

Grondboor en Hamer	6	1981	pag. 156 — 174	8 afb.	Oldenzaal, december 1981
-----------------------	---	------	-------------------	--------	-----------------------------

Anthaspidelliden (sponzen) uit het Oostzeegebied

Anthaspidellids (Porifera) from the Baltic

Th.M.G. van Kempen

SUMMARY

The anthaspidellids are an important Palaeozoic group of lithistids which are well-represented, both in number and in species, among the river- and ice-transported sponge erratics, found in secondary resting places in northern and western Europe (among others on Gotland, in the Netherlands and in northern Germany inclusive of the island of Sylt). These erratics originate from eroded, for a substantial part submarine, Palaeozoic sedimentary rocks in the eastern to northern part of the Baltic area. A brief review is given of the development of this group through the Ordovician period. The anthaspidellids were ubiquitous and not only inhabited the shallow open continental shelf, but were also common reef dwellers. By Middle Ordovician times many reefs and bioherms were built and dominated by anthaspidellids. One of the geologically oldest and first reported representative of this group is the genus *Archaeoscyphia* HINDE, 1889, the earliest Ordovician reef building metazoan. A well-preserved Baltic specimen of this genus is presented in this paper, together with some instructive examples of the younger Ordovician genus *Calycocoelia* BASSLER, 1927, which is a fairly commonly occurring sponge among the erratics of Baltic origin. All the specimens described here are from the excellent collection of Mr. U. VON HACHT, Hamburg, and were collected from arenaceous fluvial deposits of young Neogene age on Sylt.

Already by Late Ordovician, and certainly during Silurian times, the anthaspidellids had withdrawn from the reef environment and were replaced by algae, stromatoporoids and corals. Astylospongiids and hindiids flourished in the Silurian but apparently they never occupied the reefs as did their precursors, the anthaspidellids.

Up to now bodily preserved Silurian sponges have not been reported from the carbonaceous stratified and biohermal bedrock of Gotland and Esthonia. In addition, loose lithistid spicules appear to be far from commonplace fossil remains within the same bedrock. Therefore, it seems likely that sponges formed only a minor benthic faunal element in the Baltic Silurian shelf sea. This may account for the apparent lack of unquestionable, Silurian Baltic material amongst the erratic sponge assemblages in Europe.

INLEIDING

Onder de sponszwerfstenen van Baltische herkomst is *Aulocopium aurantium* OSWALD, 1850 zonder twijfel het taltijkst vertegenwoordigd. Deze Vroeg-Paleozoische spons moet plaatselijk op de zeebodem net zo algemeen zijn geweest als boterbloemen in een zomerwei. Het hoeft daarom niet te verwonderen dat het

juist deze sponssoort is, die in Europa als eerste van zijn groep werd benoemd en beschreven (OSWALD, 1847). RAUFF (1895) benoemde *Aulocopium* tot het typegenus van zijn familie Aulocopidae, een naam die door de LAUBENFELS (1955) werd gewijzigd in Aulocopiidae. Enkele jaren eerder echter had ULRICH (1890) de familie Anthaspidellidae opgericht - typegenus *Anthaspidella* - waarin hij ettelijke tot dan onbekende Noord-Amerikaanse genera onderbracht, die een skeletstructuur hebben, sterk overeenkomend met die van *Aulocopium*. Ergo nam ULRICH laatstgenoemde, tezamen met RAUFF's subgenus (thans genus) *Aulocopella*, mede in zijn nieuwe familie op. De geldige naam Anthaspidellidae heeft voorrang op het recentere Aulocopiidae. Ter systematische plaatsbepaling: Anthaspidelliden zijn uitgestorven demosponzen behorend tot de nog recent voorkomende groep der lithistiden. Lithistiden waren en zijn obligaat mariene dieren.

Naast *Aulocopium* en de vrij sporadische *Aulocopella*, komen in het gezelschap van de Baltische anthaspidellide sponszwerfstenen ook andere familieleden voor die tot in de 60er jaren in de Europese sponsliteratuur ongenoemd zijn gebleven (VAN KEMPEN, 1969, 1978, 1980), alhoewel niet altijd onopgemerkt (KRUL, 1954).

ONTWIKKELING IN DE TIJD

De anthaspidelliden zijn een belangrijke Paleozoische sponsfamilie. Niet zozeer vanwege het ruime aantal van een 45-tal geslachten dat hierin is ondergebracht, of het grote stratigrafische bereik dat zij als groep vertonen, maar omdat we met deze familie aan de basis staan van een geweldige ontwikkeling der lithistiden. De geologisch oudste tot nu toe bekende lithistide is namelijk een anthaspidellide. Anthaspidelliden hadden een wereldwijde verspreiding in niet te ondiepe en niet stagnerende, warmere wateren der Paleozoische zeeën. Zij bewoonden zowel de open continentale hellingen met een bij voorkeur carbonaatrijke, al of niet verharde bodem, alswel het rifbiotoop. De vroegste anthaspidellide dateert uit het Kambrium (Australië), terwijl de laatste geslachten zich tot in het Laat-Perm (Indonesië) hebben gehandhaafd. Vondsten van anthaspidelliden zijn nu vooral bekend uit Noord-Amerika, maar ook uit Europa, Rusland, Groenland, Australië, Burma en Indonesië. Tot voor kort waren de enige vindplaatsen in Europa Sutherlandshire in Noordwest-Schotland (zie PEACH & HORNE, 1930) en Bereneiland (HOLTEDAHL, 1920).

Het bloeitijdperk van de al of niet met het rifbiotoop verbonden anthaspidelliden beslaat globaal de periode van het vroeg Midden-Ordovicium (vroegste Llanvirn) tot in het Laat-Ordovicium (Caradoc); hierin bereikten zij hun optimum in diversiteit en verspreiding (FINKS & HILL, 1967).

In West-Utah zijn in een successie van Onder- tot Midden-Ordovicische kalksteenlagen (spons)riffen en rifachtige bouwsels van beperktere omvang - biohermen - aangetroffen, die een beeld geven van hun ecologische ontwikkeling gedurende deze periode (RIGBY, 1966, 1971; CHURCH, 1974). In de oudst bekende, Vroeg-Ordovicische biohermen spelen sponzen nog een bijkomstige rol. Het zijn dan nog voornamelijk door blauwalgen gevormde hoopvormige bouwsels, stromatolieten geheten, die domineren. Jongere lagen van dit gesteentekomplex geven een immense rif- en biohermontwikkeling te zien, die gekenmerkt wordt door een steeds rijkere en tenslotte dominerende sponsfauna in het Chazy. Stromatolietvormingen blijven aanwezig maar domineren niet in dit rifbiotoop. Een veel voorkomend, wijdverbreid flora-element in combinatie met de sponzen was *Calathium* BILLINGS, een receptaculitide kalkalg. De sponzen waar het hier om gaat, zijn in hoofdzaak anthaspidelliden, waarvan het geslacht *Archaeoscyphia* een van de oudste en bekendste is. *Archaeoscyphia* is ook vertegenwoordigd onder de Baltische sponszwerfstenen (fig. 1). Enkele andere bekende rifbewoners uit de groep der anthaspi-

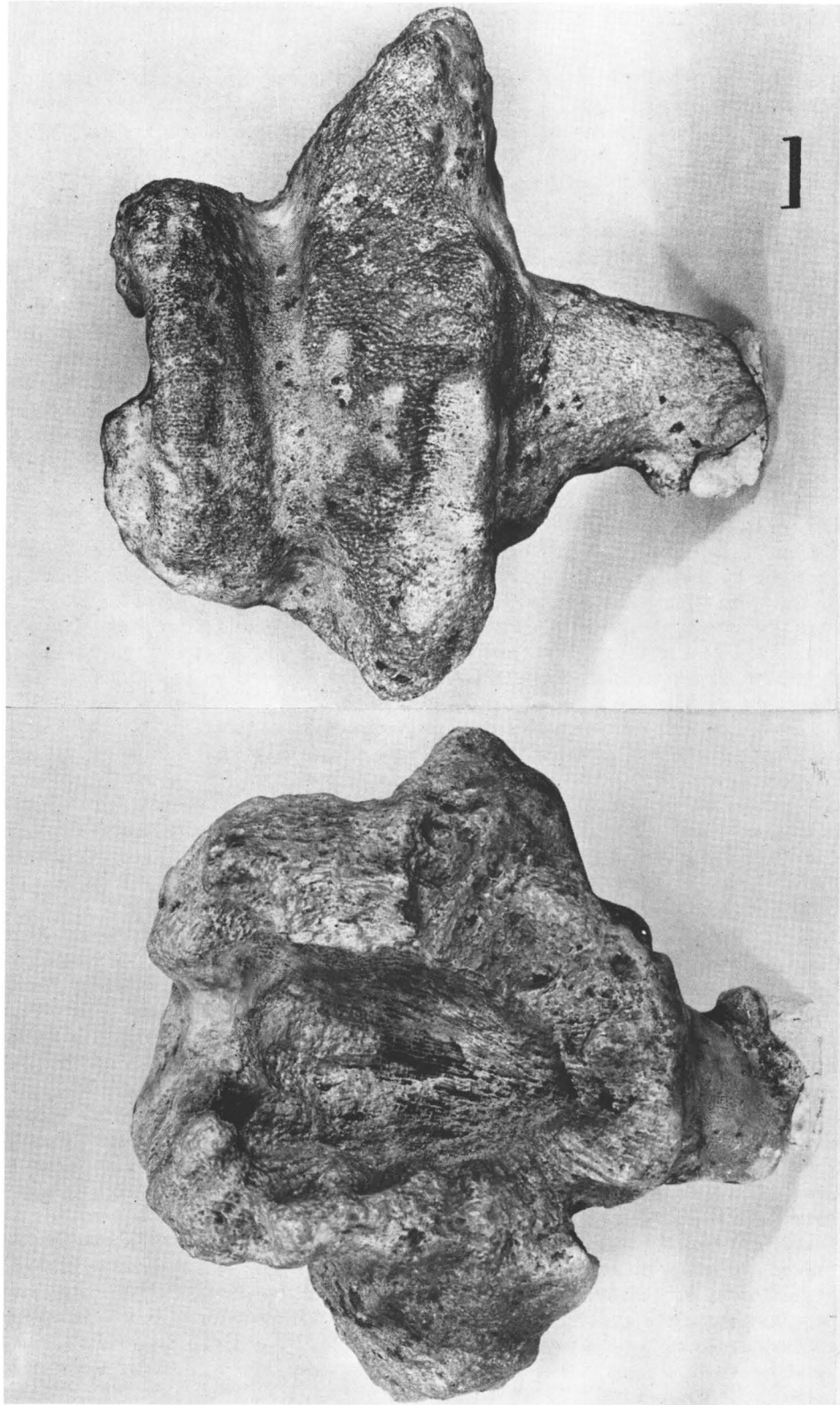


Fig. 1

Fig. 1. *Archaeoscyphia baltica* VAN KEMPEN. Zelfde exemplaar van twee kanten gezien. Verkiezelde, Laat-Ordovicische sponszwervsteen uit groeve 3, Braderup, Sylt. kollektie U. VON HACHT. Balk = 10 mm.

