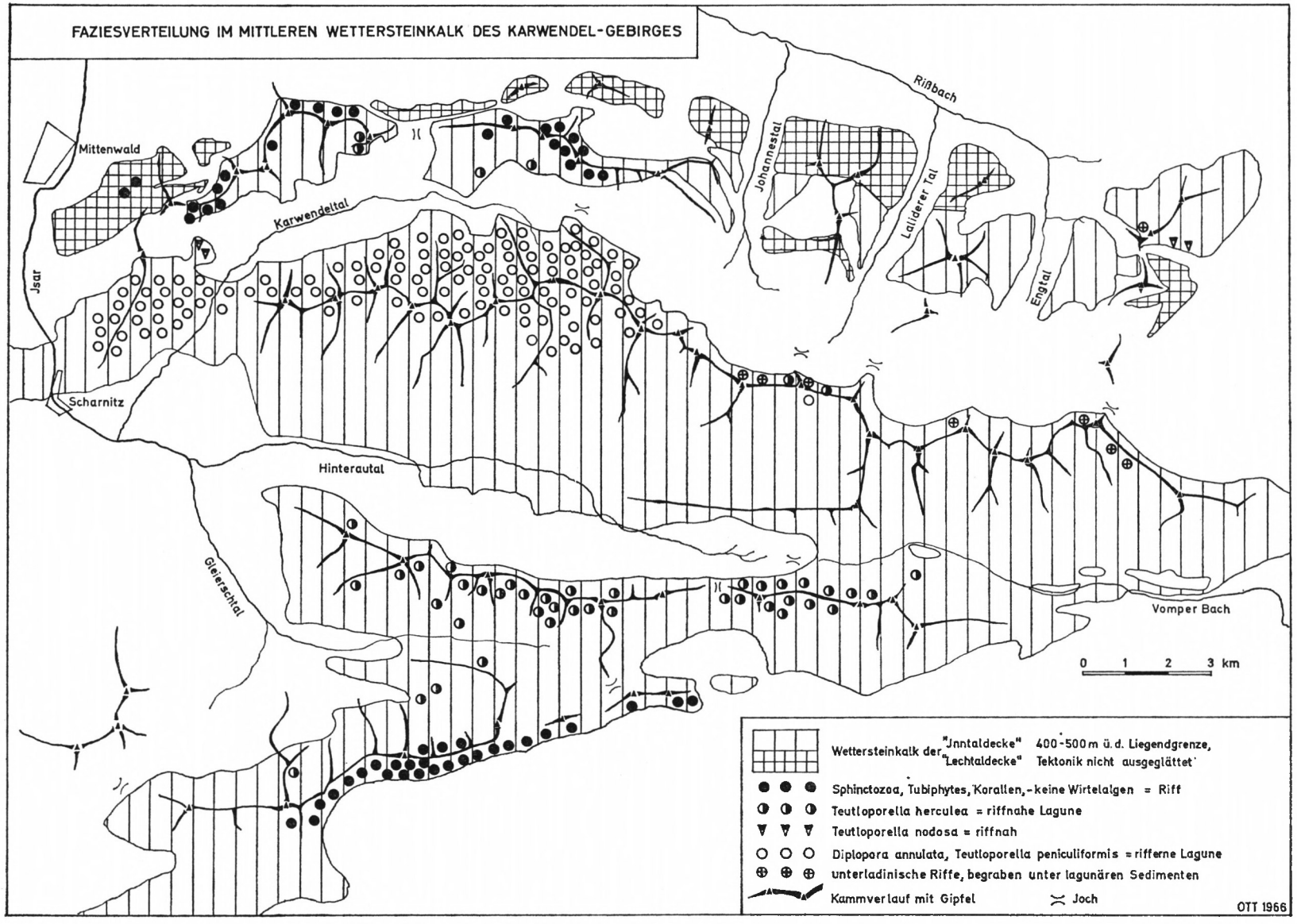



Abb. 7: Faziesverteilung im Wettersteinkalk des Karwendel-Gebirges.

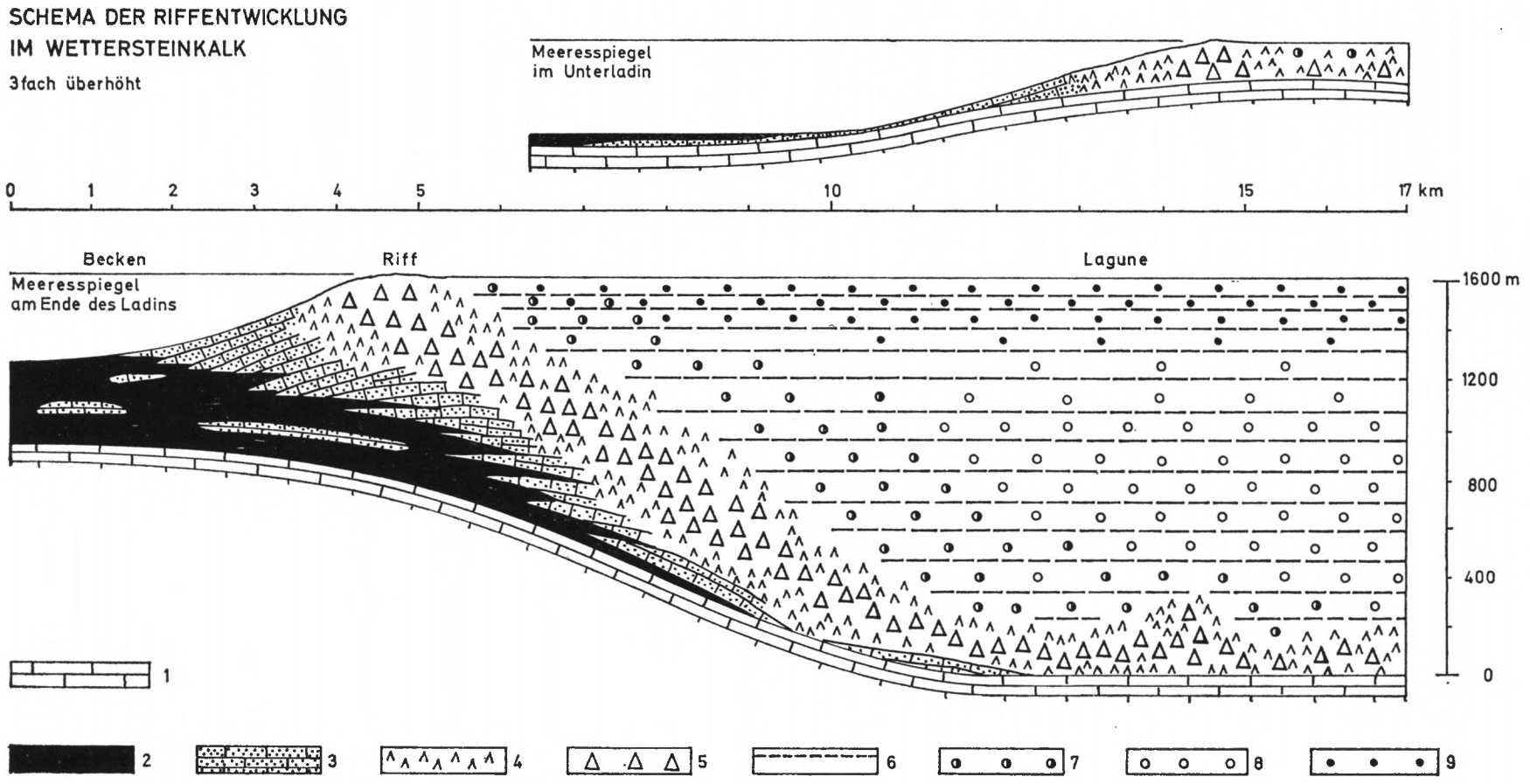



Abb. 8: Legende: 1 = unterlagernder Muschelkalk, hier nicht nach Mikrofazies differenziert ausgeschieden; 2 = Partnachschichten; 3 = Übergangskalk; 4 = Riffschutt, hier auch Vorriff-Brekzie; 5 = Riffkern; 6 = gebankte Lagunensedimente, Wechsel von Kompaktbänken mit Zwischenschichten; 7 = *Teutloporella herculea;* 8 = *Diplopora annulata;* 9 = *Poikiloporella duplicata.*

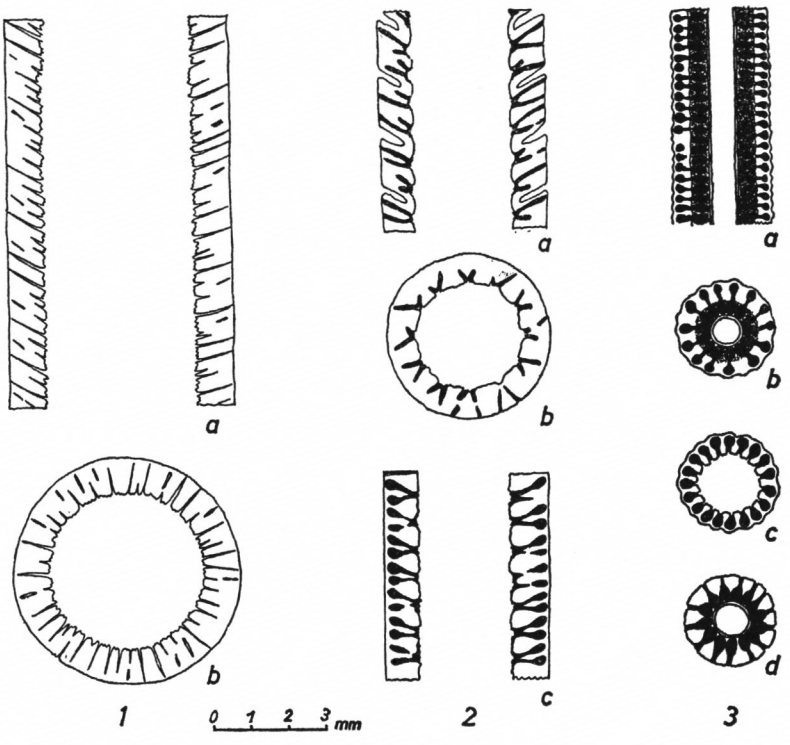



Abb. 9: Die wichtigsten Wirtelalgen im Wettersteinkalk. Schematische Schnittbilder.

1. *Teutloporella herculea* (Stoppani)

Haarförmige, schlanke Äste (Poren), regellos, nicht in Wirteln, a) Längsschnitt, b) Querschnitt.

2. *Diplopora annulata* (Schafhäutl)

Poren entweder schlank und die Kalkschale durchbrechend oder am Ende angeschwollen und blind innerhalb der Schale endigend, dazu alle Übergänge. Skelett in Ringe aufgegliedert oder auch ungegliedert. – Entscheidend ist, daß die Äste innen an einem Punkt entspringen (meist 4 an einem Büschel) und daß diese Astbüschel in Stockwerken (Wirteln) übereinanderstehen. Im Schliffbild sieht man in der Regel nur diejenigen 2 Äste, die in der Schnittebene liegen. Im Querschnitt sind sie unvollständig getroffen, weil sie schräg nach oben stehen.

a) Längsschnitt durch eine trichophore und gegliederte Form

b) Querschnitt zu a.

c) Längsschnitt durch eine vesiculifere (bläschentragende) und ungegliederte Form.

3. *Poikiloporella duplicata* (Pia)

Poren in dicht gedrängten Wirteln, hantelförmig oder spielkegelförmig oder flaschenförmig, je nach Grad der distalen Anschwellung. Oft sind die basalen Astbläschen so stark genähert, daß zwischen ihnen nur wenig Kalk abgesetzt werden kann, daher ungenügende Verkalkung nach innen zu und damit unterschiedliche Erhaltungsweisen.

a) Längsschnitt mit Innenskelett und sehr dicht stehenden Basalabschnitten der Äste.

b) Querschnitt zu a.

c) Querschnitt mit unverkalktem Innenraum, nur aus einem Ring verkalkter Endblasen bestehend; erinnert an *Gyroporella*.

d) Querschnitt mit flaschenförmigen Ästen.

ander abgeteilte „Monokulturen" der erwähnten Arten, nicht aber auf in Längszonen geordnete Bestände hin." (S. 184) Es bleibt nun die Frage, welche Einflüsse denn für diese gute Abgrenzung verantwortlich sind.

Wenn man die Verbreitung von *Diplopora annulata*, *Teutloporella herculea* und Sphinctozoen im Karwendelgebirge betrachtet, und zwar in einem Niveau 400–500 m über der Wettersteinkalk-Basis, dann ergibt sich folgendes Bild (vgl. Karte Abb. 7): Im Norden wie im Süden ziehen sich Riffgürtel hin, die durch Sphinctozoen und die erwähnte Begleit-Fauna gekennzeichnet sind. An das südliche Saumriff schließt sich nach innen zu eine breite Zone mit *Teutloporella herculea* an. Dann folgt ein zentraler Bereich mit *Diplopora annulata*, der ziemlich nahe an das nördliche Saumriff gerückt ist. Ein kleiner Streifen dazwischen ist jedoch wieder mit *Teutloporella herculea* oder mit der gleichfalls riffnahen *Teutloporella nodosa* bestückt. – Die unterschiedliche Verbreitung der beiden wichtigen Arten erklärt sich dadurch einfach so, daß *Teutloporella herculea* näher ans Riff herangeht, also für die riffnahen Lagunenbereiche besser angepaßt ist als *Diplopora annulata*, die die riff-ferne Lagune bevorzugt, die von einer Detritus-Schüttung vom Riff her nicht mehr beeinflußt wird. In den Schliffen mit *Teutloporella herculea* ist der Einfluß des Riffes dagegen durch Schutt-Beimengungen von Riff-Organismen dokumentiert (vgl. Ott 1966 a, S. 158).

Die Fazies-Verteilung im mittleren Wettersteinkalk des Karwendels vermittelt klar das Bild eines langgestreckten Atolls, das im Norden und Süden von Saumriffen flankiert ist, gegen das Partnachbecken zu, und im Innern eine Lagune beherbergt. Der exzentrische Bau, das heißt das nahe an den Nordrand gerückte Zentrum mit ruhigster Lagunensedimentation, kann verschiedene Ursachen haben. Einmal kann an eine vorherrschende Windrichtung aus dem Süden gedacht werden, zum andern aber könnte die Verschmälerung des nördlichen Streifens mit *Teutloporella herculea* tektonisch bedingt sein, denn am Nordfuß der dritten Kette (von Süden gerechnet), also des Karwendel-Hauptkammes, zieht eine auffallende Störungslinie parallel dem Nordrand der Inntal-Deckenstirn entlang, an der im Bereich des Hochalm-Sattels Jungschichten emporgepreßt sind und an der die gewaltigen Überkippungen des Nordrandes abstoßen. – Nach Westen ist dieses Atoll offen. Die *Diplopora annulata*-Fazies setzt sich über Scharnitz und die Arnspitz-Gruppe ins Wettersteingebirge fort. *Diplopora annulata* ist mir bekannt von der Porta Claudia, der Arnspitze, dem Leutascher Platt, der Gehrenspitze, den Dreitor-Spitzen, dem Unteren Schüsselkarturm, den Plattspitzen. Nach einer Fundort-Kartei über Algen und Sphinctozoen, die sich auf eigene Aufsammlungen und Funde kartierender Diplomanden stützt, kann für das gesamte Wettersteinkalk-Areal des Mieminger-Wetterstein-Karwendel-Stockes mit randlichen, beckennahen Riffgürteln und zentralen Lagunenbereichen gerechnet werden (vgl. auch Miller 1962, S. 24 und Taf. 15). Die dortigen Vorkommen, soweit sie auf Fossilbestand geprüft sind, werden zur Zeit von P. Enders (Diplom-Arbeit, Geol. Inst. TH München) unter Einbeziehung der Verhältnisse im Karwendel (Abb. 7 hierin) auf einer Karte zusammengestellt.

### c) Zur Entstehungs-Geschichte eines Wettersteinkalk-Atolls

Ein Schnitt zur Veranschaulichung der atoll-mäßigen Faziesverteilung im Wettersteinkalk wird am günstigsten in einem mittleren bis unteren Niveau des Schichtpaketes geführt, denn der obere Wettersteinkalk liegt fast nirgends mehr als eigentlicher Riffkalk vor, sondern in lagunärer Fazies. Zur Erklärung dieser Tatsache muß die Entstehungs-Geschichte eines solchen großflächigen ladinischen Riff-Komplexes erläutert werden. (Vgl. Abb. 8).

