Vom Jurameer bis zur heutigen Nordsee

Vergleich des fossilen irregulären Seeigels *Nucleolites* mit dem rezenten Herzseeigel *Echinocardium cordatum*

Heiko Steinke

© Pauline S Mills, iStockphoto.com

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden oberjurassische, irreguläre Seeigel der Gattung *Nucleolites* (Ordnung: Cassiduloida, Familie: Nucleolitidae) der historischen „Sammlung Struckmann" des Niedersächsischen Landesmuseums Hannover (NLMH) hinsichtlich Größe, Größenverteilung, Morphologie und Fossilerhaltung beschrieben und biometrisch vermessen. Mithilfe dieser Messungen wird überprüft, ob sich die Sammlungsstücke in verschiedene Arten differenzieren lassen. Die Messergebnisse zeigen jedoch, dass es sich um Individuen derselben Art handelt. Zum Vergleich wird der rezente Nordsee-Herzseeigel *Echinocardium cordatum* (Ordnung: Spatangoida, Familie: Loveniidae) hinzugezogen und hinsichtlich Größe, Größenverteilung, Morphologie, Lebensweise und Lebensraum beschrieben und ausgewählte Coronen aus der „Sammlung Richter" ebenfalls biometrisch vermessen. Anhand der Untersuchungen werden vorhandene Unterschiede und Gemeinsamkeiten in der Gestalt beider Arten herausgearbeitet und diskutiert. Weiterhin werden die Größenverteilungen beider Gattungen dargestellt und diskutiert.

Abstract

In this bachelor-thesis, Late Jurassic irregular sea urchins of the genus *Nucleolites* (Order: Cassiduloida, Family: Nucleolitidae) are described with respect to size, size distribution, morphology and fossilisation. The samples were morphologically examined, using means of biometrical measuring. The fossils are part of the historical "Struckmann" collection of the "Niedersächsisches Landesmuseum Hannover" (Lower Saxonian State Museum Hannover). Using the measurement results, it is checked if the samples can be divided into different species. But the measurements show that the samples are individuals of only one species. For comparison, the recent North Sea heart urchin *Echinocardium cordatum* (Order: Spatangoida, Family: Loveniidae) is studied with respect to size, size distribution, way of life and preferred habitat. The samples were also morphologically examined, using means of biometrical measurement. Using these data, existing differences and similarities in shape of both genera are elaborated and discussed. Their size distributions are illustrated and discussed, too.

Ziel der Arbeit

Ziel dieser Arbeit ist es, oberjurassische, irreguläre Seeigel der Gattung *Nucleolites* (Ordnung: Cassiduloida, Familie: Nucleolitidae) aus der historischen „Sammlung Struckmann" des Niedersächsischen Landesmuseums Hannover morphometrisch zu vermessen und in Bezug auf Größe, Größenverteilung, Morphologie und Fossilerhaltung zu untersuchen. Die Stücke stammen aus Fundlokalitäten in Hannover und Umgebung. Des Weiteren wird unter Einbeziehung der sedimentologischen Befunde und der Begleitfauna versucht, den Lebensraum von *Nucleolites* zu rekonstruieren. Mithilfe der biometrischen Vermessungen wird außerdem geprüft, ob sich hinter den nur als Gattung inventarisierten Stücken nur eine oder möglicherweise mehr Arten verbergen. Als Beispiel eines rezenten, irregulären Seeigels wird der Nordsee-Herzseeigel *Echinocardium cordatum* (Ordnung: Spatangoida, Familie: Loveniidae) hinsichtlich Größe, Größenverteilung, Morphologie, Lebensweise und Lebensraum untersucht und beschrieben. Weiterhin wird die Gestalt beider Gattungen verglichen und untersucht, ob sich trotz unterschiedlicher Habitate eher unterschiedliche oder ähnliche Morphologien entwickelt haben.

Material und Methoden

Material

Die bearbeiteten *Nucleolites* Exemplare gehören zur Sammlung des Niedersächsischen Landesmuseums Hannover und stammen ursprünglich aus der Privatsammlung von Carl Eberhard Friedrich Struckmann. Die Stücke wurden von Struckmann in der zweiten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts gesammelt. Die von Struckmann verwendete Gattungsbezeichnung *Echinobrissus* wird in diesem

Text durch die derzeit valide Gattungsbezeichnung *Nucleolites* ersetzt (s. Synonymliste zu *Nucleolites*). Struckmann lebte von 1833 bis 1898 und war landwirtschaftlicher Amtsrat der Stadt Hannover. Er war zeitlebens ein engagierter Hobbygeologe und -paläontologe und stand in reger Korrespondenz mit Wissenschaftlern europaweit. So finden sich noch heute Fundstücke Struckmanns, insbesondere Zähne von Meereskrokodilen des Oberjura, in naturkundlichen Museen in ganz Europa. Bevorzugte Grabungsstätten von Carl Struckmann waren der Kalksteinbruch am Lindener Berg im Dorf Linden, der Tönniesberg oder das Dorf Ahlem. Diese Orte gehörten zu Lebzeiten Struckmanns noch nicht zum Stadtgebiet von Hannover und waren ländlich geprägt. Mit zunehmender Industrialisierung wurden die Fundstellen jedoch überbaut und zählen heute zum Stadtgebiet Hannovers. Damit sind sie für weitere geologische Untersuchungen nicht mehr bzw. nur noch bedingt zugänglich. Insofern können die Funde Struckmanns einen wichtigen Beitrag zum Verständnis der regionalen Geologie Hannovers leisten. Ein weiterer Teil der Sammlung stammt aus Lauenstein am Ith. Nach seinem Tod ging die Struckmann-Sammlung in den Besitz der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover (NGH), dessen Mitglied er war, über und wurde 1906 mit der gesamten NGH-Sammlung in die Obhut des damaligen „Provinzial-Museums am Maschpark", dem heutigen NLMH, übergeben.

Der Erhaltungszustand der Stücke variiert, es sind sowohl Steinkerne vorhanden als auch Stücke mit Schalenerhaltung. Von den 94 untersuchten Exemplaren ist etwa ⅓ wenig bis gar nicht deformiert, der Rest weist geringe bis starke Deformationen auf. Am häufigsten sind die Gehäuse von der Rücken- zur Bauchseite hin eingedrückt („dorsoventral verformt"). Einige Exemplare sind auch seitlich oder entlang der Körperachse von vorn nach hinten gequetscht.

Die untersuchten 61 *Echinocardium*-Exemplare stammen aus der Privatsammlung von Frau Dr. Annette Richter, Oberkustodin der Sektion Geowissenschaften

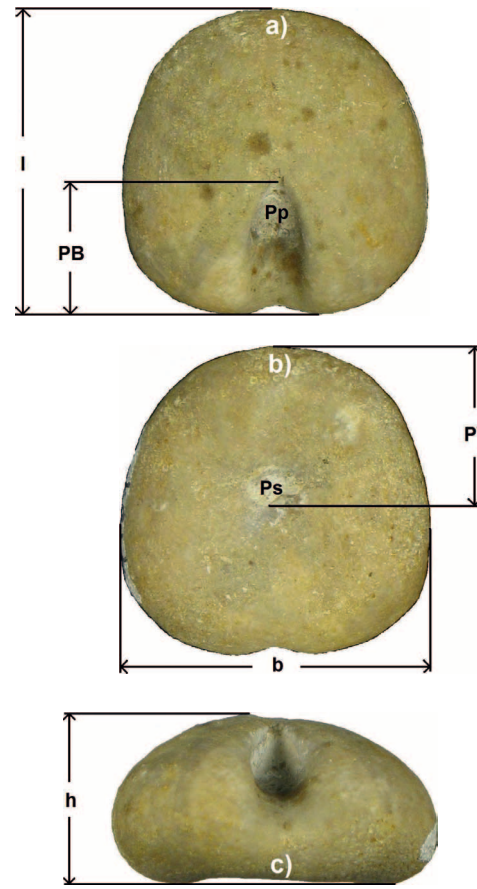


Abb. 1 Messstrecken bei *Nucleolites*.
a) Oberseite mit l = max. Länge des Gehäuses, PB = Abstand Periprokt zu Hinterseite, Pp = Periprokt.
b) Unterseite von *Nucleolites* mit b = max. Breite des Gehäuses, PV = Abstand Peristom zu Vorderseite, Ps = Peristom.
c) Hinteransicht von *Nucleolites* mit h = max. Höhe des Gehäuses. Terminologie nach Ernst (1971).

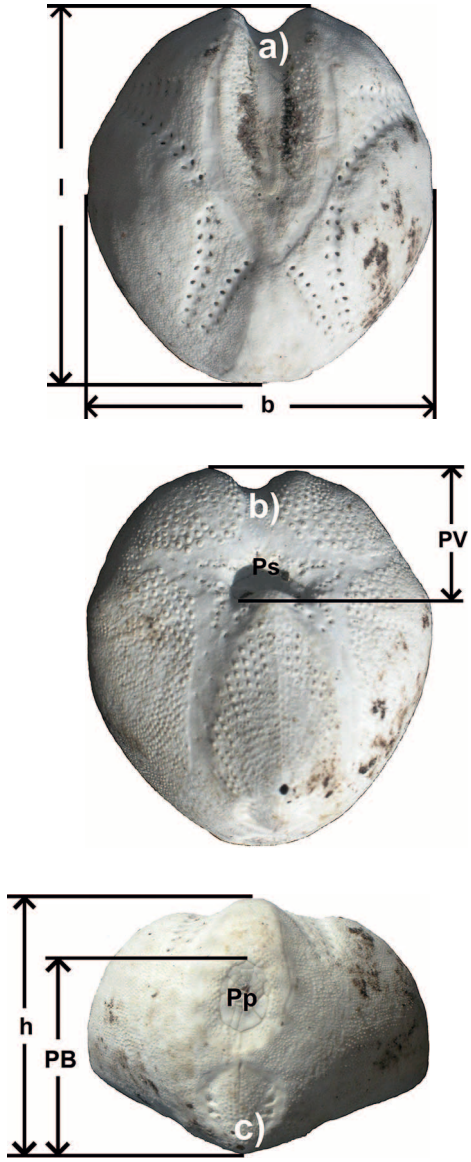


Abb. 2 Messstrecken bei *Echinocardium cordatum*.
a) Oberseite *E. cordatum* mit l = max. Länge und b = max. Breite des Gehäuses.
b) Unterseite von *E. cordatum* mit PV = Abstand Peristom zu Vorderseite, Ps = Peristom.
c) Hinteransicht von *E.* cordatum mit h = max. Höhe des Gehäuses, PB = Abstand Periprokt zu Unterseite, Pp = Periprokt.
Terminologie nach Ernst (1971).

des NLMH. Die Echinocardien wurden auf der Insel Langeoog in den Jahren 1997 bis 2007, zumeist im Juni, am Sandstrand des Ostendes der Insel gesammelt. Die Stücke sind unterschiedlich erhalten: Es gibt von allen Gewebeanteilen befreite, stachellose Gehäuse aus allen Größenklassen, welche etwa ⅔ der Sammlung ausmachen. Diese Funde stammen meist aus dem Vordünenbereich, wohin sie verweht worden sind. Weiterhin gibt es Exemplare, bei denen das Stachelkleid noch ganz oder teilweise erhalten ist. Diese Exemplare stammen eher aus kleinen bis mittleren Größenklassen und wurden meist nach Sturmereignissen gefunden.

Methoden

Die Stücke beider Gattungen wurden eingehend makroskopisch begutachtet, bezüglich ihres Erhaltungszustandes bewertet, und anschließend mithilfe eines Messschiebers biometrisch vermessen. Die Messungen erfolgten in Anlehnung an eine Arbeit von G. Ernst (1971) an kreidezeitlichen, irregulären Seeigeln der Gattungen *Offaster* und *Galeola*. Dabei wurden die maximale Länge (l), die maximale Breite (b), die maximale Höhe (h), der Abstand des Peristoms (Mundöffnung) zur Vorderseite inkl. der Peristomöffnung (PV) und der Abstand des Periprokts (Afteröffnung) zur Rückseite inkl. der Periproktöffnung (PB) gemessen. Die Messstrecken sind den Abb. 1 (*Nucleolites*) und 2 (*Echinocardium*) zu entnehmen.

Anhand der Länge wurden die Seeigel in Größenklassen eingeteilt, dabei erfolgte die Wahl der Klassenzahl nach der Formel $K = 1 + 3{,}32 \log(n)$, mit K = Klassenzahl und n = Anzahl der Stücke (Schönwiese 2000). Daraus haben sich für *Nucleolites* 8 Größenklassen und für *Echinocardium* 7 Größenklassen ergeben. Für die

Untersuchungen zur Artunterscheidung bei *Nucleolites* wurden folgende Messwerte gegeneinander aufgetragen: Länge/Breite, Länge/Höhe, Länge/PV, Länge/PB sowie Breite/Höhe. Für die Darstellung der Morphologie von *Nucleolites* und *Echinocardium* wurden die Längenwerte beider Gattungen gegen die Breite (Länge/Breite) und die Längenwerte gegen die Höhe aufgetragen (Länge/Höhe). Die Bearbeitung der Daten und Erstellung der Diagramme erfolgte mithilfe des Programms Microsoft Office Excel 2007. Mit einer Canon Digitalkamera des NLMH sind Fotos ausgewählter Exemplare beider Gattungen angefertigt worden. Die Fotos wurden mit den Programmen Microsoft Office Picture Manager und Paint nachbearbeitet.

Geologischer Rahmen

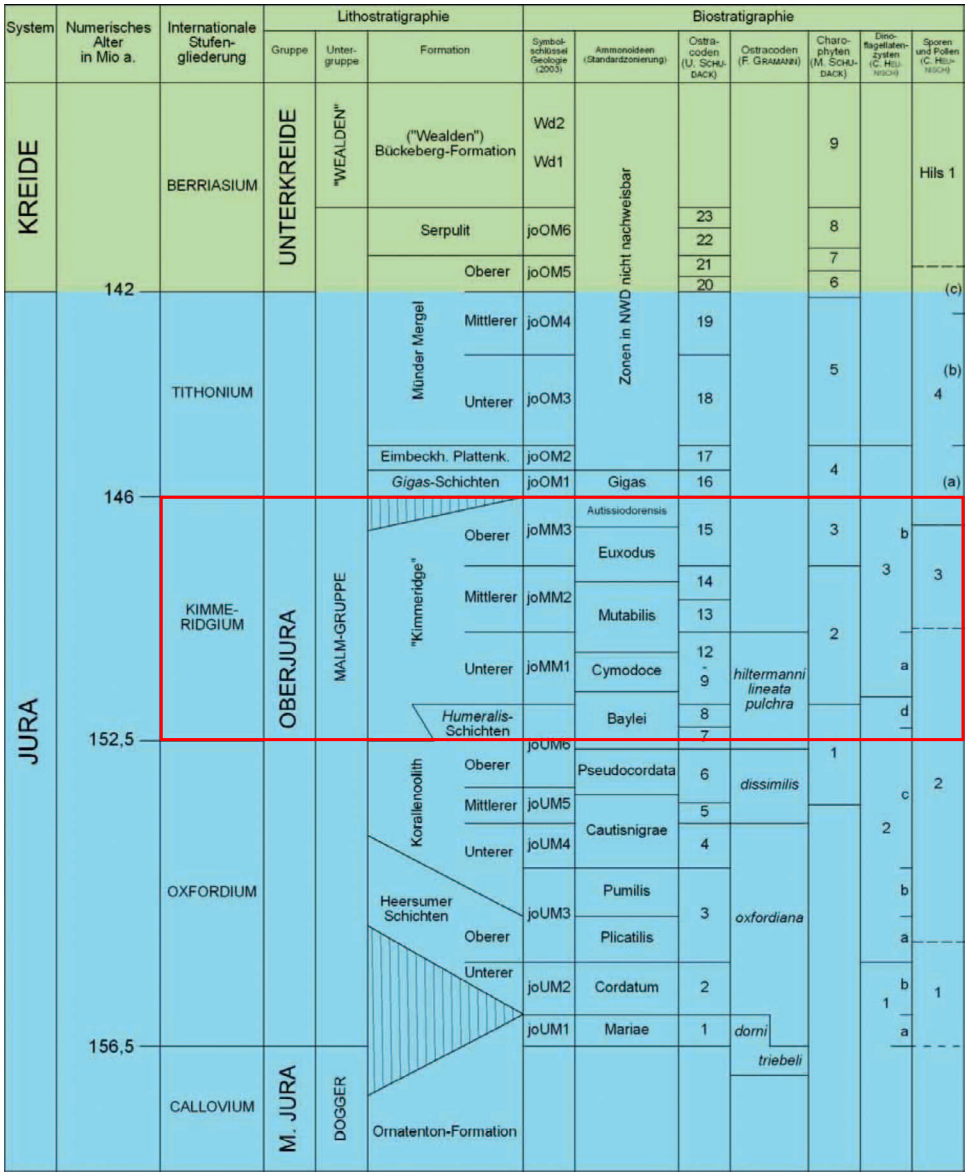
Hannover liegt am südwestlichen Rand des Norddeutschen Tieflandes an der Grenze zu den Mittelgebirgen. Bedingt durch eine Decke aus quartären Lockersedimenten ist das Norddeutsche Tiefland durch geringe Reliefunterschiede gekennzeichnet, wobei in Niedersachsen Saale- und Elstereiszeitliche Moränen Erhebungen ausbilden. Als Teil der Mitteleuropäischen Senke bildete sich ab dem Perm, zur Zeit des Oberrotliegenden, das Südpermbecken heraus. Hier wurden während der Zechsteinzeit mächtige Salzablagerungen gebildet. Salze beginnen unter großem Druck plastisch zu fließen und aufgrund ihres relativ geringen spezifischen Gewichts nach oben zu wandern. Bereits in der auf das Perm folgenden Trias begann der Aufstieg dieser Salze, vermutlich entlang im Untergrund bereits angelegter Störungszonen. Durch Halokinese (Salzaufstieg) bildeten sich Salzkissen und Mauern, an deren Rändern überlagernde Gesteine mit aufgeschleppt wurden. Der Aufstieg der Salze setzte sich während der Jurazeit und darüber hinaus, z. T. bis in die Neuzeit, fort. Dadurch konnten auch die Sedimente des Kimmeridgium in Ahlem und am Lindener Berg vermutlich durch den Aufstieg des Benther Salzstocks an die Oberfläche gelangen (Henningsen & Katzung 2006, Rothe 2006).