Different side views of same specimen of *Archaeoscyphia baltica* VAN KEMPEN. Late Ordovician. Sponge erratic from Sylt. Source area: Baltic. Collection U. VON HACHT, Hamburg. Bar = 10 mm.

delliden: *Anthaspidella*, *Zittelella*, *Patellispongia*, *Psarodictyon*. Al deze typen kunnen in principe ook onder de Baltische zwervelingen aangetroffen worden; een fragment van *Anthaspidella* bijvoorbeeld is in de belangrijke Sylt-kollektie van U. VON HACHT, Hamburg. Deze en veel andere typen anthaspidelliden waren primair betrokken bij het ontstaan, de opbouw en het domineren van de vele Ordovicische sponsriffen en biohermen verspreid over de toenmalige zeeën.

Verschillende geslachten ontwikkelden een vlakke, diskus-, schaal- of laagrechtvormige en zelfs bladvormige groeiwijze en konden meer dan een halve meter in doorsnee worden. Voor rifbouw is dit geeignet, want het bevordert faciesdifferentiatie en substraatbinding, en biedt ecologische niches aan veel andere organismen, zowel plaatsgebundene als voortbewegende. Anthaspidelliden met slankere, opgerichte groeiwijzen (*Archaeoscyphia*, *Zittelella*, enz.) vormden veelal kolonies of stoelen waarvan het verband onderling en met het substraat werd bevorderd door de gekombineerde werking van accumulerend kalkslib en detritus (KAPP, 1975) en incrustatie door organismen als: Kalkalgen (*Girvanella*, *Rothpletzella*, *Hedstroemia*, e.a.), stromatoporoiden (bijv. *Cystostroma*), en bryozoën (o.a. *Batostoma*; hieronder vallen ook de z.g. hidden encrusters, die verscholen leefden onder en tegen de breed overwelfende sponzen; CUFFEY, 1977).

Van Onder- naar Boven-Ordovicium zien we globaal de volgende ontwikkeling: In Onder-Ordovicische(Arenigische) gesteenteformaties in West-Texas en Zuid-Oklahoma (TOOMEY & HAM, 1967; TOOMEY, 1970; RIGBY & TOOMEY, 1978) bijvoorbeeld komen biohermen voor die gedomineerd worden door een associatie van *Archaeoscyphia* en accumulaties van de receptaculitide kalkalg *Calathium*. Onder de overige vergezellende rifbouwende organismen komt ook de problematische, soms dominerende alg *Pulchrilamina* TOOMEY & HAM voor. Het bloeitijdperk van dit organisme overlapt dat van de sponzen voor een groot deel (zie HECKEL, 1974, p. 123).

Van Maryland (Oostkust V.S.) wordt *Archaeoscyphia annulata* CULLISON vermeld, evenals de vroeg optredende tabulaatkoraal *Lichenaria*, beide uit biostromale dolomitische kalksteenlagen. Van overeenkomstige Onder-Ordovicische facies van de Minganeilanden in Quebec komt het typemateriaal van *Archaeoscyphia minganensis* (BILLINGS) HINDE. Het is de eerste anthaspidellide van het Amerikaanse kontinent die benoemd en beschreven werd, zij het in eerste instantie als *Petraia minganensis* BILLINGS, 1859 (koraal) en later als *Archaeocyathus minganensis* BILLINGS, 1861.

De bekende kalksteenformaties van vroeg Midden-Ordovicische ouderdom in de Champlain Valley van de staten New York, Vermont en aangrenzend Quebec, en zuidelijker in de beide Virginia's, bevatten riffen en biohermale opbouwsels vanaf het vroegste- tot in het Laat-Chazy. Als geheel vertonen deze rifstructuren faunistisch een veel gevarieerder beeld dan die uit het Vroeg-Ordovicium. Verschillende biohermen werden gedomineerd door een rijke fauna van anthaspidellide sponzen (o.a. *Zittelella*, *Anthaspidella*).

Voor het eerst ontstaan er nu ook biohermen waarin trepostome en cyclostome bryozoën, stromatoporoiden en koralen (rugose, maar vooral tabulate) domineren.

Het zijn geduchte voedsel- en/of plaatsruimte-konkurrenten voor de sponzen (PITCHER, 1971; WILSON, 1975; KAPP, 1975; enz.). Waar bijvoorbeeld demosponzen en stromatoporoiden concurrerend voorkwamen bezetten eerstgenoemde voornamelijk de flanken der riffen en biohermen, vooral dié zijden, welke geëxposeerd lagen op de open paleo-zee (FINKS, 1980).

Gedurende het Ordovicium waren het veelal anthaspidelliden die de sponsfauna in het rifbiotoop vertegenwoordigden. Maar er waren vanzelfsprekend uitzonderingen. Uit West-Virginia zijn Midden-Ordovicische biohermen bekend (RIGBY, 1971) die voor het grootste deel zijn opgebouwd uit sponzen van het geslacht *Dystactospongia* MILLER (taxonomische positie niet zeker, waarschijnlijk een sublitistide).

In inter-biohermale facies van Chazy-ouderdom worden vaak talrijke worteltoefen aangetroffen. Van oorsprong zijn dit lange bundels ineen gedraaide kiezelnaalden, toebehorend aan glassponzen (hexactinelliden) en dienend voor verankering van de spons in niet-verhard sediment. Dergelijke structuren zijn ook bekend uit Baltische verkiezelde kalkzwerfstenen als *Pyritonema subulare* (ROEMER) RAUFF, 1894 (p. 26 p.). Deze glassponzen leefden kennelijk gelijktijdig met de rifbewonende anthaspidelliden zij het, zoals gebruikelijk bij dit soort fragiel gebouwde dieren, in dieper en rustiger water.

In riffen en biohermen van Boven-Ordovicische ouderdom blijkt de dominerende rol aan sponzen i.c. anthaspidelliden te zijn uitgespeeld. De reeds in het Midden-Ordovicium tot ontwikkeling gekomen stromatoporoiden en tabulaatkorallen veelal in combinatie met stromatolietvormende blauwalgen - bepalen voor een belangrijk deel het rifbeeld (TWEINHOFEL, 1950; HECKEL, 1974; HECKEL & PABLONSKY, 1979).

Niettemin komen anthaspidelliden nog algemeen voor, zowel als bewoners van het rifbiotoop, als in het sublitorale milieu van de toenmalige continentale hellingen. Daarvan getuigt de overvloed aan Baltische Laat-Ordovicische (Caradocische - Ashgillische) sponszwerfstenen, afkomstig uit verschillende nivo's in het Estlandse en aanliggend onderzeese vaste gesteente. Daarenboven vermeldt WIMAN (1908) enkele vondsten van Baltische anthaspidelliden (*Aulocopium*) van de Zweedse kust ter hoogte van de Botnische Zee. Dergelijke exemplaren zijn hoogst waarschijnlijk afkomstig uit het vaste kalkgesteente van Boven-Ordovicische ouderdom dat is aangetoond op de bodem van de Botnische Zee (zie o.a. WINTERHALTER, 1972). Van Noord-Amerika zijn eveneens anthaspidelliden beschreven uit kalksteenlagen van ongeveer dezelfde ouderdom als de Baltische (Boven-Llandeil tot Ashgill: ULMER & EVERET, 1890; HINDS, 1903; FOERSTE, 1903, West-Tennessee; RIGBY & BAYER, 1971, Minnesota en Iowa, e.a.).

Uit de schaduw van de in betekenis aanemende anthaspidelliden komen tijdens het Laat-Ordovicium enkele andere sponsgroepen naar voren t.w. de astylospongiiden (*Astylospongia*, *Caryospongia*, *Carpispongia*, *Palaeomanon*), hindiiden en astraeospongiiden (zie o.a. BAYER, 1967; WENDT, 1980; WIEDENMAYER, 1980). Deze zijn, met de anthaspidelliden, rijk vertegenwoordigd. De hindiiden vormen een weinig gedifferentieerde groep. Astylospongiiden en astraeospongiiden komen tijdens het Siluur tot volle ontwikkeling en diversiteit.

Boven geschilderde ontwikkeling zag zich in het Siluur duidelijk voort: Een geweldige, mondiale uitbreiding van het rifbiotoop op de effen plaats, zie o.a. FLODÉN (1980), die met tectonisch onderzocht het bestaans van omgekeerde Silurische rifbarrières heeft aangetoond in het centrale deel van de Gostreboheden. Algen, stromatoporoiden en korallen zijn dan de dominerende bouwvorschers, terwijl de anthaspidelliden in het rifmilieu (nog steeds een overvloedige) rol spelen.

