Grondboor en Hamer, jrg. 42, no. 1, p. 15-27, 30 fig., februari 1988

OP, OM EN IN HET FOSSIEL
II: Over Zeeëgels.

C.J. Homburg*

Het was een toeval dat ik in de oude BREHM bladerde en daardoor op de pagina's waarop de zeeëgels beschreven werden, werd getroffen door datgene wat er over het milieu en levenswijze van de recente soorten bekend was. Dit bracht mij er toe eens na te gaan of er over uitgestorven zeeëgels ook iets over hun levenswijze was te vinden. Aangezien er nogal belangstelling voor deze diergroep bestaat zullen er in veel collecties wel exemplaren aanwezig zijn. Misschien is dit artikel een aanleiding om ze weer eens ter hand te nemen.

Het algemene resultaat van de uitgebreide - zij het niet uitputtende - orientatie in de literatuur was nogal teleurstellend. Naast zeer veel beschrijvingen van soorten en hun plaats in de systematiek waren er vooral de wat "ouderwetse" en "toevallige" gegevens in het werk van voornamelijk oudere auteurs. Weliswaar is er een vergaande experimentele kennis uit de laaste tientallen jaren, zodat we van enkele soorten erg veel weten, vooral van de fysiologie, maar deze kennis is zeer ongelijk over de diverse groepen verdeeld. Waarnemingen in de natuur over de samenleving met ander diersoorten, de aantallen en soorten van prooidieren, vijanden, of de variatie in grootte van een populatie en de leeftijdsopbouw is slecht bekend. Wel zijn er veel feiten van uiteenlopende dieren bijeengebacht, veel algemeenheden ook. Dat houdt in dat in dit artikel slechts een verzameling "mogelijkheden" gegeven kan worden. Dit volgt mede uit de aantallen soorten: er zijn ongeveer 850 levende soorten bekend (in 225 genera) en ongeveer 5000 fossiele. Voor deze uitgestorven groepen geldt bovendien dat er geen directe waarnemingen aan zijn te doen, zodat we gegevens van recente soorten zullen moeten gebruiken. Daarbij is er de beperking dat we vrijwel alleen het huidskelet (theca) en/of stekels in handen hebben; en van de stekels alleen de wat grotere vormen, terwijl vooral de regelmatige zeeëgels meerdere soorten stekels hebben. Verder geen pedicillariën (tangetjes), klierorganen of voetjes. Juist dit laatste is jammer, daar vorm en grootte hiervan ons veel zou kunnen vertellen.

In Grondboor en Hamer van 1978 hebben artikelen gestaan van de heren BESSEM en IDEMA over de bouw en de systematiek van de zeeëgels. Voor een determinatie is het ondermeer nodig om de vorm en de aantallen van de skeletelementen te weten van de ambulakraal- en de inter-ambulakraalvelden, de madreporenplaat, het peristoom enz. Voor ons doel - een indruk van de levenswijze - is deze kennis niet nodig, hoewel ze er natuurlijk niet los van staat! De voorbeelden zijn zowel van recente als van uitgestorven dieren om hun duidelijkheid gekozen en niet om hun plaats in de systematiek of een evolutionaire verwantschap.

De zeeëgels worden verdeeld in twee Subklassen: A. Subklasse *Perischo-echiniodea,* bestaande uit vier Orden; dit zijn allen r e g e l m a t i g e zeeëgels (voorbeeld Cidaris) en B. Subklasse *Euechiniodea* (i r r e g u l a i r e) met vier Superor-

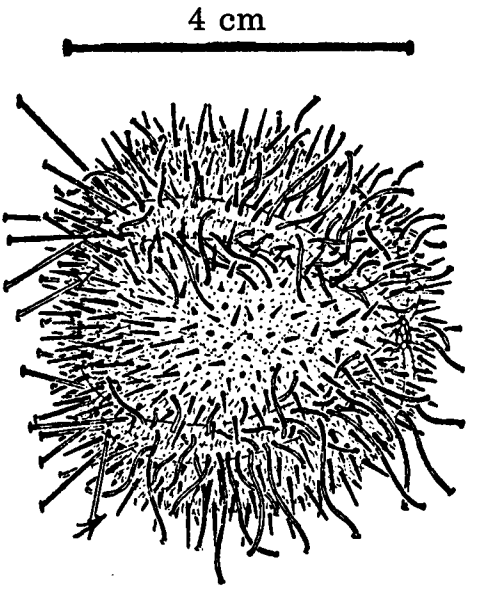


Fig. 1: *Echinus,* Plioceen - Recent.

* Tarwekamp 4, 1112 HD Diemen.

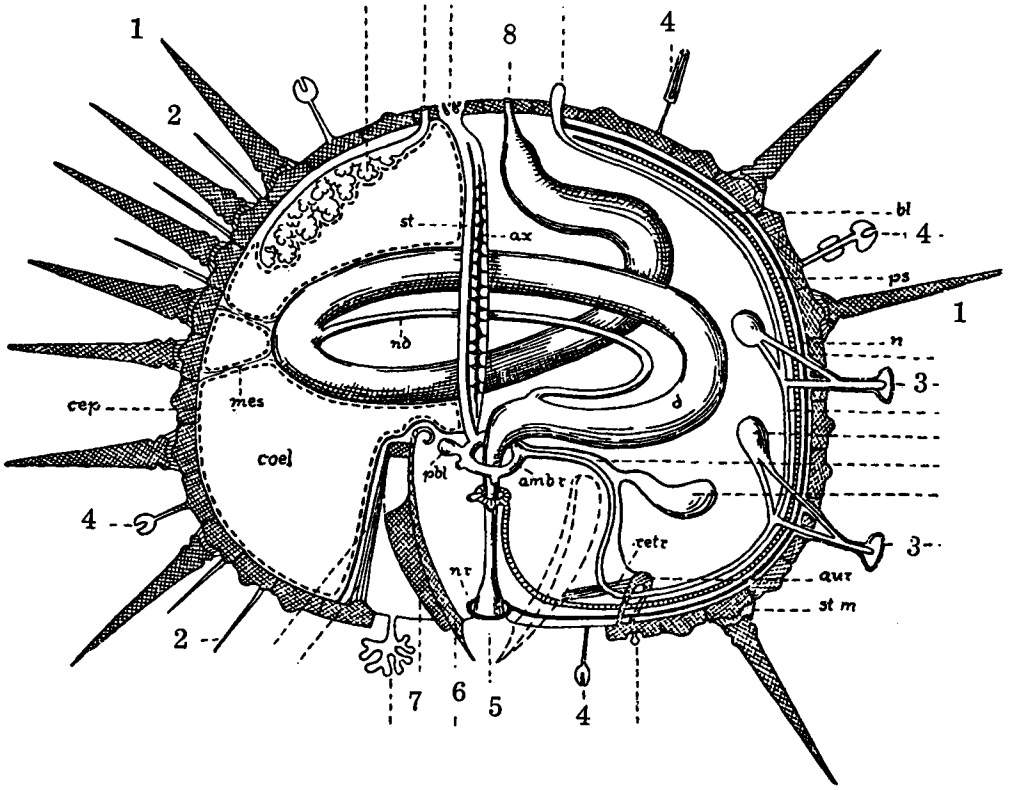


Fig. 2.: Schematisch diagram van een regelmatige zeeëgel. 1: grote stekel; 2: kleine stekel; 3: buisvoetje; 4: pedicellarie; 5: mondopening; 6: tand; 7: kaak; 8: anus; Rechterzijde is door een ambulacraalveld getekend.