Das untermeerische Relief, das zu Anfang des Ladins die Entwicklung von Riff-Komplexen (Wettersteinkalk) und Becken-Fazies (Partnach-Schichten) einleitete, hat sich schon während der anisischen Zeit langsam herausdifferenziert, denn in der Serie des oberen alpinen Muschelkalks zeichnet sich bereits eine kalkreichere, organismenführende „Schwellen-Fazies" (mit Crinoiden-Rasen, z. T. auch Riff-Organismenschutt) von einer beckenständigen „Hunger-Fazies" ab (vgl. SARNTHEIN 1967, S. 121). Über der ersten entwickelte sich in der Regel gleich der Wettersteinkalk, die zweite geht in die Partnachschichten über. Das Riffwachstum in den Hochgebieten begann an mehreren Riffknospen (patch reefs). Dabei waren die randlichen, zum offenen Meer hin gelegenen Riff-Keimzellen in ihrem Wachstum bevorzugt, die innen gelegenen sind im Laufe des unteren Ladins zum Erliegen gekommen und wurden von Back-reef-Sedimenten und Lagunenbildungen überdeckt. Der untere Wettersteinkalk ist deshalb in seiner Mikrofazies reich differenziert, je nachdem er seine Entstehung solchen Riffknospen und deren Aufarbeitungsprodukten verdankt, oder ob er in Kleinwannen zwischen solchen Riff-Anlagen sedimentiert wurde. Im ersten Falle liegen Biosparite vor mit hohem Anteil an biogenen Komponenten, Vorriff-Brekzien oder Riff-Kern-Fazies, im zweiten Falle liegen Kalkschlick-Bänke vor (Dismikrite) oder Arenite mit Kotpillen und agglutinierten, zum Teil dolomit-umrindeten Klümpchen. Die randlichen Riff-Knospen haben sich im Laufe der weiteren Entwicklung zu Riffgürteln zusammengeschlossen und sind nach außen gegen das Becken vorgewachsen. Dabei wurde innen immer mehr Raum für eine im Riffschatten sich ausdehnende Lagune geschaffen. Dieser Trend hielt bis zum Ende des Ladins an. Das Ergebnis war eine eingesunkene Riff-Schüssel, randvoll mit Lagunensedimenten (Abb. 8). Aus einem Vergleich der Mächtigkeiten von Partnachschichten und Wettersteinkalk und unter Berücksichtigung ihrer Ablagerungs-Bedingungen (Wassertiefe) muß man schließen, daß unter den Wettersteinkalk-Blöcken eine relativ stärkere Absenkung stattgefunden hat. Die Argumentation hierfür wurde bereits von SARNTHEIN (1967, S. 122, Abb. 3) geliefert.

Gerade die ins Becken auskeilenden Ränder dieser Wettersteinkalk-Schüssel sind bei gebirgsbildenden Vorgängen amputiert oder überkippt und unterschoben worden, denn die Grenzen zwischen den starren Riff-Klötzen und den Tonschiefern der Partnachschichten sind naturgemäß vorgezeichnete Schwächezonen. Am Nord- wie am Südrand der ausgedehnten Wettersteinkalk-Platte Mieminger-Wetterstein-Karwendel sind diese äußersten Randbereiche nirgends mehr zugänglich oder überhaupt nicht mehr vorhanden. Deshalb findet man hier den obersten Wettersteinkalk nirgends mehr in Riff-Fazies. Dagegen hat sich am äußersten Westende des langgestreckten Atolls (an der Heiterwand in den östlichen Lechtaler Alpen) dieses Übergreifen und Auskeilen des Wettersteinkalks ins Partnachbecken erhalten. Und dort ist auch der oberste Wettersteinkalk als Riff erhalten! (Die Faziesverhältnisse und Mächtigkeiten der Mitteltrias dieses Gebietes wurden kürzlich durch O. KRAUS & SCHMIDT-THOMÉ beschrieben und profilmäßig dargestellt. Der oberste Wettersteinkalk ist nicht nur durch Großoolithe und Massigkeit, sondern auch durch die Fossilfunde von O. KRAUS – *Uvanella irregularis*, *Tubiphytes obscurus*, *Margarosmilia* sp. – gekennzeichnet).

### d) Die Abfolge der einzelnen Fazies-Bereiche

Bei einem von innen nach außen zum Becken vorstoßenden und dabei zugleich im Sinne der Absenkung schräg nach oben wachsenden Riff-Körper kommt die horizontale Abfolge der einzelnen Fazies-Bereiche auch im Vertikal-Schnitt zum Ausdruck. Vom Liegenden

ins Hangende sind daher an einem Profil die ursprünglich von außen nach innen folgenden Sedimente angeordnet, mit unterschiedlichen Mächtigkeiten der jeweiligen Abschnitte natürlich, je nach Lage des Profils im paläogeographischen Rahmen. Im Zentrum der späteren Lagune wird die basale Riff-Fazies nur sehr geringmächtig ausgeprägt sein oder nur durch Riffschutt angedeutet sein.

In den Bezirken, wo Partnachschichten hangend in den Wettersteinkalk übergehen, kündigt sich oft die Karbonat-Fazies in einem mehr oder weniger mächtigen Schichtpaket von „Übergangskalken" an. Mit diesem Ausdruck wurden die gebankten, dunklen Kalke von O. Kraus & Schmidt-Thomé (1967, Abb. 2) belegt. Sie zeigen Einflüsse sowohl des Bekkens (mikritische Matrix, Kotpillen) als auch der heranwachsenden Riffe (Crinoiden-Häcksel und andere biogene Komponenten). Es handelt sich dabei jedoch nicht um eine Vorriff-Brekzie, die ja ein ausgewaschenes Fossilschutt-Gestein mit überwiegend spatitischer Matrix darstellt; diese Übergangskalke ähneln vielmehr sehr den Schwellen-Kalken des oberen Muschelkalks. Schon Erhardt (1931, S. 14) stellt fest, daß „sich diese Wettersteinkalke von manchen Spielarten des Muschelkalks schwer oder gar nicht unterscheiden lassen." Sie bilden in seinem Kartierungs-Gebiet (Staufen-Gruppe) ein auffallendes, bis 150 m mächtiges Schichtglied, das auf der Karte mit eigener Signatur als „Untere Abteilung des Wettersteinkalks" ausgetragen wurde. Diesen Kalken entsprechen wohl auch die „Partnachkalke" im Sinne von Miller (1963, S. 22, Ovoid-Pelite!), nicht natürlich die erwähnten „Partnach-Kalke" von Ampferer & Hammer. – Erhardt betont auch den allmählichen Übergang in die hangenden „typischen hellen Wettersteinkalke" und erwähnt das stellenweise sehr häufige Vorkommen von Korallen-Stöcken im letzteren. Gerade an der Nord-Flanke des Hochstaufen ist übrigens der Übergang von Partnach-Schichten über Übergangskalke in die Riff-Fazies hervorragend aufgeschlossen und durch eine Riff-Fauna belegt (Steiganlage). Ähnliche Verhältnisse finden sich am Nordrand des Zahmen Kaisers (Joven-Alm auf Partnach-Schichten, Riff-Fauna an der Jovenspitze), allerdings nur mühsam zugänglich.

Die eigentliche Riff-Entwicklung kündigt sich in Riffschutt-Kalken des Vorriff-Bereiches an. Sie sind besonders dort gut ausgebildet, wo der Wettersteinkalk ohne Zwischenschaltung von Partnachschichten direkt dem Muschelkalk auflagert. Die Komponenten sind schlecht sortiert, Organismen-Reste herrschen bei weitem vor, die Matrix ist Spatit. Es wurden besonders Proben von 2 Lokalitäten in zahlreichen Schliffen durchmustert (Südfuß des Östlichen Kirchls, Kirchlkar, und Südfuß der Schaufelspitze, Bährenlahner-Kar, beide im nördlichen Karwendel). Fossil-Inhalt: Crinoiden-Stielglieder (am häufigsten, z. T. fingerdick), Echiniden-Platten und -Stacheln, *Solenopora*-Thalli. Desweiteren Muschelschalen (*Daonella* u. a., Filamente, die auf Anschnitte von Muschelbrut zurückgehen), Brachiopoden (*Rhynchonella*), Gastropoden (darunter 1 *Euomphalus* cf. *böhmi*), Bryozoen, *Tubiphytes obscurus*, 1 Phragmokon eines orthoconen Cephalopoden; an Wirtelalgen *Teutloporella nodosa* und verschiedentlich sogar *Diplopora annulata* (hier zwar nicht typisch, aber für die Datierung wichtig).

Das darauf aufbauende Riff wurde im Zusammenhang mit dem Lebensraum der Sphinctozoen schon ausführlicher besprochen.

Im Achterriff tritt wieder vermehrte Detritusschüttung ein, mit Organismenschutt der Riffbildner, aber besser sortierten Komponenten als im Vorriff-Bereich. Hier tritt die riffnahe *Teutloporella herculea* hinzu und die offenbar seltene *Teutloporella nodosa*.

Die Lagunenfazies ist im Karwendel durch einen Sedimentations-Rhythmus gekennzeichnet, der von Sander (1936) am Speckkar-Lafatscherjoch untersucht wurde. Grob gesagt handelt es sich dabei um einen Wechsel von Kalkbänken im Meterbereich (Kompakt-

bänke) mit blätterteigartigen, dolomitischen „Zwischenschichten". Die vielfach auftretende Kräuselung und Millimeter-Rhythmik innerhalb dieser Zwischenschichten wurde seinerzeit von SANDER noch nicht als Stromatolith-Algenbildung erkannt. Neuerdings hält man diese Zwischenschichten für Inter-Gezeiten-Sedimente, an deren Bildung Stromatolith-Algen-Watten beteiligt waren. Diese moderne Vorstellung wurde von A. G. FISCHER auf die obertriadischen Bank-Rhythmen übertragen (Lofer Cyclothems, 1966), von SARNTHEIN (1966) auf die Messerstichkalk-Rhythmen im Wettersteinkalk des Profils an der Innsbrukker Nordkette.

Die Kompaktbänke stellen den untermeerisch, jedenfalls aber im Seichtwasser entstandenen Teil des Zyklus dar; die Zwischenschichten repräsentieren den Inter-Gezeiten-Anteil; als drittes kann ein vermutlich subaerischer Anteil hinzutreten, der in Form von Rotpelit-Belägen ausgeprägt ist (meist nur in Hohlräumen der darunterliegenden Bänke als geopetale Füllung angedeutet).

Die Kompaktbänke zeigen verschiedene Mikrofazies. SARNTHEIN (1966, S. 52) beschreibt eine Kornaggregat-Klumpen-Fazies, eine Kotpillen-Schlamm-Fazies, eine reine Kalkschlamm-Fazies und eine Biogen-Schlamm-Fazies. Den verbreiteten Kompaktbänken in den 3 erstgenannten Fazies-Varianten verdankt der Wettersteinkalk das Prädikat seiner Eintönigkeit und Fossilarmut. Die Biogen-Schlamm-Fazies beherbergt dagegen als wichtigste Fossilien die Skelettröhren von Wirtelalgen. Stellenweise ist das Gestein ganz aus solchen Röhrchen gebildet, wobei der Schlamm-Anteil zugunsten spatitischer Matrix zurücktritt.

Da die triadischen Kalkalgen in einer gesonderten Arbeit ausführlich behandelt werden sollen, sei hier nur auf die wichtigsten Gesichtspunkte hinsichtlich einer faziellen und vertikalen Gliederung der Lagunensedimente mit Hilfe von Dasycladaceen eingegangen:

Am häufigsten aus dem Wettersteinkalk angegeben wird *Dioplopora annulata*. Aus den schon erwähnten Gründen sind die meisten Literaturangaben bezüglich der Artbestimmung aber nicht verläßlich. Nach meinen eigenen Unterlagen kommt *Diplopora annulata* im Gebiet der Nördlichen Kalkalpen zwischen Lech und Salzach nur in den ausgedehnten Plateau-Stöcken im Mieminger-Wetterstein-Karwendel-Bereich vor und im Ramsaudolomit bzw. kalkigen Einschaltungen darin im Berchtesgadener Bereich. Die *Diplopora annulata*-Fazies ist im Karwendel auf das Zentrum der Lagune beschränkt. In den Gesteinsbänken ist vielfach noch das ursprüngliche, lockere Gefüge von verstürzten Röhrchen erhalten. Das Porenvolumen wird hauptsächlich von faserigem Kalzitzement eingenommen. Die Mikritarmut geht nicht auf Auswaschung zurück. Im Schliff sieht man zum Teil lange gegliederte Röhrchen an nur 2 Berührungspunkten ruhend, nach unten durchhängend. Größere Wasserbewegung hätte derartige Gefügebilder sicher zerstört. Das große Hohlraumvolumen ist primär und deutet auf ruhigste Sedimentation in einem riff-fernen Bereich der Lagune. Begleitalgen sind *Teutloporella peniculiformis* und *T. maxima* (vgl. OTT 1963, 1966a). – *Diplopora annulata* ist auf den unteren und mittleren Wettersteinkalk beschränkt.

*Teutloporella herculea* nimmt – zumeist in Reinkultur – einen riffnahen Bereich der Lagune ein. Die vertikale Reichweite erstreckt sich über den gesamten Wettersteinkalk.

Die häufigste Wirtelalge im oberen Wettersteinkalk ist *Poikiloporella duplicata*. Hinter allen Angaben von *Diplopora* aus dem Hangendbereich ist wohl diese überaus verbreitete Wirtelalge zu suchen. Im Profil der Innsbrucker Nordkette, wo SARNTHEIN eine Gesamtmächtigkeit des Wettersteinkalks von (gemessenen!) 1730m angibt, tritt sie schlagartig 300m unter der Hangendgrenze auf.

Trotz der weiten regionalen Verbreitung, die sich inzwischen herausgestellt hat, ist *Poikiloporella duplicata* lange unentdeckt geblieben. PIA wurde erst kurz vor seinem Tode auf die Bedeutung dieser Alge aufmerksam, er konnte in der Salmgruppe (1943) beobachten, daß die im unteren und mittleren Wettersteinkalk vorherrschende *Diplopora annulata* im oberen Wettersteinkalk von *Poikiloporella* abgelöst wird. Der Name wurde seinerzeit nur als nomen nudum publiziert, da eine Beschreibung einer späteren Arbeit vorbehalten worden war, die PIA jedoch nicht mehr vollenden konnte. Anhand der Original-Schliffe PIAS und eigener Aufsammlungen wurde diese Wirtelalge dann unter Beibehaltung des Namens in ihrem ganzen morphologischen Umfang durch OTT (1963, S. 31–36, Abb. 30–43) beschrieben. Die Hangendgrenze der Verbreitung ist nicht bekannt. Das scheinbare Erlöschen mit dem Wettersteinkalk, wo *Poikiloporella* noch unmittelbar unter den Raiblern massenhaft vorkommt, geht natürlich auf den plötzlichen Umschwung in den Lebensbedingungen zurück. Kürzlich konnte jedoch *Poikiloporella* als Komponente in einem Fossilschutt-Kalk der Raibler Schichten (Kaisergebirge) festgestellt werden. Auch die von KAMPTNER (1948) aus einem Opponitzer Kalk beschriebenen Abdrücke einer Dasycladacee *(Gyroporella verticillata)* erinnern in den Dimensionen und Wirtelabständen sehr an *Poikiloporella*. – Es ist also sehr leicht möglich, daß *Poikiloporella* ins Karn hineinreicht; für den Vorschlag von JACOBSHAGEN (1961), die Grenze Ladin/Karn im alten Sinne über und nicht unter das Cordevol zu legen, wobei diese Grenze dann im Wettersteinkalk irgendwo innerhalb der oberen Partien zu suchen wäre, könnte sich *Poikiloporella duplicata* für die Definition der Liegendgrenze des Karn als günstig erweisen.

In den Bänken mit *Poikiloporella duplicata* zeigt sich eine bemerkenswerte Wiederbelebung der Fauna im Vergleich zu den zwar sehr individuenreichen, aber artenarmen Fossilbeständen der *Diplopora annulata*-Fazies, in denen fast nur noch großwüchsige Gastropoden (Chemnitzien) und einige Foraminiferen vorkommen. Begleiter von *Poikiloporella* sind: *Ortonella* sp. und andere Codiaceen, kleinwüchsige Gastropoden, Ostracoden, diverse Foraminiferen, zahlreiche dünnwandige Schälchen, vereinzelt Megalodonten. An Dasycladaceen kommt vereinzelt *Teutloporella herculea* in kleinwüchsigen Exemplaren hinzu.