Astylospongiiden en hindiiden, die nog niet op het wereldtoneel aanwezig waren toen de oudste rifbewonende Ordovicische anthaspidelliden (*Archaeoscyphia*) reeds existeerden, schijnen nooit rifbouwend of -dominerend te zijn geweest (wel bewonend), ook niet tijdens hun hoogtepunt in het Siluur. Zij hebben blijkbaar, zoals RIGBY (1971, p. 1378) het uitdrukt, nooit de ecologische plaats kunnen innemen welke voordien door de anthaspidelliden werd bezet. Mogelijk, zo valt te veronderstellen, had dit voordien - d.w.z. na de bloeitijd van de anthaspidelliden in het Midden-Ordovicium - ook reeds betrekking op bijvoorbeeld de aulocopiiden.

Bekende Silurische sponsfauna's zijn o.a. die uit het Great Lakesgebied in het oosten van de V.S. en Canada (Indiana, Illinois, Quebec), en uit Tennessee. De Great Lakes-sponzen bevolkten het rif- en tussenrifbiotoop, terwijl dezelfde spons-typen vermeld van Tennessee klaarblijkelijk afkomstig zijn uit gewone mariene ondiepwater-milieus. Wat bij deze faunabeschrijvingen onmiddellijk in het oog springt, is het ontbreken van anthaspidellide vertegenwoordigers; het gaat voornamelijk om astylospongiiden, astraeospongiiden en hindiiden (zie ROEMER, 1860; RAUFF, 1893-1895; LOWENSTAM, 1948, 1957; RIGBY, 1971).

Alhoewel fossielrijk, worden uit het vaste, gelaagde en biohermale carbonaatgesteente van Silurische ouderdom op Gotland en in Estland geen sponzen vermeld (zie o.a. TEICHERT, 1928; HEDE, 1960; KALJO, 1970; MANTEN, 1971; NEBEN & KRUEGER, 1973, 1979). Sponzen hebben in de kontinentale Silurische ondiepzee van het Baltische gebied beslist niet ontbroken, getuige de aanwezigheid van sponsnaalden, maar hun voorkomen moet er naar het lijkt beperkt zijn geweest.

Een uitvoerige studie van MANTEN (1971) aan de Gotlandse riffen toonde aan, dat noch in de eigenlijke rifkalksteen, noch in het omringende geslaagde gesteente sponzen zijn aangetroffen, wel een bescheiden bijdrage aan gecalcificeerde hexactinellide en lithistide sponsnaalden.

In een gedetailleerde lithologische en paleobiologische studie van sedimentair gesteente uit het jongere Siluur (Ludlov) van Zuidoost-Gotland, wordt helemaal niet gerefereerd aan het voorkomen van lithistide sponzen, of zelfs maar aan losse sponsnaalden (STEL & DE COO, 1977).

LAUFELD & JEPSSON, (1976), die onderzoeken verrichtten naar het voorkomen van verkiezelde fossielen in de vaste carbonaatondergrond van Gotland, vonden in geen van de 25 besproken lokaliteiten van onderzoek - verspreid over het hele eiland en op verschillende stratigrafische nivo's - ook maar een enkele spons. Slechts op twee plaatsen, elk uit een ander nivo, troffen zij verkiezelde sponsnaalden aan.

Reeds op grond van het bovenstaande moet wel gekonkludeerd worden - en dat geldt even zo goed voor het Estlandse Siluur - dat de kans op het aantreffen van Baltische sponszwervstenen van Silurische ouderdom, al of niet in of met resterend moedergesteente, uitermate klein is; in het bijzonder voor anthaspidelliden.

SKELET

Skeletbeschrijvingen zijn doorgaans oninteressante lektuur. Er wordt hier dan ook geen gedetailleerde beschrijving van gegeven, maar enkele feiten dienen voor een beter begrip toch wel naar voren te worden gebracht. De bijgaande figuren visualiseren een en ander.

Preservering. Alle lithistiden - lithos, steen, duidt erop dat het skelet van recente exemplaren zich tussen duim en wijsvinger niet laat samendrukken - zijn gekenmerkt door een skelet opgebouwd uit discrete elementen, desma's genaamd. Skeletten samengesteld uit desma's hebben goede fossilisatiekansen omdat ze ook na de dood van het organisme intact kunnen blijven.

Bij inbedding en fossilisatie van desmaskelletten zijn de meest voorkomende, in een vroeg stadium optredende diagenetische veranderingen: De minerale vervanging van het gemakkelijk oplosbare skeletopaal (amorf, vaak aangeduid als opaal-A) door calciumcarbonaat (calciet), of de omzetting ervan in kristallijn kiezelzuur. Dit laatste verloopt gewoonlijk via de tussenstap waarbij een lage-temperatuurvorm van cristobaliet neerslaat uit opgelost skeletopaal. Cristobaliet - in de literatuur vaak aangeduid met opaal-CT - is altijd een vroeg-diagenetische, kristallijne kiezelzuur-fase die metastabiel is en zich na verloop van tijd (gerekend in tientallen miljoen jaren) dan ook omvormt tot mikrokristallijn kwarts. Kwarts kan onder bepaalde omstandigheden, in een vroeg stadium van diagenese ook direkt (primair) uit een oplossing van biogeen kiezelzuur kristalliseren (zie o.a. LANCELOT, 1973; KASTNER et al., 1977, met opgegeven referenties). Uit lichtbrekings-bepalingen van enkele Baltische sponsverkiezelingen blijkt dat deze een fijnkristallijn-vezelige structuur vertonen, waarbij $n_o = > \pm 1.532$ en $n_e = < \pm 1.540$. Deze waarden komen overeen met die van chalcedoon of eventueel chalcedonische kwarts (zie PELTO, 1956; PITTMAN, 1959, p. 124; LANCELOT, 1973, p. 381; KASTNER, 1978, p. 743).

In veel Baltische sponsverkiezelingen is niet het skelet gechalcedoniseerd, maar de matrix waarin het ligt ingebed (zie fig. 4). Dit duidt erop, dat het skelet ooit in een fase heeft verkeerd waarin het kiezelzuur werd vervangen, naar alle waarschijnlijkheid door het minder bestendige calciumcarbonaat. Verkiezelde restanten hiervan in een voor de rest uitgehold skeletstelsel zijn vaak nog aanwezig in de vorm van een lichtgekleurd fijnkorrelig, zacht of verhard materiaal dat in zuur niet meer opbruist.

Vrij vaak zijn in hetzelfde sponsfossiel zowel verkiezelde (massieve) als niet-verkiezelde (veelal holle) skeletelementen aanwezig (zie RAUFF, 1893-4, p. 215). Petrografisch onderzoek zou eventueel aan het licht kunnen brengen of het skelet van dergelijke exemplaren meerdere keren achtereenvolgend is geweest aan gehele of gedeeltelijke minerale omkering (zie WALKER, 1962; FUNK, 1971).

Vorm en structuur. De vorm van desma's en hun wijze van onderlinge verbinding is soortspecifiek. Individuele desma-elementen zijn onderling in vorm aangepast, zodat zonder vergroeiing of versmelting een hecht verband wordt bewerkstelligd. Het basis-element van het anthaspidellide skelet is de enkel-armige dendroclon (zie de raster-electronenmicroscopische stereofoto's bij VON HACHT in Grondboor en Hamer, 1978, no. 6, fig. 2 op blz. 184). Dendroclonen verbinden zich met elkaar op een manier zoals weergegeven hierin, fig. 2. Veel dendroclonen hebben, zoals bijvoorbeeld in het genus *Aulocopium*, een vertakte vorm; deze vormen zijn te beschouwen als variaties op de een-armige grondvorm. De oudste bekende anthaspidellide spons, t.w. *Arborella mors* GATEHOUSE, 1967 uit het vroeg Midden-Kambrium van Noord-Australië, bezat voornamelijk enkel-armige dendroclonen.

Fig. 2. REM-stereofoto's van het anthaspidellide skeletnetwerk.

Boven: Lengtedoorsnede; het ladder-principe van de rangschikking der spiculaseries komt goed tot uitdrukking. De skeletstrengen verlopen vertikaal in het sponslichaam. De afbeelding dient in feite een kwart slag naar links gedraaid (divergentie naar de top!). Strengen gevormd door vervlechting van de vertikaal georiënteerde wortelachtige uitlopers der gezamenlijke elementen.

Beneden: Hetzelfde skelet op dwarse doorsnede. Foto's ter beschikking gesteld door U. VON HACHT.

SEM stereo pairs of the anthaspidellid skeletal net. Top: longitudinal section. Bottom: same skeleton in transverse section.