den. Hoewel de eerste twee van deze Superorden niet meer radiaal-symmetrisch zijn, zijn de afwijkingen hiervan klein ten opzichte van de totale uiterlijke vorm en vertonen ze meer overeenkomst met de habitus van de regulaire zeeëgels. In dit artikel worden ze gemakshalve hiertoe gerekend (zie figuur 1)

De harde skelet-delen zijn opgebouwd uit calciet. Ieder skelet-element, dus elk plaatje, elke stekel, elk "tandje" van een pedicillarie enz. is uit één aangegroeid kristal gevormd.
Ze ontstaan als een micro-korrel in een skeletvormende cel en groeien daarin aan tot vrijwel het gehele celvolume gevuld is; alleen de celkern met de verdere organellen (naam voor "orgaanachtige" onderdelen van het celplasma) vinden dan nog een plaatsje. Na deling van de celkern volgt geen afsnoering in dochtercellen. Er is dan een grotere cel met twee kernen gevormd, kernen die elk naar een ander deel van de cel gaan. Het calcietkristal groeit verder aan, de kernen delen zich weer (niet steeds gelijktijdig, maar naar behoefte), en er ontstaat een zgn. s y n c y t i u m: een enorme grote cel met daarin tientallen kernen. Het calcietkristal wordt niet overal gelijk afgezet, maar meer als een takkenbos, waarbij de "takken" als ze elkaar raken versmelten. Het lijkt bij vergroting op een stuk kalk, waar wormgangen doorlopen, die vrijwel alle met elkaar in verbinding staan. Deze gangen zijn gevuld met het celplasma en overal verdeeld zitten daar de kernen in. Zie fig. 3.
Het calciet kan plaatselijk in zo'n cel weer oplossen of juist versneld gevormd worden, zodat de vorm van de plaatjes zich kan aanpassen aan de

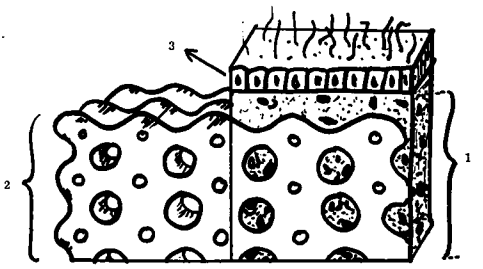


Fig. 3: Schematische tekening van een skelet-cel. 1: celplasma met kernen (grote zwarte punten); 2: calcietskelet met gangenstelsel; 3: deklaag van epitheelcellen die het hele skelet bedekken.

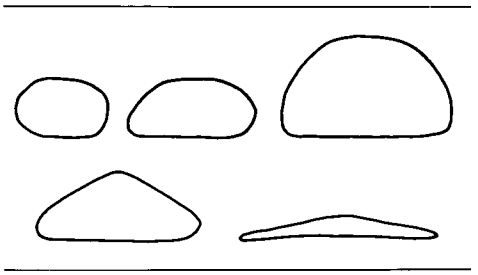


Fig. 4: Verschillende doorsneden door zeeëgels.

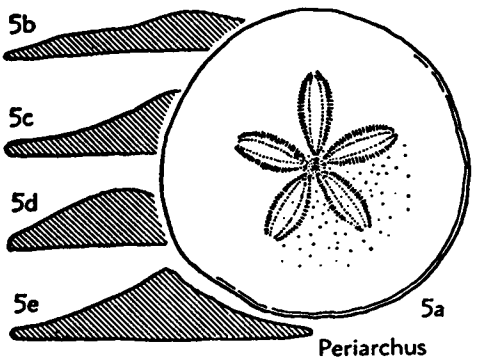


Fig. 5: Regionale varianten van een zeeëgelsoort.

eventueel veranderende vorm van de groeiende zeeëgel. Hetzelfde geldt voor de stekels.

Wat is er nu aan ons materiaal te zien?

Aan de t h e c a (huidskelet): A. de grootte en de vorm; op doorsnee kan deze vorm zijn: (1) rond met meer of minder afgeplatte polen, (2) ovaal met een afgeplatte onderkant, (3) halve bol met een plat vlak, (4) afgerond driehoekig, (5) sterk afgeplat. Natuurlijk zijn er allerlei variaties en overgangen van deze grondtypen (fig. 4).
Dat de basisvorm ook binnen de soort niet absoluut vast ligt zien we in fig. 5, waar regionale varianten van het profiel zijn getekend naast de bovenzijde (aboraal) van *Periarchus* uit het Eoceen. Of dit ondersoorten zijn (dus intern vastgelegd, genetisch), of variaties door externe (milieu)factoren is niet meer uit te maken. We kennen deze vormveranderingen ook van *Hemipneustes,* maar dan niet regionaal, d.w.z. in dezelfde tijd, maar verandering in de loop van de tijd (vertikaal) in de sediment afzettingen.

B. Aan beschadigde exemplaren, die niet werden weggegooid, is de dikte van de wand te zien. Het lijkt verantwoord om aan te nemen dat de dikwandige soorten in de brandingszone leefden. Echter "dikwandig" is relatief. De limburgse *Hemipneustes* ging waarschijnlijk grazend over de zeebodem op diepten van 10-80 of meer meter of wroette zich door de bovenste lagen van de kalkmodder. Door de afmeting moest dit dier dikwandig zijn ook al leefde het in vrij rustig water.