### e) Regionaler Anwendungsbereich der Atoll-Vorstellung

Das im Karwendel gefundene Fazies-Schema läßt sich in dieser Form wohl nur auf die im Westen angrenzenden Wettersteinkalk-Plateaustöcke des Mieminger-Wettersteinmassivs übertragen. Nur dort ist auch die zentrale Lagunenfazies mit *Diplopora annulata* ausgebildet.

Atoll-Charakter hat auch das Kaisergebirge. Am Nordrand des Zahmen Kaisers ziehen Partnachschichten unter dem Wettersteinkalk hindurch, am Südrand des Wilden Kaisers fehlen sie, hier entwickelt sich der Wettersteinkalk direkt aus dem Muschelkalk. Im Süden scheint demnach ein beträchtlicher Teil des Atollrandes zu fehlen. (Darauf weist auch die nach Süden vorspringende, angeklebte Scholle Treffauer-Tuxeck hin.) Der liegende Wettersteinkalk ist am Nordrand und Südrand zum Teil prächtig als Riff entwickelt. Die zentrale Lagunenfazies mit *Diplopora annulata* fehlt anscheinend. Bisher wurde nur *Teutloporella herculea* gefunden, bzw. im oberen Wettersteinkalk *Poikiloporella duplicata*. Das Fehlen von *Diplopora annulata* gründet vielleicht darin, daß die Nord-Süd-Erstreckung des Atolls zu gering war, um im Zentrum die ruhigen, vom Riffrand nicht mehr beeinflußten Sedimentationsverhältnisse erlangt zu haben, die für *Diplopora annulata* offensichtlich notwendig waren.

Allgemein gültig ist wohl, daß der Wettersteinkalk als Riff über die Partnachschichten hinauswächst und sich dabei in Übergangskalken und Vorriff-Brekzien ankündigt. Dies ist der Fall am Hochstaufen und im Zahmen Kaiser; ebenso am Wendelstein und in anderen Gebieten am Alpen-Nordrand, mit der Einschränkung, daß man dort keine Riffkeim-

zellen direkt auf Muschelkalk findet, von denen das Riffwachstum seinen Ausgang genommen haben könnte. Interessant ist eine Mitteilung von SCHNEIDER & WALDVOGEL (S. 109) aus den Ammergauer Alpen, wo der obere (!) Wettersteinkalk am Südrand als Korallen-Riffgürtel ausgeprägt ist (reiche Thecosmilien-Funde) und wo seine Vorriff-Sedimente in Form von crinoiden-reichen Mergelkalken stellenweise direkt das Liegende der Raibler Schichten bilden sollen (hier liegen offenbar ähnliche Verhältnisse vor wie am Westrand der Heiterwand). –

In den vergleichsweise sehr geringmächtigen Wettersteinkalk-Vorkommen am Alpen-Nordrand ist es nicht mehr zu dieser ausgeprägten Differenzierung gekommen wie in den mächtigen Wettersteinkalk-Arealen der Kalkhochalpen. Es gilt jedoch auch hier, daß der untere Wettersteinkalk Riffcharakter zeigt und sich zum Teil aus Übergangskalken über den Partnachschichten entwickelt. An Wirtelalgen wurde bisher nur vereinzelt *Teutloporella herculea*, aber oft massenhaft *Poikiloporella duplicata* festgestellt. – Über einen direkten sedimentären Kontakt des nördlichsten Wettersteinkalk-Zuges zu unterlagerndem Muschelkalk konnte ich nichts in Erfahrung bringen. Der Wettersteinkalk scheint hier überall auf Partnachschichten zu „schwimmen". Es könnte sein, daß durch das Einsinken der mächtigen Plateau-Stöcke im Süden im Laufe des Ladins sich im Norden eine dem Generalstreichen parallele Schwelle im Partnachmeer aufgewölbt hat, die erst im späteren Ladin in solche Wassertiefen kam, daß sich eine Riff-Entwicklung darauf entfalten konnte. Das Fehlen der für den unteren und mittleren Wettersteinkalk im Süden charakteristischen *Diplopora annulata* und das alleinige Vorwalten der für den oberen Wettersteinkalk typischen *Poikiloporella duplicata* scheint fürs erste ebenfalls dafür zu sprechen. Doch kann das Fehlen von *Diplopora annulata* auch fazielle Ursachen haben und muß nicht altersmäßig bedingt sein.

## VI. ZUSAMMENFASSUNG

Die bearbeiteten Sphinctozoen stammen aus der alpinen Mitteltrias, und zwar aus den Cassianer Schichten Südtirols, den Raibler Schichten Nordtirols und aus dem nordalpinen Wettersteinkalk. Als systematischer Rahmen dient das von SEILACHER 1962 aufgestellte Ordnungsschema. Die Untersuchung beruht in erster Linie auf Dünnschliffen.

Die Funde und ihre Einordnung:

Aus den Cassianer Schichten werden die Arten *Thaumastocoelia cassiana* STEINMANN und *Enoplocoelia armata* (KLIPSTEIN) an Hand von neuem Material beschrieben und wegen der gemeinsamen, sphaerolithischen Wandstruktur in eine neue Familie Thaumastocoeliidae gestellt. – Eine Nachuntersuchung des Typus-Exemplars von *Colospongia dubia* LAUBE erbrachte eine Klärung der verworrenen Ansichten über die Gattung *Colospongia*. –

Aus den Sphaerocodien-Kalken der Raibler Schichten werden 4 Sphinctozoen bekannt gemacht: *Colospongia semseyi* (VINASSA), *Stylothalamia dehmi* n. g. et n. sp., *Uvanella irregularis* n. g. et n. sp., *Celyphia submarginata* (MÜNSTER). Die bisher ungenügend bekannten Füllstrukturen von *Celyphia submarginata* lassen sich als lockeres tubulär-reticuläres Füllgewebe klassifizieren.

Als ergiebigster Fundort für Sphinctozoen hat sich die Riff-Fazies des Wettersteinkalkes erwiesen. Unter den Aporata ist die Familie der Celyphiidae mit 4 kettenförmigen Arten vertreten: *Follicatena cautica* n. g. et n. sp. (cryptosiphonat) und *Vesicocaulis alpinus* n.g. et n. sp., *Vesicocaulis depressus* n. g. et n. sp., *Girtyocoelia oenipontana* n. sp. (alle prosiphonat). Die *Vesicocaulis*-Arten haben einen bei aporaten Gattungen bisher nicht bekannten, reticulär umhüllten Zentralrohrapparat. – Die Porata stellen in *Colospongia catenulata* n. sp. den häufigsten thalamiden Kalkschwamm im Wettersteinkalk, gefolgt von der früher fälschlich als *Colospongia* bezeichneten *Dictyocoelia manon* (MÜNSTER). Zwei glomerat wachsende Sphinctozoen, *Cystothalamia bavarica* n. sp. und *Uvanella irregularis* n. g. et n. sp. gehören in die Familie der Cystothalamiidae. Die bisher nur in einem und überdies verschollenen Exemplar bekannte *Cryptocoelia zitteli* STEINMANN konnte im Wettersteinkalk wiedergefunden werden. Der trabeculäre Füllgewebe-Typ bei Sphinctozoen und die darauf begründete Familie der Cryptocoeliidae ist damit sichergestellt. In diese Familie gehört auch *Stylothalamia dehmi* n. g. et n. sp. aus den Raibler Schichten.

Eine Neufassung des Systems der Sphinctozoa wird in einem Bestimmungsschlüssel für die Gattungen und in einem Familien-Stammbaum niedergelegt.

Die Hauptentfaltung der Sphinctozoa in der Trias steht mit der Anlage von Füllgeweben im Zusammenhang. Die Typen des reticulären, tubulären und trabeculären Füllgewebes bei den poraten Spinctozoen werden als verschiedenartige Wucherungen der Primärwand nach innen zu aufgefaßt. Somit lassen sich die Füllgewebe tragenden Familien der Porata

alle auf die einfach gebauten Sebargasiidae aus dem Oberkarbon zurückführen. – Auch bei den Aporata kam es in der Trias zur Ausbildung von Füllgeweben. Sie entstehen hier vom Zentralrohr aus *(Vesicocaulis)* oder an den Ostien der im übrigen imperforaten Wand *(Celyphia)*.

Die Sphinctozoen beginnen im Oberkarbon mit 3 Wurzeln, die bisher nicht näher in Zusammenhang gebracht werden können. Mit dem Ende der Trias scheinen alle Porata mit Füllgewebe, mit Ausnahme des etwas problematischen *Verticillites* in der Kreide, sowie alle Aporata auszusterben. Im Oberjura erscheint dann mit den Sphaerocoeliidae eine Familie, die in ihren Wuchsformen die Sebargasiidae aus dem Oberkarbon kopiert, sich aber von diesen durch ein charakteristisches Nadelskelett auszeichnet und daher nicht von ihnen abgeleitet werden kann. Die Sphinctozoen sind phylogenetisch keine einheitliche Gruppe. Sie können auch nicht an die kambrischen Archaeocyatha angeschlossen werden, mit denen zwar oft verblüffende Gemeinsamkeiten im Füllgewebe bestehen, doch zeigen gerade die jüngeren, spezialisierten Vertreter beider Gruppen solche Konvergenzen, während die einfachen Grundformen der Sphinctozoa und Archaeocyatha viel weiter voneinander entfernt sind.

Ökologie: Der Standort der Sphinctozoen im Wettersteinkalk war ein Riff-Biotop. Mikrofazies und Begleitfauna bestätigen den Befund. Im Faunenbestand erwiesen sich die Wettersteinkalk-Riffe den permischen Riffen aus Nordamerika näherstehend als den obertriadischen Dachsteinkalk-Riffen der Alpen. – Die Segmentierung allein kann nicht ohne weiteres als Anpassung der Sphinctozoen an den Riff-Biotop gedeutet werden. Dagegen sind die Vesiculae dahingehend zu interpretieren, die sich sowohl bei den Aporata als bei den Porata als wichtiges Bauelement erwiesen haben. Diese epithelialen Kalkabscheidungen in Form von blasig gewölbten Diaphragmen wurden in die älteren, unteren Kammern eingezogen, wenn sich der Schwammkörper in höher oben angebaute Kammern zurückzog. Bei vielen Sphinctozoen diente allein diese nadelfreie Kalkabscheidung zur Bildung der Skelette, so daß hier das gewohnte Nadelskelett der Schwämme fehlt. Die Schwamm-Natur erhellt gleichwohl aus der Organisation (Poren, Ostien, Kanalsystem).

Die Sphinctozoen der Raibler Schichten lebten unter extremeren Bedingungen (stärkere Durchbewegung) als die im Wettersteinkalk, was in ihrer abweichenden Wuchsform, sowie im Wuchs der begleitenden Korallen und in den Sphaerocodien-Knollen zum Ausdruck kommt.

Faziesverteilung im Wettersteinkalk: Die regionale Verteilung der riffbewohnenden Sphinctozoen einerseits und der lagunenbewohnenden Wirtelalgen andererseits im Wettersteinkalk des Karwendelgebirges zeigt deutlich, daß der Entstehungsraum während der ladinischen Triasstufe Atoll-artige Struktur hatte. Im Norden und Süden zogen sich Saumriffe hin, die im Zentrum eine Lagune umschlossen. Die Lagunensedimente lassen sich mit Hilfe verschiedener Wirtelalgen in riffnahe und riff-ferne, zugleich auch in ältere und jüngere Ablagerungen gliedern. Für die riff-nahen Bereiche ist *Teutloporella herculea* (Stoppani) kennzeichnend. In der riff-fernen Lagune ist *Diplopora annulata* (Schafhäutl) beheimatet. Im Hangendbereich des Wettersteinkalks kommt *Diplopora annulata* nicht mehr vor, dafür tritt oft massenhaft *Poikiloporella duplicata* (Pia) auf. Keine der Wirtelalgen geht im Wettersteinkalk ins Riff selbst hinein. – Die Sphinctozoen und Wirtelalgen erlauben demnach eine fazielle Gliederung des Wettersteinkalks. Aus der Verlagerung der einzelnen Faziesbereiche vom unteren zum obersten Wettersteinkalk erschließt sich die Entstehungsgeschichte eines solchen Wettersteinkalk-Atolls. Das Riff-Wachstum hat im Unterladin an einigen Riffknospen seinen Ausgang genommen; im Laufe des Ladins sind die randständigen Riffe in Form geschlossener Gürtel gegen das tiefere Becken zu vorgewachsen – (in

dem zur gleichen Zeit die Partnachschichten sedimentiert wurden) – und haben hinter sich immer mehr Raum für lagunäre Bedingungen geschaffen.

Die Abfolge der einzelnen Faziesbereiche und die Entstehung eines Wettersteinkalk-Atolls werden erörtert und in einer Schema-Zeichnung dargestellt. Der regionale Anwendungsbereich der Atoll-Vorstellung wird diskutiert.

# ABSTRACT

Thalamid calcareous sponges (Spinctozoa) have proved to play an important part as frame-builders in the reefs of the so-called Wetterstein-Limestone (Alpine Triassic, Ladinian; Northern Alps). They are studied herein for the first time, together with new findings from the Raibler beds (Carnian, Northern Alps). Some long-known forms from the St. Cassian beds (Uppermost Ladinian-Carnian; Southern Alps) are included to clear the nomenclature. The investigations are based on slides.

We followed the new classification of the Sphinctozoa established by SEILACHER in 1962. – 4 genera and 8 species are recognized as new. In the superfamily Aporata a new family Thaumastocoeliidae is founded on forms with sphaerolitic wall-structure. – In the superfamily Porata the family Cryptocoeliidae is ascertained by the re-discovery of *Cryptocoelia zitteli* STEINMANN and another genus with trabecular filling structures, *Stylothalamia* n. g.

Both in Aporata as in Porata the so-called vesiculae are a very important building material. These evenly vaulted thin and imperforate diaphragms were secreted within the earlier segments which did no more feed when the organism retired in new chambers added on the top; in this way the lower parts were gradually provided with supports. – In many Sphinctozoa such epithelially secreted lime is responsible for the whole skeleton and no spicules can be detected.

While the vesiculae were built into chambers destined for evacuation, three other types of reticular, tubular, and trabecular filling tissues had to support the channel system. The main expansion of Sphinctozoa in the Triassic is caused by the development of these filling structures. In the Porata all types of filling tissues can readily be interpreted as ingrowths of the perforate walls. Therefore the families Cryptocoeliidae (trabecular), Polytholosiidae (tubular), and Verticillitidae (reticular) can be derived from the ancient Sebargasiidae (see textfig. 5). Also in the Aporata filling structures occur during the Triassic; they arise as reticular mesh work at the perforate walls of the central channel (in *Vesicocaulis* n. g.) or as tubes turned inward from the ostia (in *Celyphia*).

Sphinctozoa with filling tissues (except the problematical *Verticillites*) disappear at the end of the Triassic, just as all the Aporata. The Jurassic-Cretaceous Sphaerocoeliidae are imitating with their growth-forms the ancient Sebargasiidae. On the other hand they have a distinct spicular skeleton and can hardly be derived from any earlier family within the Sphinctozoa. The group of Sphinctozoa is not homogeneous from the phylogentic point of view.

A striking resemblance to some Archaeocyatha is given in the parallel development of filling tissues. But in both groups only the younger and specialized forms show these convergences, whereas the ancient forms of Archaeocyatha and Sphinctozoa stand far apart from another.

The systematic results and corrections to the system of SEILACHER are put down in a key to the genera and in a family tree in textfigure 5.

The environmental conditions of the Sphinctozoa in the Wetterstein-Limestone were that of a reef-core. The faunal composition in the Ladinian reefs shows closer relation to the Permian reefs of Texas than to the Upper Triassic reefs in the Northern Alps. This is especially documented by the abundant appearance of *Tubiphytes obscurus* MASLOV (unrecorded from Norian-Rhaetian reefs) and, partly, of the same genera of Sphinctozoa.

The Sphinctozoa in the Raibler beds have nodular and incrusting growth-forms. Together with algal nodules (*Sphaerocodium*) they indicate a stronger wave action.

The regional distribution of Sphinctozoa (reef-core) and dasycladacean Algae (lagoon) in the Wetterstein-Limestone of the Karwendel Mountains indicates an atoll-like reef-complex for Ladinian times. (Textfig. 7, 8). Margin reefs, growing toward the Partnach-Basin, were surrounding an extending lagoon. The lagoonal deposits show separate zones with dasycladacean Algae (see textfig. 9). Near the reefs is a zone occupied by *Teutloporella herculea*; *Diplopora annulata* occurs in the central lagoon; *Poikiloporella duplicata* is abundant in the uppermost banks of the Wetterstein-Limestone.

## ANGEFÜHRTE SCHRIFTEN


AMPFERER, O. (1933): Geologischer Führer für das Kaisergebirge. 131 S., 48 Abb., mit Karte. Geolog. Bundesanst. Wien.