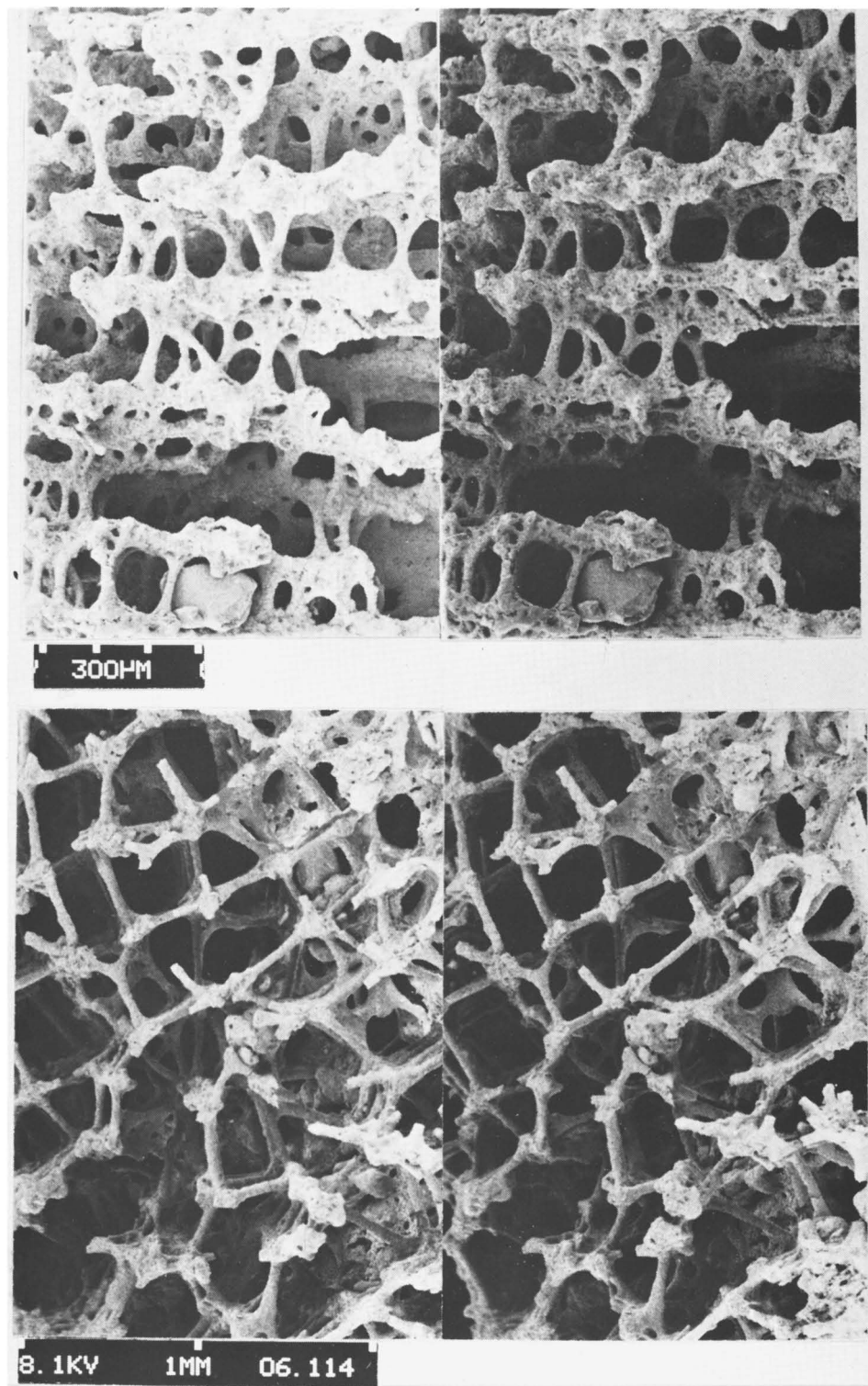


Fig. 2

Fig. 3

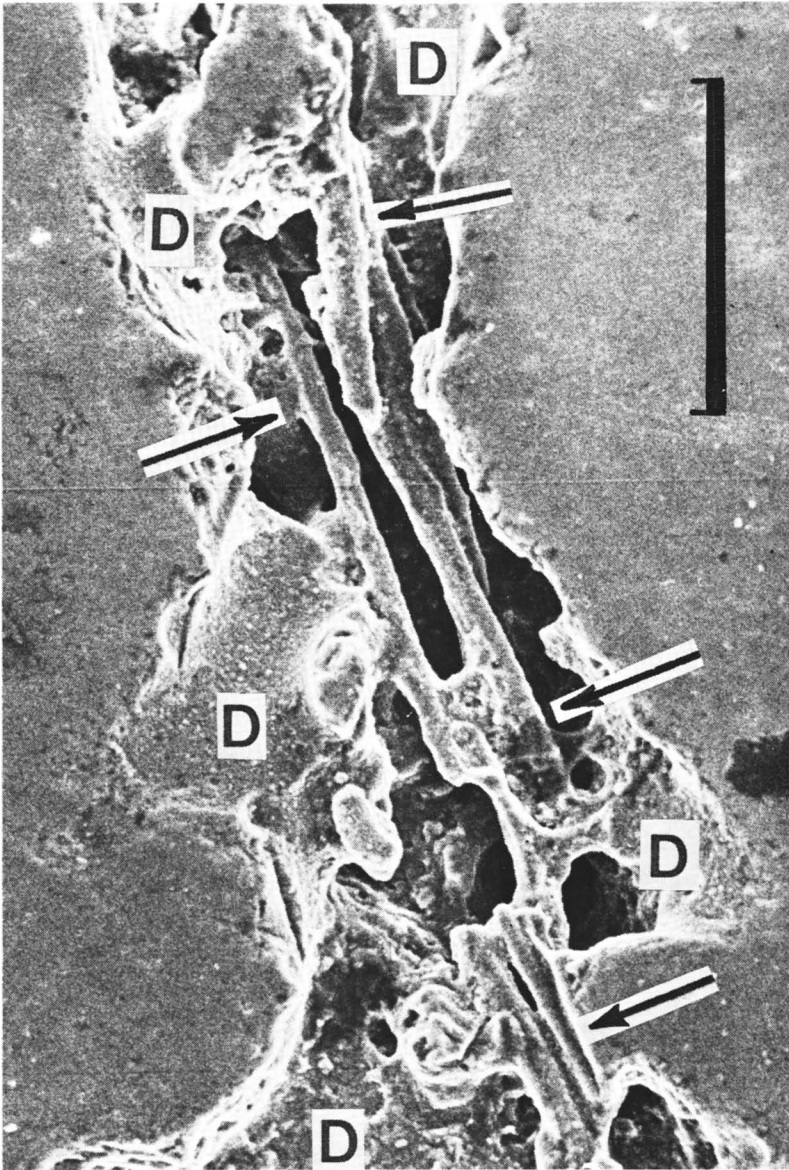


Fig. 3. Gepolijst vlak met fragment van een anthaspidellide skeletstreng in lengtedoorsnede. In de kern van de streng - oorspronkelijk ingeklemd tussen de wortelachtige uiteinden der dendroclonen - gladde, een-assige, elkaar in lengterichting overlappende (veelal gebroken) naalden; zie pijlen. Deze z.g. hart- of kernnaalden zijn niet dikker dan 8-10 μm . Merk op, dat deze naalden verkiezeld zijn, terwijl de veel forsere dendroclonen slechts reesteren als natuurgetrouwe, in chalcedoon uitgespaarde holten (D). REM-foto J. SMIT, Laboratorium voor electronen microscopie, Universiteit van Amsterdam. Balk = 0,1 mm.

Polished surface with small portion of an anthaspidellid skeletal strand cored with tiny, lengthwise overlapping, smooth monaxons (arrows; diameters of these spicules 8-10 μm). Longitudinal section. Notice the coring spicules being massively chalcedonized, whereas the dendroclones (D) remained only as molds within the chalcedonic groundmass. SEM photo-micrograph by J. SMIT, Laboratory for electron microscopy, University of Amsterdam. Bar = 0.1 mm.

Sponsindividueen bezitten meestal - bij fossielen moeten we helaas vaak zeggen: bezaten - meerdere typen authentieke skeletelementen. Zo ook de anthaspidelliden, die naast dendroclonen bijvoorbeeld ook rhizoclonen herbergen; zie VON HACHT (1978, boven geciteerd, o.a. fig. 3b, 4a, c). Pas sinds enkele jaren is van een aantal anthaspidellide geslachten bekend (VAN KEMPEN, 1978, 1980), dat binnenin hun door dendroclonen gevormde skeletstrengen gladde, elkaar overlappende, eenassige naalden voorkomen (fig. 3). Van plaats tot plaats kunnen deze z.g. hart- of kernnaalden binnenin een streng in aantal variëren van een enkel exemplaar tot dichte bundeltjes, hetgeen de strengkern dan een vezelige structuur verschaft. Kernnaalden (Engels: coreing spicules) zijn inmiddels ook aangetroffen in het skelet van *Aulocopium*, maar (nog) niet in dat van *Archaeoscyphia*. Het is mogelijk dat van kernnaalden voorziene strengen een onder anthaspidelliden veel verbreider fenomeen is dan op dit moment bekend is.

Het anthaspidellide skelet kenmerkt zich door twee opvallende aspecten die met de structuur ervan samenhangen:

1. Het vertoont bij verticale doorsnede van de spons een van voet naar top regelmatig uitwaaiërend raamwerk van laddervormig gerangschikte dendroclon-series. Een *Aulocopium aurantium* bijvoorbeeld, aldus doorgezaagd, vertoont dit voor de familie Anthaspidellidae zo karakteristieke patroon, waardoor zelfs fragmenten direct herkenbaar zijn (fig. 4).

2. Bij een dwarse, horizontale, doorsnede vinden we hier echter niets meer van terug. Het skelet kan dan bedrieglijk veel lijken op dat van een astylospongiide, zelfs op dat van een hexactinellide, of op een stromatoporoïde van het geslacht *Actinostroma* (fig. 2, beneden).

HET GESLACHT ARCHAEOSCYPHIA

Archaeoscyphia HINDE, 1889 is een genus van karakteristiek gevormde, in principe cylinder- tot vaasvormige sponzen met massieve, ringvormig gewelfde wanden. Binnen het genus zijn een viertal soorten ondergebracht, waarvan één een vertakte groeivorm heeft. De overige soorten laten zich morfologisch niet scherp van elkaar afgrenzen. De Noord-Amerikaanse *Archaeoscyphia annulata* CULLISON, 1944 is gekarakteriseerd als een staande cylinder met meerdere horizontale, regelmatig boven elkaar geplaatste ringvormige welvingen, die van basis naar top in dikte en omvang toenemen. Deze sponzen konden een hoogte bereiken van ca. 25 cm (TOOMEY, 1970).