C. De plaats van mond en anus; bij de regulaire zijn deze in het midden van resp. de onder- en de bovenzijde geplaatst. D.w.z. dat deze dieren geen voor of achterzijde hebben (zie fig. 1). De richting van hun voortbeweging wordt dus niet door de bouw bepaald, maar door de prikkels van buiten (dus ongericht). Ze hebben meestal een stevig kauwapparaat (de lantaarn van Aristoteles) waarmee ook hard materiaal kan worden verkleind, b.v. koralen, krijtrotsen en schelpen, zelfs graniet en gneis.
Naarmate de dieren meer tweezijdigsymmetrisch zijn, dus de anus meer naar de rand is verschoven, en de mond meer naar "voren", d.w.z. van de anus áf, wordt een voor- en achterkant duidelijker (zie fig. 6). Dat met de verschuivende mond ook de ambulacraal-velden verplaatst werden, terwijl verplaatsing van de anus vrijwel geen invloed op de vorm van deze ambulacralia aan de bovenzijde toont, wijst op de hoofdfunctie van de podiën (voetjes): de voedseltoevoer naar de mond. Verder zijn ze vooral belangrijk voor de ademhaling en voor het waarnemen van prikkels, zowel tactile (= door aanraking) als chemische (een soort smaakorgaan).
Zoals eerder gezegd wordt de Subklasse *Euechiniodea* (onregelmatigen) verdeeld in vier Superorden: 1 *Diadematocea.* 2. *Echinacea.* 3. *Gnathostomata* (bijv. *Dendraster, Clypeaster).* en *Atelostomata* (bijv. *Spatangus).*

In dit artikel, waarin het overzicht zeer vereenvoudigd wordt voorgesteld, worden de Superorden 1 en 2 wat levenswijze betreft tot de regelmatige zeeëgels gerekend, hetgeen dus systematisch onjuist is.

De andere twee irregulaire Superorden verschillen onderling als volgt: bij de *Gnathostomata* is de mond in het midden van de onderzijde; de anus is meer of minder verschoven en wel van bijna aboraal (= boven-midden) tot vlak bij de mond, dus bijna oraal. De darm liep in een grote lus. Ze hebben nog een vrijwel compleet kauwapparaat.

Bij Superorde 4, de *Atelostomata* is ook de mond verplaatst en is er alleen bij sommige groepen nog een rest van het kauw-apparaat overgebleven (dus geen lantaarn van Aristoteles meer). Bij de meeste soorten van deze Superorde is niets meer van harde monddelen gevonden.

Met het optreden van de zgn. onregelmatige bouw (d.w.z. in plaats van de vijfstralig-

symmetrisch naar tweezijdig-symmetrisch) verandert ook het soort voedsel. De lantaarn verdwijnt, dus de dieren zijn allengs van hardschalig prooi over gegaan tot detritus. Hoe het kauw-apparaat bij de onregelmatige hartegels is gevormd heb ik niet kunnen achterhalen. Dat de verplaatsing van anus en mond samenging met grote veranderingen van stekels enz. is bij vergelijken van een regulaire met een irregulaire zeeëgel overduidelijk.

D. De ambulacraalvelden: of deze geheel van mond tot bovenzijde (apicale) doorlopen (fig. 1 en 6) of alleen aan de onderzijde om de mond (oraal) of juist ab-oraal (fig. 5) wijst op enorme verschillen wat levenswijze aangaat.

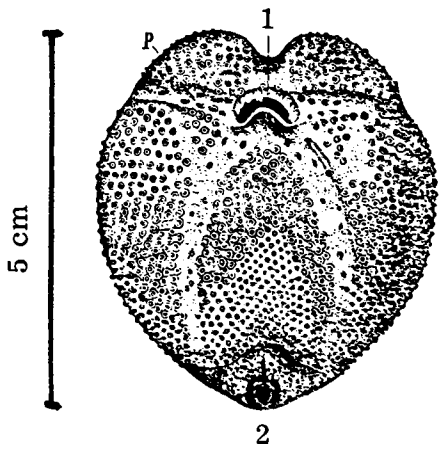


Fig. 6: Orale zijde van de onregelmatige *Schizaster* 1: mond; 2: anus.

Er zal steeds op terug gekomen worden. Het aantal poriën in de ambulacraal platen is belangrijk; ze geven het aantal van de voetjes aan. Er zijn meestal twee rijen platen, elk plaatje met 2 ambulacraal poriën. Soms zijn een paar plaatjes tot en grotere vergroeid. Hier kan men van 4 tot 24 poriën per plaatje tellen (fig. 7). Ook zijn er soorten met meer dan 2 rijen ambulacraalplaten. Bovendien zijn er soorten met extra (accessoire) poriën, hetzij in de ambulacrale, hetzij in de interambulacrale plaatjes. In het laatste geval zijn ze om de mond of de anus geplaatst. Met vergrotingen van 10-30 maal zijn ze op te zoeken. Meestal zijn deze extra voetjes voor voedseltransport. Als ze in de ambulacraalplaten voorkomen worden de oorspronkelijke buisvoetjes alleen nog voor de ademhaling gebruikt.

E. Verder - we kijken nog steeds naar "onze" zeeëgel zijn er groter en kleinere "pukkels" op de theca te zien (fig. 6). Dit zijn a.h.w. de kogelgewrichten van de stekels, en voor de hele kleine, alleen de aanhechtingsplaats. De grootteverdeling en de verspreiding over de zeeëgel geeft ook informatie over de levenswijze. Is er duidelijk verschil in grootte, dan hebben de grootste een ronde hof (de aureool) omgeven door een ring van kleinere. De grote "pukkel" (= tubercel) noemt men mamelon, die vooral bij de regulaire zeeëgels opvalt *(Cidaris)*, de kleinere noemt men alle tubercels (fig. 8).

Er zijn soorten die duidelijk maar 1 type hebben die echter geleidelijk groter of kleiner kunnen zijn op de uiteenlopende velden van de zeeëgels. Er is dan ook verschil in het aantal tubercels per cm^2. Verder komen bij recente soorten zeer kleine stekels voor (miliare) die uiterst kleine aanhechtingspunten hebben in de huid (dus niet op de theca, maar in de epitheelcellen die er over liggen). Deze miliaren missen we in fossiel materiaal, evenals de pedicillariën (fig. 2 en 8), kleine tangetjes met functies zoals: schoonmaak tussen de stekels, doorgeven voedsel, soms - net als de voetjes - gif afgevend (prooi en aanvallers verdovend, resp. afschrikkend).

DE STEKELS

Dan nu de stekels. Deze hebben een aantal functies (taken) die voor elke soort anders kunnen zijn, maar die aan de vorm en de plaats van de stekels zijn af te leiden.

1. Bescherming; dit vooral tegen hun familie de zeesterren, en pas in de tweede plaats tegen de - veel later in de evolutie verschijnende - roofvissen.
2. Voortbeweging; bij de regulairen vooral in samenwerking met de podien (voetjes), veel irre-

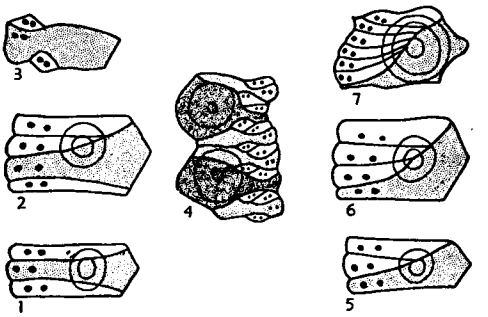


Fig. 7: Samengestelde plaatjes. 1 - 3: diademoide type; het onderste plaatje is klein; 5 - 7: bij het echinoïde type is het onderste plaatje het grootste; 4 is een voorbeeld van een combinatie van twee vorige, d.w.z. is onduidelijk in te delen.