Das Zeitalter des Jura umfasst eine Zeitspanne von ca. 58 Mio. Jahren: von etwa 200 Mio. Jahren bis etwa 142 Mio. Jahren vor heute. Stratigraphisch ist der Jura in Unter-, Mittel- und Oberjura unterteilt, wobei z. T. in Deutschland auch noch die alten Bezeichnungen „Schwarzer Jura“ für den Unteren, „Brauner Jura“ für den Mittleren und „Weißer Jura“ für den Oberen Jura gängig sind. Diese Bezeichnungen beschreiben die vorherrschenden Gesteinsfarben der jeweiligen Epoche. Auch die aus Großbritannien stammenden Begriffe Lias (Unterjura), Dogger (Mitteljura) und Malm (Oberjura) sind gebräuchlich. Die Epochen des Jura sind weiterhin in 11 Stufen unterteilt, von denen das Kimmeridgium die mittlere Stufe des Oberjura darstellt. Das Kimmeridgium umfasst eine Zeitspanne von ca. 6,5 Mio. Jahren. Abbildung 3 zeigt die stratigraphische Gliederung des Oberjura in Niedersachsen.

Die Landmassenverteilung im Jura ist durch den Zerfall des im Karbon und Perm gebildeten Superkontinents Pangäa und der damit verbundenen Öffnung des Nordatlantiks geprägt. Das Meer konnte, sowohl von Norden her als auch von dem südöstlich gelegenen Tethys-Ozean (Vorläufer des Mittelmeeres) kommend, Europa überfluten. Man unterscheidet dabei die alpine Entwicklung des Jura, die im

von der Tethys geprägten südeuropäischen Raum ausgebildet ist, und die außeralpine Entwicklung in Nord- und Osteuropa. Das Klima im Jura war deutlich wärmer als heute, nach Angaben von Faupl (2000) betrug die Durchschnittstemperatur im Oberjura etwa 20 °C. Es konnte sich eine breite Warmzone um den Äquator entwickeln, in der sich auch Europa zu dieser Zeit befand (Abb. 4).

Abb. 3 Stratigraphische Gliederung des Oberjura und der basalen Unterkreide in Niedersachsen. Die Stufe des Kimmeridgium ist rot umrandet. Aus dieser erdgeschichtlichen Zeit stammen die *Nucleolites*-Funde Struckmanns. Quelle: Landesamt für Bergbau, Energie und Geologie (2007).

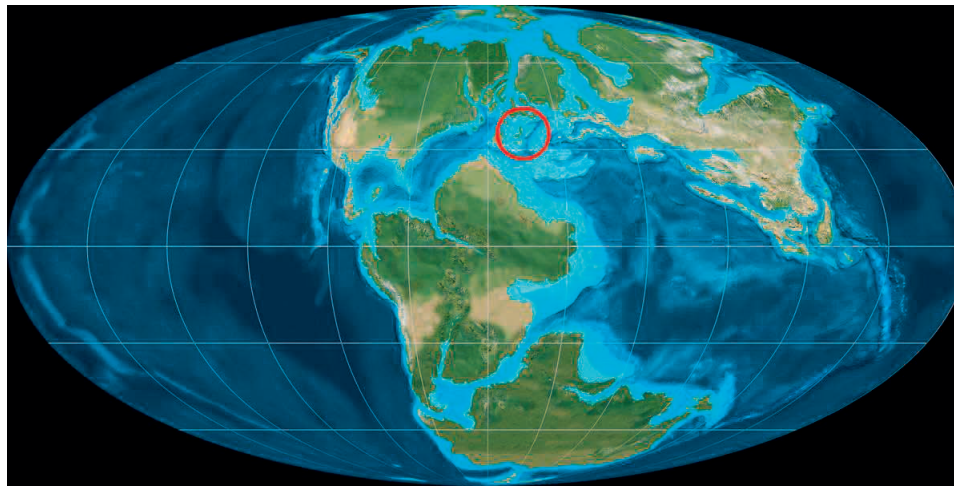


Im Unterjura bestand eine Verbindung zwischen Tethysraum und dem Nordmeer, dabei wurden in Nordeuropa häufig dunkle, tonige Sedimente, sogenannte Schwarzschiefer („Schwarzer Jura"), abgelagert, deren Mächtigkeit in Norddeutschland bis zu 1000 m beträgt. Bekannt ist vor allem der „Posidonienschiefer", ein dunkler, bitumenreicher Mergel, der nach einer in ihm massenhaft auftretenden Muschel (früher zur Gattung *„Posidonia"*, heute jedoch zur Gattung *„Steinmannia"* gezählt) benannt ist.

Im mittleren Jura kam es im Bereich der heutigen Nordsee zu einer Aufwölbung der Erdkruste, die zur Heraushebung einer Landmasse in diesem Bereich führte. Eisenreiche Verwitterungsprodukte dieser Landmasse (Fennoskandische Hochzone), des London-Brabanter Massivs sowie der Rheinischen und Böhmischen Masse (Abb. 5) gelangten ins Meer und bildeten dort neben typisch braun gefärbten Sand-, Mergel- und Tonsteinen („Brauner Jura") auch Eisenoolithe aus. Oolithe sind Sedimentgesteine, die aus kleinen Mineralkügelchen, den sogenannten Ooiden, bestehen. Diese Ooide entstehen durch Rotationsbewegungen im bewegten Flachwasser.

Das Vordringen des Meeres auf Festlandsgebiete während der Jurazeit erreichte im Oberjura seinen Höhepunkt. Das Vindelizische Land, eine Landmasse im südosteuropäischen Raum zwischen Prag, Wien und München, die im Keuper die Tethys von Osteuropa abgetrennt hat, wird vollständig überflutet. Allerdings verbinden sich die Landmassen des London-Brabanter Massivs, der Rheinischen Masse und der Böhmischen Masse zur Mitteldeutschen Landschwelle. Diese trennt das Jurameer in Deutschland in ein nord- und süddeutsches Epikontinentalmeer. Die Kontinentverteilung im Oberjura zeigt Abb. 4, die paläogeographische Situation in Europa ist in Abb. 5 zu sehen. Während in Norddeutschland zu

Abb. 4 Lage und Gestalt der Kontinente und Ozeane zur Zeit des Oberjura. Mitteleuropa (roter Kreis) lag zu dieser Zeit weitaus südlicher als heute und weite Teile waren vom Meer überflutet. Die Pole waren eisfrei, wie auch das weltweite Klima insgesamt deutlich wärmer war als heute. Verändert nach Blakey (2009). http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/150moll.jpg (02.04.2010)



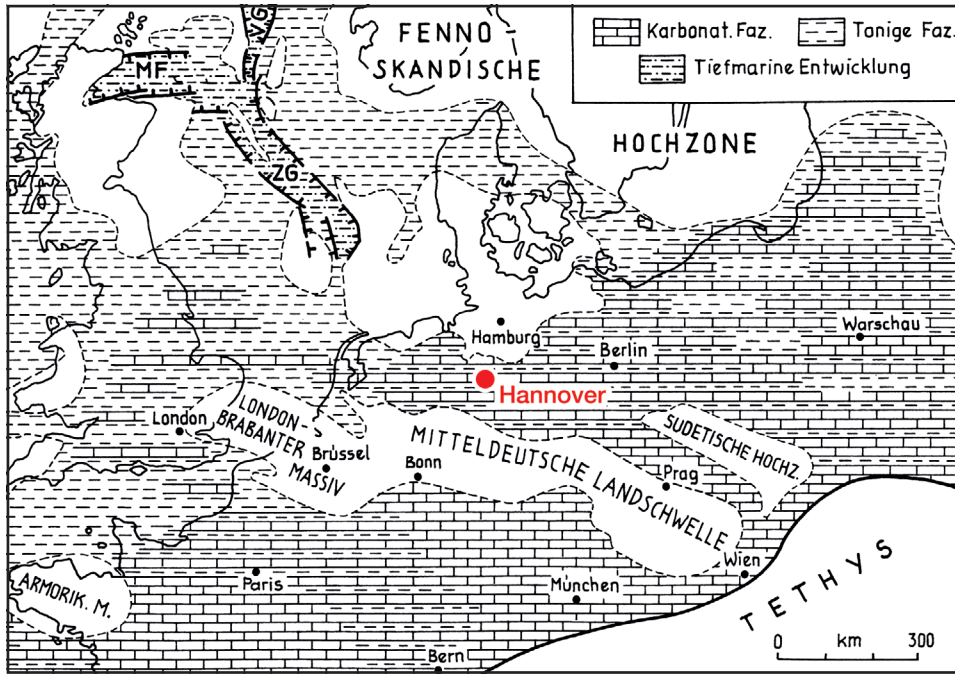


Abb. 5 Paläogeographie Mitteleuropas im Oberjura. Das heutige Hannover war zu dieser Zeit von Wasser bedeckt, es wurden flachmarine Karbonate (Mauerstein-Signatur) und Tonsteine (gestrichelte Signatur) abgelagert. Gebiete ohne Signatur waren landfest. Verändert nach Faupl (2000).

dieser Zeit Wechselfolgen von Kalk- und Mergelsteinen abgelagert werden (Abb. 5), entstehen in den direkt mit der Tethys verbundenen süddeutschen Meeresgebieten ausgedehnte Riffkomplexe aus Kieselschwämmen. Aufgrund eines Rückganges des Meeresspiegels zum Ende des Oberjura, im Obertithon (Abb. 3), beginnen viele Bereiche Mitteleuropas wieder trockenzufallen (Faupl 2000).

Einführung Stachelhäuter /Seeigel

Stachelhäuter

Der Stamm der Stachelhäuter (Echinodermata) wird rezent neben der Klasse der Seeigel (Echinoidea) noch durch 4 weitere vertreten: die Klasse der Seelilien und Haarsterne (Crinoidea), die der Seewalzen (Holothurioidea), die der Seesterne (Asteroidea) und die Klasse der Schlangensterne (Ophiuridea). Echinodermen sind ausschließlich marine Organismen. Ursprüngliche Echinodermaten sind bereits aus dem Unterkambrium bekannt und gehören damit zu den ältesten bekannten Lebewesen. Diese frühen Stachelhäuter besaßen aber noch nicht die typische fünfstrahlige (pentamere) Radialsymmetrie der meisten heutigen Echinodermaten, welche sich im Laufe des Kambrium und des Unterordovizium entwickelte. Im Ordovizium haben auch die heute noch existierenden Klassen ihren Ursprung; sie

überlebten das größte Aussterbeereignis der Erdgeschichte, dem vom Übergang des Zeitalters des Perm zur Trias fast 90% der marinen Organismen zum Opfer fielen. Andere Stachelhäuter-Gruppen, wie z. B. die Beutelstrahler (Cystoidea) oder die Knospenstrahler (Blastoidea), sterben bereits innerhalb des Paläozoikum wieder aus (Ziegler 1998).

Kennzeichnend für den Stamm der

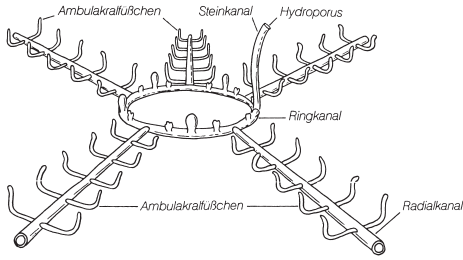


Abb. 6 Aufbau des Ambulakralsystems (Wassergefäßsystems) bei Stachelhäutern. Gut erkennbar ist die fünfstrahlige Symmetrie mit dem Ringkanal in der Mitte, von dem die Radialkanäle abzweigen sowie die Ambulakralfüßchen und der Steinkanal mit dem Hydroporus, über den das Ambulakralsystem mit der Außenwelt in Verbindung steht. Verändert nach Ziegler (1998).

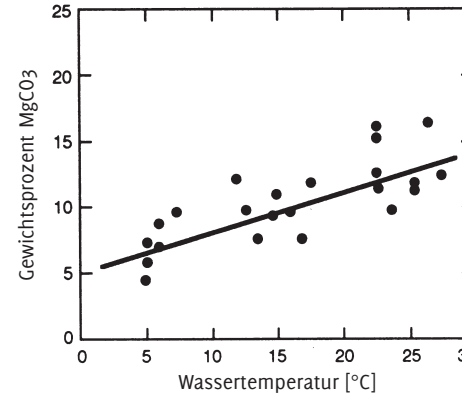
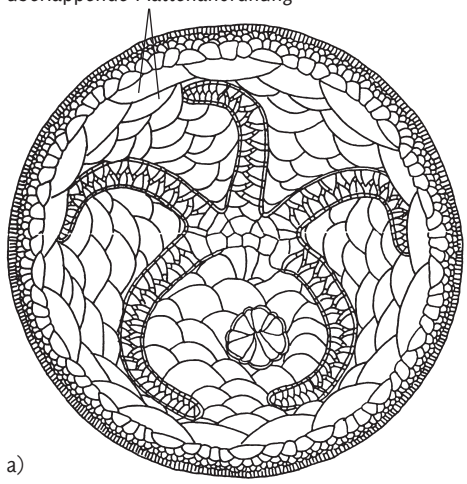


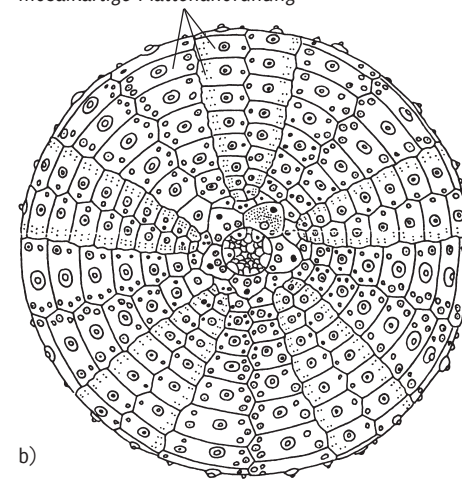
Abb. 7 Temperaturabhängigkeit des Mg-Anteils in Seeigelskeletten. Der Anteil an Magnesiumkarbonat in den Schalen der Seeigel nimmt mit steigender Wassertemperatur zu. Aus Etter (1994).

überlappende Plattenanordnung



a)

mosaikartige Plattenanordnung



b)

Abb. 8 Anordnung der Skelettplatten bei Stachelhäutern. a) Dachziegelartige Plattenanordnung bei *Agelacrinites* (Devon–Karbon). Die überlappenden Skelettelemente verleihen dem Körper Flexibilität. b) Mosaikartige Plattenanordnung bei *Echinus* (Tertiär–rezent). Durch diese Anordnung wird dem Körper Stabilität verliehen. Aus Ziegler (1998).

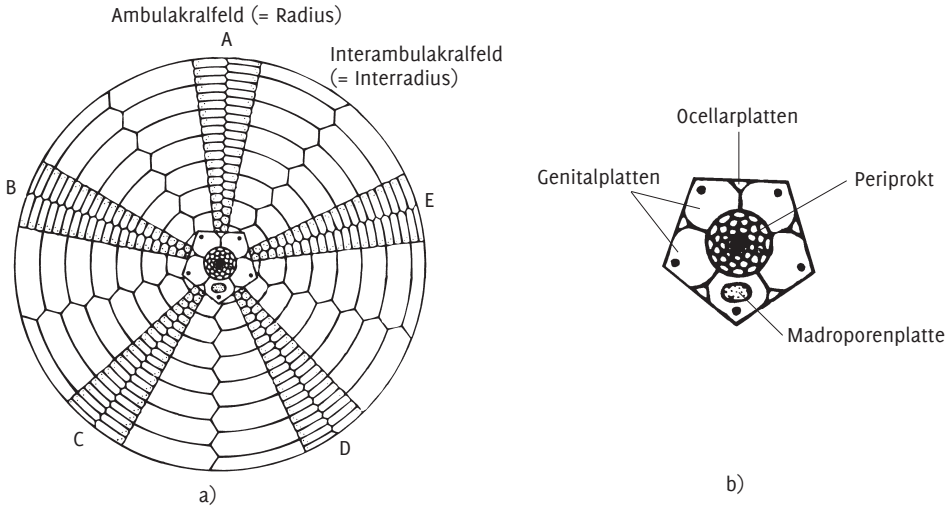


Abb. 9 Lage der Interambulakral- und Ambulakralfelder am Beispiel eines von oben betrachteten, stilisierten regulären Seeigels.
a) Aus kleineren Platten bestehende Ambulakralfelder (A–E), dazwischenliegende, aus größeren Skelettplatten bestehende Interambulakralfelder.
b) Ausschnittvergrößerung des Apikalfeldes mit den Ocellarplatten, den Genitalplatten sowie der Madroporenplatte und dem Periprokt. Verändert nach Westheide (1996).

Echinodermaten ist eine dünne Haut, die das Stützskelett inklusive der Auswüchse, wie z. B. die Stacheln der Seeigel, überzieht. Ein weiteres gemeinsames Merkmal ist die oben bereits erwähnte pentamere Symmetrie. Diese ist äußerlich nicht immer gut zu erkennen, findet sich aber in allen Gruppen. Besonders deutlich wird diese Fünfstrahligkeit in dem allen Gruppen gemeinsamen Ambulakral- oder Wassergefäßsytem. Dieses – im Tierreich einmalige – Gefäßsystem bildet einen Ringkanal um die Mundöffnung der Tiere und verzweigt sich in 5 Seitenkanäle (Radialkanäle), die dann die Symmetrie der äußeren Gestalt der Tiere bestimmen. Von diesen Seitenkanälen zweigen wiederum kleine „Ambulakralfüßchen" ab, die das Stützskelett durchstoßen und als Fortbewegungs- oder Atmungsorgane dienen (Abb. 6).

Das Stützskelett besteht aus Kalzit (Kalziumkarbonat: $CaCO_3$) mit einem Magnesiumkarbonatanteil ($MgCO_3$) von 3 bis 15 % (Ziegler 1998). Dabei steigt z. B. bei Seeigeln der Magnesiumanteil mit zunehmender Wassertemperatur (Etter 1994) an wie Abb. 7 zeigt.

Das Skelett umschließt die Leibeshöhle (Coelom) der Stachelhäuter. Die Bereiche, die über den Radialkanälen (Abb. 6) liegen und in denen das Ambulakralsystem das Skelett durchdringt („Ambulakralfüßchen"), werden Ambulakralfelder oder Radien genannt, die Zonen dazwischen Interambulakralfelder oder Interradien (Abb. 9).

Die einzelnen Skelettelemente sind maschenartig aus kleinen Kalkbälkchen aufgebaut. Dieses Maschengeflecht wird als Stereom bezeichnet. Die Hohlräume des Geflechts werden von Bindegewebszellen ausgefüllt, die einzelne Skelettplatten

miteinander verbinden. Überlappen sich diese Platten dachziegelartig, verleihen sie dem Körper Flexibilität, sind sie mosaikartig ohne Überlappung angeordnet, eher Stabilität (Abb. 8).