De Canadese *Archaeoscyphia minganensis* (BILLINGS) HINDE, 1889 wordt beschreven als een cylinder- tot bekervormige spons die even breed als hoog kan zijn en van rijen bultige- tot ringvormige wandverdikkingen is voorzien. De bekende, steeds weer afgebeelde rekonstruktie van BILLINGS (1865, fig. 343; zie ook DE LAUBENFELS, 1955, p. E53, en de gekorrigeerde figuur in RAUFF, 1894, pl. I:1) geeft een vertekende indruk van deze spons want zij is te sterk gebaseerd op de gekromde kelkvorm van een rugosekoraal. Volwassen exemplaren van *A. minganensis* konden meer dan 60 cm hoog worden.

Archaeoscyphia baltica van KEMPEN, 1978 heeft variabele, veelal onregelmatig gevormde of verlopende ring- tot knobbelvormige wandverdikkingen, waarvan de ruggen zachtrond tot scherp kunnen zijn. Er is steeds een duidelijk te onderscheiden glad, konisch steelgedeelte, waarboven de eerste ringvormige welving van de wand in volle omvang aanwezig is, of zelfs geprononceerder kan zijn dan de erboven volgende (fig. 1). De voet van het steelgedeelte kan puntig zijn of iets verbredend uitlopen en korte worteluitstulpingen vertonen. Van *A. baltica* zijn (nog) geen fragmenten bekend die er op duiden dat individuen van deze soort dezelfde forse afmetingen konden bereiken als de beide andere soorten.



Fig. 4

Fig. 4. Het waaivormige skeletpatroon van een anthaspidellide, ingebed in transparant chalcedoon. Kenmerkend voor de hele groep is, dat de skeletelementen (dendroclonen) in principe een horizontale stand tussen de divergerende strengen hebben. Sponsbasis links beneden. De dichtgeslibde verticale uitstroomkanalen verlopen axiaal in de spons; links en rechts hiervan waaiert het skelet uit in tegenover gestelde richting. Zie ook fig. 2. Balk = 1 mm.

The pinnating strands and spicule series of an anthaspidellid, embedded in translucent chalcedony. Sponge base in lower left corner of the photograph. Light parts are the silted-up vertical axial canals of the excurrent system. See also fig. 2. Bar = 1 mm.

A. annulata en *A. minganensis* zijn de oudste vertegenwoordigers van dit geslacht en zijn beide bekend uit het Arenig, maar *A. annulata* komt waarschijnlijk reeds iets eerder voor (CLOUD & BARNES, 1957, Texas), terwijl alleen *A. minganensis* met zekerheid wordt vermeld uit het Chazy (vroeg Midden-Ordovicium). Vermeldingen in N.-Amerika (of elders) van *A. annulata* en *A. minganensis* uit strata jonger dan het Chazy zijn schrijver niet onder ogen gekomen (fig. 5). Een voorlopige indruk is, dat het bloeitijdperk van deze soorten ongeveer ligt tussen het Laat-Arenig en Vroeg-Llanvirn; dat is, overeenkomstig de Oost-Baltische stratigrafische klassifikatie, ruwweg van de etages B_{2b} tot B_{3b} (fig. 5).

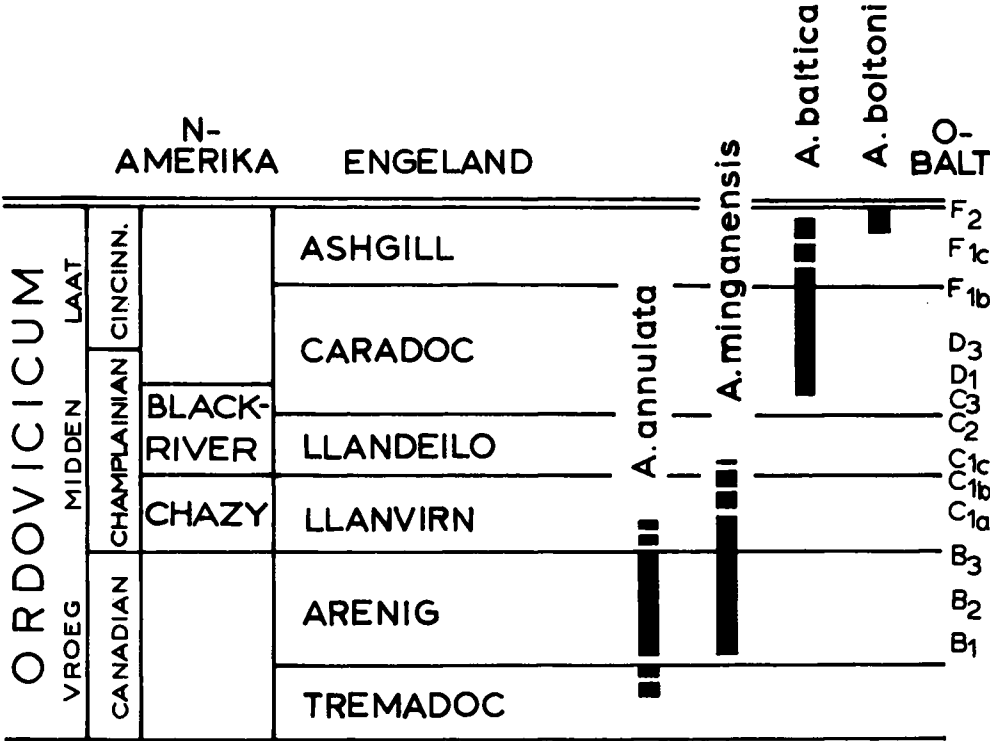


Fig. 5. Benaderd stratigrafisch bereik van het genus *Archaeoscyphia*. Correlaties gekombineerd naar WILLIAMS (1976), SANFORD (1977), MIAL & KERR (1980) en NEUMAN (1976).

Approximate stratigraphic range of the genus *Archaeoscyphia*. Correlations combined after WILLIAMS (1976), SANFORD (1977), MIAL & KERR (1980) and NEUMAN (1976).

A. baltica is jonger en komt op z'n vroegst voor in het Caradoc (vroeg Laat-Ordovicium), en wel vanaf etage C₂₋₃. Wat het voorkomen van *A. baltica* onder de Baltische sponszwerfstenen betreft, bestaat de stellige indruk - mede door mondelinge mededeling van VON HACHT, Hamburg - dat dit zeker geen sporadische verschijning is.

Archaeoscyphia boltoni RIGBY & NITECKI, 1978 is een vertakte spons uit het bovenste Ordovicium (Ashgill) van Quebec, Canada. Deze soort is stratigrafisch jonger, of mogelijk van dezelfde ouderdom (ca. F_{1c}) als *A. baltica*. Opgemerkt zij nog, dat het bloeitijdperk van de vroegste Archaeoscyphiiden dus niet samenvalt met dat van de rest der Ordovicische leden van de familie Anthaspidellidae.

VERDERE ANATOMISCHE KENMERKEN VAN ARCHAEOSCYPHIA

De ringvormige welvingen bij archaeoscyphiiden zijn altijd massief, zodat de sponswand hier het breedst is; grootste gemeten waarde is 4 cm, maar in het algemeen zijn de wanden minder dan 2 cm breed. Tussen de welvingen in is de wand gewoonlijk niet meer dan ongeveer 0,5 cm dik. Zoals bij zoveel anthaspidellide soorten, loopt het zich vernauwende spongocoel bij archaeoscyphiiden uit tot in het bovenste deel van de steel. In de bodem van het spongocoel zien we, bij geschikte conservering, de meestal dichtgeslibde uitmondningen van een of enkele verticale, centraal georiënteerde kanalen die dicht bij de voet van de steel zijn ontsprongen.

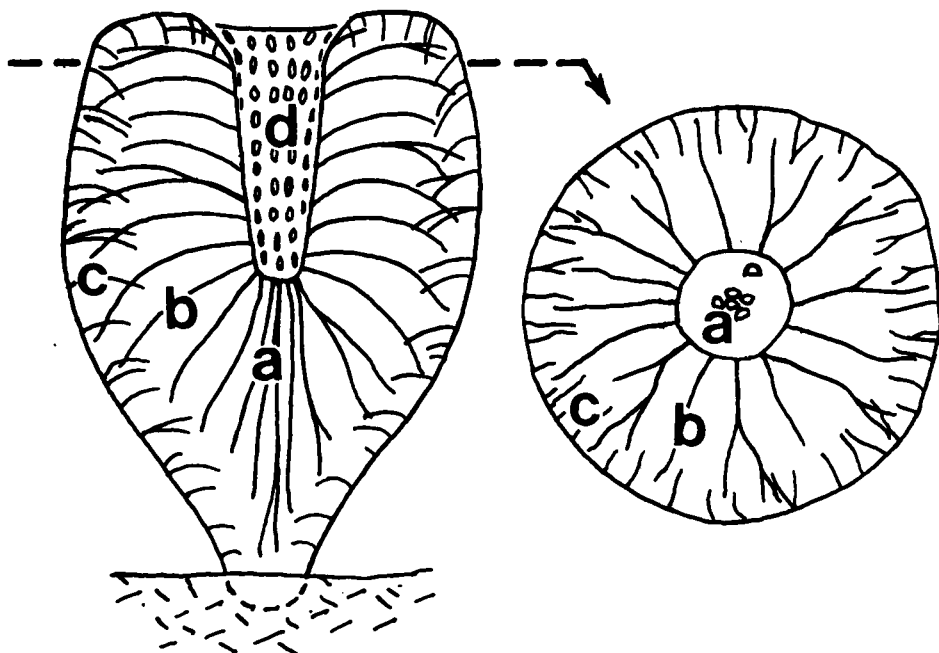


Fig. 6. Schema van het meest voorkomende kanaalsysteem bij anthaspidelliden. Links: Overlangs. Rechts: Dwars. Elk kanaal voorgesteld met een enkele zwarte lijn of cirkel. a, Vertikale uitstroomkanalen; b, boogvormige radiaal-kanalen van het uitstroomsysteem; c, instroomkanalen; d, de boogvormige kanalen op doorsnede gezien in de wand van de centrale lichaamsholte, het spongocoel (e). Het spongocoel kan per soort in diepte variëren, of geheel ontbreken.