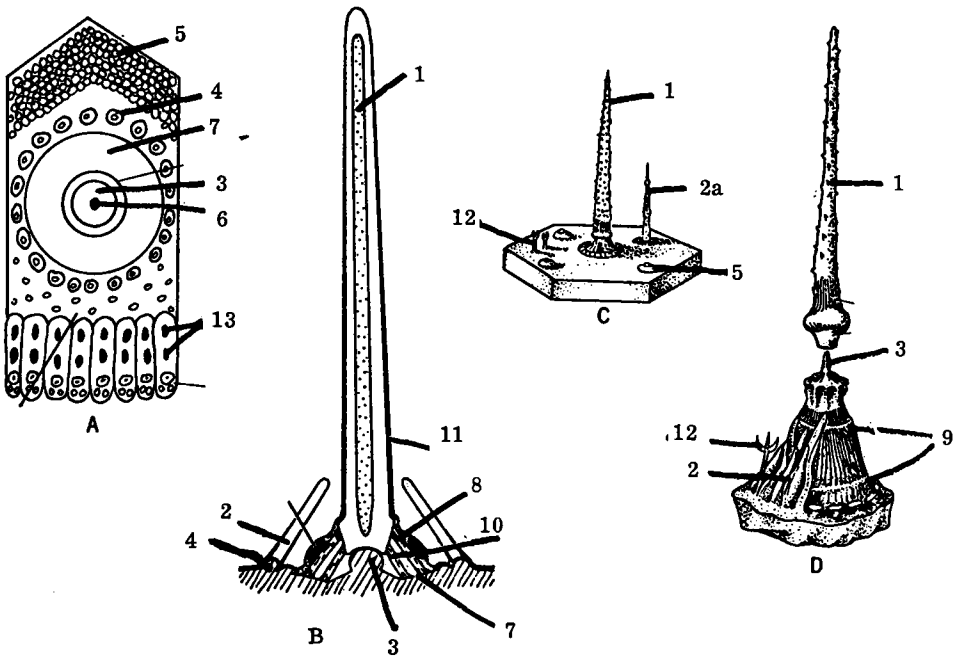


Fig. 8: Hechtingsplaatsen van stekels. A: interambulacraalplaat met "kogelgewricht"; B: doorsnede van een grote stekel; C: stekels op een interambulacraalplaat; D: vergroting van C1.
1: grote stekel; 2: secondaire of (2a) kleine stekel; 3: mamelon = gewricht van grote stekel; 4: tubercel van secondaire stekel; 5: tubercels van kleine stekels; 6: opening (perforatie) in de mamelon; 7: hof om de mamelon (areool); 8: buitenste spieren van gr. stekel; 9: aanhechtingsplaatsen van deze spieren; 10: binnenste spieren; 11: epitheellaag over de stekel; 12: pedicellariën; 13: poriën voor buisvoetjes.

gulairen gaan zonder hulp van de podien: deze hebben dan andere functies.

3. Graafwerktuig; samen met het kauwapparaat maken verschillende regulieren holen in de rotskusten; veel irregulaire zeeëgels graven zich met behulp van de stekels in de losse sedimentbodem in.

4. Mimicry; d.w.z. door de vorm van de stekels niet direct als prooi herkend worden; vooral bij soorten die op koralen leven.

5. Verankering; soorten die in de getijden zone leven verminderen de kans om door de golfslag omgegooid te worden (o.a. de griffel-zeeëgel, *Heterocentrotus).*

6. Versteviging en stroomlijning, ook dit bij dieren die aan een stevige golfslag zijn blootgesteld. (fig. 18).

7. Steunpunten; voorkomen om in de soms zeer zachte klei- of kalkmodder te zinken (zie *Plesiodiadema,* fig. 19)

8. Bescherming van de eieren tijdens de eerste ontwikkeling (embryogenese) tot pluteus-larven. Bij deze zeer kleine groep hechten de larven later meestal in de nabije omgeving. Bij de meeste andere soorten worden de eieren vrij in het water gelaten en deze komen door waterstromingen wel ergens terecht, hetgeen inhoud dat er veel verloren gaan.

In het algemeen zijn de stekels het grootst langs de equator (zijkanten) van het dier en bevinden de kortere zich bij de polen, althans bij de regelmatige soorten. Opvallend zijn de grote verschillen van vorm en lengte bij de groep van de

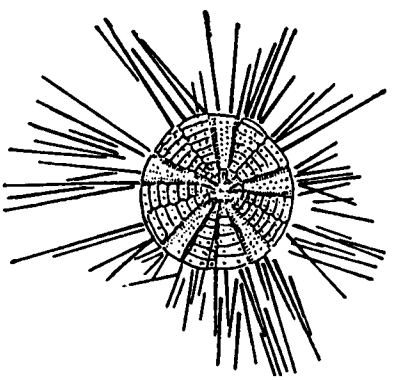


Fig. 9: *Diademopsis.*

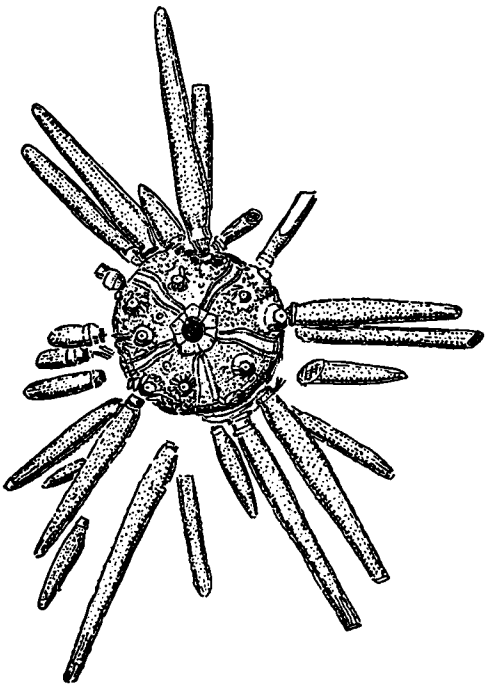


Fig. 9a: *Plesiocidaris.*

regelmatigen; zie de figuren 8, 9, 10 en 11.
Verschillen tussen enige verwante soorten (met variatie binnen elke soort) zien we in de figuren 12, 13 en 14. Ook variatie bij de knotsvormige (fig. 15) en het doornige type (fig. 16). Figuur 17 geeft verschillen van stekels bij één soort in verschillende geologische tijden. Soms zijn de stekels vrijwel aaneensluitend en vormen a.h.w. een extra schild (fig. 18).
Dit is o.a. plaatselijk bij de bekende griffel-zeeëgel *Heterocentrotus* te zien.