Echinodermaten sind in der Regel getrenntgeschlechtlich, wobei keine ausgeprägten Unterschiede zwischen den Geschlechtern vorliegen (kein „Geschlechtsdimorphismus"). Eier und Samen werden ins Wasser abgegeben, wo sie sich vereinen. Aus den befruchteten Eiern wächst zunächst eine zweiseitig (bilateral) symmetrische Larve heran, die in der Wassersäule schwebend (planktisch) lebt. Nach einigen Wochen durchläuft die Larve eine Metamorphose, und es entwickelt sich die pentamere Symmetrie. Außerdem sinkt die Larve zu Boden und lebt fortan benthisch. Die Larven besitzen anfangs drei Leibeshöhlen: Aus der Mesocoel genannten Leibeshöhle entwickelt sich das Ambulakralsystem, aus der Metacoel genannten das Coelom der adulten Tiere. Eine dritte, das Protocoel, geht bei einigen Gruppen verloren, bei den übrigen umgibt es den Steinkanal (Abb. 6), eine z. T. kalzifizierte Röhre, die den Ringkanal über eine Siebplatte (Madreporenplatte, Abb. 9) an der Coronenoberseite mit der Außenwelt verbindet und vermutlich dem Druckausgleich dient (Ziegler 1998).

Seeigel

Seeigel sind kleine bis mittelgroße Stachelhäuter mit einer meist rundlichen bis ovalen Skelettkapsel aus Kalzit, die Corona genannt wird. Der Mund liegt auf der Unterseite der Corona (Oralseite). Die Ambulakralfelder reichen vom Mund bis zum Scheitelpunkt, der der Mundöffnung gegenüberliegt.

Die ersten Echinoideen erschienen bereits im mittleren Ordovizium, ihre eigentliche Blütezeit erlebten sie aber ab dem Mesozoikum.

Man unterscheidet zwischen regulären (Regulares) und irregulären (Irregulares) Seeigeln. Die Irregulares erschienen erst im Unteren Jura. Während die Regulares eher an Hartsubstratböden angepasst sind, besiedeln die Irregulares bis heute Weichsubstratböden, in denen sie z. T. eingegraben leben. Die regulären Seeigel sind annähernd halbkugelförmig, mit eindeutig pentamerer Symmetrie. Die Mundöffnung liegt auf der dem Substrat zugewandten Unterseite, der After liegt direkt gegenüber im Scheitelpunkt der Corona. Dadurch verläuft die Körperachse vertikal, und die Tiere haben keine definierte Vorder- oder Hinterseite. Es ist den Regulares somit möglich, bei der Fortbewegung die Richtung zu wechseln, ohne den Körper drehen zu müssen.

Die irregulären Seeigel sind meist oval bis herzförmig, bei ihnen verblieb der Mund zwar auf der Unterseite, wanderte aber im Laufe der Stammesgeschichte in Richtung des vorderen Randes. Der After verlagerte sich innerhalb des hinteren Interradius aus dem Scheitelpunkt heraus nach hinten, z. T. sogar bis auf die Unterseite (Abb. 10). Dadurch ergibt sich eine sekundär ausgebildete Bilateralsymmetrie und die Seeigel haben eine definierte Vorder- und Hinterseite. Die Merkmalsänderungen bei der Entwicklung der Irregulares zeigt Abb. 11.

Der Aufbau des Ambulakralsystems bleibt jedoch fünfstrahlig. Zur besseren Orientierung werden die Ambulakralfelder der Echinoideen durchgehend mit den Buchstaben A–E benannt. Von oben gesehen ist A stets das Ambulakralfeld, das links neben der dorsal gelegenen Madreporenplatte (Abb. 9) liegt. Des Weiteren entspricht A immer dem Ambulakralfeld, in dessen Richtung der Mund bei den

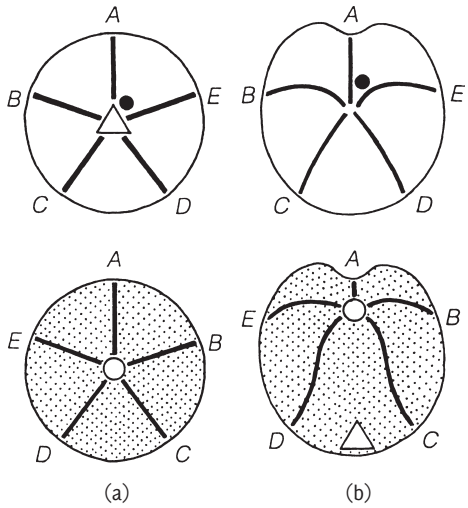


Abb. 10 Vergleich der Lage und Orientierung der Ambulakralfelder bei (a) regulären und (b) irregulären Seeigeln. Oberseiten weiß, Unterseiten punktiert. Mundöffnung (offener Kreis), Afteröffnung (Dreieck), Madreporenplatte (schwarzer Kreis). Die Entstehung der Bilateralsymmetrie aus der fünfstrahligen Radialsymmetrie ist unverkennbar. Verändert nach Ziegler (1998).

irregulären Seeigeln wanderte. Die anderen Ambulakralfelder sind dann entgegen dem Uhrzeigersinn weiter mit B, C, D und E benannt (Abb. 10).

Im Scheitelpunkt der Echinoideen befinden sich neben der Afteröffnung (nur bei den Regulares) auch noch fünf Genitalplatten in den Interradien (Abb. 9) und fünf sogenannte Ocellarplatten in den Radien. Eine der Genitalplatten ist siebartig perforiert und wird daher auch Sieb- oder Madreporenplatte genannt. Diese Gesamtkonstruktion wird Apikalfeld genannt und kann anhand der Plattenanordnung zur Art- oder Gattungsbestimmung herangezogen werden. Unterhalb der Genitalplatten befinden sich die Geschlechtsorgane (Gonaden) der Tiere. Über eine Öffnung in der Platte können Ei- oder Samenzellen abgelaicht werden. Bei den Irregulares ist meist die Gonade im hinteren Interambulakralfeld zurückgebildet, da der After in diese Richtung gewandert ist.

Die Corona heute lebender Echinoideen besteht aus 20 Plattenreihen, jeweils 2 pro Ambulakralfeld und Interambulakralfeld. Paläozoische Echinoideen besaßen z. T. mehr Plattenreihen, jedoch überlebten nur solche mit 20 Reihen den Übergang zum Mesozoikum. Die Skelettplatten der

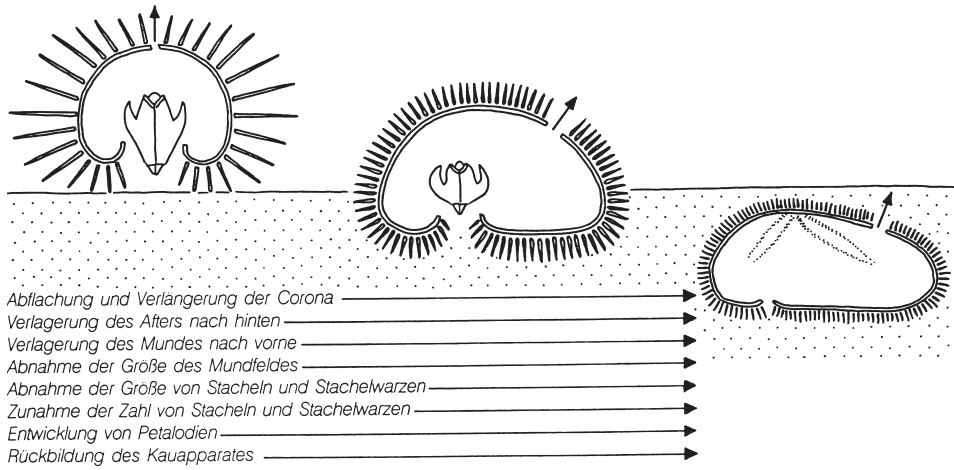


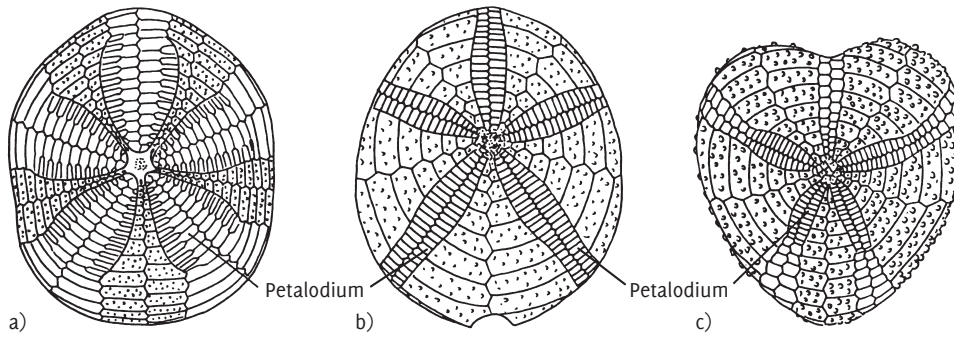
Abb. 11 Veränderungen der Merkmale und Morphologie bei der Evolution der irregulären aus den regulären Seeigeln im Jura. Diese Veränderungen wurden durch einen Wechsel des besiedelten Substrats verursacht, vom Leben auf zum grabenden Leben im Sediment. Verändert nach Ziegler (1998).

Seeigel sind wie die aller Echinodermaten maschenartig aufgebaut. Die Hohlräume des Stereoms sind mit Kollagenfasern gefüllt, die die Platten zusammenhalten. Einige irreguläre Seeigel, wie die Clypeasteroidea (u. a. „Sand-Dollars"), versteifen ihre stark abgeflachte Corona noch mit Querverstrebungen. Die Platten der Ambulakralfelder sind in der Regel kleiner als die der Interambulakralfelder (Abb. 9). Sie besitzen außerdem Poren, durch die die Ambulakralfüßchen hinausragen. Je nach Füßchentyp können ein oder zwei Poren vorhanden sein. Bei den irregulären Seeigeln können die Ambulakralfelder auf der Coronenoberseite sogenannte Petalodien bilden. Dabei werden die Ambulakralfelder vom Scheitelpunkt aus breiter und zum Rand hin wieder schmaler. Es entsteht ein blütenblattähnliches Gebilde, wie Abb. 12 beispielhaft zeigt.

Die Herzseeigel (Spatangoida) bilden auf der Coronenunterseite, direkt unter der Mundöffnung eine Art feste „Unterlippe", das Labrum, aus. Irreguläre Seeigel der Ordnung Cassiduloida bilden um den Mund herum eine Art Trichter, der Floscelle genannt wird.

Die Ambulakralfüßchen der Seeigel erfüllen verschiedene Aufgaben. Bei den regulären Echinoideen sitzen an der Mundseite meist Saugfüßchen, mit denen sich die Tiere fortbewegen können und ohne die ein Erklettern von Riffen oder Felsen nicht möglich wäre. An den Körperflanken sitzen meist Tastfüßchen, an der Oberseite Kiemenfüßchen. Diese sind gerade bei den Irregulares in den Petalodien konzentriert. Die grabenden Herzseeigel besitzen zusätzlich noch Kittfüßchen, diese sitzen auf der Oberseite im vorderen Radius und in der Afterregion und dienen dazu, beim Graben das Substrat zu stabilisieren. Die Kiemenfüßchen sind immer durch zwei Poren in den Ambulakralplatten mit dem Ambulakralsystem verbunden. Die Ambulakralflüssigkeit wird hydraulisch durch eine Pore in die Füßchen gepumpt, kann dort schnell Sauerstoff aufnehmen und gelangt dann durch die zweite Pore in einer Art Kreislauf zurück in das Coelom. Dort wird der Sauerstoff wieder abgeben. Andere Füßchentypen können mit einer oder zwei Poren mit dem Ambulakralsystem verbunden sein.

Abb. 12 Die Ambulakralfelder der irregulären Seeigel können auf der Oberseite des Gehäuses blütenblattartige Strukturen, die Petalodien, ausbilden. In diesen befinden sich hauptsächlich an Atmung angepasste Ambulakralfüßchen.
a) Clypeasteroida (*Clypeaster*, Tertiär–rezent),
b) Cassiduloida (*Echinolampas*),Tertiär–rezent),
c) Spatangoida (*Micraster,* Kreidezeit). Verändert nach Ziegler (1998).



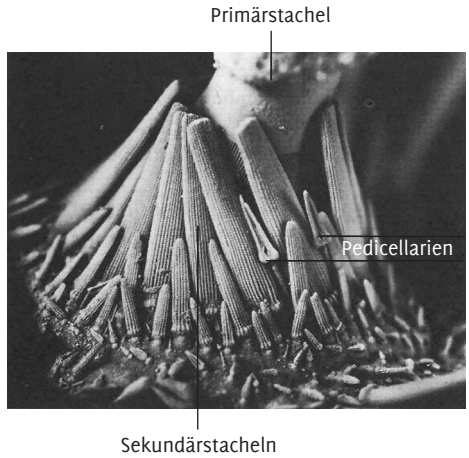


Abb. 13 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines Primärstachelansatzes bei einem regulären Seeigel. Die Sekundärstacheln schützen den Ansatz der Primärstacheln mit dazugehörigem Muskelapparat. Kleine Zangenapparate (Pedicellarien) dienen der Verteidigung und Reinigung. Verändert nach Boardman & Cheetham (1987).

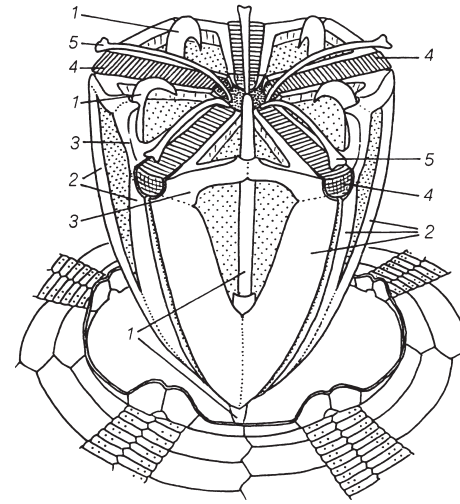


Abb. 14 Die „Laterne des Aristoteles", der komplex aufgebaute Kiefer- und Kauapparat der regulären Seeigel. Erkennbar ist auch hier die fünfstrahlige Symmetrie. Zähne (1), Pyramide (2), Epiphyse (3), Rotula (4) und Kompass (5) sind Bestandteile des Kieferapparates. Aus Ziegler (1998).

Wichtigstes äußeres Merkmal der Seeigel sind die Stacheln. Diese sind über ein Kugelgelenk mit der Corona verbunden und können mit einem Muskelapparat bewegt werden. Die Stacheln können, abhängig von der Lebensweise der Arten, verschiedene Formen annehmen. Es sind schmale, lange und spitze, aber auch bauchige, abgerundete entwickelt. Aufgabe der Stacheln ist in erster Linie die Verteidigung, einige Seeigelarten bewegen sich auch mithilfe ihrer Stacheln fort. Neben den großen Primärstacheln gibt es noch kleinere Sekundärstacheln, diese schützen z. B. die Muskulatur der Primärstacheln, wie in Abb. 13 zu sehen ist.

Bei einigen Arten tragen die Stachelspitzen Giftdrüsen. Die Stacheln der irregulären Echinoideen sind deutlich kleiner als die der regulären und häufig borstenartig. Dabei sind sie oft nach hinten orientiert und bilden ähnlich wie das Fellkleid bei Säugetieren einen „Strich". Stacheln an der Körperunterseite sind bei ihnen schaufelartig verbreitert und dienen als Grabinstrumente. Da Saugfüße auf Weichsubstrat zur Fortbewegung nutzlos sind, bewegen sich irreguläre Seeigel nur mithilfe ihrer Stacheln fort. Die Herzseeigel besitzen zusätzlich sogenannte Fasciolen, Bänder auf der Oberseite und im Afterbereich, die mit wimpernbesetzten kleinen Stacheln (Clavulae) bestückt sind. Diese erzeugen Wasserströme, die der Sauerstoffversorgung oder der Entsorgung von Kot dienen.

Zusätzliche Körperanhänge sind die Pedicellarien, kleine dreibackige Zangenapparate, die der Verteidigung und der Reinigung des Körpers dienen (Abb. 13). Bei einigen Arten sind auch die Pedicellarien mit Giftdrüsen ausgestattet.

Der Kieferapparat der Seeigel wird nach Plinius dem Älteren (23–79 n. Chr.) „Laterne des Aristoteles" genannt. Er ist wie das Ambulakralsystem fünfstrahlig

angelegt und hat kräftige, kalzitische Zähne (Abb. 14). Bei den meisten irregulären Seeigeln sind die Kiefer zurückgebildet bzw. gar nicht mehr vorhanden. Oftmals sind sie im Jugendstadium noch existent, bilden sich aber bei den erwachsenen Tieren wieder zurück.

Reguläre Seeigel weiden mit ihren Zähnen den Meeresboden ab, wobei sie meist Allesfresser sind. Die Irregulares hingegen haben sich an kleinste Nahrungsteilchen angepasst. Mithilfe der Saug-oder Kittfüßchen sammeln sie pflanzliche und tierische Partikel auf und führen sie zum Mund. Die Herzseeigel schaben mithilfe ihres Labrums das Sediment ab und verdauen die verwertbaren Anteile, der unverdauliche Rest wird wieder ausgeschieden (Ziegler 1998).

Der fossile, irreguläre Seeigel *Nucleolites*

Systematik und Beschreibung

Systematik nach Kier 1966:
Stamm: ECHINODERMATA
Klasse: ECHINOIDEA
Unterklasse: EUECHINOIDEA
Überordnung: ATELOSTOMATA
Ordnung: CASSIDULOIDA
Familie: Nucleolitidae
Gattung: *Nucleolites*

Verkürzte Synonym-Liste nach Kier 1966:
Nucleolites LAMARCK 1801
Nucleolites scutatus LAMARCK 1816;
Echinobrissus GRAY 1825;
Nucleolites cordatus GOLDFUSS 1826;
Nucleolites subquadratus AGASSIZ 1839;
Nucleolites gracilis AGASSIZ 1840;
Nucleolites elongatus AGASSIZ 1840;
Nucleolites amplus AGASSIZ 1847;
Echinobrissus burgundiae COTTEAU 1871;
Echinobrissus lorioli COTTEAU 1871;
Echinobrissus humilis GAUTHIER 1875.

Die Ordnung der Cassiduloida stellt eine der ursprünglichsten Gruppen der irregulären Seeigel dar und ist seit dem Oberen Unterjura bekannt. Einen besonders hohen Artenreichtum erlebte sie in der Erdneuzeit (Känozoikum), im Eozän. Kier (1966) berichtet im „Treatise On Invertebrate Paleontology“ von 500 bekannten Spezies in dieser Zeit. Seitdem hat die Anzahl der Arten allerdings wieder deutlich abgenommen, es sind heute nur noch sechzehn bekannt (Kier 1966, Ziegler 1998). Die Familie der Nucleolitidae ist seit dem Bajocium (Mitteljura) bekannt und überlebte bis ins Campan (Kier 1966). Nach Ziegler (1998) stammen die Cassiduloida von den Holectypoida ab (Abb. 22). Die Abstammung der Cassiduloida nach Kier (1966) zeigt Abb. 15.