Diagram of the canal system as present in most anthaspidellids. Left: Longitudinally. Right: Transversally. Each canal is indicated by a singular black line or circle. a, Vertical excurrent canals; b, arching radial canals (excurrent); c, inlet canals; d, the cross-sectioned radial canals as seen in the spongocoel wall; e, spongocoel. The spongocoel may vary in depth per species, or may be lacking.

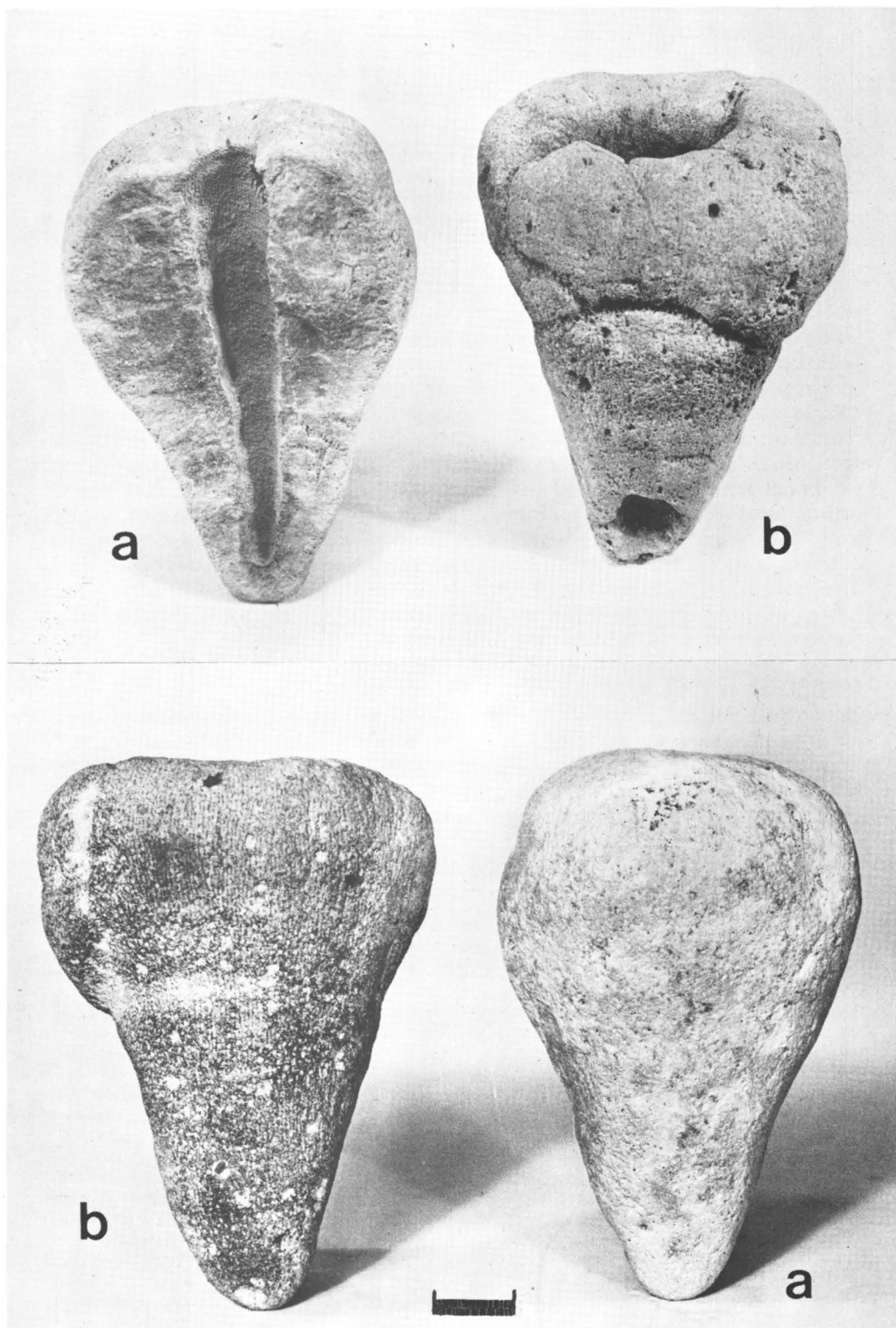


Fig. 7 (zie volgende pagina)

Zie vorige pagina.

Fig. 7. Twee zwerfstenen van *Calycocoelia typicalis* BASSLER, elk in twee tegenovergestelde zijaanzichten. Laat-Ordovicium. Braderup, Sylt (groeve 3). Kollektie U. VON HACHT. Exemplaar a vertoont nagenoeg geen in- en uitwendige structuur meer, maar lichaam en spongocoel onvervormd. Exemplaar b gekneusd en afgesleten; aan één zijde echter is het dekskelet voor een deel nog aanwezig (zie fig. 8A). Balk = 10 mm.

Two Late Ordovician erratic sponge pebbles of *Calycocoelia typicalis* BASSLER, each viewed from two opposite sides. Specimens from Sylt. Collection U. VON HACHT, Hamburg. Source area: Baltic. Internal and external structures of specimen a almost completely obliterated, but form of body and spongocoel not deformed. Specimen b has been squeezed and shows cracks but body wall is locally still provided with the dermal reticulation (see fig. 8A). Bar = 10 mm.

Dit zijn de vroegst aangelegde uitstroomkanalen, vooraf gaande dus aan de aanleg van een spongocoel. Dit principe komen we bij meerdere soorten anthaspidelliden tegen. Andere, tot het uitstroomstelsel behorende, kanalen verlopen horizontaal boogvormig door de wand (fig. 6) en monden uit in het maximaal 3 cm wijde spongocoel. Deze boogkanalen zijn in regelmatige series boven elkaar geplaatst. Bij dwarse doorsnede van de spons vinden we deze kanalen in principe terug als een radiaal rondom het spongocoel gerangschikt afvoerstelsel (fig. 6). De wand die het spongocoel begrenst vertoont zachte welvingen en geen opvallende uitmondningen van boogkanalen. Dit is het gevolg, zowel van de uiterst regelmatige plaatsing als van de tamelijk fijne structuur van het kanaalstelsel, dat zich als het ware voegt naar de strenge radiaire ordening van het skeletnetwerk. Deze radiale skelet-ordening is zo konsekwent, dat het lijkt alsof de sponswand vertikaal is opgedeeld in fijne lamellen. Dit is een kenmerkend beeld voor archaeoscyphiiden. Niettemin treffen we een dergelijke skelet- en kanaalordening - zij het niet zo streng radiaal doorgevoerd - ook aan bij de andere anthaspidelliden.

HET GESLACHT CALYCOCOELIA

Onder de Baltische sponszwerfstenen is *Calycocoelia typicalis* BASSLER, 1927 een tamelijk algemene verschijning; de spons is in diverse kollekties aanwezig. *C. typicalis* heeft in N.-Amerika een grote geografische verspreiding en is aangetroffen o.a. in Californië, Texas en Quebec. Het genus *Calycocoelia* is geologisch veel jonger dan *Archaeoscyphia*, want het treedt pas op in het vroeg Midden-Ordovicium (Chazy), maar loopt door tot in het Vroeg-Siluur (Laat-Llandovery). Het geslacht omvat een tweetal moeilijk van elkaar te onderscheiden Ordovicische soorten, waaronder de typesoort van het genus - de eerder genoemde *C. typicalis* - en een Silurische soort.

Fig. 8. A, Dermal skelet van *Calycocoelia typicalis* (exemplaar fig. 7 b, links beneden). Balk = 0,5 mm. k, Kanaalingangen (vergel. fig. 6, bij c).

B, Het gebrekkelijk bewaard gebleven steunskelet van dezelfde spons bij gelijke vergroting. Skeletstrenge vertikaal, dendroclonen horizontaal daar tussenin. Balk = 0,5 mm. Het dermale of dekskelet is gevormd uit tangentiaal georiënteerde, kleine, onregelmatige desma's; het hoofd- of steunskelet is duidelijk forser en in principe regelmatig van opbouw.

C, Goed gepreserveerd dekskelet (hele gebied boven de pijlen) aan onderzijde basaal deel van *Aulocopium aurantium* OSWALD. Het gedeelte op de foto links beneden is een breukvlak, waarin het grovere steunskelet op doorsnede is te zien. Balk = 2 mm. Zwerfsteen van Westerhaar, Twente. Koll. auteur.

A, Dermal skeleton of *Calycocoelia typicalis* (specimen fig. 7 b, bottom left). Bar = 0.5 mm. k, canal entrances (compare fig. 6, at c). B, The poorly preserved main skeleton of same specimen shown at same magnification. Skeletal strands upright, dendroclones horizontally in between. Bar = 0.5 mm. Small, irregular, tangentially arranged desmas constitute the dermal reticulation, whereas the main fabric is much stouter and very regular. C, Arrows indicate the whole area with the well-preserved dermal skeleton at the underside of basal part of *Aulocopium aurantium* OSWALD. In the lower left-hand side of the picture a fractured surface shows a cross section of the coarser main skeleton. Bar = 2 mm. Erratic from Westerhaar, Twente. Coll. of author.