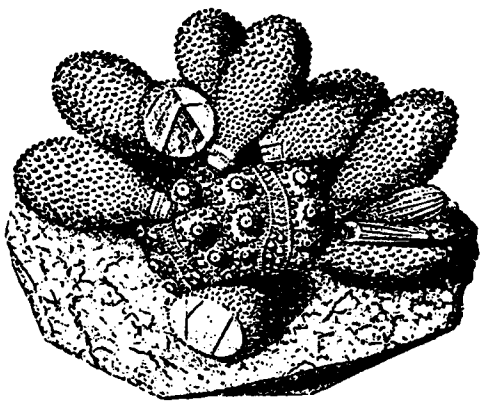


Fig. 10: *Pseudocidaris.*

Vergeleken bij de stekels van de regulaire lijken die van de onregelmatige zeeëgels veel minder variabel. Deze indruk is waarschijnlijk ontstaan omdat ze minder gevonden worden en omdat ze veel kleiner zijn. Op het eerste gezicht lijken ze gelijk, met hoogstens verschillen in lengte (fig. 1, 19 en 20), maar bij vergrotingen van 25 tot 100 maal zien we de variaties (fig. 21).
De recente diadeem-zeeëgel *(Diadema saxatile)* met zeer dunne stekels tot 35 cm die bovendien nog giftig zijn, en de zeeëgel van figuur 19 behoren beide tot de tussengroep van de irregulairen die ik hier tot de regulaire reken wat levenswijze betreft, evenals de paarse *Paracentrotus lividus*, die velen zullen kennen van de atlantische kusten van Portugal, Spanje en Frankrijk.
Figuur 20 geeft een beeld van een echt irregulaire soort, terwijl de afbeeldingen van stekels in fig. 21 elk van een andere soort onregelmatige zeeëgels zijn. Ze zijn niet zo "bombastisch" als bij de regulaire, maar de variatie is op bescheiden wijze even groot te noemen. Dat er eveneens verschillende typen op één irregulaire kunnen zitten zullen we later zien.
Bij de gegevens die tot dusver zijn genoemd is vooral uitgegaan van het te vinden fossiele materiaal. Al lezende ben ik onder de indruk gekomen van de vele activiteiten die - naast de genoemde - door de zeer kleine stekels (miliaren), de pedicillarien, klierorganen en voetjes in samenspel mogelijk zijn. Hier op ingaan zou te veel "natte his" worden: ik heb me hier tot de "droge his" beperkt.

Levenswijze

Ook bij de bespreking van de levenswijze houd ik me aan de tweedeling. Eerst komen alle meer of minder regelmatige zeeëgels aan bod. Deze dieren leven bij voorkeur op een harde ondergrond, hetzij stevige bodem of kust, hetzij op koraalriffen, Daar ze vrijwel alle de wat afgeplatte vorm van dè theca hebben (fig. 4), is daaruit niet veel af te lezen. Wel aan de grootte van het skelet: veel soorten verschuilen zich overdag graag in holten, nissen, tussen koraal-takken, enz. (fig. 22). De grotere met een middellijn van 45 mm of meer, waren denkelijk alle bodemdieren - op grotere diepte levend. Het meeste is af te lezen van de stekels. Met zeer dunne stekels: op de bodem - langzaam voortbewegend op voetjes zoals de zeesterren, de meestal kleine stekels aan de onderzijde om a.h.w. wat af te houden en zich over hindernissen te tillen (fig. 23). De kortere knotstypen leven in beweeglijker water op de bodem of rif. Veel regulairen zijn goede "bergbeklimmers". De grote griffel-egel: duidelijk in een getijden-zône met sterke golfslag

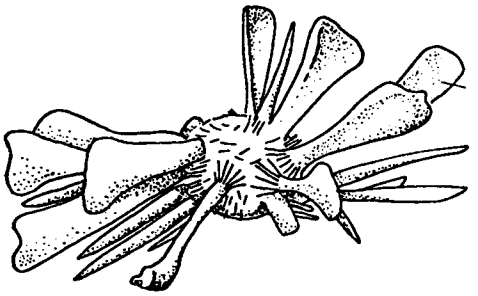


Fig. 11: *Cidaris blakei.*

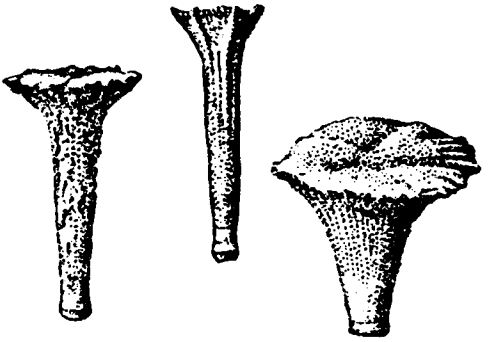


Fig. 14: *Cidaris Nordenskioldi.*

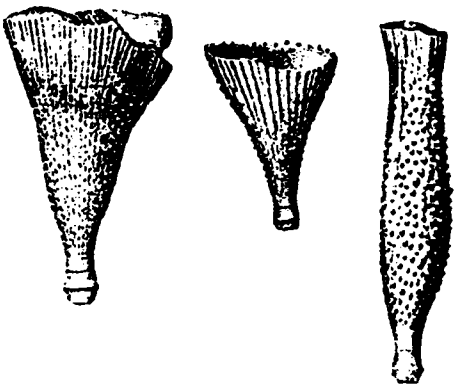


Fig. 12: *Cyathocidaris cyathifera.*

- ook langzaam bewegend; de golven voeren steeds voedsel aan. Stevige, meestal niet puntige stekels (slijtage): steltlopers over de bodem.
De vele kleinere soorten: op of in riffen, tussen stenen enz. Een paar soorten zijn diepzeebewoners tot 4000 m. Deze zijn dunschalig, dus zeldzaam.
De meeste soorten leven kolonie-gewijs: bepaalde bodemgedeelten zijn bezaaid met zeeëgels (mogelijkerwijs omdat er een gunstige steensoort is). Ook zijn er soorten die met tientallen tegen elkaar zitten, één grote egel vormend, dit als bescherming tegen roofvissen e.d. Toch worden de regelmatige zeeëgels zelden in clusters gevonden:
A. ze zijn teer en het verband tussen de platen van de theca is niet zeer hecht;
B. na de dood worden ze snel opgeruimd door hun familie of andere, of ze worden vervoerd door de waterstromingen.
De schuilplaatsen worden 's nachts verlaten als de actie van de roofvissen veel is verminderd. Over het algemeen zijn de mariene ongewervel-

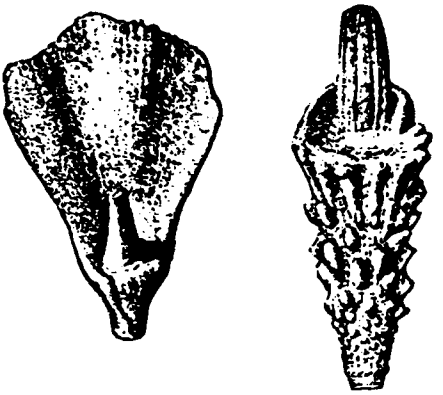


Fig. 13: *Cidaris Erebus* (links); *Cidaris Craterformis* (rechts).