AMPFERER, O. & W. HAMMER (1898): Geologische Beschreibung des südlichen Teiles des Karwendelgebirges. – Jb. Geol. B.-A. Wien, **48**, 289–374.

AMPFERER, O. & TH. OHNESORGE (1924): Erläuterungen zur Geologischen Spezialkarte der Republik Österreich, Blatt Innsbruck-Achensee. 108 S., Wien.

BIELY, A. & J. BYSTRICKÝ (1964): Die Dasycladaceen in der Trias der Westkarpaten. – Geol. Sbornik, **15**, 173–188, Bratislava.

BURTON, M. (1963): A Revision of the Classification of the Calcareous Sponges. – 693 S., 373 Abb., British Mus. (Nat. Hist.), London.

COSSMANN, M. (1909): Rectifications de nomenclature. – Rev. crit. Paleozool., **13**, 67–68, Paris.

DENDY, A. & R. W. H. ROW (1913): The Classification and Phylogeny of the Calcareous Sponges, with a Reference List of all the described Species, systematically arranged. – Proc. Zool. Soc. London, Jg. 1913, (3), 704–813, London.

DÖDERLEIN, L. (1897): Ueber die Lithonina, eine neue Gruppe von Kalkschwämmen. – Zool. Jb., Abt. Syst., **10**, 15–32, Taf. 2–6, Jena.

DOUVILLÉ, H. (1915): Les Spongiaires primitifs. – Bull. Soc. géol. France, **14**, 397–406, Taf. 12–13, Paris.

DUNIKOWSKI, E. v. (1883): Die Pharetronen aus dem Cenoman von Essen. – Palaeontographica, **29**, 283–324, Taf. 37–40, Stuttgart.

ERHARDT, W. (1931): Der Staufen. Geologische Aufnahme der Berge zwischen Reichenhall und Innzell. – Wiss. Veröff. Dtsch. Oest. Alpenver., **11**, 52 S. mit Karte, Innsbruck.

FABRICIUS, F. H. (1960): Sedimentation und Fazies des Rät und der Lias-Überdeckung in den Bayerisch-Tirolischen Kalkalpen. – Unveröff. Diss. TH München, 157 S., 99 Abb. u. 23 Prof. auf 66 Taf., 5 Karten.

– (1966): Beckensedimentation und Riffbildung an der Wende Trias/Jura in den Bayerisch-Tiroler Kalkalpen. – 143 S., 27 Taf., 7 Tab., 14 Abb., Leiden (Brill).

FISCHER, A. G. (1962): Fossilien aus Riffkomplexen der alpinen Trias: *Cheilosporites* WÄHNER, eine Foraminifere ? – Paläont. Z., **36**, 118–124, Taf. 13–14, Stuttgart.

– (1966): The Lofer Cyclothems of the Alpine Triassic. – Kansas Geol. Surv. Bull., **169** (1964), 107–149, 38 Abb., Kansas.

FLÜGEL, E. (1960): Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). II. Untersuchungen über die Fauna und Flora des Dachsteinriffkalkes der Donnerkogelgruppe. – Verh. Geol. B.-A., Jg. 1960, 241–252, Wien.

– (1966): Algen aus dem Perm der Karnischen Alpen. – Carinthia II, Sonderheft 25, 76 S., 11 Taf., Klagenfurt.

FLÜGEL, E. & E. FLÜGEL-KAHLER (1963): Mikrofazielle und geochemische Gliederung eines obertriadischen Riffes der nördlichen Kalkalpen (Sauwand bei Gußwerk, Steiermark, Österreich). – Mitt. Mus. Bergb. Techn., **24**, Jg. 1962, 129 S., 10 Taf., Graz.

FLÜGEL, H. & H. PETAK (1964): Zur Kenntnis der „Pseudo-Hallstätter Kalke" der alpinen Trias. – Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark, **94**, 19–30, Graz.

FONTAINE, H. (1962)- Nouveau nom pour le genre *Steinmannia* WAAGEN et WENTZEL. – C. R. S. Soc. géol. France, 1962, (7), 205, Paris.

GIRTY, G. H. (1908a): The Guadalupian Fauna. – U. S. geol. Surv., Prof. Pap., **58**, 651 S., 31 Taf., Washington.

GIRTY, G. H. (1908b): On some new and old Species of Carboniferous Fossils. – Proc. U. S. Nat. Mus., **34**, 281–303, Taf. 14–21, Washington.

GREGORIO, A. DE (1930): Sul Permiano di Sicilia (Fossili del calcare con Fusulina di Palazzo Adriano). – Ann. Géol. Pal., **52**, 1–70, 21 Taf., Palermo.

HAECKEL, E. (1872): Die Kalkschwämme. Eine Monographie. 2 Bd. u. 1 Tafelbd., Berlin.

HERAK, M. (1944): Zur Kenntnis triadischer Kalkschwämme (Sycones). – N. Jb. Miner. etc., Abh., (B) **88**, 107–135, Taf. 13–14, Stuttgart.

HILL, D. (1964): The phylum Archaeocyatha. – Biol. Rev., **39**, 232–258, 1 Taf., Cambridge.

HINDE, G. J. (1900): On some Remarkable Calcisponges from the Eocene Strata of Victoria (Australia). – Quart. Journ. Geol. Soc., **41**, 50–66, 5 Taf., London.

INAI, Y. (1936): *Discosiphonella*, a New Ally of *Amblysiphonella*. – Proc. Imp. Acad. Japan, **12**, 169–171, Abb. 1–4, Tokyo.

JACOBSHAGEN, V. (1961): Zur Gliederung der mediterranen Trias. I. Die Grenze Ladin/Karn. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1961, 477–483, Stuttgart.

JEKELIUS, E. (1935): Der weiße Triaskalk von Brasov und seine Fauna. – Anuarul Inst. Geol. Romaniei, **17** (1932), 1–106, Taf. 1–9, Bukarest.

JERZ, H. (1966): Untersuchungen über Stoffbestand, Bildungsbedingungen und Paläogeographie der Raibler Schichten zwischen Lech und Inn (Nördliche Kalkalpen). – Geologica Bavarica, **56**, 1–102, München.

KAMPTNER, E. (1948): *Gyroporella verticillata* nov. spec., eine neue Dasycladacee aus der Obertrias des Lunzbergstollens bei Lunz (Niederösterreich). – Abh. Geol. B.-A. **26**, (1), 79–82, Taf. 11, Wien.

KING, R. H. (1932): A Pennsylvanian Sponge Fauna from Wise County, Texas. – Univ. Texas Bull., **3201**, 75–87, Taf. 7–8, Austin/Texas.

– (1943): New Carboniferous and Permian Sponges. – State Geol. Surv. Kansas, Bull. **47**, 1–36, Taf. 1–3, Lawrence, Kansas.

KIRKPATRICK, R. (1908): On Two new Genera of Recent Pharetronid Sponges. – Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8, **2**, 503–514, Taf. 13–15, London.

– (1911): On a Remarkable Pharetronid Sponge from Christmas Island. – Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, **83**, 124–133, Taf. 10–11, London.

KLIPSTEIN, A. von (1843): Beiträge zur geologischen Kenntniss der östlichen Alpen. – 310 S., 20 Taf., Gießen.

KRAUS, O. & P. SCHMIDT-THOMÉ (1967): Faziesverteilung in der alpinen Trias des Heiterwand-Gebietes (Östliche Lechtaler Alpen, Tirol). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1967, 117–127, 3 Abb., Stuttgart.

LAUBE, G. C. (1864): Bemerkungen über die MÜNSTER'schen Arten von St. Cassian in der Münchener paläontologischen Sammlung. – Jb. geol. Reichsanst., **14**, 402–412, Wien.

– (1865): Die Fauna der Schichten von St. Cassian. I. Abtheilung. – Denkschr. Kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., **24**, 223–296, Taf. 1–10, Wien.

LAUBENFELS, M. W. DE (1955): Porifera. – Treatise invertebr. Paleont., E, 21–122, 83 Abb., Lawrence, Kansas.

LEONARDI, P. (1962): Il Gruppo dello Sciliar e le scogliere coralligene dolomitiche. – Ann. Univ. Ferrara, Sez. IX, Suppl. al vol. III, 82 S., 39 Abb., 16 Taf., Ferrara.

LEUCHS, K. (1907): Die geologische Zusammensetzung und Geschichte des Kaisergebirges. – Zeitschr. Ferdinandeum, 3. Folge, Heft 51, 136 S., 10 Tafeln, 1 Karte, Innsbruck.

LISTER, J. J. (1900): *Astrosclera willeyana*, the type of a new family of Sponges. – A. Willey's Zool. Results, Part IV, 459–482, Taf. 45–48, Univ. Press Cambridge.

MANSUY, H. (1913): Faunes des Calcaires à Productus de l'Indochine. – Mém. Serv. géol. Indochine, **2** (4), 1–133, 13 Taf., Hanoi-Haiphong.

– (1914): Faunes des Calcaires à Productus de l'Indochine, 2. Ser. – Mém. Serv. géol. Indochine, **3**, (3), 1–59, 7 Taf., Hanoi-Haiphong.

MASLOV, V. P. (1956): Die fossilen Kalkalgen der UdSSR. – Trudy geol. Inst., Akad. Nauk SSSR, **160**, 301 S., 86 Taf., Moskau (Russisch).

MIAGKOVA, E. J. (1955): Neue Vertreter des Stammes Archaeocyatha. – Dokl. Akad. Nauk SSSR, **104**, 638–641, 11 Abb., Moskau. (Russ.)

MILLER, H. (1962): Zur Geologie des westlichen Wetterstein- und Mieminger Gebirges (Tirol). – 118 S., 19 Taf., Diss., Fotodruck, München.

MOJSISOVICS, E. von (1879): Die Dolomit-Riffe von Südtirol und Venetien. 552 S., 30 Taf., Wien.

MÜNSTER, G. Graf zu (1841): Beiträge zur Geognosie und Petrefacten-Kunde des südöstlichen Tirols, vorzüglich der Schichten von St. Cassian. – 152 S., 16 Taf., Bayreuth.

NEWELL, N. D. (1955): Depositional fabric in Permian reef limestones. – Journ. Geol., **63**, 301–309, Taf. 1–8, Chicago.

NEWELL, N. D.; RIGBY, J. K.; FISCHER, A. G.; WHITEMAN, A. J.; HICKOX, J. E. & J. S. BRADLEY (1953): The Permian reef complex of the Guadalupe Mountains region, Texas and New Mexico. – 236 S., 32 Taf. (Freeman) San Francisco.

OHLEN, H. R. (1959): The Steinplatte Reef Complex of the Alpine Triassic (Rhaetian) of Austria. – Unveröff. Diss. Univ. Princeton, 123 S., 20 Taf., Princeton.

OKULITCH, V. J. (1955): Archaeocyatha. – Treatise invertebr. Paleont., E, 1–20, 18 Abb., Lawrence, Kansas.

OSSWALD, K. (1929): Geologische Karte und Geschichte der Wendelstein-Gruppe. – Mitt. Geograph.Ges. München, 21, (2), 124 S., Beil., München.

OTT, E. (1963): Untersuchungen an ladinischen Dasycladaceen aus den Nördlichen Kalkalpen. – Diss., Fotodruck, 43 S., 47 Abb., Tübingen.

– (1966) a: Die gesteinsbildenden Kalkalgen im Schlauchkar (Karwendelgebirge). – Jb. Ver. z. Schutze d. Alpenpfl. u. -Tiere, 31, 152–159, 7 Abb., München.

– (1966 b): Zwei neue Kalkalgen aus den Cassianer Schichten Südtirols. Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 6, 155–166, Taf. 13–14, München.

– (1967): Die Beziehungen zwischen *Colospongia* LAUBE, *Takreamina* FONTAINE, *Girtycoelia* KING und *Dictyocoelia* n. g. (segmentierte Kalkschwämme). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1967, 44–58, 3 Abb., Stuttgart.

PARONA, C. F. (1933): Le spugne della fauna permiana di Palazzo Adriano (Bacino del Sosio) in Sicilia. – Mem. Soc. Geol. Ital., 1, 58 S., 12 Taf., Rom.

PIA, J. v. (1940): Die gesteinsbildenden Algen des Höllengebirges. – Jb. Ver. Landesk. Oberdonau, 89, 239–266, 6 Taf., Linz.

– (1943): Geologische Untersuchungen in der Salmgruppe. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, 53, (1942) Heft 1, S. 5–155, Wien.

POMEL, A. (1872): Paléontologie ou description des animaux fossiles de la province d'Oran. 5. Spongiaires. – 256 S., Oran.

QUENSTEDT, F. A. (1878): Petrefaktenkunde Deutschlands; V. Korallen (Schwämme). – 612 S., 28 Taf., Leipzig.

RAUFF, H. (1893): Palaeospongiologie. – Palaeontographica, 40, 346 S., 14 Taf., Stuttgart.

– (1913): *Barroisia* und die Pharetronenfrage. – Palaeont. Z., 1, 74–144, 2 Taf., 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, Berlin.

REIS, O. M. (1900): Die Fauna des Wettersteinkalkes. I. Teil, Cephalopoden. – Geogn. Jh., 13, 71–105, Taf. 2–7, München.

– (1905): II. Teil, Nachtrag zu den Cephalopoden. – Geogn. Jh., 18, 113–152, Taf. 1–4, München.

– (1927): III. Teil, Gastropoden, Bivalven, Brachiopoden etc. – Geogn. Jh., 39, 87–138, Taf. 1–10, München.

RICHTHOFEN, F. VON (1860): Geognostische Beschreibung der Umgegend von Predazzo, Sanct Cassian und der Seisser Alpe in Süd-Tyrol. – 327 S., 4 Taf., 1 Karte, Gotha.

RIGBY, J. K. (1958): Two new Upper Paleozoic Hydrozoans. – J. Paleont., 32, 583–586, Taf. 86, Menasha.

RÖMER, F. A. (1841): Die Versteinerungen des Norddeutschen Kreidegebirges. – 145 S., 16 Taf., Hannover.

ROTHPLETZ, A. (1888): Das Karwendelgebirge. – Zschr. Dtsch. u. Oest. Alpenver., 19, 401–474, 8 Taf., 3 Karten, München.

SANDER, B. (1936): Beiträge zur Kenntnis der Anlagerungsgefüge. (Rhythmische Kalke und Dolomite aus der Trias.) I. Nordalpine Beispiele. Miner. petrogr. Mitt., N. F., 48, 27–139, Leipzig.

SARNTHEIN, M. (1965): Sedimentologische Profilreihen aus den mitteltriadischen Karbonatgesteinen der Kalkalpen nördlich und südlich von Innsbruck. – Verh. Geol. B.-A., 1965, 119–162, 1 Taf., Wien.

– (1966): I. Fortsetzung (Titel wie 1965). – Ber. Nat.-Med. Ver. Innsbruck, 54, 33–59, 5 Abb., Innsbruck.

– (1967): Versuch einer Rekonstruktion der mitteltriadischen Paläogeographie um Innsbruck, Österreich. – Geol. Rundschau, 56, 116–127, 1 Taf., 4 Abb., Stuttgart.

SCHNEIDER, H. J. (1964): Facies Differentiation and Controlling Factors for the Depositional Lead-Zinc Concentration in the Ladinian Geosyncline of the Eastern Alps. – Developm. Sedimentology, 2, 29–45, Amsterdam.

SCHNEIDER, H. J. & F. WALDVOGEL (1964): Sedimentäre Eisenerze und Faziesdifferenzierung im oberen Wettersteinkalk. – Erläuterungen zur Geol. Karte v. Bayern 1:25000, Blatt Nr. 8430 Füssen, 101–149, 4 Taf., München.

SEILACHER, A. (1962): Die Sphinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme. – Akad. Wiss. Lit., Abh. math.-naturw. Kl., 1961 (10), 720–790, 9 Taf., 8 Abb., Mainz.

SHURAVLEVA, J. T. (1955): Zur Kenntnis von Archaeocyathen Sibiriens. – Dokl. Akad. Nauk SSSR, 104, 626–629, 10 Abb. Moskau (Russ.).

SIEBER, R. (1937): Neue Untersuchungen über die Stratigraphie und Ökologie der alpinen Triasfaunen. I. Die Fauna der nordalpinen Rhätriffkalke. – N. Jb. Miner. etc. Beil.-Bd. 78, B, 123–188, Taf. 2–5, Stuttgart.

STEINMANN, G. (1882): Pharetronen-Studien. – N. Jb. Miner. etc., 1882, II, 139–191., Taf. 6–9, Stuttgart.