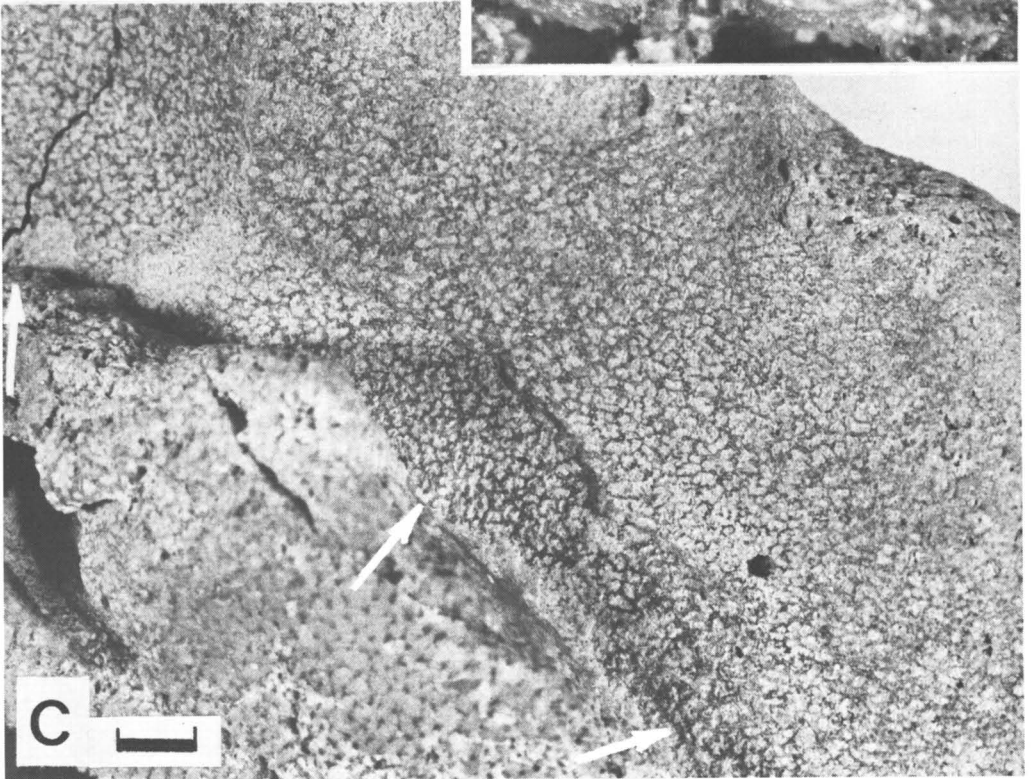
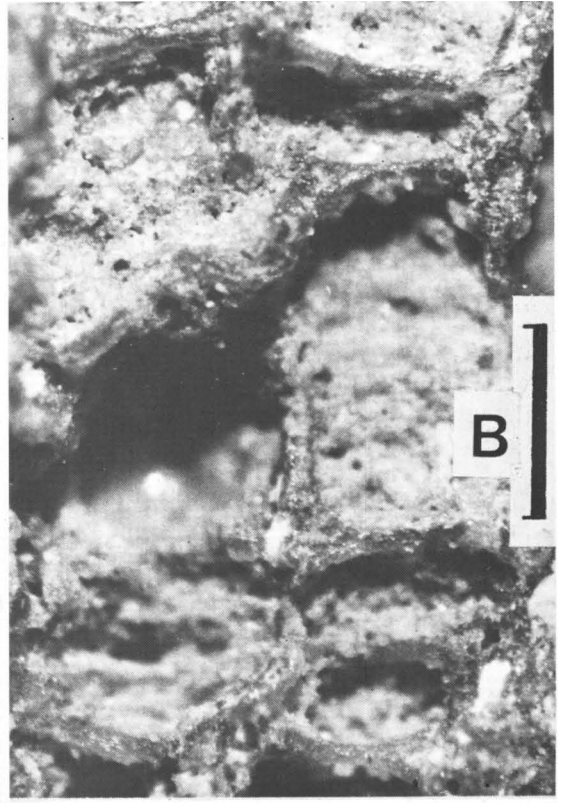
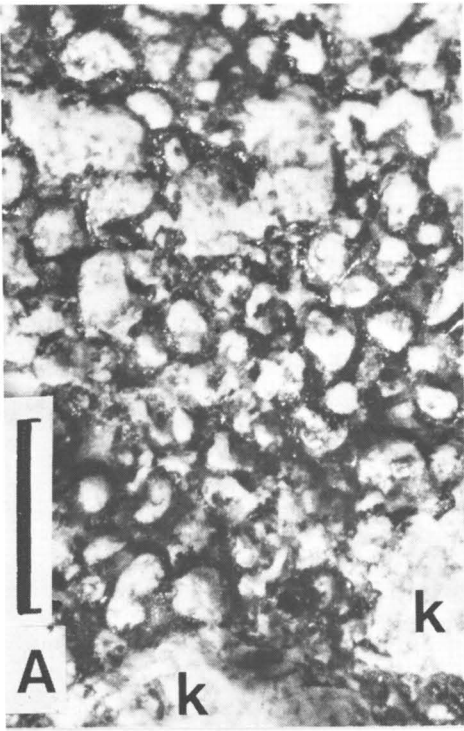


Fig. 8

Kwa uiterlijk is *Calycocoelia* een weinig opvallende, gladwandige spons, waaraan elke vorm van wandversiering ontbreekt. De groeivorm varieert van cilindrisch of obconisch tot bekervormig (fig. 7). Vanwege de gewoonlijk diep doorlopende centrale lichaamsholte vertonen dwars gebroken fragmenten zich veelal doorboord. Het uitstroomsysteem is fijn tot tamelijk fijn, d.w.z. de kanaal-diameter gaat 600 µm niet te boven. In de spongocoelwand staan de vertikaal-ovale uitmondungen van de radiaire boogkanalen in lange, regelmatige vertikale rijen. Bij een wat gunstiger preservatie vertoont de buitenwand van de spons een fijne lengte-striatie, veroorzaakt door de wat geprononceerder skeletstrengen. Het sponsoppervlak is bezaaid met schijnbaar willekeurig geplaatste kleine, wat verzonken en met matrix opgevulde kanaalmondingen. De kanaalmondingen doen zich echter ook wel voor als chalcidoonbobbeltjes, die door hun grotere hardheid een positief reliëf vormen. De zeer vele, meestal ook waarneembare fijne putjes (en korte gleufjes) hebben niets met instroomporiën te maken, maar maken deel uit van het skelet zelf. Soms vertoont zich op het sponsoppervlak een meer of minder dichtmazig mozaïek van grillige figuurtjes, die alleen zijn waar te nemen bij goede preservatie. Dit mozaïek vertegenwoordigt het dek- of dermale skelet en is een netwerk van tangentiale, dus parallel aan het oppervlak georiënteerde, kriskras met elkaar verbonden miniatuur dendroclonen en andere typen desma's (fig. 8A). Ook op een fragmentarisch maar goed bewaard gebleven onderstuk van *Aulocopium aurantium* is een dergelijk dekskelet - maar nog fijner dan bij *Calycocoelia* - waar te nemen (fig. 8C).

DANKBETUIGING

Hartelijk dank ik de Heer U. VON HACHT te Hamburg voor de bereidwillige en royale toezending van de hierbij afgebeelde Baltische sponsfossielen, alsmede voor de stereo REM-foto's ter reproductie aangeboden. De betreffende sponszwervstenen maken deel uit van zijn uitsluitend van Sylt (W.-Dld.) afkomstige kollektie.

Geologisch Instituut,
Amsterdam, 4 juni 1981

Literatuurverwijzingen

- BAYER, T.N., 1967: Repetitive benthonic community in the Maquoketa formation (Ordovician) of Minnesota. - J. Paleont., 41 (2), p. 417-422, Lawrence, Kansas.
- BILLINGS, E., 1865: Palaeozoic fossils. Containing descriptions and figures of new or little known species of organic remains from the Silurian rocks. - Geol. Surv. Can., 1 (1-5, 1861-1865), 426 pp., Montreal.
- CHURCH, S.B., 1974: Sponge-algal patch reefs in the Lower Ordovician Pogonip group. - Geol. Soc. Am., Abstr. Progr., 6 (3), p. 155, Boulder, Colorado.
- CLOUD, P.E. & BARNES, V.E., 1957: Early Ordovician Sea in Central Texas. - In: H.S. Ladd (Ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology, 2, p. 163-214. Geol. Soc. Am., Mem. 67 (2), Washington.
- CUFFEY, R.J., 1977: Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geologic time. - In: S.H. Frost et al. (Eds.), Reefs and related carbonates. Ecology and Sedimentology. Am. Ass. Petrol. Geol., Studies in Geol., 4, p. 181-194, Tulsa, Oklahoma.
- FINKS, R.M., 1980: Paleoecology of sponges in Chazy reef and shelf environments. - Geol. Soc. Am., Abstr. Progr., 12 (2), p. 35, Boulder, Colorado.
- FINKS, R.M. & HILL, D., 1967: Porifera and Archaeocyatha. - In: Harland et al. (Eds.), The fossil record. A symposium with documentation. Geol. Soc. London, p. 333-345.
- FLODÉN, T., 1980: Seismic stratigraphy and bedrock geology of the Central Baltic. - Stockholm Contrib. Geol., 35, 240 pp., Stockholm.
- FOERSTE, A.G., 1903: Silurian and Devonian limestones of Western Tennessee. - J. Geol., 2 (6-7), p. 554-583, Chicago.