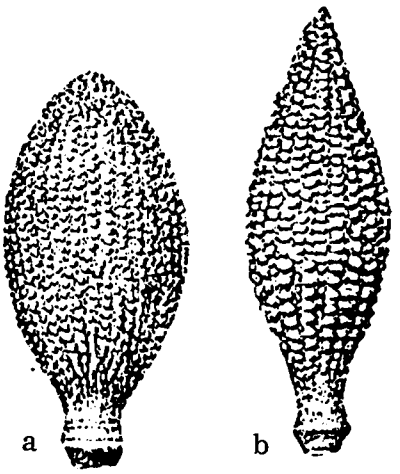


Fig. 15: *Caenocidaris.*

den 's nachts het meest actief: vandaar de relatief weinige kennis van de zeer vele ongewervelden uit het zeewater.
Dieren op grote diepte of in holen levend (beiden in het duister) zijn in hun ritme minder aan het licht gebonden.
De regulairen kunnen zich in alle richtingen voortbewegen - de richting is afhankelijk van de prikkels (omstandigheden, bijna menselijk).
Daar we meestal verkiezelde, gedolomitiseerde of met sediment gevulde zeeëgels vinden, dienen we ons te realiseren dat het soortelijk gewicht van de dieren slechts iets groter is dan van zeewater. Ze zinken langzaam naar de bodem maar liggen daar niet stevig op; vastklemmen met voetjes is nodig bij stromingen. Maar ook is hierdoor hun "vracht" niet zo groot, zodat opklimmen tegen wanden minder zwaar is dan het lijkt. Een dikke wand of kalkrijke stekels zoals bij de griffel-zeeëgel geven al relatief een aardige verzwaring. Zijn de stekels dan nog vlak uitgestrekt of door onderlinge aansluiting a.h.w. gestyleerd dan zijn ze daardoor aanzienlijk minder kwetsbaar voor stromingen (stekels, fig. 18). Een flinke storm kan er natuurlijk duizenden losslaan en op het strand werpen. Zoals gezegd: vooral de stekels vertellen veel over het levensmilieu van de regulaire zeeëgels. Maar lang niet altijd wordt het skelet mét de stekels gevonden. Er is dan van de theca wel het nodige af te leiden, bijv. uit de verhouding van de soorten stekels, d.w.z. uit de verhouding van de groepen tuberkels. Primaire stekels (= aantal mamelons) met de kring van secondaire tuberkels (zie fig. 8A, B), secondaire tuberkels op andere plaatsen en tuberkels van de kleine stekels. De aanwezigheid van mamelons alleen op de ambulacraalvelden of ook op de interambulacralia: hoe meer mamelons in het equatoriaalvlak, hoe minder dik de stekels konden zijn. Een slecht ontwikkelde kring van secondaire stekels om een mamelon wijst dikwijls op een knotsvormige primaire stekel. Verder geven de aantallen poriën in de ambulacraalplaatjes (fig. 7 en 8A) en de grootte ervan aan of de podiën dik of dunner waren en op de voorkomende aantallen. Vooral aan de onderzijde, dus om het kauwapparaat kunnen er extra poriën zijn in de interambulacralia. Ook geldt: stevige podiën voor vasthouden aan de omgeving betekent dikwijls ook: stevig vastpakken van prooi (schelpdieren e.d.). Belangrijke aanwijzingen voor de ecologische omstandigheden van zeeëgels, die bij de groep der regelmatigen niet is genoemd, is de samenstelling van het sediment waarop, resp. waarin de dieren leefden. Dat komt omdat de regulairen vrijwel alle op gesteente of op sediment leefden; in het laatste geval met een voorkeur voor grof zand of kiezel.

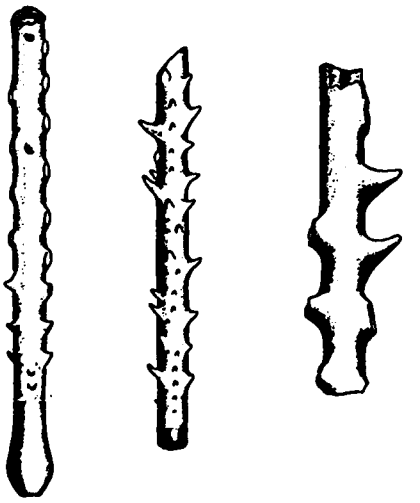


Fig. 16: Variaties bij *Prionocidaris Marshalli.*

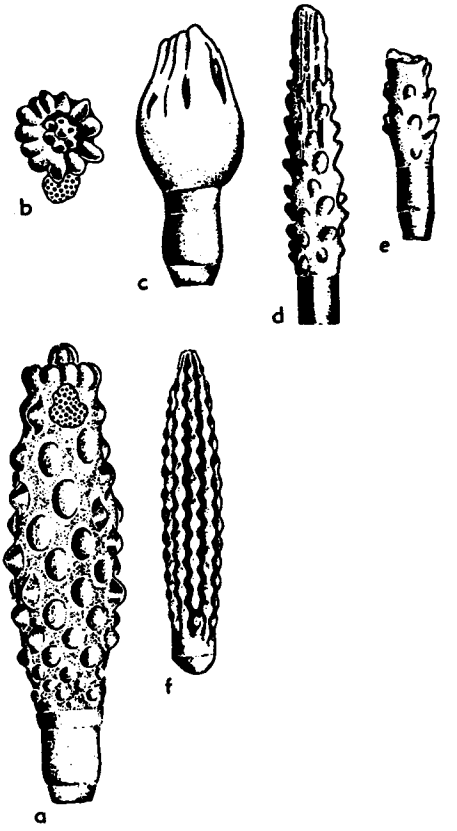


Fig. 17: *Eucidaris strolibata;* a - c: Boven-Eoceen; d - f: Onder-Oligoceen.