– (1907): Einführung in die Paläontologie, 2. Aufl., 542 S., 902 Abb., Leipzig.

– (1913): „Pharetronen" in TOULA 1913 (Jägerhaus-Kalk), S. 86–89, Abb. 1–4, Wien.

TAYLOR, T. G. (1910): The Archaeocyathinae from the Cambrian of South Australia. – Mem. Roy. Soc. South Australia, 2, (2), 55–188. 16 Taf., Adelaide.

TERMIER, H. & G. (1956): Contribution a l'étude des Spongiaires permiens du Djebel Tebaga. – Bull. Soc. géol. France (6), 5, 613–630, 10 Abb., Paris.

TOOMEY, D. F. & J. C. INGELS (1964): Reported Silurian occurence of *Calathium* from the Thornton Reef, Illinois: A correction. – J. Paleont., 38, 1102–1104, Taf. 171, Menasha.

TOULA, F. (1913): Die Kalke vom Jägerhause unweit Baden (Rauchstallbrunngraben) mit nordalpiner St. Cassianer Fauna. – Jb. geol. Reichsanst., 63, 77–126, Taf. 4–7, Wien.

TRUSHEIM, F. (1930): Die Mittenwalder Karwendelmulde. – Wiss. Veröff. Dtsch. u. Oest. Alpenver., 7, 69 S., 8 Taf., Innsbruck.

VACELET, J. (1960): Interprétation nouvelle de la fibre des Éponges Pharétronides (Calcispongia) fossiles d'après les Pharétronides actuelles. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1960, 433–439, Stuttgart.

VACELET, J. & C. LÉVI (1958): Un cas de survivance, en Méditerranée, du groupe d'éponges fossiles des Pharétronides. – C. R. S. Acad. Sc., 246, 318–320, Paris.

VIALLI, V. (1938): Su taluni fossili liassici del Monte Peller. – Studi Trentini sc. nat., 19, (1), 52–68, 2 Taf., 2 Abb., Trient.

VINASSA DE REGNY, P. (1901): Trias Spongien aus dem Bakony. – Result. wiss. Erforsch. Balatonsees. 1, Paläont. Anhang, 22 S., 3 Taf., Budapest.

– (1908): Neue Schwämme, Tabulaten und Hydrozoen aus dem Bakony. Result. wiss. Erforsch. Balatonsees, 1, (1), 1–17, 4 Taf., Budapest.

– (1915): Triadische Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. – Palaeont. Timor, 4 (8), 73–118, 3 Abb., Taf. 63–72, Stuttgart.

VOLOGDIN, A. G. (1957): Les Archaeocyatha et leur signification stratigraphique. – Ann. Centre d'Études Document. Paléont., 23, 35–79, 22 Taf., Paris.

VOLZ, W. (1896): In FRECH, F. & W. VOLZ, Die Korallenfauna der Trias. II. Die Korallen der Schichten von St. Cassian in Süd-Tirol. – Palaeontographica, 43, 1–124, 11 Taf., 49 Abb., Stuttgart.

WAAGEN, W. & WENTZEL, J. (1888): Salt-Range Fossils. I. Productus-Limestone Fossils, 7. Coelenterata-Amorphozoa-Protozoa. – Mem. geol. Surv. India; Palaeont. Indica, 925–988, Taf. 117–128, Calcutta.

WAGNER, W. (1964): Zum Skelettbau oberjurassischer Kalkschwämme. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 4, 13–21, Taf. 4, München.

WELTER, O. (1910): Die Pharetronen aus dem Essener Grünsand. – Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinld. u. Westfalens, 67, 1–82, 3 Taf., Bonn.

WELTNER, W. (1910): Ist *Astrosclera willeyana* LISTER eine Spongie? – Arch. Naturgesch., 76, (1), 128–134, Berlin.

WILCKENS, O. (1937): Korallen und Kalkschwämme aus dem obertriadischen Pharetronenkalk von Seran (Molukken). – N. Jb. Miner. etc., Beil.-Bd. 77, B, 171–211. Taf. 6–13, Stuttgart.

WÖHRMANN, S. (1889): Die Fauna der sogenannten Cardita- und Raibler-Schichten in den nordtiroler und bayrischen Alpen. – Jb. geol. Reichsanst., 39, 181–258, Taf. 5–10, Wien.

ZANKL, H. (1967): Die Karbonatsedimente der Obertrias in den nördlichen Kalkalpen. – Geol. Rundschau, 56, 128–139, 1 Abb., Stuttgart.

ZAPFE, H. (1962): Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich), Teil IV und V. – Verh. Geol. B.-A., 1962, 346–361, Wien.

ZIEGLER, B. (1964): Die Cortex der fossilen Pharetronen (Kalkschwämme). – Eclog. geol. Helv., 57, 803–822, Taf. 1–3, Basel.

– (1965): Die Variabilität bei Pharetronen (Kalkschwämme). – Paläont. Z., 39, 106–110, Taf. 16–18, Stuttgart.

ZITTEL, K. A. (1878): Studien über fossile Spongien, III. – Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., 13, 91–138, Taf. 11–12, München.

# TAFELERKLÄRUNGEN

## Tafel 1

Fig. 1–7: *Follicatena cautica* n. g., n. sp. aus dem Wettersteinkalk

1. Längsschnitt. Kettenförmig gereihte Kammern; ohne Füllgewebe, nur mit Vesiculae gefüllt, kein Zentralrohr. Kammerwand dicht, an den Berührstellen der Segmente doppelt. Man sieht, daß die blasigen Lamellen der Vesiculae dicht waren, weil durch Ostien oder Verletzungen eingedrungenes Sediment nicht in benachbarte Blasenräume gelangen konnte (4. Kammer von unten). – Ellmauer Tor, Kaisergebirge. 4,5fach. Schliff G 396 a/67.
2. Querschnitt durch 1 Segment, erfaßt 2 seitliche Ostienfelder (Siebplatten) in der sonst imperforaten Wand. Die Öffnungen sind bereits durch die beiden ersten eingezogenen Vesiculae stillgelegt. 6fach. Schliff G 397 a/67 (Gegenstück zu Fig. 1).
3. Dünnwandiges Exemplar mit seitlicher Verwachsung und Verzweigung. Randliche Siebplatte an der linken, unteren Kammer. Reiche vesiculäre Füllung, die aber teilweise einen Durchfluß ausspart, z. B. in die Verzweigung links oben hinein. – Hafelekarspitze, Karwendel. 3,3fach. Schliff G 398 a/67.
4. Gegenstück zu Fig. 3. Die 3 oberen Kammern zeigen eine ausgesparte Durchflußbahn zwischen den Vesiculae, ebenso Siebplatten zwischen den Segmenten. (Exemplar linksseitig angelöst). 3,5fach. Schliff G 399 a/67.
5. Gegenstück zum Holotyp Fig. 1. Wegen des pendelnden Verlaufs der Kette ist die mittlere Kammer nur ganz am Rande erfaßt. Verbindungsöffnungen zwischen den Kammern gut getroffen, ebenso seitliche Öffnungen. 4,7fach. Schliff G 397 a/67.
6. Längsschnitt. Die oberen, jüngeren Kammern zeigen noch keine oder nur wenige randständige Vesiculae, die untere Kammer ist bereits durch Rückzugslamellen gefüllt. Unten rechts Siebplatten-Verbindung in eine dahinter abtauchende Kammer. In der 2. und 3. Kammer eingedrungener Detritus (Wasserwaagen), wiederum durch Vesiculae scharf begrenzt wie in Fig. 1. Links oben krustige Lagen, vermutlich auf Stromatolith-Algen zurückgehend. Hafelekarspitze, Karwendel. 5,7fach. Schliff G 400 a/67.
7. Schräger Schnitt durch 2 Kammern. Eine davon ist seitlich aufgebrochen, aus der Öffnung quillt ein Haufwerk von kleinen Vesiculae hervor. Es handelt sich dabei wohl um eine Art Kallusbildung nach einer Verletzung. 4,7fach. Hafelekarspitze. Schliff G 401 a/67.

Fig. 8: *Cystothalamia bavarica* n. sp.

Unvollständiger Schrägschnitt durch einen Schnitt-Rest des Stämmchens auf Taf. 7, Fig. 5. Die zentrale, ovale Öffnung ist das schräg durchschnittene kloakale Ausfuhr-Rohr, das beiderseits von Kammern flankiert wird. Die Auskleidung des Zentralrohres ist dicker als die übrigen Wände im Rohrmantel. Das Zwischengewebe erscheint eher imperforat, 1 größere Verbindungsöffnung ist oben rechts erkennbar. Reiche vesiculäre Füllung der Kammern wie auch des Zentralrohres. 3,5fach. Wettersteinkalk (Wendelstein). Schliff 1331 a/67.

## Tafel 2

Fig. 1–6: *Vesicocaulis alpinus* n. g. et n. sp. Wettersteinkalk, Grabenkarspitze (Karwendel)

1. Zwei schräg angeschnittene Exemplare. Das obere zeigt an jeder Kammer eine seitliche Ostien-Platte, das untere eine an der letzten Kammer rechts. Die vesiculäre Füllung ist hier noch nicht weit fortgeschritten. – Man beachte auch die biogene Anlagerung in dieser Riffkern-Fazies. Am oberen *Vesicocaulis*-Exemplar sitzt rechts außen ein lappiger Auswuchs (Bryozoen ?); links unterhalb des Sphinctozoen ist ein ungegliederter Pharetrone an seinem umkristallisierten Maschengewebe erkennbar; zwischen diesem und dem unteren *Vesicocaulis*-Exemplar sind einige Kammern von *Colospongia catenulata* eingezwängt. Eine Einzelkammer von *Colospongia catenulata* ist auch in der Mitte rechts aufgewachsen; am unteren Ende wiederum das bryozoen-artige Problematikum. – 5,7fach. Schliff A 161 a/67.
2. Anschnitt eines wahrscheinlich verzweigten Exemplars. Das Zentralrohr ist nur in der mittleren großen Kammer quer getroffen. Dort kann man erkennen, wie feine Kanälchen das Lumen des Zentralrohres durch das dichte Maschenwerk hindurch mit dem Kammerhohlraum verbinden. An dem nach oben links abzweigenden Ast ist das zentrale Maschenwerk nur tangential erfaßt, im unteren Teil des Stämmchens überhaupt nicht. Man beachte die dünne Primärwand der Außenseite, die nach innen zu von mehr oder weniger wandparallelen Vesiculae-Schleiern belegt wird. – In der rechten oberen Bildecke sind 3 Kammern eines Exemplars angeschnitten, wo das zentrale Maschenwerk noch nicht so stark ausgebildet ist, ebenso fehlen die Vesiculae. Die dünne Primärwand ist nur an der untersten Kammer mit Schleiern belegt. Jugendliches Exemplar. 5,5fach. Schliff G 402 a/67.
3. Schräger Längsschnitt, der den Hohlraum des Zentralrohr-Apparates freilegt. Zeigt die reticuläre Umhüllung desselben und eine Abzweigung nach rechts zu einer randlichen Ausmündung. 7,2fach. Schliff A 161 a/67.
4. Schräger Querschnitt. Zeigt zwei Abzweigungen aus dem Zentralrohr in die spitz vorgezogenen Nasen der Ostien-Mündungen. 7,2fach. Schliff A 161 a/67.
5. Direkt-Abzug. Querschnitt einer vesiculär gefüllten Kammer mit Vesiculae auch im Zentralrohr. 9fach. Schliff 1335 a/67.
6. Holotyp. Schräger Längsschnitt durch einen Strang schon älterer Kammern. Reiche vesiculäre Füllung und Wandauskleidung. Auch das in der Mitte schräg durchschnittene Zentralrohr ist vesiculär austapeziert. Verschiedene Abzweigungen aus dem zentralen Maschenwerk zu randlichen Ostienfeldern. – Rechts außen aufgewachsene kalkschalige Foraminiferen. 7,2fach. Schliff A 161 a/67.

## Tafel 3

Fig. 1–4: *Vesicocaulis depressus* n. g. et n. sp. Wettersteinkalk, Hafelekarspitze (Karwendel)

1. Längsschnitt, zum Teil tangential verlaufend infolge des pendelnden Verlaufs des Stranges. Kammern niedrig und schildförmig, in der Mittelachse durchzogen von einigen Röhren. Am oberen Ende des Stämmchens sind 3 im Längsschnitt eröffnet, im unteren Teil sind einige schräg durchschnitten. Holotyp (Direktabzug). 8,2fach. Schliff G 404 a/67.
2. Gegenstück zu Fig. 1; Längsschnitt, der den Verlauf der zentralen Tubuli auf längere Erstreckung freilegt. Exemplar seitlich angelöst (hier rechts, auf Fig. 1 links). 5,6fach. Schliff G 401 a/67.
3. Schräger Längsschnitt. Direktabzug. 8fach. Schliff G 405 a/67.
4. Verzweigtes Exemplar. Im rechten Ast eine seitliche Ausmündung in ein Ostienfeld. Das Exemplar ist von Hydrozoen-Krusten bewachsen. Rechts oben erscheinen diese Hydrozoen in tangentialer Aufsicht, die weißen Punkte sind Querschnitte der Pfeilerchen. Direktabzug. 10fach. Schliff 1336 a/67.

Fig. 5–7: *Girtyocoelia oenipontana* n. sp. Wettersteinkalk, Hafelekarspitze (Karwendel)

5. Längsschnitt. Kammern deutlich eingeschnürt, wie Perlen aufgereiht an einem einfachen Zentralrohr. Vesiculae-Schleier. Direktabzug. 10fach. Schliff G 406 a/67.

6. Schräger Schnitt durch 2 Kammern, das Zentralrohr eröffnend. Darunter am Schliffrand das bryozoenartige Problematikum, das auch in Taf. 2, Fig. 1 erwähnt wurde. Direktabzug. 10fach. Schliff G 406 a/67.
7. Holotyp. Längsschnitt. Einfache Öffnungen im Zentralrohr (2. Kammer von oben) und in der Außenwand (3. und 4. Kammer von oben). Direktabzug. 10fach. Schliff G 407 a/67.

8. *Uvanella irregularis* n. g. et n. sp. Haufwerk aus grob perforaten, unregelmäßig gestalteten Kammern. Vesiculäre Füllung, kein weiteres Füllgewebe. 7,2fach. Jovenspitze, Zahmer Kaiser (Wettersteinkalk). Schliff 1339 a/67.

## Tafel 4

Sphinctozoen der Cassianer Schichten

Fig. 1–3: *Colospongia dubia*

1. Polierter Anschliff. Vesiculäre Füllung der Kammern (nach unten zunehmend), schichtiger Feinbau der Wand (bes. Trennwand zur letzten Kammer). 5,5fach. Exemplar zu Herak 1944, Taf. 14, Fig. 4. Slg. Naturhistorisches Museum, Wien.
2. Holotyp zu Laube 1865, Taf. 1, Fig. 16. Außenansicht. Perforierter Scheitel, Ostien.
3. Angeschliffene Rückseite des Holotyps. Fig. 3 und Fig. 2 4fach. Slg. Geologische Bundesanstalt, Wien.

Fig. 4–6: *Enoplocoelia armata*

4. Medianer Anschnitt. Niedrige Kammern mit einfach durchbrochenen Wänden und Zentralrohr. 6fach. Inv.-Nr. 1967 II 4.
5. Außenansicht zu Fig. 4. Erhabene Ostien. Die eng gestaffelte innere Segmentierung kommt von außen nicht zum Ausdruck. 6fach, Nr. wie bei Fig. 4.
6. Ausschnitt aus der Wand, 100fach. Sphaeriten-Kreuze unter Nicols. Schliff 1330 a/67.

Fig. 7–9: *Thaumastocoelia cassiana*

7. Angewitterte Außenansicht. Körnelige Außenschicht. Die Segmentierung gibt die Verhältnisse im Inneren wieder. 3,4fach. Inv.-Nr. 1967 II 1.
8. Direktabzug eines Längsschliffes durch 3 Segmente. Weite Scheitelporen zwischen den Kammern. Außenwand imperforat mit Ostien. Außenschicht der Kammerwand sphaerolithisch, Innenschicht prismatisch. 4,6fach. Schliff 1328 a/67.
9. Ausschnitt aus der Kammerwand. Unten die äußere Sphaerolithschicht, anschließend die Prismenschicht mit eingelagerten irregulären Nadeln. Zuoberst kalzitische Hohlraumfüllung der Kammer. 160fach. Schliff 1328 a/67.