Frühe Cassiduloiden besitzen zwar bereits die sekundäre Bilateralsymmetrie der Irregularia, sind aber ansonsten noch nicht so stark abgeleitet wie spätere Gruppen (z. B. die Spatangoida) der irregulären Seeigel (Kier 1966, Ziegler 1998). Während die Evolution der Cassiduloida im Jura zunächst noch relativ langsam verläuft, findet in der Kreide eine deutlich schnellere Entwicklung statt (Ziegler 1998). Alle Ambulakralplatten der jurassischen Cassiduloiden sind zweiporig, erst in der Kreide findet eine Differenzierung in ein- und zweiporige Bereiche statt (Kier 1966). Die Ambulakralfelder auf der Oberseite sind petaloid und bis zum Coronenrand ausgebildet (Abb. 12). Sie sind zum Rand hin offen. Im Laufe der Entwicklungsgeschichte der Cassiduloida erhöht sich deren Corona

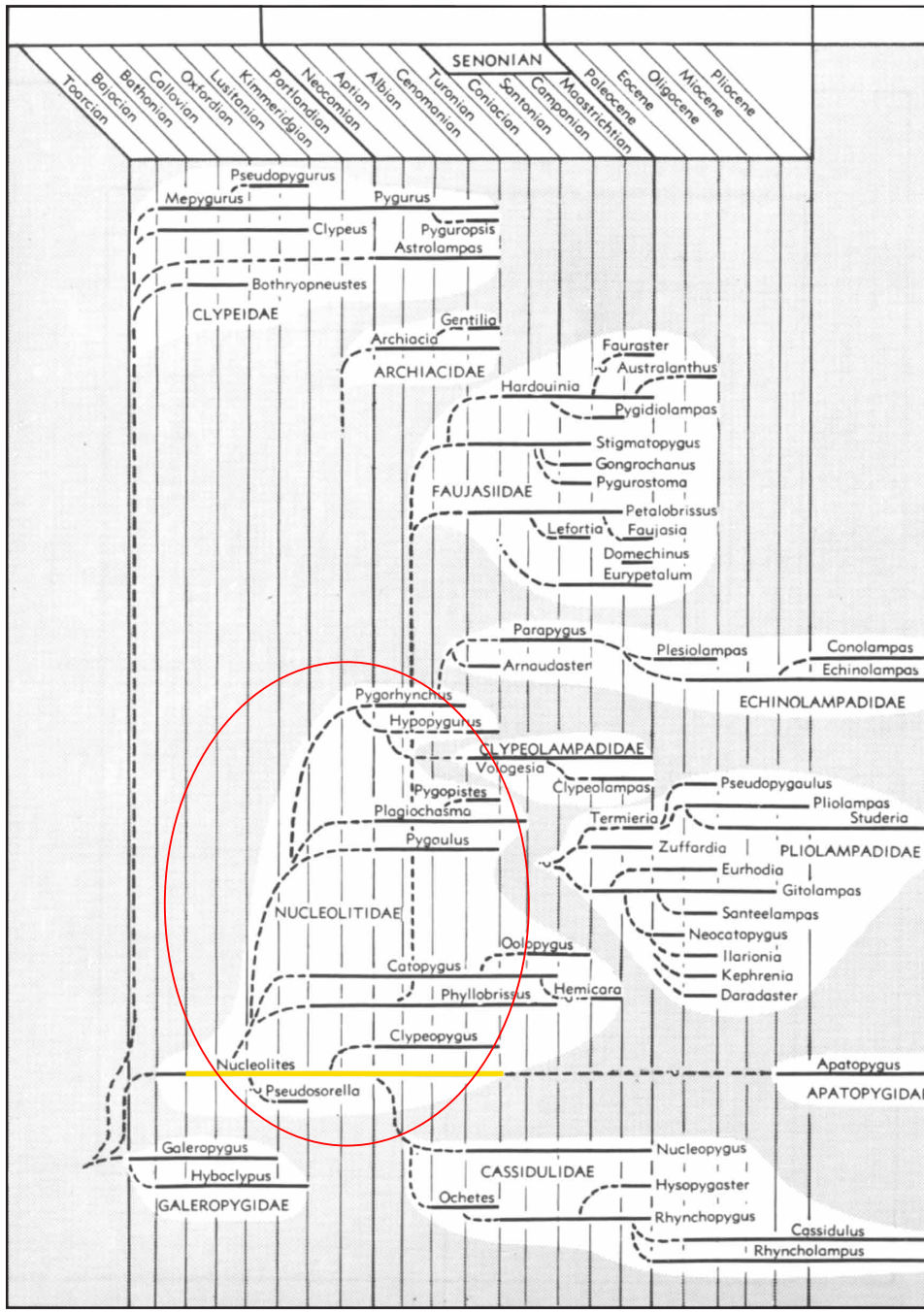


Abb. 15 Stammesgeschichte der Ordnung Cassiduloida. Die Familie der Nucleolitidae (rot umrandet) erscheint im Mitteljura und stirbt zum Ende der Kreidezeit wieder aus. *Nucleolites* (gelbe Linie) ist seit dem Bajocium bekannt und überlebt bis ins Cenoman (Oberkreidezeit). Verändert nach Kier (1966).

und die Petalodien beschränken sich auf den Mittelteil der Oberseite des Gehäuses. Diese Entwicklung zeigt Abb. 16.

Ein weiteres gemeinsames Merkmal dieser Ordnung ist die Ausbildung einer sogenannten Floscelle, einer trichterförmigen Einbuchtung um die Mundöffnung (Peristom) herum (Ziegler 1998). Die Ambulakralfelder bilden innerhalb dieser Floscelle sogenannte Phyllodien aus, die um das Peristom eine Rosette bilden (Abb. 17). Die Phyllodien stellen, ähnlich wie die Petalodien, Bereiche mit angepassten Ambulakralfüßchen dar. Während in den Petalodien die Atemfüßchen sitzen, entwickeln sich in den Phyllodien zur Nahrungsaufnahme geeignete Füßchen (Kier 1966).

Die ebenfalls in Abb. 17 gezeigten Bourrelets sind Ausbuchtungen der Interambulakralfelder, auf denen Stacheln zum Schutz des Peristoms sitzen (http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-directory/taxa/glossary.jsp?begins=B&showImageID=32, 02.04.2010). Die Entwicklung der Phyllodien und Bourrelets vollzieht sich ebenfalls hauptsächlich während der Kreidezeit (Kier 1966).

Die Rückbildung des Kieferapparates bei den irregulären Seeigeln ist bei den Cassiduloiden noch nicht vollständig vollzogen, zumindest bei Jungtieren ist der Kauapparat mit abgewandelten Zähnen noch vorhanden (Ziegler 1998).

Die Afteröffnung ist bei frühen Cassiduloiden noch in Kontakt mit dem Scheitelpunkt, wandert aber im Laufe der Stammesentwicklung im hinteren Interambulakralfeld aus dem Scheitelpunkt heraus in Richtung des Hinterrandes der Corona (Kier 1966). Spätere Cassiduloida entwickeln unterschiedliche Stacheltypen auf Mund- und Oberseite, frühe Gattungen zeigen jedoch noch ähnlich ausgeprägte Stachelwarzen, was einen Hinweis auf gleiche Stacheltypen darstellt. Die Gestalt der Cassiduloida wandelt sich von eher rundlichen jurassischen Formen ab der frühen Kreide zu mehr ovalen Gehäusen (Kier 1966).

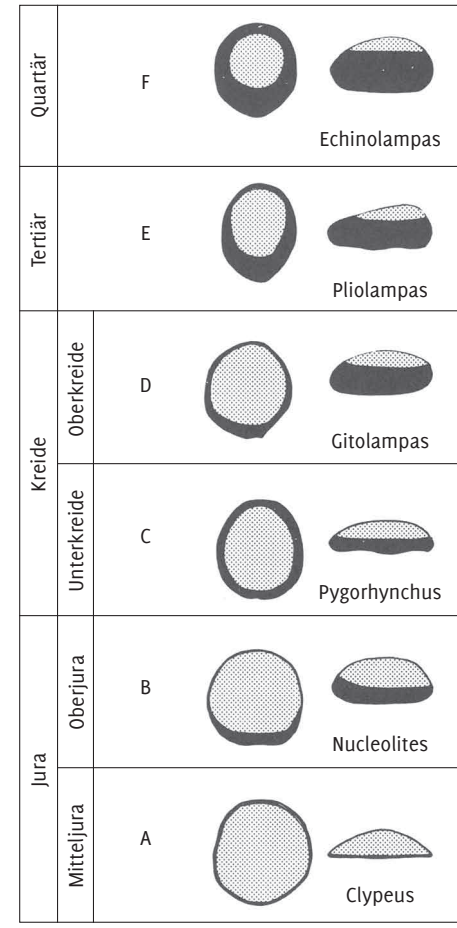


Abb. 16 Veränderung der Lage der Petalodien bei den Cassiduloida vom Mitteljura bis ins Quartär. Der Bereich petaloid ausgebildeter Ambulakralfelder (schattiert) verlagert sich von der Gehäuseoberseite (A) bis hin zu einer kleinen Region im Scheitelbereich (F). Damit geht eine Erhöhung der Gehäuse einher. Bereich nicht petaloider Ambulakralfelder (schwarz). Linke Ansicht (A–F) Gehäuseoberseiten, Vorderseite des Tieres oben, rechte Reihe (A–F) linke Gehäuseseite. Nach Kier (1966).

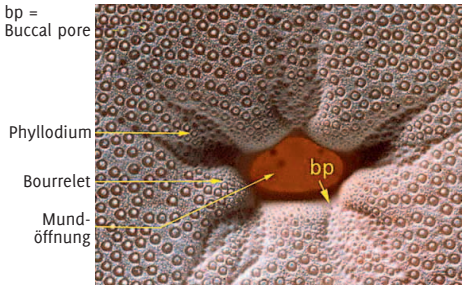


Abb. 17 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Floscelle der Cassiduloida, eine sternförmige, trichterartige Einbuchtung um die Mundöffnung. Sie vereinfacht die Nahrungsaufnahme. Die Phyllodien tragen Ambulakralfüßchen, die der Nahrungsaufnahme dienen. Bourrelets sind Ausbuchtungen der Interambulakralfelder mit Stacheln zum Schutz der Mundöffnung. Buccalporen sind vergrößerte Ambulakralporen mit Nahrungsfüßchen direkt an der Mundöffnung. Quelle: www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-directory/taxa/glossary.jsp (02.04.2010)

Nucleolites war ein früher Cassiduloide und vom Bajocium (Mitteljura) bis zum Cenomanium (Unterkreide) in Europa und Nordafrika verbreitet (Kier 1966). Es handelt sich um kleine bis mittelgroße Echinoideen. Die vermessenen Coronen sind zwischen 10 und knapp 30 mm lang. Das Gehäuse ist rundlich bis oval, mit der größten Breite im hinteren Drittel der Corona. Das Peristom ist aus der Mitte der Unterseite in Richtung des vorderen Ambulakralfeldes zum Rand hin verschoben. Das Periprokt befindet sich außerhalb des Scheitelpunktes im hinteren Interambulakralfeld, wobei unterhalb der Afteröffnung ein Kanal ausgebildet ist. Die Petalodien sind gering ausgeprägt und zum Körperrand hin geöffnet. Alle Ambulakralfelder sind doppelporig angelegt, des Weiteren sind keine Fasciolen ausgebildet. Die Stachelwarzen der Unter- und Oberseiten der Tiere sind ähnlich ausgebildet, was auf gleiche Stachelgrößen und -typen hinweist. Die Unterseite von *Nucleolites* ist nach innen gewölbt und bildet eine Floscelle.

Die *Nucleolites*-Exemplare dieser Untersuchung stammen aus den Kalksedimenten des Kimmeridgium (Oberjura) von Hannover und Umgebung. Struckmann (1878) beschreibt die Gesteine als Wechselfolgen von gebankten, gelblichen bis grauen Kalk- und Mergelsteinen. Laut geologischer Stadtkarte von Hannover (Rohde & Becker-Platen 1998) handelt es sich um gebankte Kalksteine mit eingeschalteten Mergelkalklagen. Weitere Gesteinsbeschreibungen finden sich bei Lepper & Richter (2008). Die von ihnen als „dichte graue Kalksteine“ und „gelblich-graue Dolomite“ bezeichneten Steine des Beginenturms in Hannover stammen vermutlich zumindest teilweise aus den Kalksteinbrüchen am Lindener Berg und am Tönniesberg und damit ebenfalls aus Schichten des Kimmeridgium (Lepper & Richter 2008).

Betrachtet man die paläogeographische Karte (Abb. 5) des Fundgebietes, so wird klar, dass es sich um ein küstenfernes karbonatisches Sedimentationssystem ohne Eintrag von terrestrischen Sedimenten gehandelt haben muss. Da die sedimentologischen Befunde keine Hinweise auf wellenverursachte Strukturen liefern, kann man davon ausgehen, dass der Lebensraum von *Nucleolites* unterhalb der von Wellen erreichten Zone („Sturmwellenbasis“) lag. Als auf dem Sediment lebende Begleitfauna von *Nucleolites* wurden in der Struckmann-Sammlung in der Hauptsache Armfüßer (Brachiopoden, Ordnung: *Terebratula*), Schnecken (Gastropoda, Ordnungen: *Nerinea, Natica*) sowie einige reguläre Seeigel (z. B. *Pseudodiadema*) gefunden. Die im Sediment lebende Begleitfauna setzt sich neben weiteren irregulären Seeigeln der Gattung *Pygurus* in der Hauptsache aus Muscheln (Bivalvia) zusammen. Im Wesentlichen waren folgende

Gattungen vorhanden: *Cyprina, Turacia* und *Lucina*. Diese Bezeichnungen stammen allerdings noch aus den 1870er Jahren und sind daher veraltet. Sie bedürfen einer Revision.

Da neben den Brachiopoden weitere filtrierende Organismen weitestgehend fehlen und diese in der Lage sind, auch längere Perioden ohne Nahrung zu überstehen (mündl. Mitteilung M. Krautter), kann man auf eine an schwebenden Nahrungspartikeln verarmte Wassersäule schließen. In diesem Milieu waren Sedimentfresser im Vorteil.

Nach Kier (1966) geht eine zunehmende Eingrabtiefe mit verschiedenen Anpassungen bei den irregulären Seeigeln einher. Die zweiporige Ausbildung der Ambulakralfelder wird in der Regel mit Atemfüßchen verbunden und beschränkt sich bei den Irregularia weitestgehend auf die Petalodien. Diese wandern mit zunehmender Eingrabtiefe immer weiter auf die Oberseite. Bei den Cassiduloida entwickeln sich die zweiporigen Ambulakralfelder im Bereich der Phyllodien in einporige, was als Anpassung an Saugfüßchen zum Nahrungserwerb gedeutet wird (Kier 1966). Die Stacheln verändern sich von Verteidigungswerkzeugen zu Grab- und Fortbewegungshilfen. Bei den besonders tief grabenden Spatangoida entwickeln sich Fasciolen mit bewimperten Stacheln, die Wasserströme erzeugen (Kier 1966).

Bei *Nucleolites* sind viele dieser Anpassungen noch nicht vollzogen: Die Ambulakralfelder sind durchgängig zweiporig und die Petalodien ziehen sich bis zum Coronenrand hin. Die gleichförmig ausgebildeten Stachelwarzen deuten auf wenig differenzierte Stacheltypen. Des Weiteren sind keine Fasciolen ausgebildet. Aufgrund dieser Merkmale kann angenommen werden, dass *Nucleolites* das Sediment oberflächennah durchwühlt hat.

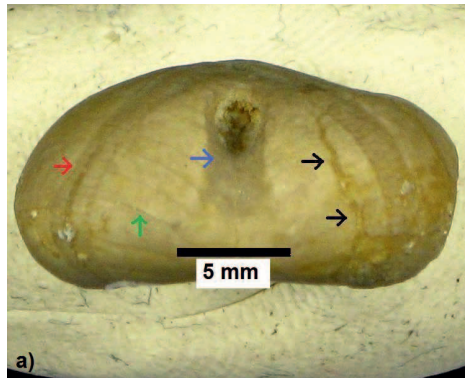
Beschreibung ausgewählter Sammlungsstücke

Die für diese Beschreibungen ausgewählten Stücke stellen die am besten erhaltenen Exemplare der „Sammlung Struckmann“ dar. An ihnen lassen sich besonders Feinstrukturen und für *Nucleolites* typische Merkmale erkennen und aufzeigen. Der weitaus größere Teil der Sammlung ist weniger gut erhalten. Zwar zeigen einzelne Stücke immer wieder auch Teilerhaltung von feinen Strukturen, jedoch nie so vollständig wie die für diese Arbeit ausgewählten.

Abb. 18 zeigt das Stück mit der Inventarnummer 4141. Es stellt ein Beispiel für ein moderat deformiertes *Nucleolites*-Exemplar dar. Deutlich erkennbar sind die Bruchlinien (schwarze Pfeile) am rechten hinteren Rand der Corona. Trotz der Deformation sind die Skelettelemente gut erhalten und man kann die unterschiedlich großen, zweireihigen Kalzitplatten der Ambulakralfelder (roter Pfeil) und der Interambulakralfelder (grüner Pfeil) unterscheiden. Zudem ist der von *Nucleolites* ausgebildete Analkanal (blauer Pfeil) deutlich zu erkennen.

In Abb. 19 (Inv. Nr. 4136) ist sehr deutlich der für *Nucleolites* typische ovale Umriss mit der breitesten Stelle im hinteren Drittel der Corona zu erkennen, der durch die Einbuchtung des Analkanals eine leicht herzförmige Form erhält. Gut erkennbar sind die zum Rand der Corona hin geöffneten petaloiden Ambulakralfelder (schwarze Pfeile) mit leicht schlitzförmigen Doppelporen. Diese zweiporige Ausbildung ist auch in den Phyllodien (grüne Pfeile) zu sehen. Die in der trichterförmigen Floscelle liegende, nach vorn verschobene Mundöffnung ist durch die Verfüllung mit Sediment ebenfalls erkennbar. In der Vorderansicht (Abb. 19 b)

Abb. 18 *Nucleolites*-Exemplar der „Sammlung Struckmann“ (Inventarnummer NLMH 4141), hinten rechts deformiert. a) Hinteransicht b) Gehäuseoberseite, der After liegt rechts. Bruchkanten der Deformation (schwarze Pfeile). Skelettplatten sind trotz Beschädigung gut erhalten. Größere Interambulkralplatten (grüner Pfeil), kleinere Ambulakralplatten (roter Pfeil), Analkanal (blaue Pfeile).