Een aantal uitzonderingen zijn bij de "tussengroep" te vinden: de irrgulairen die qua bouw en gewoonten hier tot de regulairen zijn gerekend. Bedoeld worden hier de soorten die op grotere diepten wonen, d.w.z. op bodems waar zeer fijn sediment voorkomt, omdat er nauwelijks stromingen of waterwervelingen zijn.
Een - meergenoemd - voorbeeld is *Plesiodiadema* (fig. 19). Bij de 3e en 4e Superorden van de Eu-echiniodea, de "echte" irregulairen, speelt het sediment een veel belangrijker rol, omdat deze soorten juist de harde plaatsen ontwijken en meer of minder diep in de wat fijnkorreliger bodems leven.
We kunnen eerst weer een aantal soorten apart nemen: dat zijn de hoge zeeëgels met platte onderzijde (fig. 4). Deze dieren hadden met grote zekerheid korte stekels van vrijwel hetzelfde type over de gehele bol, met iets steviger stekels op delen van de onderzijde. De hoofdreden tot een aparte behandeling is dat ze leefden op een zeer fijne krijt-bodem. Ze graasden over een "weide" van foraminiferen, radiolaria en coccolithen - allen eencelligen - op rustige diepten (20-200 m). Twee bekende voorbeelden zijn de limburgse *Hemipneustes* en *Conulus subrotundus* uit Wüllen. De hoge vorm wijst overtuigend op een leven hoog in de bodem. Aan de onderzijde van *Hemipneustes* zijn duidelijk twee ambulacrale "goten" te zien waarlangs alles wat niet werd opgenomen werd afgevoerd. *Hemipneustes* at dus selectief.

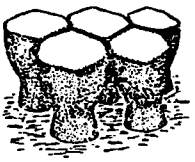


Fig. 18: Aaneengesloten stekels van *Colobocentrotus*.

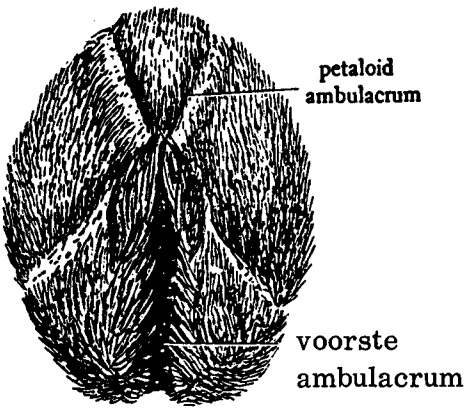


Fig. 20: *Echinocardium*.

Dat is lang niet altijd het geval met bodembewoners. Evenals veel wormen in de Waddenzee nemen veel irregulaire zeeëgels alle sediment op, verteren datgene wat bruikbaar is, waarna de niet verteerbare deeltjes (zandkorrels, schelpgruis, enz.) via de anaal-opening het dier verlaten.
Dat dit een groot effect op de bodem heeft (o.a. bioturbatie = verstoren van de lagen door dieren) tonen gegevens van de Oostzee. Bij een goede zeeëgelbezetting - dat is lang niet zo dicht als in warmere óf veel koudere gebieden - werd berekend dat er per jaar een ± 3cm dikke laag de darmen van de zeeëgels passeren.
Er zijn geen zeeëgels die diep in het kalkslib of in fijne klei leven. De hoofdreden zal wel zijn, dat daar geen goede "werkruimte" is te maken en dat door de al te dichte omsluiting met het fijne materiaal geen goede waterstroming over de huid is te verzorgen; dus zuurstof tekort. Wel leven sommige soorten half in de modderbodem (fig. 28), maar de meeste irregulairen leven bij voorkeur op of in de bodems die noch te fijn-, noch te grofkorrelig zijn.

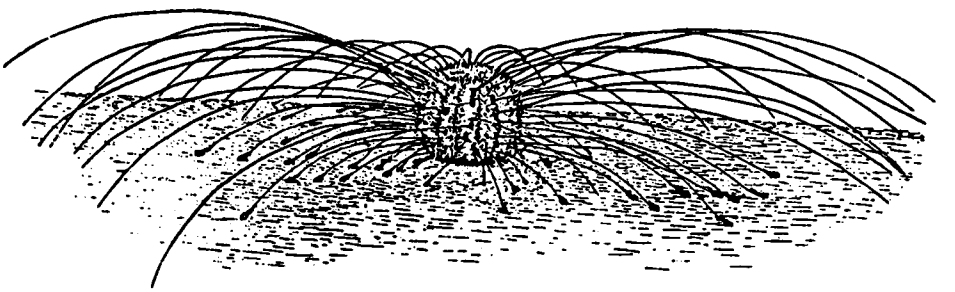


Fig. 19: *Plesiodiadema indicum*.

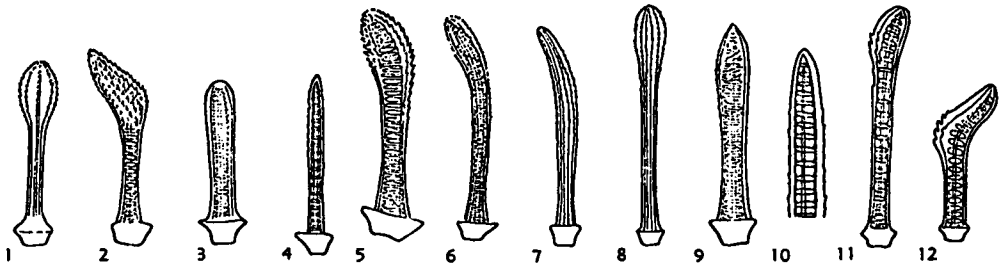


Fig. 21: Stekels van clypeasteroiden (o.a. Sand-dollars).

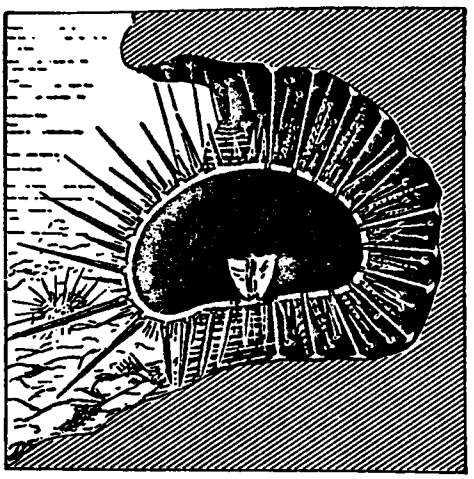


Fig. 22: Regulaire zeeëgel in een rotsholte verankerd.

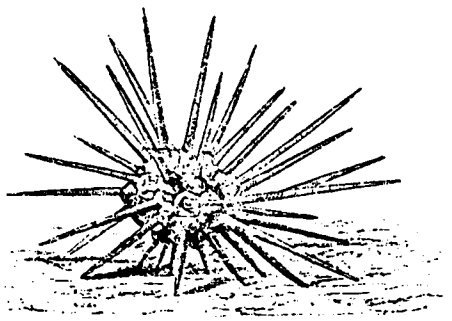


Fig. 23: Zeeëgel op stekels lopend.