## Tafel 5

1. *Uvanella irregularis*, inkrustierend auf einem Pharetronen. Vesiculae nur im inneren Kern des Klumpens. Raibler Schichten, Lafatscher Niederleger (Karwendel). 6,2fach. Schliff G 411 a/67.
2. Basis desselben Klumpens. Senkrecht eingebaute Stabnadeln. Schlieriger Feinbau der Wand. 48fach. Schliff 1343 a/67.
3. *Uvanella irregularis*, tangentiale Aufsicht. Die Kammerwände sind infolge der tangentialen Schnittlage flächig verbreitert und zeigen die grobe Perforation. 6fach. Wettersteinkalk der Jovenspitze (Zahmer Kaiser). Bestandteil des Holotyps. Schliff 1340 a/67.

4. *Colospongia semseyi*. Gekrümmter Ast mit verschachtelten Kammern im linken Teil. Raibler Schichten, wie Fig. 1. 3,8fach. Schliff G 410 a/67.

5. *Stylothalamia dehmi* n. g. et n. sp. Ausschnitt aus dem Pfeilergewebe. Ein Stützpfeiler entspringt auf Stelzen an den Porenmaschen der Kammerwände. 25fach. Vgl. Fig. 6.
6. Pfeiler von *Stylothalamia dehmi*. Der vom Porenlumen stammende Hohlraum zieht als Seele in den Schaft des Pfeilers hinein. 25fach. Raibler Schichten, Lafatscher Niederleger. Schliff zu 5. und 6.: G 417 a/67.

*Celyphia submarginata* (Raibler Schichten; Stripsenjoch, Kaiser) Fig. 7–9

7. Unregelmäßige Kammern, eingezwängt zwischen Pharetronen, Längsschnitt. Spitz emporragende Ostien mit anschließenden tubulären Einstülpungen. 6,6fach. Schliff A 159 a/67.
8. 3 Kammern mit diversen Anschnitten des lockeren, reticulär-tubulären Füllgewebes. 5,8fach. Schliff A 160 a/67.
9. Kammer mit seitlichem Ostium und anschließendem tubulären Fortsatz, der sich im Innern verzweigt und auffasert, 8,2fach. Schliff A 160/67.

## Tafel 6

Schliffbild aus den schwammführenden Sphaerocodien-Kalken der Raibler Schichten (Stripsenjoch, Wilder Kaiser). 6,5fach. Schliff G 395 a/67

1a, 2c, 4e, 5d, 5e = diverse Anschnitte von *Celyphia submarginata*.

2a–3a = *Colospongia semseyi*; über einer asiphonaten Anfangskammer erheben sich einige retrosiphonate Kammern. Die Kammerwand ist an mehreren Stellen von scharf begrenzten Bohrgängen eines Sedimentophagen durchsetzt.

2d–2e = *Peronidella loretzi*, ein ungegliederter Pharetrone, Querschnitt durch 2 seitlich verwachsene Stämmchen mit Zentralrohr. Im Skelett ebenfalls Fraßgänge. Umkrustet ist das Ganze von Algenkrusten, in diesen Algenkrusten sitzt ein aufgewachsenes Exemplar von *Celyphia submarginata* (2c), ebenso inkrustiert darauf die Anfangskammer der erwähnten *Colospongia semseyi*.

6e, 6b = Algenkalk-Knollen (*Sphaerocodium bornemanni*). Im Kern der Onkolithe liegt jeweils ein Schalenrest, der von undulösen Krusten umwachsen ist. Die Algenfäden sind bei dieser Vergrößerung nicht sichtbar. Einige größerere Hohlräume in diesen Krusten gehen zurück auf sessile, umwachsene Foraminiferen (Sandschaler; bei dieser Vergrößerung und auf dunklem Untergrund nicht gut erkennbar, zwischen 6b und 6a auf hellem Kalzit aber gut zu sehen). In 6e ein scharf begrenzter Fraßgang.

7a = *Stylothalamia dehmi*, ein asiphonates Stämmchen. Darunter ein Ostracoden-Gehäuse.

7c–7e = unbestimmte Pharetronen, vielleicht auch Hydrozoen. Grundmasse: dunkler Kalkpelit mit biogenem Feindetritus.

## Tafel 7

Angewitterte Sphinctozoen aus dem Wettersteinkalk

1. *Dictyocoelia manon*. 3 große Stengel, mit heller kalzitischer Füllung des Zentralkanals. (Dazu Schliff auf Taf. 9, Fig. 4.) Segmentierung nur durch sanfte Einschnürungen angedeutet. Grünstein-See (Mieminger), Lesestück. 1,2fach. Inv. Nr. 1967 II 5.
2. *Dictyocoelia manon*. Median angewitterter Längsschnitt mit erkennbarem Zentralkanal, reticulärem Füllgewebe und Segmentierung. Nördliche Sonnenspitze (Karwendel). 1,7fach. Inv. Nr. 1967 II 6.

3. *Colospongia catenulata*. Mehrfach verzweigtes Exemplar, etwas freipräpariert aus einer Kleinhöhle, setzt sich noch nach rechts um die Ecke fort. Die Oberflächenporen sind nicht erkennbar, da sie mit Kalzit erfüllt sind (wie übrigens auch bei Fig. 1). Erkennbar ist je ein äquatorial stehendes Ostium pro Kammer. 3,8fach. Ackerlspitze (Wilder Kaiser). Holotyp. Inv. Nr. 1967 II 7.
4. *Colospongia catenulata*. Ein Strang mit herausgewitterten Oberflächenporen. Ostien fehlen (auf der Rückseite ?). 6fach. Nördliche Törlspitze (Wilder Kaiser). Inv. Nr. 1967 II 8.

5. *Cystothalamia bavarica.* Median angewittertes Stämmchen. Die Mittelachse trägt spitze Warzen, die den Porenausfüllungen des Zentralrohres entsprechen. Beiderseits ein doppelwandiger Mantel aus glomeraten Kammern. 2,2fach. Wendelstein. Holotyp, Inv. Nr. 1967 II 9.

## Tafel 8

Fig. 1: Schwammreiche Riffkern-Fazies des Wettersteinkalkes. Schliff G 403 a/67, 4,3fach, Grabenkarspitze (Karwendel).

Quer durch das Bild zieht sich ein Strang von *Colospongia catenulata* (dd). Die Kammern sind hohl, ohne Füllgewebe und Zentralrohr. Die dunklen Flecken in Bildmitte = *Tubiphytes obscurus* (cc). Das blasige Gewebe am oberen Rand stellt einen Schnitt durch *Uvanella irregularis* dar (ee). Die 3. Kammer der *Colospongia catenulata* von links her hat Kontakt zu einem nicht näher definierbaren Fossilrest, der mit gradiertem Feindetritus erfüllt ist. Nach unten grenzt dieses Gebilde an einen umkristallisierten Pharetronen-Stengel (bb), der am unteren Bildrand noch ein Maschengewebe erkennen läßt. Rechts sind an ihm 2 Kammern von *Vesicocaulis alpinus* festgewachsen. Man beachte, daß hier schon die Anfangskammer die Größe sonstiger *Vesicocaulis*-Kammern besitzt. *Vesicocaulis alpinus* auch rechts unten (aa). Die Fazies ist gekennzeichnet durch autochthone und natürlich unsortierte Komponenten, die miteinander in biogener Anlagerung ein Gerüst aufbauen. Die Zwischenräume sind erfüllt mit Riff-Detritus.

Fig. 2–5: *Colospongia catenulata* n. sp.

2. Längsschnitt durch eine Kette perforierter Kammern. Das Dach einer Kammer bildet zugleich den Boden der nächstfolgenden, kein Unterschied besteht zwischen der Außenwand und der Trennwand zweier Segmente. 5,1fach. Arzler Reise (Karwendel) Schliff G 408 a/67.
3. Schräger Schnitt durch 3 Segmente, ein viertes unten noch tangential erfassend. 10fach. Grabenkarspitze. Schliff 1337 a/67.
4. Längsschnitt durch ein Exemplar mit verhältnismäßig dicker und gut perforierter Wand. Direktabzug. Hafelekarspitze. 6,6fach. Schliff G 409 a/67.
5. Längsschnitt durch ein umkristallisiertes Exemplar. Die Wandperforation ist nicht mehr erkennbar, dagegen nur die einfache Trennschicht zwischen zwei Kammern. Vesiculäre Füllung der unteren Kammern. Ellmauer Tor (Wilder Kaiser). 6,1fach. Schliff 1338 a/67.

## Tafel 9

Fig. 1–4: *Dictyocoelia manon*

1. Schräger Längsschnitt, im oberen Teil das Zentralrohr eröffnend. Vesiculae in den Kanälen des reticulären Füllgewebes. Ungleich hohe Segmente. Direktabzug. 5,2fach. Hafelekarspitze. Schliff G 412 a/67.
2. Tangentialer Schnitt zum gleichen Exemplar der Fig. 1. Direktabzug. 5,2fach. Schliff G 413 a/67.
3. Querschnitt zu Fig. 1 und 2. 5,7fach. Schliff G 414 a/67.
4. Längsschnitt (invers im Gestein steckend) zu dem Stück Taf. 7, Fig. 1. Das reticuläre Füllgewebe ist hier von vesiculären Schleierlagen umhüllt. Sehr weites Zentralrohr. 3fach. Schliff 1344 a/67.

Fig. 5–7: *Cryptocoelia zitteli*

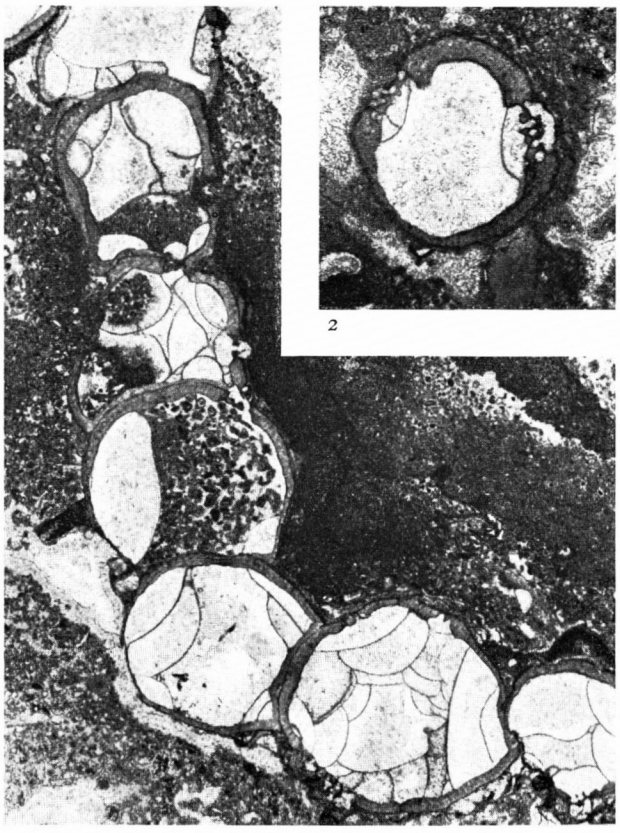
5. Längsschnitt. Niedrige, schildförmige Kammern erfüllt von plumpem Pfeilergewebe. Wettersteinkalk (Hochstaufen). 6fach. Schliff 1345 a/67.

6. Ausschnitt aus dem Pfeilergewebe. Zeigt die parallele Anwachsschichtung in den Pfeilern. 25fach. Schliff 1346 a/67.
7. Querschnitt, die isolierten Pfeiler zeigend. In der Mitte ein größerer Kanal, der in ein Ostium ausmünden wird. – Unten Bewuchs von Stromatolith-Algenkrusten. 6fach. Schliff 1347 a/67.

## Tafel 10

Schnittserie durch den Holotyp von *Stylothalamia dehmi* n. g., n. sp. Erklärung im Text. Rekonstruktion des Aufrisses auf Textabb. 4. Alle Fig. 5fach. Raibler Schichten, Lafatscher Niederleger (Karwendel). Schliffe G 415 a/67 (Fig. 1) bis einschließlich G 419 a/67.