- FUNK, H., 1971: Zur Stratigraphie und Lithologie des Helvetischen Kieselkalkes und der Altmannschichten in der Sântis-Churfiristengruppe (Nordostschweiz). - *Eclogae geol. Helv.*, 64 (2), p. 345-433, Basel.
- HACHT, U. von, 1978: Über *Aulocopium aurantium* OSWALD 1846 ein häufiges Fossil aus den Kaolinsanden von Sylt. - *Grondboor & Hamer*, 6, p. 182-188, Oldenzaal.
- HECKEL, P.H., 1974: Carbonate buildups in the geologic record: a review. - In: L.F. Laporte (Ed.), *Reefs in time and space. Skeletal examples from the recent and ancient.* - Soc. Econ. Paleont. Miner., Spec. Bull. 18, 256 pp., Tulsa, Oklahoma.
- HECKEL, P.H. & JABLONSKI, D., 1979: Reefs and other carbonate buildups. - In: R.W. Fairbridge & D. Jablonski (Eds.), *The encyclopedia of paleontology.* - *Encycl. Earth Scs. Ser.*, VIII, p. 690-705, Dowden-Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- HEDE, J.E., 1960: The Silurian of Gotland. - In: G. Regnell & J.E. Hede, *The Lower Palaeozoic of Scania. The Silurian of Gotland.* - Intern. Geol. Congr. 21st Sess. Norden. Guide to Excurs., p. 44-87.
- HOLTEDAHL, O., 1920: On the Paleozoic series of Bear Island, especially on the Heclahook system. - *Norsk Geol. Tids.*, 5 (1918-19), p. 121-148, Kristiania.
- HUCKE, K. & VOIGT, E., 1967: Einführung in die Geschiebeforschung. - *Ned. Geol. Ver.*, 132 pp., Oldenzaal.
- KALJO, D.L., 1970: Silur Estonii. - *Eesti NSV Teaduste Akad. Geol. Inst.*, 343 pp. (met Eng. samenv.), Tallin.
- KAPP, U.S., 1975: Paleocology of Middle Ordovician stromatoporoid mounds in Vermont. - *Lethaia*, 8 (3), p. 195-207, Oslo.
- KASTNER, M., 1978: Silica in sediments. - In: R.W. Fairbridge & J. Bourgeois (Eds.), *The encyclopedia of sedimentology.* - *Encycl. Earth Scs. Ser.*, VI, p. 742-747, Dowden-Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- KASTNER, M., KEENE, J.B. & GIESKES, J.M., 1977: Diagenesis of siliceous oozes - 1. Chemical controls on the rate of opal-A to opal-CT transformation - an experimental study. - *Geochim. et Cosmochim. Acta*, 4 (8), p. 1041-1059, Oxford.
- KEMPEN, Th.M.G. van, 1969: *Lissocoeila* sp. cf. *ramosa* Bassler in a silicified limestone driftboulder from Twente, Overijssel province, Netherlands. - *Gronb. Hamer*, 3, p. 101-108, Oldenzaal.
- , 1978: Anthaspidellid sponges from the Early Paleozoic of Europe and Australia. - *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 156 (3), p. 305-337, Stuttgart.
- KEMPEN, Th.M.G. VAN & KATE, W.G.H.Z. TEN, 1980: The skeletons of two Ordovician anthaspidellid sponges: a semi-numerical approach. - *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., ser. B*, 83 (4), p. 437-453, Amsterdam.
- KRUL, H., 1954: Zwerfsteenfossielen van Twente. - *Ned. Geol. Ver.*, 125 pp., Oldenzaal.
- LANCELOT, Y., 1973: Chert and silica diagenesis in sediments form the Central Pacific. - *Init. Rep Deep Sea Drilling Project, XVII*, p. 377-405, U.S. Governm. Print. Off., Washington.
- LAUFELD, S. & JEPSSON, L., 1976: Silicification and bentonites in the Silurian of Gotland. - *Inst. Miner., Paleont. & Quat. Geol., Publ.* 200, p. 31-44, Stockholm.
- LOWENSTAM, H., 1948: Biostratigraphic studies of the Niagaran inter-reef formations in northeastern Illinois. - *Ill. State Mus., Sci. Pap.* 4, 146 pp.
- , 1957: Niagaran reefs in the Great Lakes area. - In: H.S. Ladd (Ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*, 2, p. 215-248. *Geol. Soc. Am., Mem.* 67 (2), Washington.
- MANTEN, A.A., 1971: Silurian reefs of Gotland. - *Devlps. in Sediment.* 13, 539 pp., Elsevier, Amsterdam.
- MIALL, A.D. & KERR, J.W.M., 1980: Cambrian to Upper Silurian stratigraphy, Somerset Island and Northeastern Boothia Peninsula, district of Franklin, N.W.T. - *Geol. Surv. Can., Bull.* 315, 43 pp.
- NEBEN, W. & KRUEGER, H.H., 1973: Fossilien ordovicischer und silurischer Geschiebe. - *Staringia* 2, *Ned. Geol. Ver.*, Oldenzaal.
- , 1979: Fossilien kambrischer, ordovicischer und silurischer Geschiebe. - *Staringia* 5, 63 pp., *Ned. Geol. Ver.*, Oldenzaal.
- NEUMAN, R.B., 1976: Early Ordovician (Late Arenig) Brachiopods from Virgin Arm, New World Island, Newfoundland. - *Geol. Surv. Can., Bull.* 261, p. 11-61.
- OSWALD, F., 1847: Ueber die Petrefacten von Sadewitz. - *Uebersicht Arbeit u. Veränd. Schles. Ges. Vaterl. Cult. Jahre* 1846, p. 56-65, Breslau.
- PEACH, B.N. & HORNE, J., 1930: Chapters on the geology of Scotland. - *Oxford Univ. Press*, 232 pp., London.
- PELTO, C.R., 1956: A study of chalcedony. - *Am. J. Sci.*, 254, p. 32-50.
- PITCHER, M., 1971: Middle Ordovician reef assemblages. - *Proc. N.Amer. Paleont. Conv.*, 2. pt. J: Reef organism through time, p. 1341-1357. *Allen Press, Lawrence, Kansas.*
- PITTMAN, J.S., Jr., 1959: Silica in Edwards Limestone, Travis County, Texas. - In: H.A. Ireland (Ed.), *Silica in sediments. A symposium with discussion.* - *Soc. Econ. Paleont. Miner., Spec. Publ.* 7, p. 121-134, Tulsa, Oklahoma.

- RAUFF, H., 1893-1894: Palaeospongiologie. - Palaeontogr., 40, 346 pp., Stuttgart.
- , 1895: Palaeospongiologie. - Palaeontogr., 41, p. 223-271, Stuttgart.
- RIGBY, J.K., 1966: Evolution of Lower and Middle Ordovician sponge reefs in Western Utah. - Geol. Soc. Am., Spec. Pap. 87, p. 137, Abstr., Boulder, Colorado.
- , 1971: Sponges and reef and related facies through time. - Proc. N.Amer. Paleont. Conv., 2, pt. J: Reef organism through time, p. 1374-1388.; Allen Press, Lawrence, Kansas.
- RIGBY, J.K. & BAYER, T.N. 1971: Sponges of the Ordovician Maquoketa formation in Minnesota and Iowa. - J. Paleont., 45 (4), p. 608-627, Lawrence, Kansas.
- RIGBY, J.K. & TOOMEY, D.F., 1978: A distinctive sponge spicule assemblage from organic buildups in the Lower Ordovician of Southern Oklahoma. - J. Paleont., 52 (2), p. 501-506, Lawrence, Kansas.
- ROEMER, F. 1860: Die Silurische Fauna des westlichen Tennessee. - Trewendt Verlag, 100 pp., Breslau.
- SANFORD, B.V., 1977: Ordovician rocks of Melville Peninsula, southeastern district of Franklin. - Geol. Surv. Can., Bull. 269, p. 7-21.
- STEL, J.H. & COO, J.C. de, 1977: The Silurian Upper Burgsvik and Lower Hamra-Sundre beds, Gotland. - Scripta Geol. 44, 43 pp., Leiden.
- TEICHERT, C., 1928: Stratigraphische und paläontologische Untersuchungen im untern Gotlandium (Tamsal Stufe) des westlichen Estland und der Insel Dagö. - N. Jb. Miner. Geol. Paläont., Beil. Bd. 60, Abt. B, 112 pp., Stuttgart.
- TOOMEY, D.F. & HAM, W.E., 1967: *Pulchrilamina*, a new mound-building organism from Lower Ordovician rocks of West Texas and Southern Oklahoma. - J. Paleont., 41 (4), p. 981-987, Lawrence, Kansas.
- TOOMEY, D.F., 1970: An unhurried look at a Lower Ordovician mound horizon, Southern Franklin Mountains, West Texas. - J. Sed. Petrol., 40 (4), p. 1318-1334.
- TWENHOFEL, W.H., 1950: Coral and other organic reefs in geologic column. - Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol., 34 (2), p. 182-202.
- ULRICH, E.O., 1890: American Palaeozoic sponges. - Geol. Surv. Ill., 8 (2, sect. 3), p. 209-241, Springfield, Illinois.
- ULRICH, E.O. & EVERETT, O., 1890: Descriptions of Lower Silurian sponges. - Geol. Surv. Ill., 8 (2, sect. 5), p. 253-282, Springfield, Illinois.
- WALKER, Th.R., 1962: Reversible nature of chert-carbonate replacement in sedimentary rocks. - Geol. Soc. Am. Bull., 73, p. 237-242.
- WENDT, J.W., 1980: Calcareous sponges. Development through time. - In: R.N. Ginsburg (Ed.), Living and fossil sponges. Notes for a short course. - Sedimenta VIII, p. 169-178. Compar. Sed. Lab. Rosenstiel School Mar. Atmos. Sci., Univ. Miami, Florida.
- WIEDENMAYER, F., 1980: Siliceous sponges. Development through time. - In: R.N. Ginsburg (Ed.), Living and fossil sponges. Notes for a short course. - Sedimenta VIII, p. 55-85. Compar. Sed. Lab. Rosenstiel School Mar. Atmos. Sci., Univ. Miami, Florida.
- WILLIAMS, A., 1976: Introduction and general aspects of correlation. - In: A. Williams et al., A correlation of Ordovician rocks in the British Isles. Geol. Soc. London, Spec. Rep. 3, p. 1-10.
- WILSON, J.L., 1975: Carbonate facies in geologic history. - Springer, Berlin, 409 pp.
- WIMAN, C., 1908: Studien über das Nordbaltische Silurgebiet. II. - Bull. Geol. Inst. Univ. Ups., 8 (15-16), Upsala.
- WINTERHALTER, B., 1972: On the geology of the Bothnian Sea, an epeiric sea that has undergone Pleistocene glaciation. - Geol. Surv. Finland, Bull. 258, p. 1-66. Otaniemi.