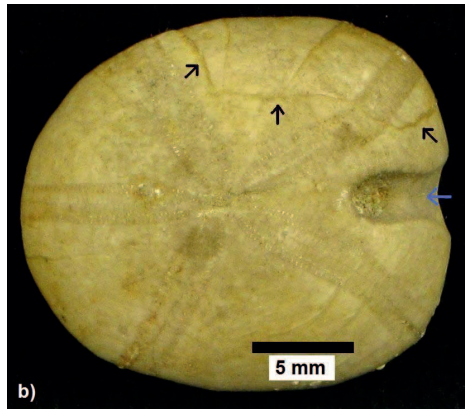
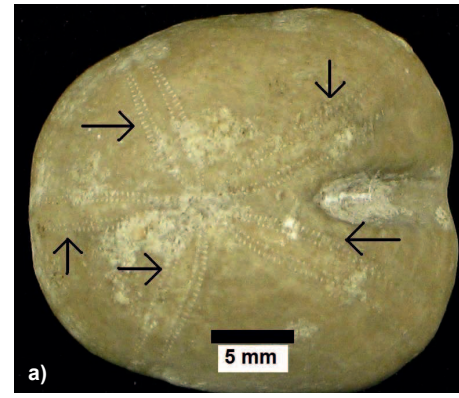
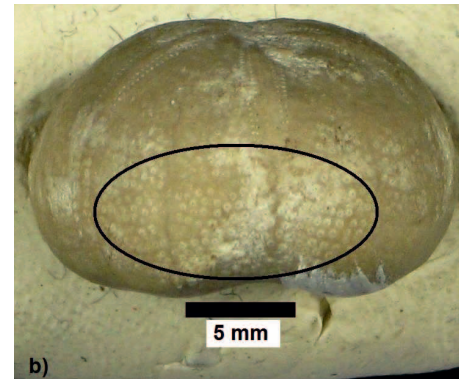
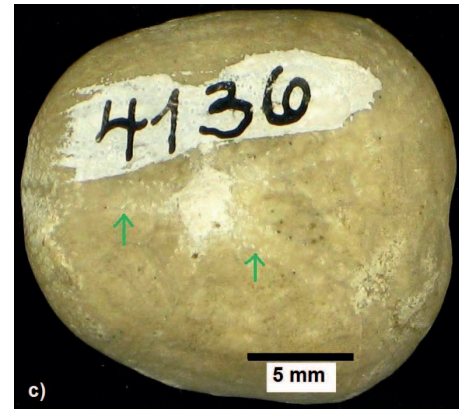


Abb. 19 *Nucleolites*-Exemplar der „Sammlung Struckmann“ (Inventarnummer NLMH 4136). a) Gehäuseoberseite mit Afteröffnung rechts. Doppelporig ausgebildete, zum Rand hin offene petaloide Ambulakralfelder (schwarze Pfeile). b) Vorderansicht. Stachelwarzen (schwarze Umrandung). c) Unterseite des Gehäuses. Ebenfalls doppelporig angelegte Phyllodien (grüne Pfeile). Deutlich sichtbare mit Sediment verfüllte Mundöffnung. In a) und c) wird der ovale, leicht herzförmige Umriss des Seeigels deutlich.







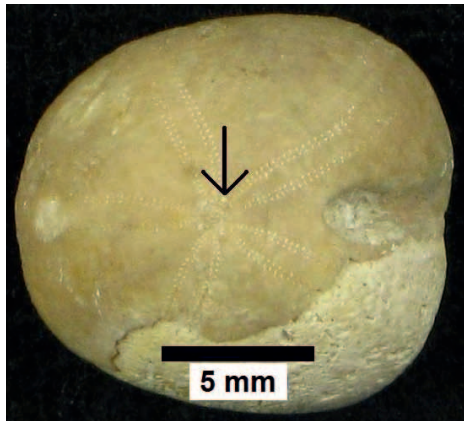


Abb. 20 *Nucleolites*-Exemplar der „Sammlung Struckmann" (Inventarnummer NLMH 4135). Oberseite des Gehäuses mit Afteröffnung rechts. Auf der linken Gehäuseseite, unten rechts, fehlt ein Teil der Schale, der Steinkern ist jedoch vollständig erhalten. Eine der vier Genitalöffnungen, durch Sedimentverfüllung gut zu erkennen (schwarzer Pfeil).

Abb. 21 Natürlich gewachsene Kalzitkristalle ($CaCO_3$) – TinaFields, iStockphoto.com.

lassen sich auch hier, ähnlich wie bei Inv. Nr. 4141 (Abb. 18), die unterschiedlich großen Skelettplatten der Interambulakralia und der Ambulakralia unterscheiden. Zudem sind bei diesem Stück an einigen Stellen der Corona noch die Stachelwarzen erhalten, wie hier am Beispiel der Vorderansicht (schwarze Ellipse) gezeigt wird. Sie zeigen überall dort, wo sie erkennbar sind, eine ähnliche Ausprägung bezüglich ihrer Form und Größe.

Das *Nucleolites*-Exemplar mit der Inventarnummer 4135 stellt mit 14,4 mm Länge eines der kleineren Stücke der Sammlung dar (Abb. 20). Hier fehlt auf der linken Körperseite ein Teil der Schale. Da der Steinkern jedoch vollständig erhalten und nicht deformiert ist, ist davon auszugehen, dass die Schale erst nach der Fossilisation zerstört wurde, vielleicht sogar bei der Aufsammlung durch Struckmann selbst. Einige der Bruchkanten reflektieren beim Drehen das Licht. Das ist ein Hinweis auf ebene Kristallflächen wie sie bei Einkristallen vorkommen. Einkristalle bilden ein homogenes Kristallgitter (Borchardt-Ott 2002). Bei der Fossilisation der porösen Skelettelemente (Stereom) werden diese nicht wie die Leibeshöhle durch Sediment verfüllt (hier Steinkernbildung!), vielmehr wachsen in den Hohlräumen kleine Kalzit-Einkristalle heran, die diese ausfüllen (Ziegler 1998). Abb. 21 zeigt beispielhaft Kalzit-Einkristalle.

Im Scheitelpunkt der Corona sind zudem noch die Genitalöffnungen (schwarzer Pfeil, Abb. 20) in den Interambulakralfeldern zu sehen. Es sind nur 4 Öffnungen vorhanden. Die bei den regulären Seeigeln vorhandene 5. Genitalöffnung ist bei den Irregularia durch die Verlagerung des Periprokts nicht mehr vorhanden.

Der rezente Nordsee-Herzseeigel *Echinocardium cordatum*

Systematik und Beschreibung

Systematik nach Fischer (1966):
Stamm: ECHINODERMATA
Klasse: ECHINOIDEA
Unterklasse: EUECHINOIDEA
Überordnung: ATELOSTOMATA
Ordnung: SPATANGOIDA
Unterordnung: MICRASTERINA
Familie: Loveniidae
Gattung: *Echinocardium*
Art: *Echinocardium cordatum*
Synonym-Liste nach Fischer (1966):
Echinus cordatus PENNANT 1777,
Echinocardium GRAY 1825,
Amphidetus AGASSIZ 1836

Die Ordnung Spatangoida umfasst die Herzseeigel als solche. Nach Angaben von Fischer (1966) ist die darin enthaltene Gattung *Echinocardium* seit dem Oligozän bekannt. Laut Autoren des Natural History Museum London (www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-directory/taxa/taxon.jsp?id=331, 02.04.2010) erscheinen Echinocardien ab dem frühen Miozän und die Art *Echinocardium cordatum* ab dem unteren Pliozän. Die Spatangoiden bilden die am stärksten abgeleitete Gruppe unter den irregulären Seeigeln. Nach Ziegler (1998) entstanden sie in der Unterkreide aus den Disasteroida, die sich ihrerseits aus den Cassiduloida oder Holectypoida ableiten (Abb. 22). Die Disasteroida waren bereits, wie die heutigen Spatangoiden, kieferlos (Ziegler 1998).

Fischer (1966) gibt neben dieser Variante noch die Möglichkeit eines gemeinsamen unterjurassischen Vorfahren der Cassiduloida und der Spatangoida an.

Die Spatangoiden unterscheiden sich von anderen irregulären Seeigelgruppen

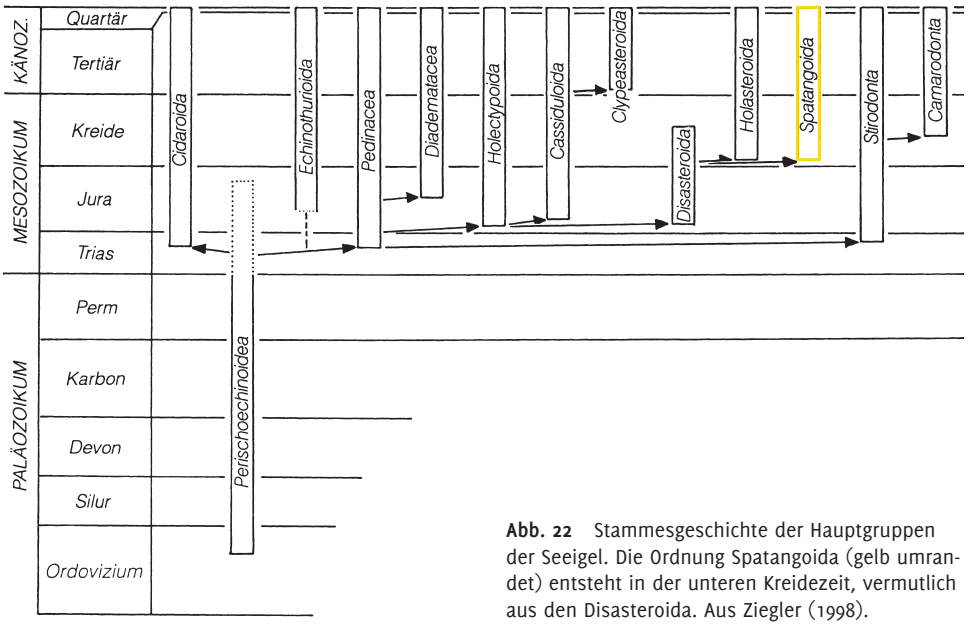


Abb. 22 Stammesgeschichte der Hauptgruppen der Seeigel. Die Ordnung Spatangoida (gelb umrandet) entsteht in der unteren Kreidezeit, vermutlich aus den Disasteroida. Aus Ziegler (1998).

durch das abgewandelte, nicht petaloide vordere Ambulakralfeld mit ausgebildeten Kittfüßchen, welches sie nur mit den Holasteroida gemeinsam haben (Ziegler 1998). Des Weiteren bildeten sich im Laufe der Entwicklungsgeschichte dieser

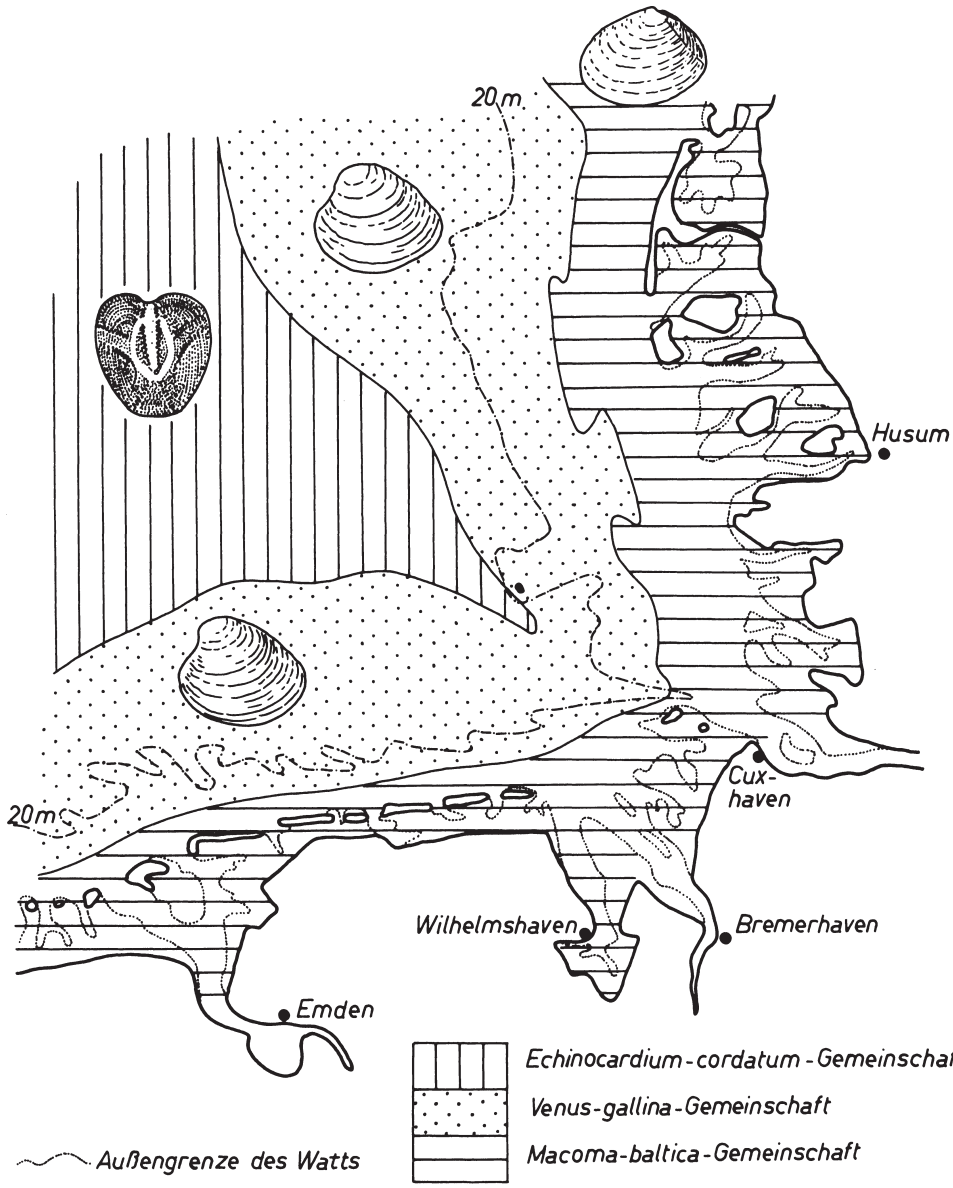


Abb. 23 Benthische Lebensgemeinschaften in der Nordsee (Deutsche Bucht). *E. cordatum* (vertikal schraffiert) lebt bevorzugt in küstenfernen, eher schlickigen Sanden außerhalb des Wattbereichs (gepunktete Linie), ist aber auch in der Lage, Perioden ohne Wasserbedeckung zu überleben. Aus Ziegler (1986).

Ordnung die Fasciolen mit den Clavulae, das sind kleine wimpernbesetzte Stacheln, die Wasserströme erzeugen (s. u.). Die Micrasterina bilden dabei eine Subanalfasciole aus, der die Loveniidae noch eine Internfasciole hinzufügen (Fischer 1966).

Bei *Echinocardium cordatum* handelt es sich um eine weltweit verbreitete Art mit Vorkommen in Westeuropa, im Mittelmeerraum, in Neuseeland, in Taiwan und in Japan (www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-directory/taxa/taxon.jsp?id=331, 02.04.2010). Neben *Echinocardium cordatum* sind noch 4 weitere rezente Arten bekannt sowie einige ausgestorbene. Echinocardien sind mittelgroße Seeigel: Die vermessenen Coronen sind zwischen 20 und 50 mm lang. Goldschmid (1996) gibt als Maximalgröße ebenfalls 5 cm an, Bromley (1990) hingegen nur 4 cm, erwähnt dabei aber auch die Größenabhängigkeit vom bewohnten Substrat. Echinocardien sind auf das Leben in sandigen bis schlickigen Substraten angepasst und finden optimale Lebensbedingungen im Feinsand (Bromley 1990, Ziegler 1998). Dabei leben in sandigen Sedimenten größere Individuen als in schlickigen (Bromley 1990). Neben dem Substrat hat auch der Salzgehalt Einfluss auf die Größe der Tiere: Bei geringen Salzgehalten von 15 bis 20 ‰ in der Ostsee sind die Individuen im

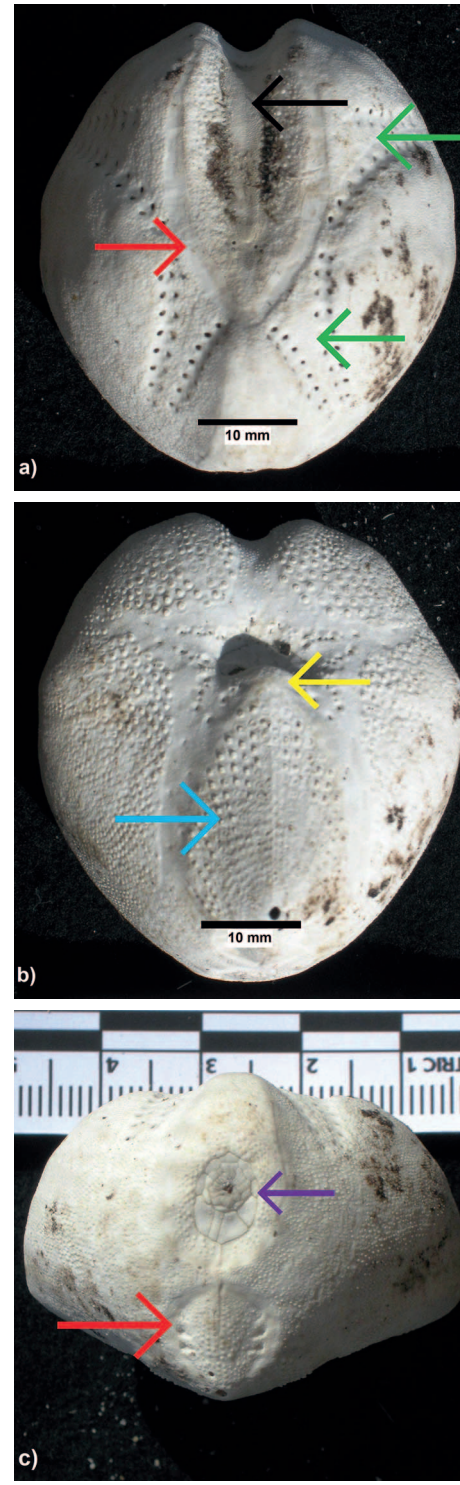


Abb. 24 *E.-cordatum*-Exemplar (stachellos) der „Sammlung Richter".
a) Gehäuseoberseite, Vorderseite oben. Nicht petaloides, kanalartig eingewölbtes Ambulakralfeld A (schwarzer Pfeil). Petaloide Ambulakralfelder E und D (grüne Pfeile). Internfasciole (roter Pfeil).
b) Gehäuseunterseite, Vorderseite oben. Bohnenförmig ausgebildete Mundöffnung mit Labrum (gelber Pfeil), Plastron (blauer Pfeil).
c) Gehäusehinterseite, Oberseite oben. Subanalfasciole (rote Pfeil); Afteröffnung (violetter Pfeil).