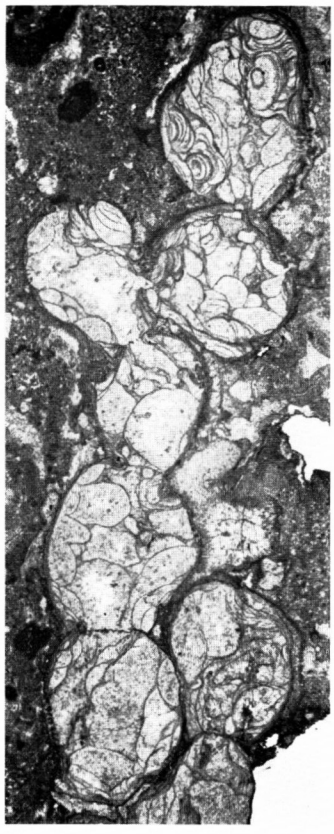
TAFELN



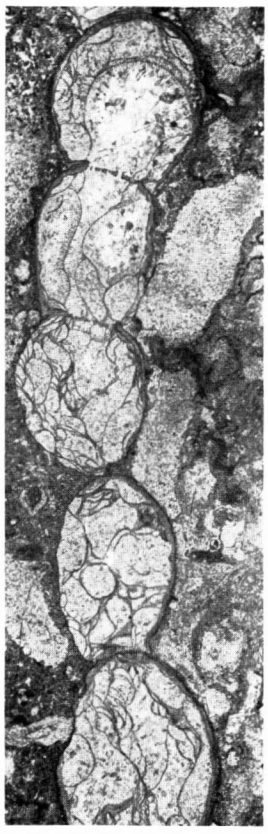
1



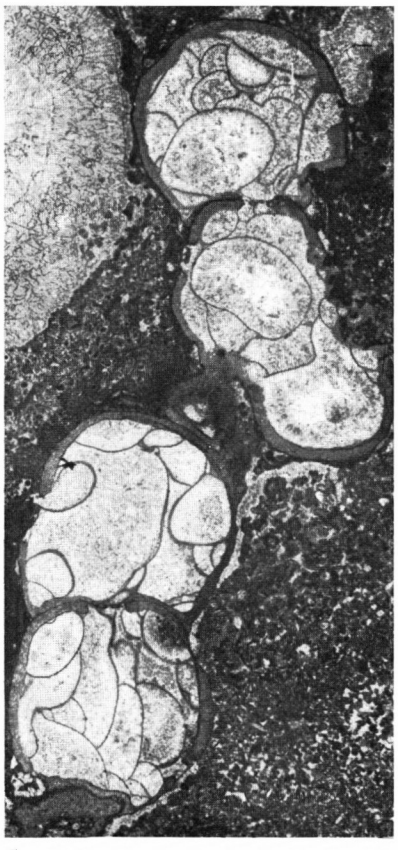
2



3

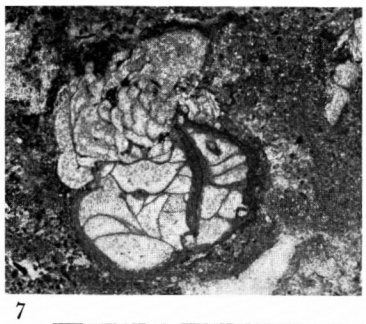


4



5

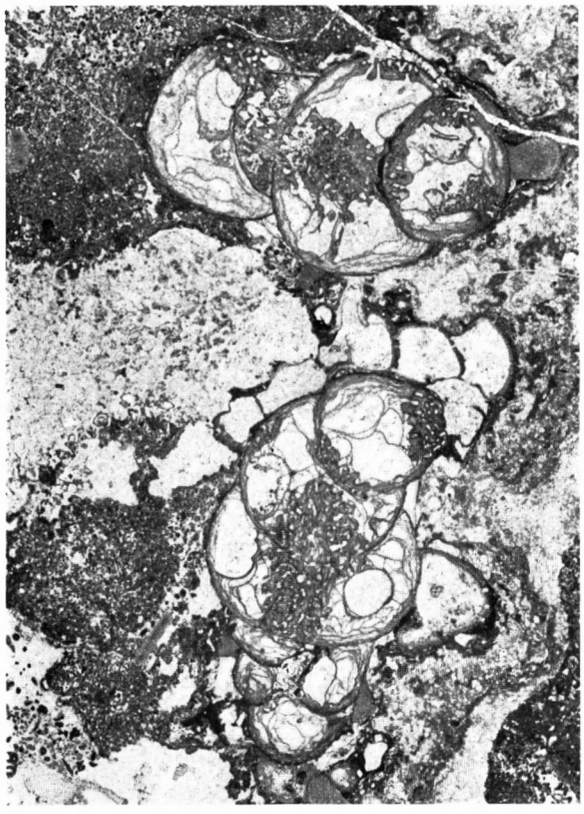
6



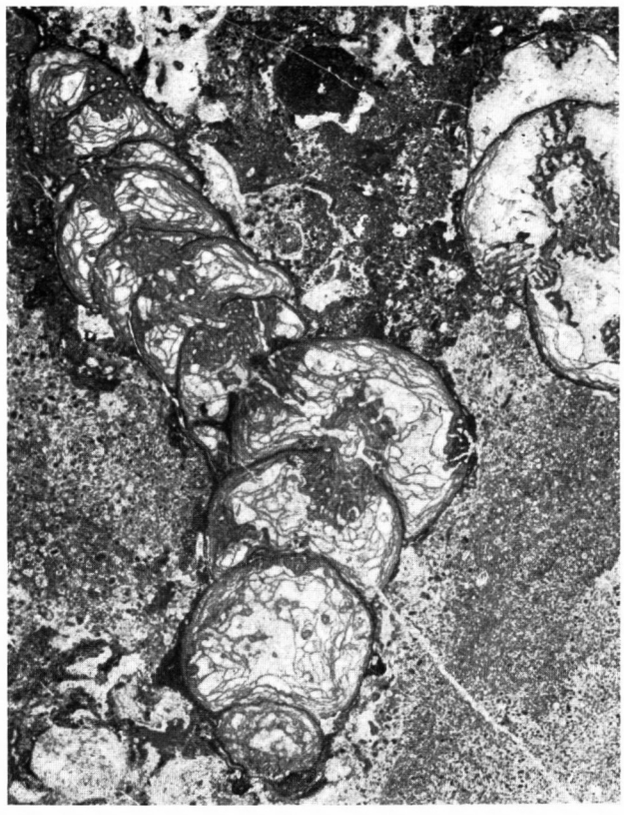
7

8

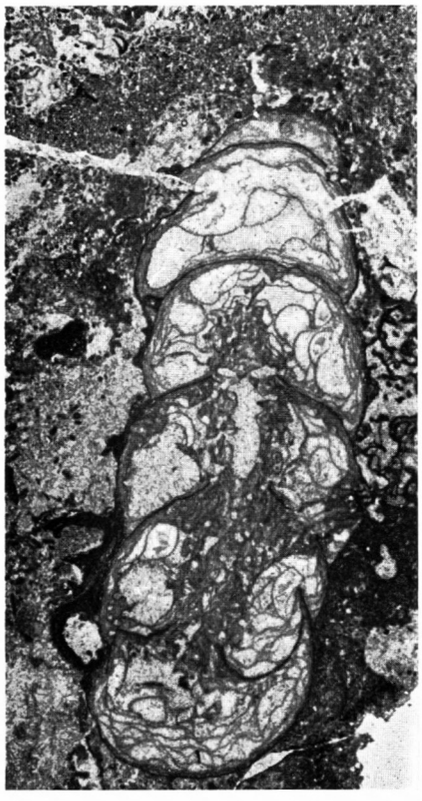
TAFEL 2



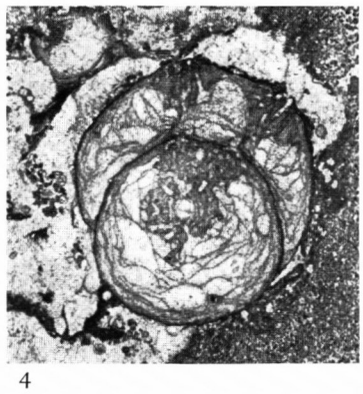
1



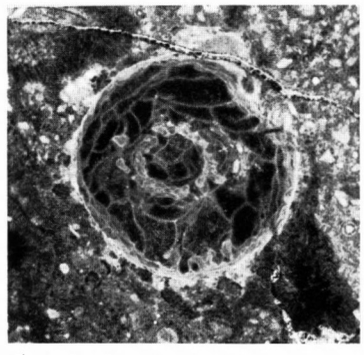
2



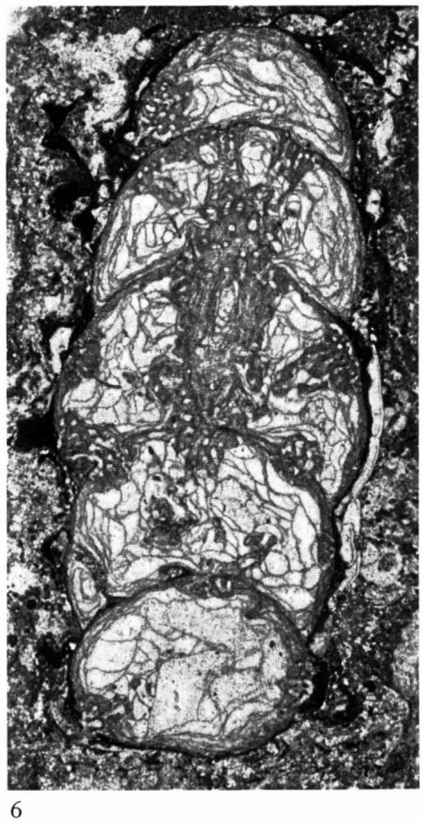
3



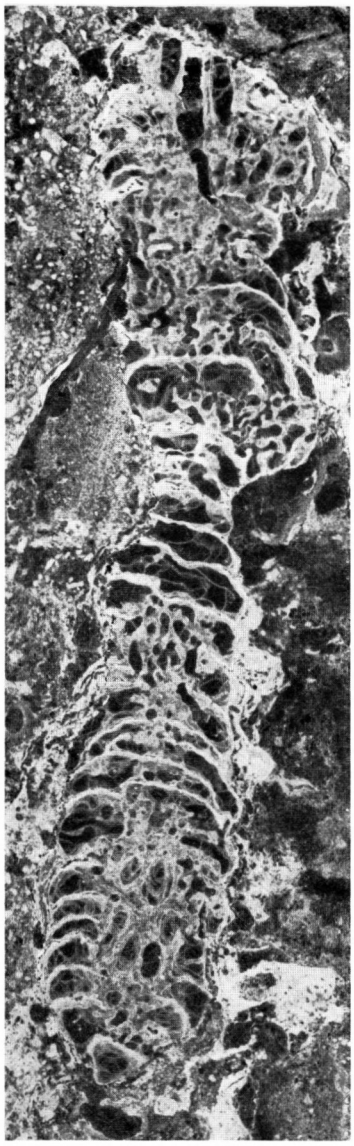
4



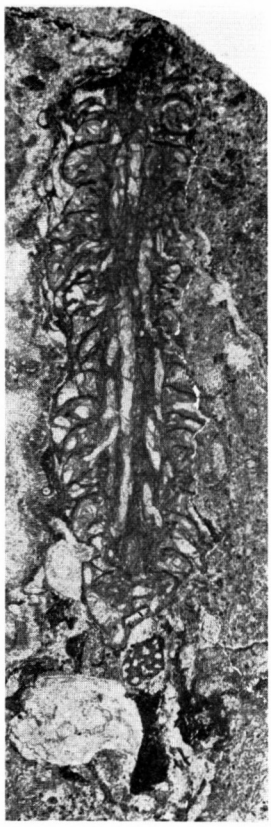
5



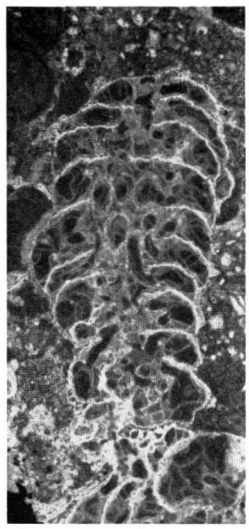
6



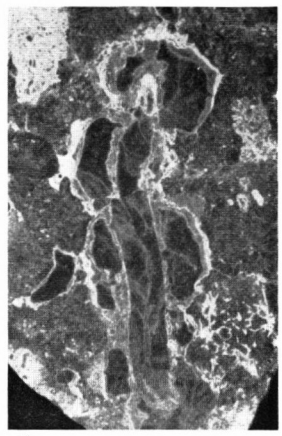
1



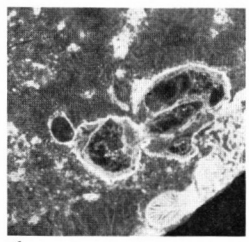
2



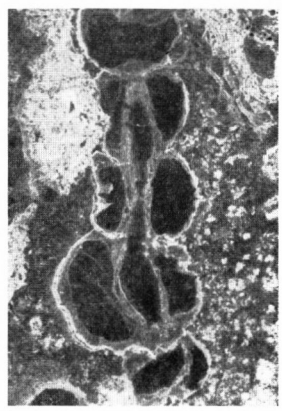
3



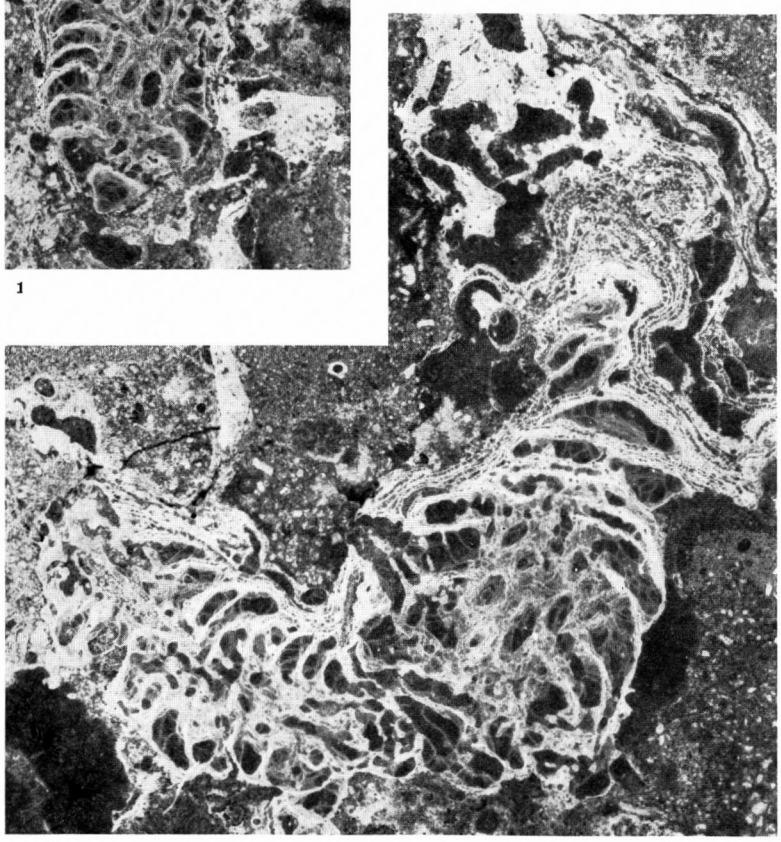
5



6



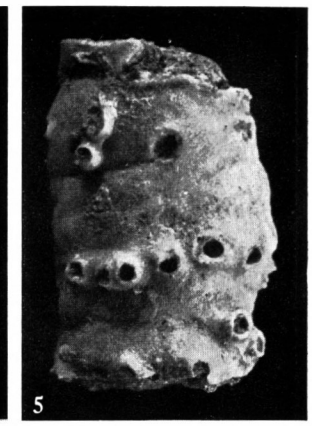
7 →



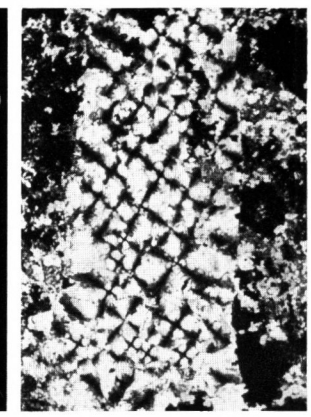
4

8

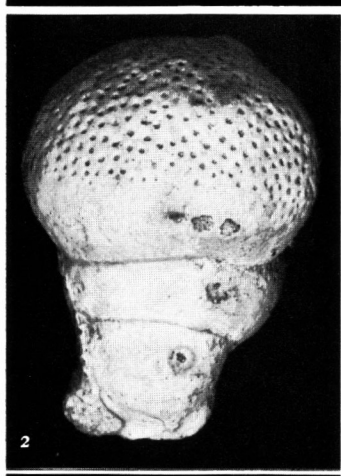
TAFEL 4

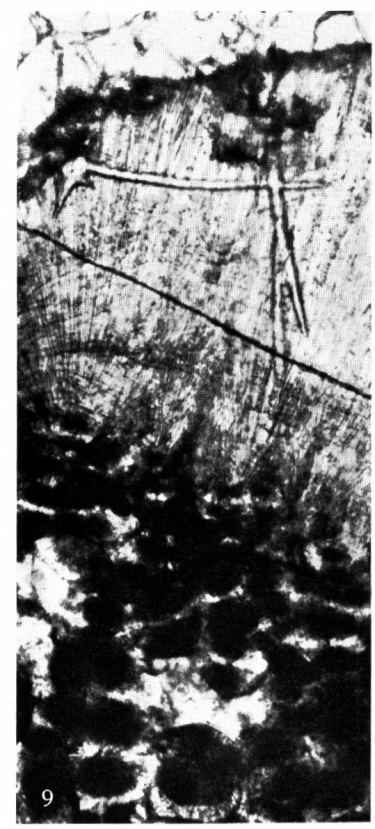


7



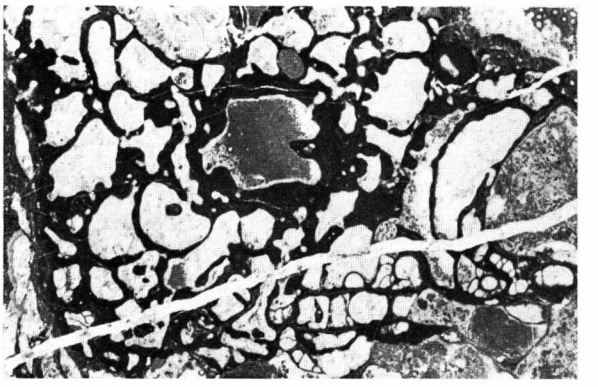
6



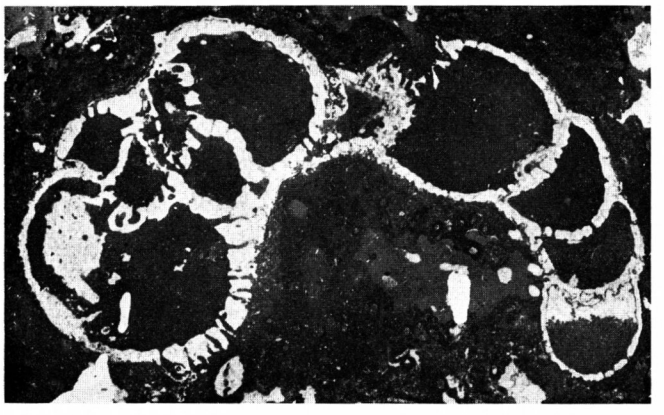


1

2

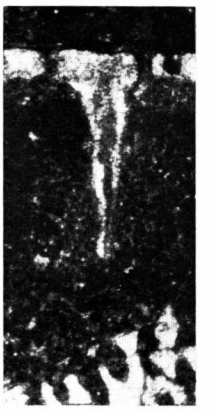


3

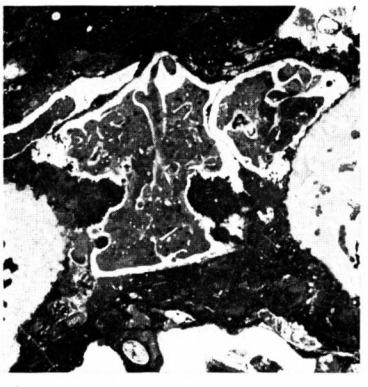


4

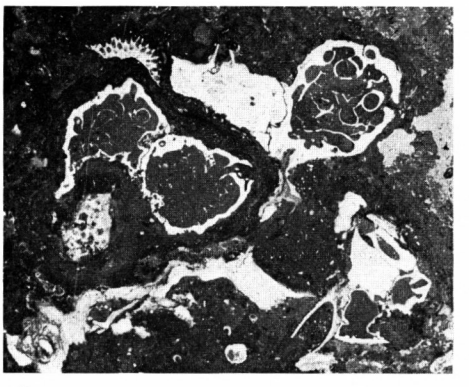
5



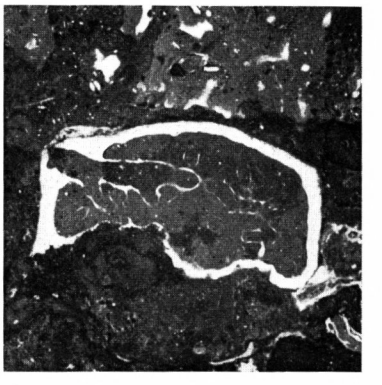
6



7



8



9

TAFEL 6

7

6

5

4

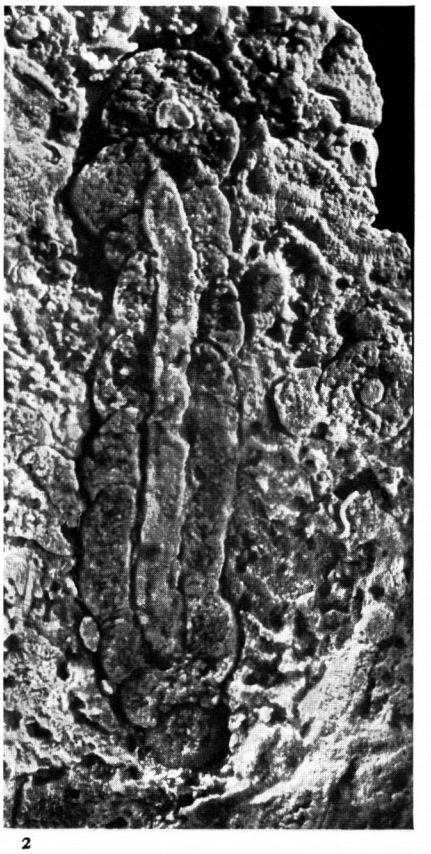
3

2

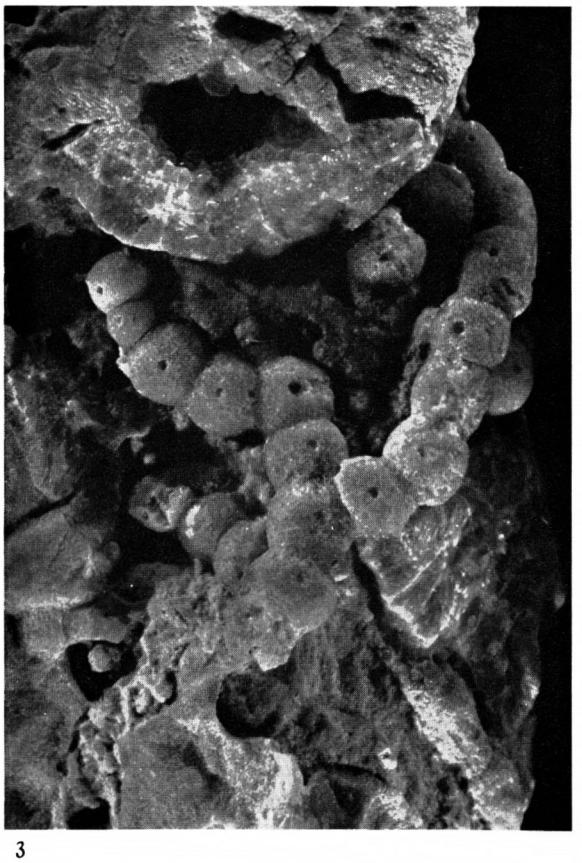
1

a b c d e

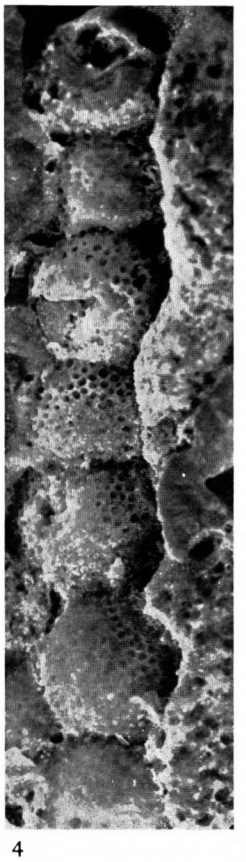
1



2



3

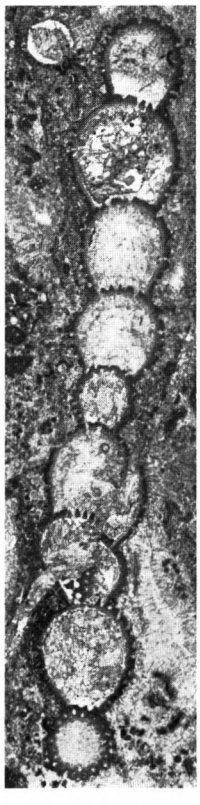


4

5

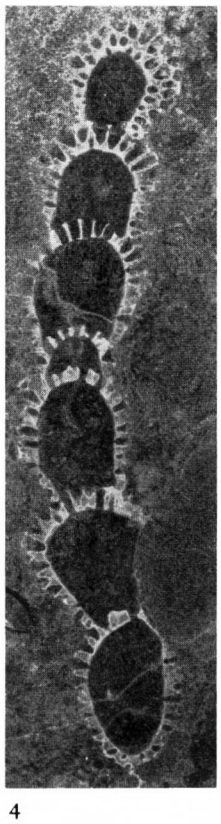
TAFEL 8

1



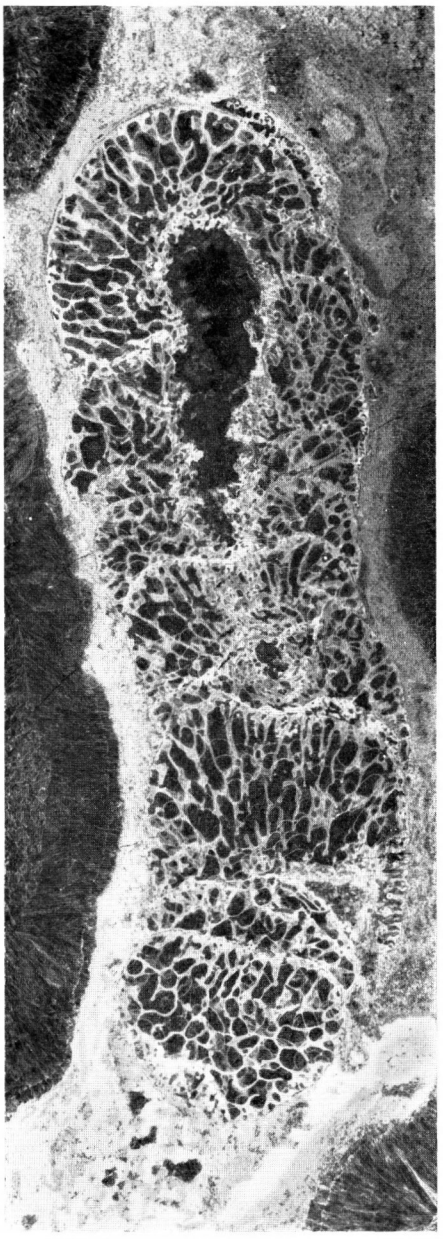
2

3

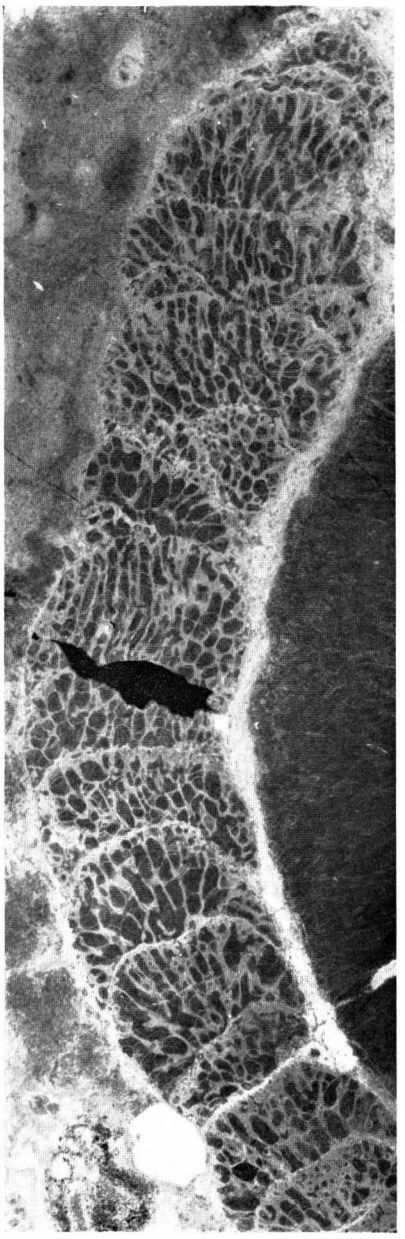


4

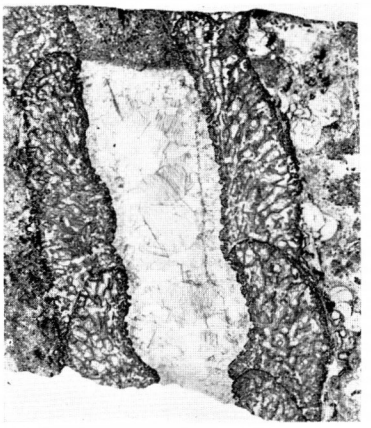
5



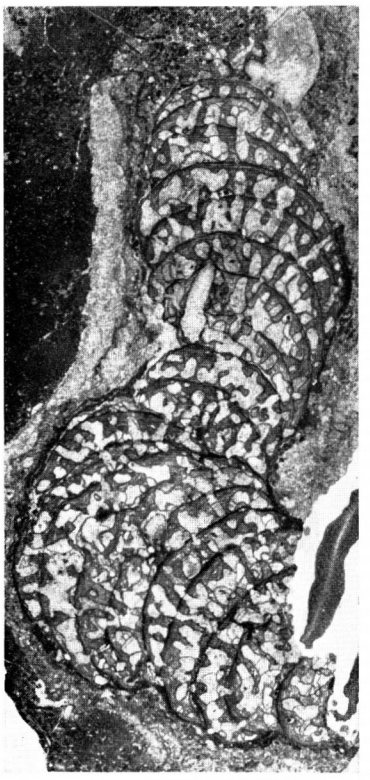
1



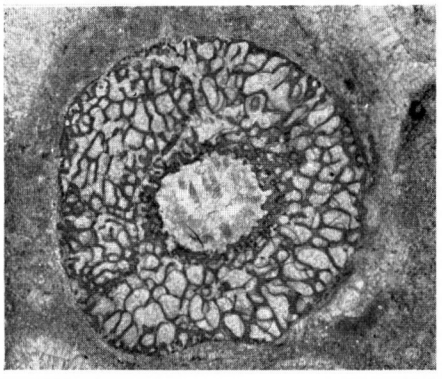
2



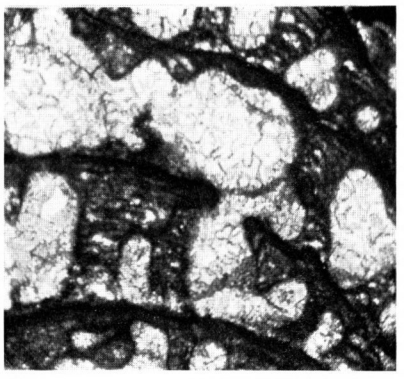
4



5



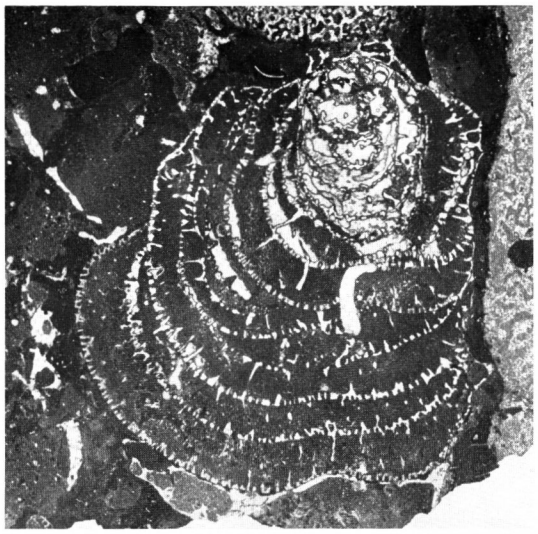
3



6

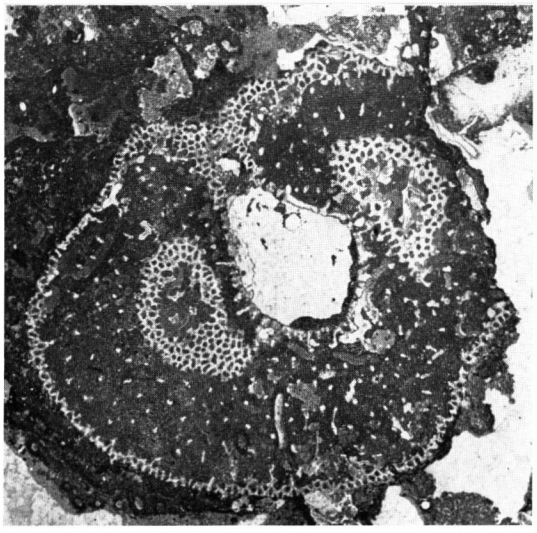
7

TAFEL 10

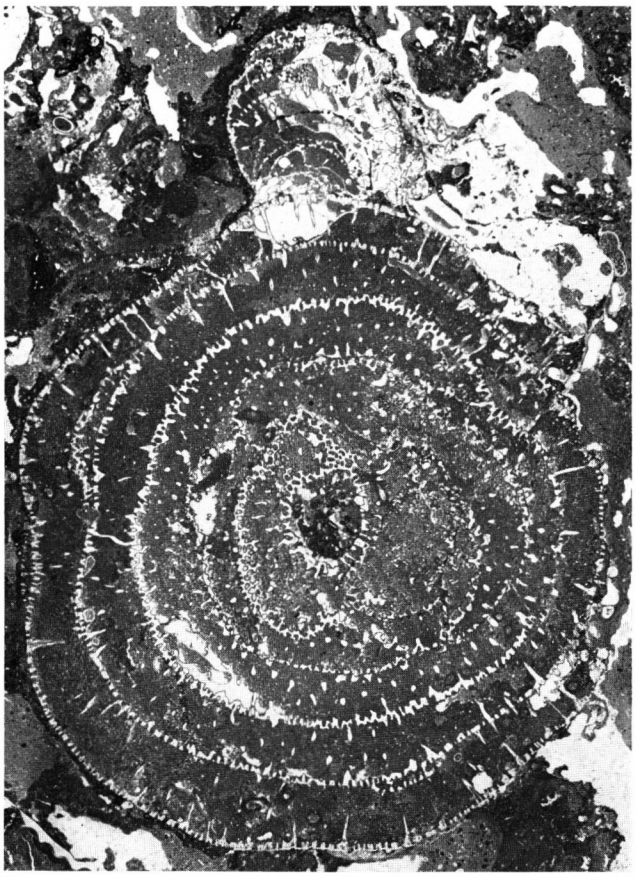


1

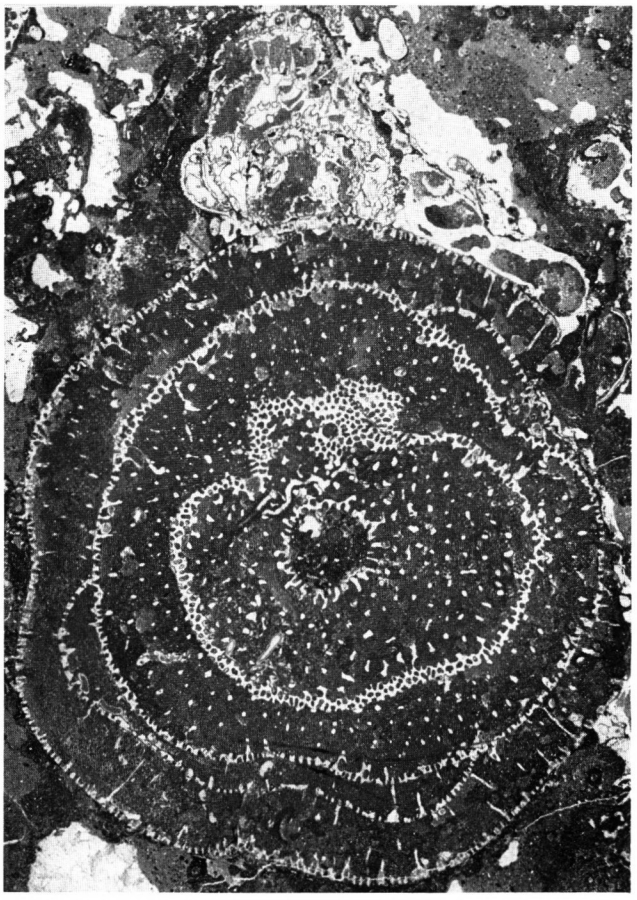
2



5



3



4