Abb. 25 *E.-cordatum*-Exemplar (bestachelt) der „Sammlung Richter".
a) Gehäuseoberseite, Vorderseite rechts. Kräftige, lange Schopfstacheln (schwarzer Pfeil).
b) Gehäuseunterseite, Vorderseite rechts. Schaufelförmige Plastronstacheln (roter Pfeil).

Durchschnitt kleiner als die der Nordsee, in der Salzgehalte von bis zu 35 ‰ vorherrschen (Ziegler 1998). Allgemein sind Echinocardien in Wassertiefen von wenigen Metern bis in etwa 150 m beobachtet worden (Ziegler 1998). Doerjes & Reineck (1977) haben bei Arbeiten über die Mellum-Sandbank in der Nordsee Exemplare von *Echinocardium cordatum* in Bereichen der Bank gefunden, die bei Ebbe trockenfallen. Die Seeigel sind also in der Lage, auch im Gezeitenbereich zu existieren und Perioden ohne Wasserbedeckung zu überstehen. Echinocardien können hohe Siedlungsdichten mit bis zu 80 Individuen pro qm erreichen (Ziegler 1998). Aufgrund des häufigen Auftretens, besonders in küstenfernen, schlickigen Sanden, lässt sich in der Deutschen Bucht eine *Echinocardium-cordatum*-Lebensgemeinschaft (Biozönose) definieren, wie Abb. 23 zeigt (Ziegler 1986).

Der Umriss der Tiere ist herzförmig mit der größten Breite etwa in der vorderen Hälfte der Corona, wohingegen sich das Gehäuse zum hinteren Ende hin verjüngt (Abb. 24 und 25). Das Ambulakralfeld A ist nicht petaloid und bildet vom Scheitelpunkt bis zum Vorderrand einen Kanal (Abb. 24 a, schwarzer Pfeil). Die restlichen Ambulakralfelder hingegen sind petaloid ausgebildet und leicht nach innen gewölbt (Abb. 24 a, grüne Pfeile). Auf der Coronenoberseite ist innerhalb der Petalodien eine Internfasciole ausgebildet (Abb. 24 a, roter Pfeil). Die Afteröffnung ist innerhalb des hinteren Interambulakralfeldes zum Coronenrand verschoben und zeigt nach hinten (Abb. 24 c, lila Pfeil).

Unterhalb der Afteröffnung ist eine Subanalfasciole ausgebildet (Abb. 24 c, roter Pfeil). Die Mundöffnung befindet sich in Richtung des Ambulakralfeldes A im vorderen Drittel der Unterseite und ist bohnenförmig ausgebildet (Abb. 24 b), der Kieferapparat ist vollständig zurückgebildet. An das unterhalb der Mundöffnung liegende, unterlippenartige Labrum schließt sich nach hinten das sogenannte Plastron an (Abb. 24 b, gelber Pfeil = Labrum; blauer Pfeil = Plastron).

Echinocardien bilden verschiedene Stacheltypen aus. Am Rand des vorderen Ambulakralfeldes befinden sich lange, dicke

Scheitel- oder Schopfstacheln (Abb. 25 a, schwarzer Pfeil), auf dem Plastron und am Rand der danebenliegenden Interambulakralia sind schaufelförmige Stacheln ausgebildet (Abb. 25 b, roter Pfeil). In den Fasciolen wachsen kleine wimpernbesetzte Stacheln, die Clavulae genannt werden. Der Rest des Körpers ist mit weiteren haarartigen, nach hinten orientierten Stacheln bedeckt. In Abb. 26 ist die Lage der unterschiedlichen, bei *Echinocardium cordatum* vorkommenden Stacheltypen dargestellt.

In Sandböden graben sich Echinocardien bis zu 20 cm tief ein. In größeren Wassertiefen mit feinerem Sediment (Schlick) ist die Eingrabtiefe geringer und liegt nur noch bei 3 bis 5 cm (Bromley 1990, Ziegler 1998). Die Grabtechnik, mit der sich die Seeigel eingraben, wird als Schaufelkreisen bezeichnet. Mithilfe der schaufelartig verbreiterten Seitenstacheln wird Sediment seitlich und nach oben befördert, wobei der Körper langsam einsinkt. Dabei werden die Schopfstacheln (Abb. 25) der Tiere mit einer Schleimabsonderung der Kittfüßchen, die sich am Vorderrand der Corona befinden, eingestrichen und gegen das Substrat gedrückt. Echinocardien besitzen ca. 70 dieser Kittfüßchen im Bereich des Ambulakralfeldes A (Kaestner 1963). Durch den Schleim wird das Substrat verfestigt und der Atemgang bleibt frei. Bei horizontaler Fortbewegung innerhalb des Sediments lockern die vorderen Stacheln das Substrat und die Seitenstacheln des Tieres befördern es nach hinten. Die Plastronstacheln (Abb. 25) bringen die Echinocardien nach vorn. Dabei werden die Stacheln stets mit Schleim versorgt, der die Gangwände stabilisiert (Ziegler 1998). Diese Art des Grabens wird Rücktransport genannt. Es entsteht hinter dem Tier ein Stopfgefüge mit einer sogenannten „Meniskus-Struktur“ (Abb. 27; Bromley 1990). Im Afterbereich sorgen ebenfalls Stacheln dafür, dass ein blind endender Abwasserkanal angelegt wird. Dieses geschieht auch mithilfe von substratstabilisierendem Schleim, der hier von

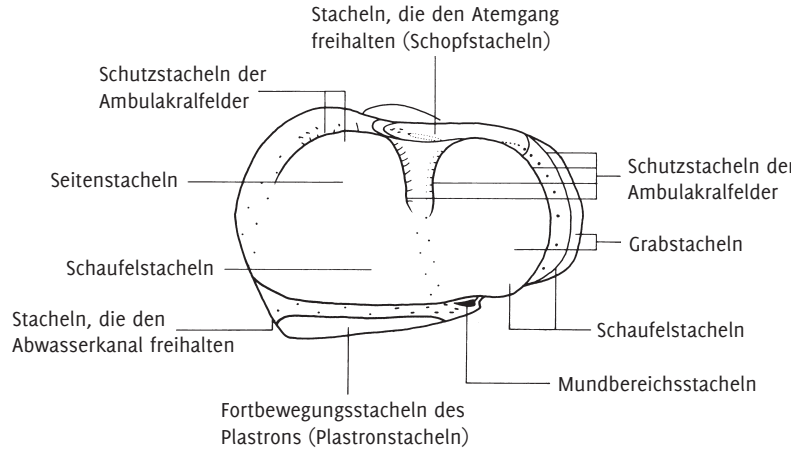


Abb. 26 *E. cordatum* bildet verschiedene Stacheltypen aus. Ihre Lage auf dem Gehäuse sowie die Funktionen sind dargestellt. Vorderseite rechts. Verändert nach Boardmen & Cheetham (1987).

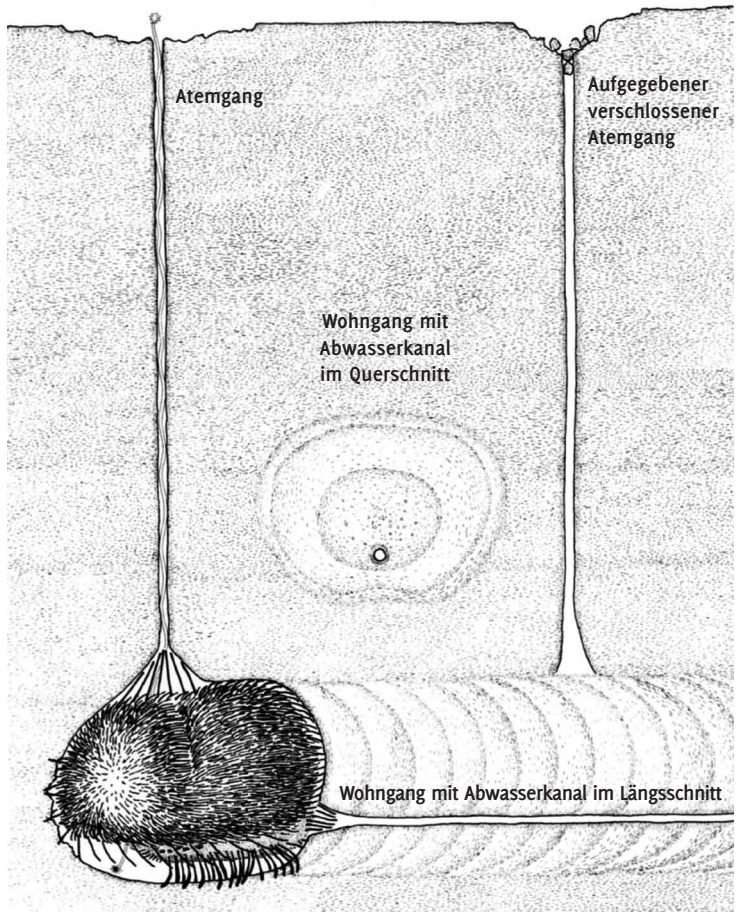


Abb. 27 *E. cordatum* im Wohngang. Grabrichtung nach links. Rechts im Bild ein verschlossener Atemgang, dieser kann 20 cm Länge erreichen. Hinter *E. cordatum* ist das Stopfgefüge des Ganges mit dem Abwasserkanal erkennbar. Rechts über *E. cordatum* Querschnitt des Stopfgefüges mit Abwasserkanal. Aus Bromley (1990).

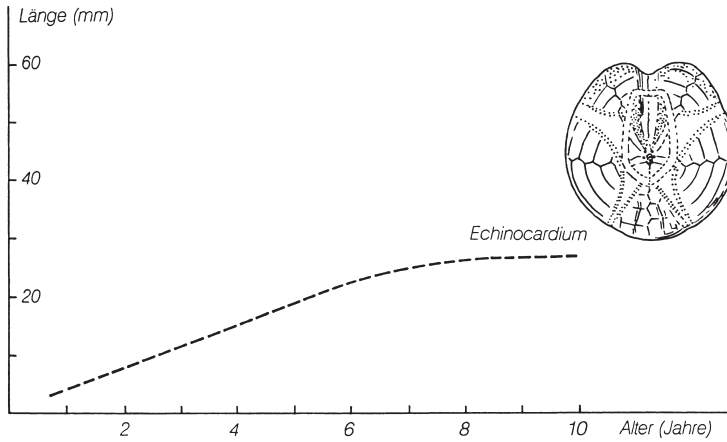


Abb. 28 Größenzunahme und Alter bei *E. cordatum,* Maximalalter 7 bis 10 Jahre. Bis zum Alter von etwa 7 Jahren ist ein deutliches Wachstum des Gehäuses festzustellen, ältere Tiere werden kaum noch größer. Verändert nach Ziegler (1998).

ca. 6 Kittfüßchen gebildet wird (Kaestner 1963). Mit dieser Art der Fortbewegung legt *Echinocardium cordatum* wenige Zentimeter pro Stunde zurück (Bromley 1990). Mit den Clavulae der Fasciolen erzeugen die Tiere Wasserströme, die Frischwasser durch den Atemgang über die Petalodien mit den Kiemenfüßchen spülen. Die Clavulae der Subanalfasciole verteilen Abwasser und Exkremente im Abwasserkanal. Der Atemgang bricht im sandigen Substrat nach einem Voranschreiten von ca. 2 bis 4 cm zusammen, im stärker schlammhaltigen Sediment kann er bis zu 10 cm Bewegungslänge erhalten bleiben (Abb. 27). Mithilfe der bis zu 30 cm langen Kittfüßchen wird dann ein neuer Atemschornstein zur Sedimentoberfläche hin konstruiert (Kaestner 1963).

Echinocardien sind auf Kleinstlebewesen spezialisierte Allesfresser. In ihrem Darmtrakt fand man Diatomeen, Foraminiferen, kleine Schnecken und Krebstierchen sowie Ringelwürmer. Mit ihren ca. 35 bis 40 mit Saugnäpfen versehenen Mundfüßchen werden Nahrungsteilchen aufgenommen und zur Mundöffnung geführt. Weitere 4 bis 6 für den Nahrungserwerb ausgebildete Füßchen auf dem vorderen Ambulakralfeld strecken sich durch den Atemkanal und tupfen Nahrungsbestandteile vom Meeresboden auf. Diese Bestandteile gelangen zusammen mit Detritus, der durch den Atemgang auf das Tier fällt, auf das vordere Ambulakralfeld, wo die Teilchen eingeschleimt und durch die Einbuchtung am Vorderrand der Corona (Abb. 24) auf die Unterseite transportiert werden. Mithilfe des Labrums werden diese Teile dann vom Gangboden abgeschabt. Der Darm eines *Echinocardium cordatum* kann etwa die Hälfte des Lebendgewichts an Sediment enthalten, dieser Inhalt wird etwa 3-mal am Tag erneuert (Kaestner 1963, Bromley 1990).

Echinocardien sind getrenntgeschlechtlich, ohne das ein Geschlechtsdimorphismus ausgeprägt ist.

Nach der Vereinigung der ins Wasser abgegebenen Samen- und Eizellen entwickelt sich eine planktisch lebende, bilateral symmetrische Larve (Echinopluteus). Nach etwa 4 Wochen durchläuft diese eine Metamorphose, während der sich die pentamere Symmetrie des Ambulakralsystems ausbildet. Der entstehende Seeigel sinkt zu Boden, wo er zukünftig im Sediment eingegraben lebt. Als erste Skelettteile entwickeln sich dabei die Apikalplatten mit den Genital- und Ocellarplatten. An deren Außenrand entstehen neue Skelettplatten, bereits gebildete werden Richtung Unterseite geschoben. In der Mundregion befinden sich also die ältesten gebildeten Platten. Je mehr Platten vorhanden sind, desto älter ist das Tier. Echinocardien werden ca. 7 bis 10 Jahre alt und sind mit ungefähr einem Jahr geschlechtsreif. Das Wachstum der Corona hält etwa bis zum 7. Lebensjahr an und lässt dann nach. Tiere (Abbildung 28), die älter als 7 Jahre sind, werden kaum noch größer (Ziegler 1998).

Aktuopaläontologische Betrachtungen

Echinocardien verenden aus Altersgründen oder sie kommen durch Überschüttung mit Sediment oder durch Ausspülung zu Tode. Die besten Erhaltungsmöglichkeiten für ihre Coronen und Stacheln bestehen beim Verenden im Sediment, sofern dieses danach nicht umgelagert wird. Werden Tiere bei Sturmereignissen oder anderweitigen Sedimentumlagerungen überschüttet, versuchen sie sich aus dem Substrat heraus nach oben zu wühlen. Häufig sterben sie dabei und werden mit der Strömung verfrachtet. Ähnliches geschieht, wenn die Tiere durch Wellenaufarbeitung aus dem

Sediment gespült werden. Erfolgt dies in Ufernähe bzw. findet die Verfrachtung schnell statt, werden die Tiere komplett mit Stacheln angespült. Um solche handelt es sich vermutlich bei den aufgesammelten bestachelten Exemplaren aus der „Sammlung Richter". Im Flutsaum können sie zu Opfern von Möwen oder anderen Wasservögeln werden. Intakte Gehäuse mitsamt Stacheln werden dort durch Wellenzerschlagung schnell zerstört. Verbleiben ausgespülte und verendete Individuen im Wasser, fallen die Stacheln durch rollenden Transport der Coronen über den Meeresboden rasch ab und können mit der Strömung weitergetrieben werden. Gehäuse können je nach Wasserenergie länger erhalten bleiben. Auch die Schnelligkeit, mit der die Kollagenfasern, die die Skelettplatten zusammenhalten, verwesen, hat Einfluss darauf, über welchen Zeitraum ein Gehäuse komplett erhalten bleibt. Über kurz oder lang zerfallen aber auch die Gehäuse – meist entlang der Plattengrenzen. Angespülte, intakte Gehäuse trocknen durch die Sonne aus und können mit dem Wind landeinwärts in den nicht mehr von den Gezeiten beeinflussten Rückstrand- oder Vordünenbereich verfrachtet werden. Sofern sie nicht durch Mensch oder Tier zerstört werden, bleiben diese Panzer über längere Zeit intakt und können von Sediment überdeckt werden. Solcherart erhaltene Exemplare stellen einen Großteil der „Sammlung Richter" dar. Ausgetrocknete Exemplare, die ins Wasser zurückgespült werden, können treibenderweise verfrachtet werden (Schäfer 1962).

Ergebnisse

Größe und Größenverteilung

Die untersuchten *Nucleolites*-Exemplare unterscheiden sich von den *Echinocardium*-Exemplaren deutlich in der Größe. Bei *Nucleolites* liegen die vermessenen Coronen im Bereich zwischen knapp 10 und etwas über 30 mm, bei *Echinocardium* sind die Gehäuse zwischen ca. 20 und knapp 52 mm groß. Damit sind die größten Exemplare von *Echinocardium cordatum* etwa 1,7mal größer als die größten von *Nucleolites*.

Die Aufsammlung der *Nucleolites*-Stücke durch Struckmann erfolgte an verschiedenen Lokalitäten. Sie stammen aus unterschiedlichen Horizonten. Die Einteilung der 90 vermessenen *Nucleolites*-Exemplare erfolgte nach Schönwiese (2000) in die folgendermaßen besetzten 8 Größenklassen:

9 – 12 mm = 8,9 %,
12 – 15 mm = 13,3 %
15 – 18 mm = 14,4 %
18 – 20 mm = 13,3 %
20 – 22 mm = 26,7 %
22 – 25 mm = 15,6 %
25 – 28 mm = 4,4 %
28 – 31 mm = 3,3 %.

Diese Verteilung ist in Abb. 29 dargestellt.

Die *Echinocardium*-Exemplare der „Sammlung Richter" wurden vorwiegend am Nord- und Oststrand der Insel Langeoog über einen Zeitraum von ca. 10 Jahren aufgesammelt. Die Sammlung erfolgte meist im Juni des jeweiligen Jahres. Die Einteilung der 61 vermessenen Exemplare erfolgte in 7 Größenklassen (Schönwiese 2000), welche folgende prozentuale Verteilung besitzen:

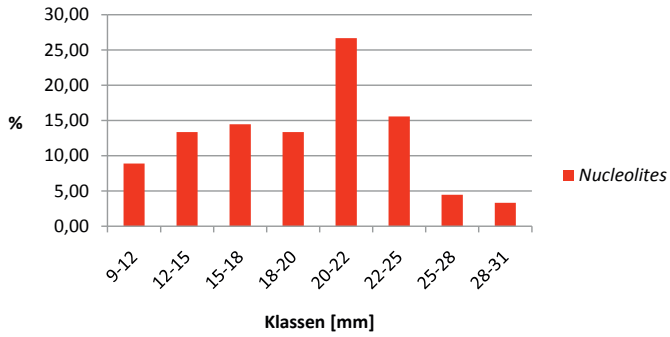


Abb. 29 Größenverteilung der 90 vermessenen *Nucleolites*-Exemplare in Prozent. Die Einteilung in 8 Größenklassen erfolgte nach Schönwiese (2000).

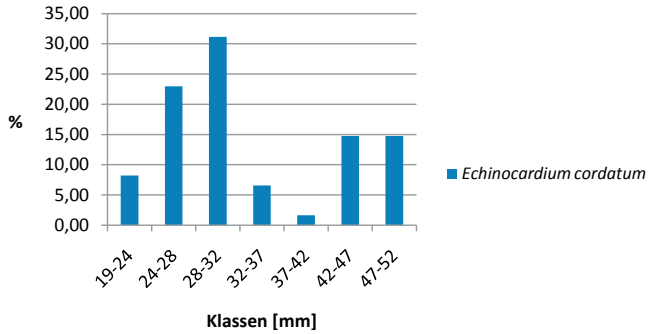


Abb. 30 Größenverteilung der 61 vermessenen *E.-cordatum*-Exemplare in Prozent. Die Einteilung in 7 Größenklassen erfolgte nach Schönwiese (2000).

19 – 24 mm = 8,2 %
24 – 28 mm = 22,9 %
28 – 32 mm = 31,1 %
32 – 37 mm = 6,6 %
37 – 42 mm = 1,6 %
42 – 47 mm = 14,8 %
47 – 52 mm = 14,8 %.

Das Säulendiagramm in Abb. 30 zeigt die Größenverteilung von *Echinocardium cordatum*.

Morphologie

Obwohl *Nucleolites* und *Echinocardium* unterschiedliche Lebensräume besiedeln bzw. besiedelten, wobei *Nucleolites* Kalksedimente bevorzugte und *Echinocardium cordatum* in Sandböden lebt, gibt es einige grundlegende Ähnlichkeiten. Gemeinsam ist beiden die Ausbildung länglicher Gehäuse, die ihnen einen ovalen Umriss verleihen. Dieser Trend zeigt sich auch in der Abb. 31, in der die Längenwerte beider Gattungen gegen die jeweilige Breite aufgetragen sind.

Die Coronen von *Echinocardium* sind um einen Faktor zwischen 1,01 und 1,1 länger als breit, bei *Nucleolites* ist der Streubereich etwas höher, einige Gehäuse sind sogar breiter als lang. Das Gros der Werte liegt jedoch auch hier im Bereich längerer Gehäuse, mit einem Faktor zwischen 1 und 1,2. Die eher breiteren Coronen könnten eventuell auf Deformationen zurückzuführen sein.

Irreguläre Seeigel bilden meist flachere Coronen aus als die Regularia. Auch hier finden sich Ähnlichkeiten bei *Nucleolites*

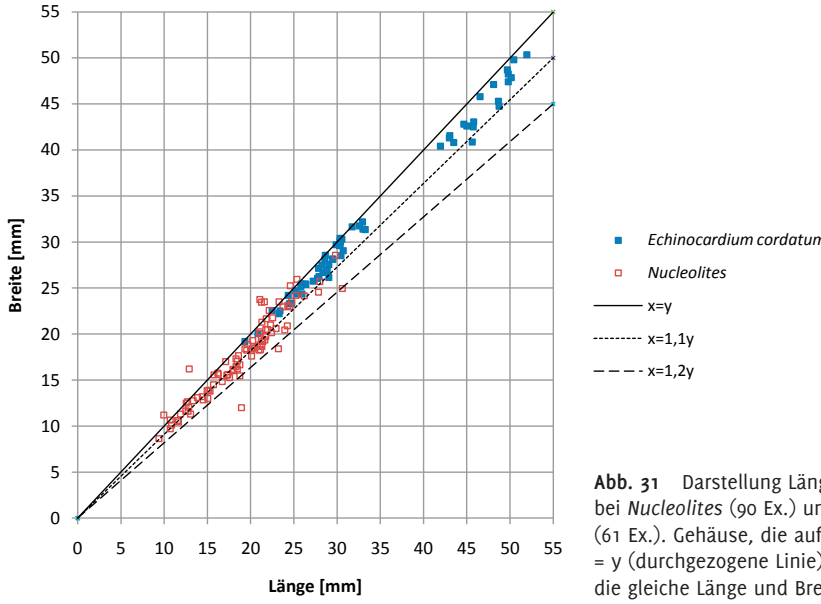


Abb. 31 Darstellung Länge gegen Breite bei *Nucleolites* (90 Ex.) und *E. cordatum* (61 Ex.). Gehäuse, die auf der Gerade x = y (durchgezogene Linie) liegen, haben die gleiche Länge und Breite. Gehäuse, die auf den Geraden x = 1,1y (gepunktete Linie) und x = 1,2y (gestrichelte Linie) liegen, sind 1,1-mal bzw. 1,2-mal länger als breit. *Nucleolites* weist nur eine Punktwolke auf. Bei *E. cordatum* fehlen die Größen zwischen 35 bis 45 mm, daher ergibt sich eine Lücke in der Punktwolke.

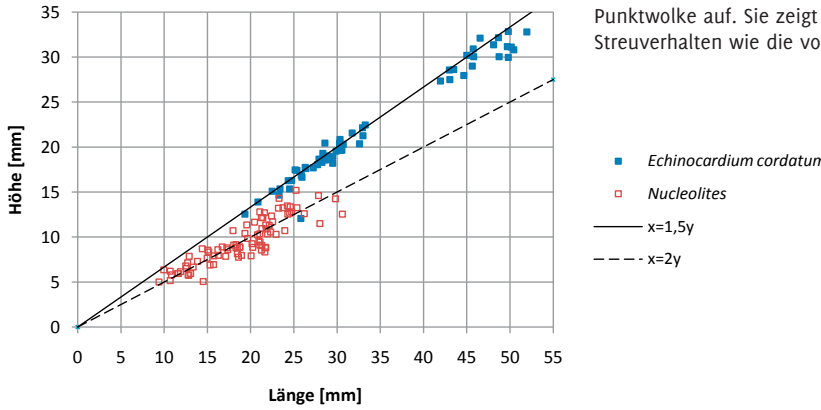


Abb. 32 Darstellung Länge gegen Höhe bei *Nucleolites* (87 Ex.) und *Echinocardium* (61 Ex.). Gehäuse, die auf der Geraden x = 1,5y (durchgezogene Linie) liegen, sind 1,5-mal länger als hoch. Gehäuse, die auf der Gerade x = 2y liegen, sind doppelt so lang wie hoch. Bei *Nucleolites* ist nur eine Punktwolke zu sehen, *E. cordatum* weist die bekannte, geteilte Punktwolke auf. Sie zeigt ein ähnliches Streuverhalten wie die von *Nucleolites*.

und *Echinocardium*. In Abb. 32 sind die Längenwerte beider Gattungen gegen die Coronenhöhe aufgetragen.

Die Länge-zu-Höhe-Verhältnisse beider Untersuchungsgruppen liegen nicht ganz so dicht beieinander wie die Länge-zu-Breite-Verhältnisse. *Nucleolites* bildet demnach tendenziell flachere Gehäuse aus als *Echinocardium*, allerdings gibt es auch hier einen Überschneidungsbereich. Ein Teil der Coronen beider Gattungen ist zwischen 1,5-mal und 2-mal länger als hoch. Auch hier könnte der etwas größere Streubereich bei *Nucleolites* durch leicht deformierte Coronen zustande kommen.

Neben der äußeren Gestalt zeigen sich bei den Nucleoliten und Echinocardien weitere Gemeinsamkeiten. Die Mundöffnung ist bei beiden Gattungen aus dem Zentrum der Unterseite heraus zum Vorderrand der Corona verschoben. Ebenso befindet sich die Afteröffnung beider nicht mehr im Scheitelpunkt der Corona, sondern ist in Richtung des Hinterrandes gewandert.

Neben den Gemeinsamkeiten bestehen aber auch deutliche Unterschiede im Bauplan von *Nucleolites* und *Echinocardium*. So befindet sich die breiteste Stelle der Corona bei *Nucleolites* im hinteren Drittel der Corona, bei *Echinocardium* jedoch in der vorderen Hälfte. Bei *Echinocardium cordatum* ist das vordere Ambulakralfeld kanalartig eingesenkt und bildet am Vorderrand eine Kerbe im Gehäuse aus. Diese Kerbe verleiht den Tieren einen leicht herzförmigen Umriss, der der gesamten Ordnung Spatangoida gemein ist und zur Bezeichnung „Herzseeigel“ geführt hat (Abb. 12 und Abb. 24). Bei *Nucleolites* ist das vordere Ambulakralfeld nicht eingesenkt, stattdessen ist im hinteren Interambulakralfeld, unterhalb des Periprokts, ein Analkanal ausgebildet. Auch dieser kann bei einigen Individuen eine Kerbe, diesmal im Hinterrand der Corona, ausbilden. Dadurch kann auch bei einigen *Nucleolites*-Exemplaren ein herzförmiger Umriss entstehen (Abb. 18), in diesem Fall jedoch genau entgegengesetzt der Orientierung bei *Echinocardium cordatum*.

Die Unterseite bei *Nucleolites* ist trichterförmig eingesenkt und bildet dort die sogenannte Floscelle aus (Abb. 17). Bei *Echinocardium* hingegen ist die Mundseite stark abgeflacht und mit dem Plastron und dem Labrum (Abb. 24) sogar leicht nach außen gewölbt. Die Mundöffnung selbst ist bei *Nucleolites* rundlich bis oval ausgeprägt (Abb. 19), bei *Echinocardium* dagegen bohnenförmig (Abb. 24).

Artbestimmung

Im folgenden Abschnitt wird untersucht, ob die *Nucleolites*-Exemplare der „Sammlung Struckmann“ nur zu einer Art gehören oder ob sich gegebenenfalls anhand morphologisch markanter Proportionsunterschiede zwei oder mehr Arten ermitteln lassen. Zu diesem Zweck werden die Längen- gegen die Breitenwerte, die Längenwerte gegen die Höhe, die Länge gegen PV (Abstand der Mundöffnung zur Vorderseite inkl. Mundöffnung), die Länge gegen PB (Abstand der Afteröffnung zur Rückseite inkl. Afteröffnung) sowie die Breite gegen die Höhe aufgetragen. Handelt es sich um Individuen einer Art, so ergibt sich eine zusammenhängende Punktwolke, sind jedoch mehr Arten vorhanden, so bilden sich entsprechend viele Punktwolken aus. Da durch die Vermessung der *Echinocardium-cordatum*-Stücke die Messwerte einer klar definierten Art zur Verfügung stehen, werden diese den entsprechenden *Nucleolites*-Diagrammen zur Seite gestellt. Damit soll das Allometrieverhalten und die natürliche Variation einer ähnlichen Art demonstriert werden. In den

Echinocardium-Diagrammen sind einige Bereiche ohne Punktbelegung der besseren Darstellbarkeit halber entfernt worden. Abb. 31 zeigt die Darstellung der Längen gegen die Breitenwerte.

Die *Nucleolites*-Werte bilden eindeutig nur eine Punktwolke, die einen ähnlichen Streubereich zeigt wie die Punktwolke bei *Echinocardium*. Da in der *Echinocardium*-Sammlung die entsprechenden Größen fehlen, ergibt sich in dem Diagramm eine Lücke zwischen 35 und 40 mm. Diese Lücke ist somit kein Hinweis auf verschiedene Arten, zumal der Trend gleich bleibt. Dies gilt auch für die folgenden *Echinocardium*-Diagramme.

In Abb. 32 ist die Länge gegen die Höhe dargestellt. Auch hier ist nur eine Punktwolke bei den *Nucleolites*-Werten zu erkennen. Ähnlich wie die der rezenten Art zeigt sie einen etwas größeren Streubereich bei größeren Individuen.

In Abb. 33 sind die Längenwerte gegen PV (s. o.) aufgetragen. Der Streubereich bei *Nucleolites* ist hier etwas höher als bei *Echinocardium cordatum*, dennoch erscheint nur eine Punktwolke. Neben den natürlichen Variationen können auch Deformationserscheinungen zum größeren Streubereich bei *Nucleolites* beitragen.

Das Diagramm in Abb. 34 zeigt die Auftragung der Längenwerte gegen PB (s. o.).

Diese Darstellung ergibt für *Nucleolites* ebenfalls nur eine Punktwolke, die allerdings ähnlich wie in Abb. 33 einen etwas größeren Streubereich zeigt als die der rezenten Art. Auch hier können wiederum neben natürlichen Variationen auch Deformationseffekte zum Tragen kommen.

Auch in Abb. 35, der Darstellung von Coronenbreite gegen Coronenhöhe, zeigt sich bei *Nucleolites* nur eine Punktwolke, die Breite des Streubereiches weicht nicht von der bisher beobachteten ab.

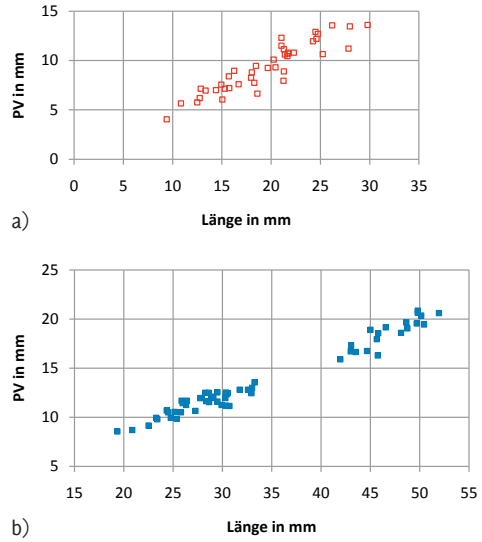


Abb. 33 Darstellung Länge gegen PV (Abstand Mundöffnung zu Vorderseite) bei a) *Nucleolites* (41 Ex.) und b) *E. cordatum* (60 Ex.). *Nucleolites* zeigt wiederum nur eine Punktwolke. Der Streubereich ist etwas höher als bei *E. cordatum*.

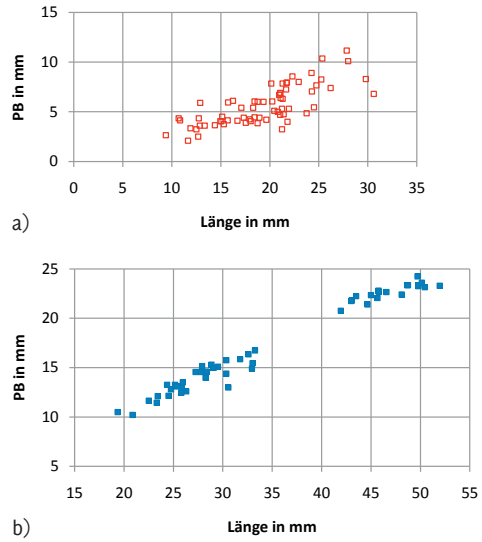


Abb. 34 Darstellung Länge gegen PB (Abstand Afteröffnung zu Rückseite/Unterseite) bei a) *Nucleolites* (66 Ex.) und b) *E. cordatum* (50 Ex.). *Nucleolites* zeigt auch hier nur eine breiter gestreute Punktwolke. Bei *E. cordatum* ist wieder die bekannte, zweigeteilte Punktwolke mit einem geringeren Streubereich als bei *Nucleolites* zu erkennen.

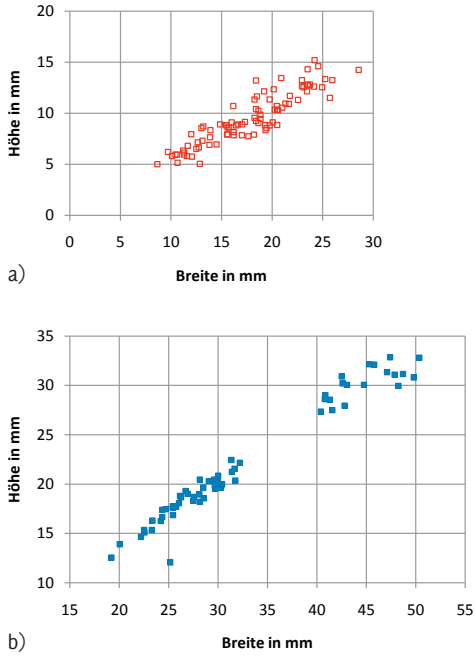


Abb. 35 Darstellung Breite gegen Höhe bei a) *Nucleolites* (87 Ex.) und b) *E. cordatum* (60 Ex.). Auch in dieser Darstellung ergibt sich für *Nucleolites* nur eine Punktwolke, der Streubereich ist geringfügig größer als der von *E. cordatum, der* die erwartete Zweiteilung zeigt, mit etwas breiter gestreuten Werten bei größeren Individuen.

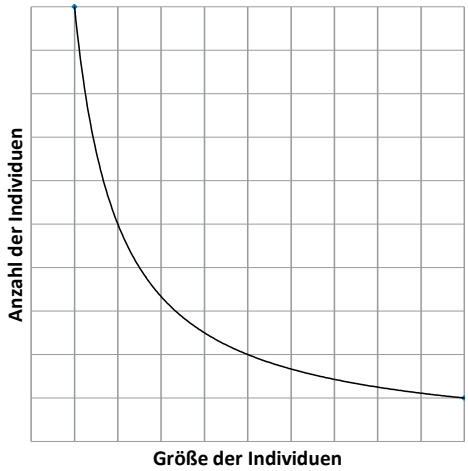


Abb. 36 Qualitative Darstellung einer Größenverteilungskurve bei Seeigeln ohne Angabe von Einheiten. Alter und Größe der Tiere nehmen nach rechts hin zu, ihre Anzahl ab.

In allen gezeigten Diagrammen lässt sich für *Nucleolites* nur jeweils eine Punktwolke ausmachen. Mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit handelt es sich also bei den Exemplaren der „Sammlung Struckmann" um Individuen nur einer Art.

Diskussion

Größenverteilung

Seeigel sind Organismen, die, mit wenigen Ausnahmen (Ziegler 1998), keine Brutpflege betreiben. Es ist daher zum Arterhalt von Vorteil, eine große Nachkommenschaft zu erzeugen. Natürlicherweise fallen große Anteile der Seeigel-Populationen besonders epibenthischer Arten Fressfeinden zum Opfer. Dabei haben jüngere Individuen eine höhere Sterblichkeitsrate als ältere. Nur wenige Seeigel erreichen ihr artspezifisches Maximal-Alter und die damit verbundene Größe. Daraus resultiert bei einer homogenen Population eine von kleinen Tieren zu Großen hin abfallende Kurve, wie sie in Abb. 36 idealisiert dargestellt ist.

Morphologie

In Kapitel 8.2 werden neben den Unterschieden in der Morphologie von *Nucleolites* und *Echinocardium cordatum* auch Gemeinsamkeiten wie die länglichen Coronen, die Abflachung der Gehäuse und die Verlagerung der Mundöffnung und des Afters festgestellt. Dabei handelt es sich um grundlegende Anpassungen der irregulären Seeigel an Weichbodensubstrate, unabhängig von der Zusammensetzung des Substrates (Abb. 11). Während die Regulares Hartböden abweiden, sind die Irregulares Sedimentfresser und leben meist innerhalb des Sedimentes. Dafür sind

verschiedene Anpassungen notwendig. Um zu verhindern, dass bereits gefressenes Sediment nochmals durchgearbeitet wird, ist eine gerichtete Fortbewegung nötig. Aus der ursprünglichen Radialsymmetrie muss sich also eine sekundäre Bilateralsymmetrie mit definiertem Vorder- und Hinterteil entwickeln. Dabei muss auch die Afteröffnung aus dem Scheitelpunkt nach hinten verlagert werden. Bei regulären Seeigeln besteht kaum die Gefahr, dass Kot, der aus dem im Scheitelpunkt liegendem Periprokt ausgeschieden wird, auf die Weidegründe der Tiere gelangt und diese bereits verdaute, also zu wenige Nährstoffe enthaltende Nahrung zu sich nehmen. Vielmehr werden die Ausscheidungen durch das Meerwasser abgeführt. Bei innerhalb des Sediments lebenden Seeigeln hingegen kann sehr wohl Kot ins Sediment gelangen und gefressen werden, da dieser nicht mehr ins Meer abgeführt werden kann. Eine Verlagerung des Afters an das Hinterende schützt die Tiere also davor, für sie wertlose Nahrung zu fressen. Diese Ausbildung einer Bilateralsymmetrie führt so auch zu einer Elongation der Gehäuse (Etter 1994).

Die Abflachung der Coronen stellt eine Anpassung an neue Fortbewegungsstrategien dar. Im Weichsubstrat ist eine Fortbewegung mit Saugfüßchen nicht mehr möglich, Irregulares bewegen sich mithilfe ihrer umgebauten Stacheln fort. Um eine größere Auflagefläche zu bekommen, wird die Mundseite des Gehäuses abgeflacht. Somit haben mehr Stacheln Kontakt zum Sediment und das Tier kann sich effizienter fortbewegen (Etter 1994).

Bei den hier diskutierten Gemeinsamkeiten handelt es sich nicht um Konvergenz. Von Konvergenz spricht man, wenn Tiere unterschiedlicher Arten ähnliche Körperformen entwickeln, weil sie den gleichen Lebensraum besiedeln und dem gleichen ökologischen Stress ausgesetzt sind. Beispiele sind Haie und Delphine, aber auch Thunfische, Seehunde oder Ichthyosaurier, die alle eine torpedoartige Form besitzen oder besaßen. Da sich die Lebensräume von *Nucleolites* und *Echinocardium cordatum* jedoch unterscheiden, z. B. in der Zusammensetzung des Substrates, handelt es sich hier nur um Ähnlichkeiten, nicht um Konvergenz.

Artbestimmung

Die Diagramme in Kapitel 8.3. belegen relativ eindeutig, dass die *Nucleolites*-Exemplare der „Sammlung Struckmann" nur zu einer Art gehören. Nach Autoren des Natural History Museum London (www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-directory/taxa/taxon.jsp?id=574, 02.04.2010) könnte es sich dabei um *Nucleolites scutatus* Lamarck handeln. Diese Art war vom Bajocium bis ins Kimmeridgium in Europa verbreitet. Andere Arten sind bisher nur aus enger begrenzten Fundregionen z. B. in Großbritannien oder Frankreich bekannt. Des Weiteren hat man sie bisher nicht in den Schichten des Kimmeridgiums gefunden (www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-directory/taxa/taxon.jsp?id=574, 02.04.2010).

Literatur

Blakey, Ron (2009): Karte der Landmassenverteilung im Oberjura. – http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/150moll.jpg (02.04.2010).

Boardman, Richard S.; Cheetham, Alan H. (ed.) (1987): Fossil Invertebrates. – Palo Alto.

Borchardt-Ott, Walter (2002): Kristallographie. – Berlin, Heidelberg.

Bromley, Richard G. (1990): Trace Fossils. Biology and Taphonomy. – London.

Doerjes, Jürgen; Reineck, Hans-Erich (1977): Fauna und Fazies einer Sandplate (Mellum Bank, Nordsee). – Senkenbergiana maritima, 9 (1/2): 19–45; Frankfurt a. M.

Ernst, Gundolf (1971): Biometrische Untersuchungen über die Ontogenie und Phylogenie der *Offaster/Galeola*-Stammesreihe (Echin.) aus der nordwesteuropäischen Oberkreide. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 139,2: 169–225; Stuttgart.

Etter, Walter (1994): Palökologie. Eine methodische Einführung. – Basel.

Faupl, Peter (2000): Historische Geologie. Eine Einführung. – Wien.

Fischer, Alfred G. (1966): Spatangoids. – In: Moore, Raymond C. (ed.): Treatise On Invertebrate Paleontology, Part U: Echinodermata 3 Vol. 2, U543-U613. – The Geological Society of America and The University of Canada Press; Lawrence.

Goldschmid, Alfred (1996): Echinodermata. – In: Westheide, Wilfried; Rieger, Reinhard (Hrsg.): Spezielle Zoologie. Erster Teil: Einzeller und Wirbellose Tiere. – Stuttgart.

Henningsen, Dierk; Katzung, Gerhard (2006): Einführung in die Geologie Deutschlands. – München.

Kaestner, Alfred (1963): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Teil 1: Wirbellose. 2. Halbband. – Stuttgart.

Kier, Porter M. (1966): Cassiduloids. – In: Moore, Raymond C. (ed.): Treatise On Invertebrate Paleontology, Part U: Echinodermata 3 Vol.2, U492-U503. – Lawrence.

Landesamt für Bergbau, Energie und Geologie (Hrsg.) (2007): GeoBerichte 6: Erdgeschichte von Niedersachsen. Geologie und Landschaftsentwicklung. – Hannover.

Lepper, Jochen; Richter, Annette (2008): Steine an der Leine: Heimische Naturwerksteine im Stadtbild von Hannover. Exkursionsführer zur 75. Tagung der Arbeitsgemeinschaft Norddeutscher Geologen 2008. – Hannover.

Rohde, Peter; Becker-Platen, Jens-Dieter (Koord.) (1998): Geologische Stadtkarte Hannover 1 : 25000, Festgestein, Grundwasser, Geotechnik, mit Erläuterungen. – Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung; Hannover.

Rothe, Peter (2006): Die Geologie Deutschlands. – Darmstadt.

Schäfer, Wilhelm (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. – Frankfurt a. M.

Schönwiese, Christian-Dietrich (2000): Praktische Statistik für Meteorologen und Geowissenschaftler. – Stuttgart.

Struckmann, Carl E. F. (1878): Der Obere Jura der Umgegend von Hannover. Eine paläontologisch-geognostisch-statistische Darstellung. – Hannover.

Westheide, Wilfried; Rieger, Reinhard (Hrsg.) (1996): Spezielle Zoologie. Erster Teil: Einzeller und Wirbellose Tiere. – Stuttgart.

Ziegler, Bernhard (1986): Einführung in die Paläobiologie Teil 1. Allgemeine Paläontologie. – Stuttgart.

Ziegler, Bernhard (1998): Einführung in die Paläobiologie Teil 3. Spezielle Paläontologie. Würmer, Arthropoden, Lophophoraten, Echinodermen. – Stuttgart.

Danksagung

Ich danke meinem Erstprüfer Herrn Prof. Dr. Manfred Krautter für seine Bereitschaft, diese Arbeit zu betreuen und für seinen großartigen Einsatz dafür. Meiner Zweitprüferin Frau Dr. Annette Richter danke ich für die bestmögliche Betreuung, die Motivation und natürlich das Untersuchungsmaterial. Frau Dipl.-Geol. Annina Böhme danke ich dafür, mich auf die richtige Spur gebracht zu haben und Frau Marijke Taverne und Herrn Eike F. Rades für die Möglichkeit, ihre Arbeiten einsehen zu dürfen. Meiner Freundin Anja Weise danke ich für ihr Verständnis und die Hilfe in allen Zweifelsfragen, die deutsche Grammatik betreffend. Weiterhin möchte ich meinen Eltern Gonda und Günter Steinke für ihre Hilfe in allen Lebenslagen danken, ohne sie wären weder mein Studium noch diese Arbeit möglich gewesen.

Arbeit eingereicht: 04.2010
Arbeit angenommen: 08.07.2010

Anschrift des Autors:
Heiko Steinke
Emmernstraße 8
31785 Hameln

Glossar

Aboral Vom Mund weggelegen. Bei den regulären Seeigeln die der Mundseite (unten) gegenüberliegende Körperseite (oben).

Aktuopaläontologie Disziplin innerhalb der Paläontologie, in der Lebensweise, Lebensraum und vor allem taphonomische Prozesse der heutigen Organismen und ihrer anorganischen Umgebung studiert werden. Da physikalische und biologisch-ökologische Prozesse heutzutage denen der Vergangenheit gleichen, lassen sich aus aktuopaläontologischen Vergleichen Rückschlüsse auf die Erhaltung fossiler Arten ziehen.

Allometrie/Allometrieverhalten Entwicklung der Körperproportionen und/oder –funktionen (z. B. Stoffwechsel) während des Wachstums. Wachstum der Gliedmaßen oder Organe im Verhältnis zum Rest des Körpers bzw. zueinander. Bei positiver Allometrie wächst ein bestimmter Körperteil im Verhältnis schneller als der Rest des Körpers, bei negativer Allometrie ist das Gegenteil der Fall. Wachsen alle Körperteile immer im selben Verhältnis zueinander, spricht man von Isometrie.

Apikalfeld Im oben gelegenen Scheitelpunkt des Seeigelgehäuses liegende Konstruktion aus der →Madreporenplatte, den →Genitalplatten und den →Ocellarplatten. Die Anordnung dieser Skelettplatten kann von Experten zur Art- oder Gattungsbestimmung benutzt werden.

Bajocium Chronostratigraphisch (→Chronostratigraphie) zweite Stufe des Mitteljura (→Jura); umfasst ca. 4 Mio. Jahre: von etwa 171,6 Mio. bis 167,7 Mio. Jahre vor heute.

Bourrelet(s) Ausbuchtungen der Skelettplatten der Interambulakralfelder direkt an der Mundöffnung. Hier sitzen Stacheln, die die Mundöffnung bedecken und schützen.

Campan (Campanium) chronostratigraphisch vorletzte Stufe der Oberkreide (→Kreide); umfasst ca. 13 Mio. Jahre: von etwa 83,5 bis 70,6 Mio. Jahren vor heute.

Chronostratigraphie Zeitliche Einordnung von Gesteinseinheiten.

Clavula/ae Kleine wimpernbesetzte Stacheln, die →Fasciolen bilden. Diese Wimpern erzeugen Wasserströme, die über das

Seeigelgehäuse fließen, damit wird z. B. Frischwasser über die Atmungsorgane gespült.

Elsterzeit/Elstereiszeit Nach ihrer weitesten Verbreitung bis zum Fluss Weiße Elster (Nebenfluss der Saale bei Halle) benannte Kaltzeit, die auf einen Zeitraum von etwa 400.000 bis 320.000 Jahren vor heute datiert wird.

Fasciole(n) Feine Bänder auf dem Gehäuse der Herzseeigel, die mit besonderen, wimperntragenden Stacheln (Clavulae) besetzt sind. Sie sind meist im Bereich der Atmungsorgane (→Internfasciole) oder des Afters (→Subanalfasciole) angelegt.

Floscelle Trichterförmige Einbuchtung um die Mundöffnung bei Seeigeln der Ordnung Cassiduloida.

Genitalplatte(n) Die in den fünf Interambulakralzonen des Apikalfeldes liegenden Gehäuseplatten, die die Öffnungen (Gonoporen) der Geschlechtsorgane tragen.

Internfasciole(n) Fasciolen innerhalb der →Petalodien.

Jura Der Jura bildet ein chronostratigraphisches System der Erdgeschichte und umfasst eine Spanne von etwa 58 Mio. Jahren: von ca. 200 Mio. bis 142 Mio. Jahren vor heute. Es ist die mittlere Periode innerhalb des Mesozoikums (Erdmittelalter) und wird in Unter-, Mittel- und Oberjura unterteilt, in Deutschland meist in Lias (Schwarzer Jura), Dogger (Brauner Jura) und Malm (Weißer Jura).

Kambrium/Unterkambrium Unterstes chronostratigraphisches System des Paläozoikum (Erdaltertum). Es umfasst eine Spanne von etwa 54 Mio. Jahren: von ca. 542 Mio. bis 488 Mio. Jahren vor heute. Im Fossilbericht des Kambrium erscheinen bereits fast alle heute noch existierenden Tierstämme.

Känozoikum Erdneuzeit. Sie begann vor etwa 65,5 Mio. Jahren mit dem Ende der →Kreidezeit und dauert bis heute an. Das Känozoikum ist unterteilt in die Systeme Paläogen, Neogen und →Quartär.

Keuper Oberste lithostratigraphische (→Lithostratigraphie) Einheit der Germanischen Trias (→Trias), umfasst eine Spanne von etwa 34 Mio. Jahren: von ca. 235 Mio. bis 201 Mio. Jahren vor heute. Es handelt sich beim Keuper um kein chronostratigraphisches Zeitintervall im geologischen Sinne, da die zeitlichen Grenzen regional unterschiedlich sein können. Zudem ist er auf das Gebiet nördlich der Alpen beschränkt.

Kimmeridgium Chronostratigraphisch mittlere Stufe des Oberjura. Sie umfasst eine Zeitspanne von ca. 5 Mio. Jahren: von etwa 155 Mio. bis 150 Mio. Jahren vor heute.

Kreidezeit Nach einem ihrer Erscheinungsbilder meist als „Kreide“ bezeichnet. Sie stellt das jüngste chronostratigraphische System des Mesozoikums (Erdmittelalter) dar und umfasst eine Zeitspanne von ca. 80 Mio. Jahren: von etwa 145 Mio. bis 65 Mio. Jahren vor heute. Sie wird in Ober- und Unterkreide unterteilt.

Labrum Bei den Herzseeigeln eine Gehäuseplatte direkt unterhalb der Mundöffnung. Diese ist oft „unterlippenartig“ vorgewölbt und dient dem Abschaben des Sediments zur Nahrungsaufnahme.

Lithostratigraphie Einteilung von Gesteinspaketen aufgrund ihrer lithologischen (gr. lithos = Stein) Eigenschaften. Sie bietet keine zeitliche Einordnung.

Madreporenplatte/Siebplatte Eine der Genitalplatten trägt neben der Gonopore auch noch ein Porensystem, das dem Druckausgleich des Ambulakralsystems dient.

Oberrotliegendes Eine lithostratigraphische Einheit des →Perm in Westeuropa. Zeitlich umfasst es eine Spanne von etwa 39 Mio. Jahren: von ca. 299 Mio. bis 260 Mio. Jahren vor heute. Der Name leitet sich von den rötlich gefärbten Sandsteinen ab.

Ocellarplatte(n) Die fünf in den Ambulakralzonen des Apikalfeldes liegenden Gehäuseplatten.

Oligozän Jüngste chronostratigraphische Serie im Paläogen, dem untersten System im Känozoikum. Es umfasst eine Zeitspanne von ca. 11 Mio. Jahren: von etwa 34 Mio. bis 23 Mio. Jahren vor heute.

Pedicellarium/Pedicellarien Mehrbackige Zangenapparate, die der Verteidigung, aber auch der Reinigung des Gehäuses dienen.

Periprokt Afteröffnung und die direkte Umgebung davon.

Perm Jüngstes chronostratigraphisches System des Paläozoikums (Erdaltertum). Es umfasst eine Zeitspanne von ca. 48 Mio. Jahren: von etwa 299 Mio. bis 251 Mio. Jahren vor heute. Es wird in Deutschland lithostratigraphisch in →Rotliegendes und →Zechstein unterteilt.

Petalodium/Petalodien Blütenblattartig ausgebildete Ambulakralfelder auf der Aboralseite vieler irregulärer Seeigel. Hier sitzen in der Regel die Kiemenfüßchen, die der Atmung dienen.

Phyllodium/Phyllodien Bei den Cassiduloida besonders angepasste Ambulakralfelder im Bereich der Floscelle mit auf Nahrungsaufnahme spezialisierten Ambulakralfüßchen.

Plastron (franz. Hemdbrust oder Harnisch) Bei Seeigeln der Überordnung Atelostomata die Interambulakralplatten hinter der Mundöffnung inklusive des Labrums.

Quartär Jüngstes chronostratigraphisches System des Känozoikums, dauert zurzeit noch an. Der Beginn wird mit etwa 2,6 Mio. Jahren vor heute angegeben.

Saalezeit/Saale-Eiszeit Nach ihrer weitesten Verbreitung bis zum Fluss Saale benannte Kaltzeit, die auf einen Zeitraum von etwa 300.000 bis 130.000 Jahren vor heute datiert wird.

Stereom Aus kleinen Kalkbälkchen oder Kalkplättchen aufgebautes poröses Skelett, aus dem die Gehäuseplatten der Stachelhäuter bestehen.

Subanalfasciole(n) Fasciole, die sich unterhalb der Analöffnung befindet.

Tithon/Obertithon Die letzte chronostratigraphische Stufe des Oberjura. Sie umfasst einen Zeitraum von etwa 5 Mio. Jahren: von ca. 150 Mio. bis 145 Mio. Jahren vor heute.

Trias Ältestes chronostratigraphisches System im Mesozoikum (Erdmittelalter). Es umfasst einen Zeitraum von etwa 51 Mio. Jahren: von ca. 251 Mio. bis 200 Mio. Jahren vor heute. Benannt wurde sie nach der in Mitteleuropa üblichen lithostratigraphischen Dreiteilung in Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper. Diese Dreiteilung wird auch als „Germanische Trias“ bezeichnet. Die im alpinen und mediterranen Raum ausgeprägte alpine Trias weist diese Unterteilung nicht auf.

Zechstein Lithostratigraphische Einheit des Perm in Mitteleuropa. Sie umfasst eine Zeitspanne von etwa 6 Mio. Jahren: von ca. 257 Mio. bis 251 Mio. Jahren vor heute. Der Name kommt vermutlich aus der Bergmannssprache und leitet sich möglicherweise von den „Zechen“, also Bergwerksgebäuden, ab. Während des Zechsteins wurden in Deutschland große Salzlagerstätten gebildet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Naturhistorica - Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: 152

Autor(en)/Author(s): Steinke Heiko

Artikel/Article: Vom Jurameer bis zur heutigen Nordsee - Vergleich des fossilen irregulären Seeigels Nucleolites mit dem rezenten Herzseeigel Echinocardium cordatum 113-152