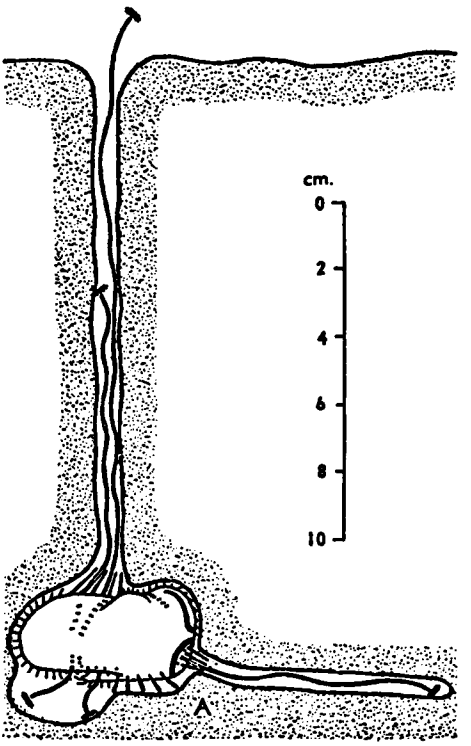


Fig. 24: *Echinocardium cordatum* met een open, lang respiratie-kanaal en een kort doodlopend afvalkanaal.

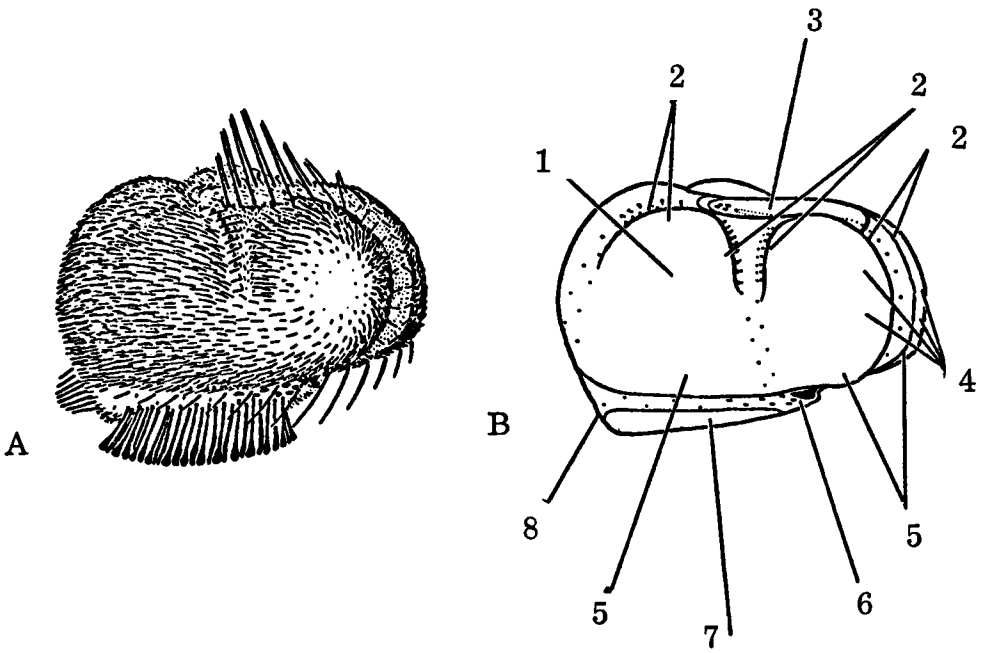


Fig. 25: *Echinocardium cordatum*. Schematisch aangegeven de typen van stekels, hun verdeling en functie. A: buisvoetjes en stekels ingetekend; B: gebiedjes waar de verschillende typen stekels zitten.
1: pleisterende stekels van de zijkanten; 2: beschermende stekels van de ambulacraal-gootjes; 3: schoorsteen bouwers; 4: voorste, krabbende stekels; 5: zand wegschuivende stekels; 6: voedings stekels rondom de mond; 7: voorbewegings-stekels aan de buikzijde; 8: stekels die afvalbuis vormen.

Figuur 24 geeft een beeld van zo'n ingegraven zeeëgel, met op drie plaatsen extra lange buisvoetjes, die hier een taak hebben bij het vastkitten van de korrels in de wanden van de gangen. Deze zijn voor toevoer van vers water met zuurstof en voedsel, en voor het afvoeren van de faeces naar de blindgang. Bij een aantal soorten loopt deze gang door tot de oppervlakte. Het derde groepje podien tast het gebied om de mond af en brengt voedsel naar de mond.
Het dier graaft zich door middel van de stekels in, d.w.z. door rhytmische beweging van de stekels rollen de zandkorrels naar boven, waardoor de egel zelf zakt. In tegenstelling tot de regulaire zeeëgels kunnen de irregularie maar in één richting voortbewegen.
Omkeren betekent dus een halve cirkel maken. Deze gaat daarna weer over in een rechte gang. Deze gangen kunnen fossiliseren: ze zien er dan uit als dikke wormgangen, alleen verlopen ze meer horizontaal, terwijl veel wormgangen meer vertikaal verlopen (d.w.z. bij de boorders, de grazers zijn ook horizontaal). De gangen zijn vrijwel altijd gevuld met los materiaal.
Dat er bij deze levenswijze verschillende taken voor diverse groepen van stekels zijn, en dat die dus een verschillende bouw hebben, is in figuur 25 te zien. Behalve graven, in stand houden en

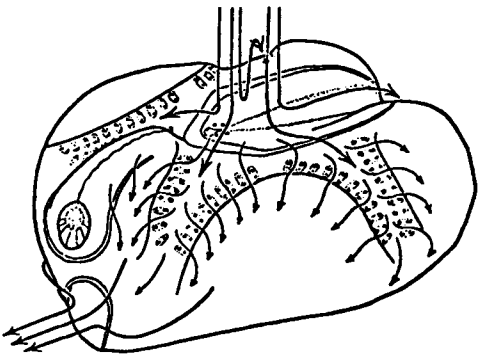


Fig. 26: Waterstromingen naar en van het skelet, schematisch aangegeven bij *Echinocardium cordatum*.

langzaam voortbewegen, is er de waterverzorging (fig. 26). Elke soort heeft de voorkeur voor een bepaalde diepte en is daaraan, ook wat skeletvorm betreft aangepast (fig. 27). Let vooral op deze skelet-verschillen:
a. de diepte van de ambulacraal-groef aan de voorkant,
b. de verschillen in plaats en de vorm van de vier verkorte ambulacralia (de petalen),

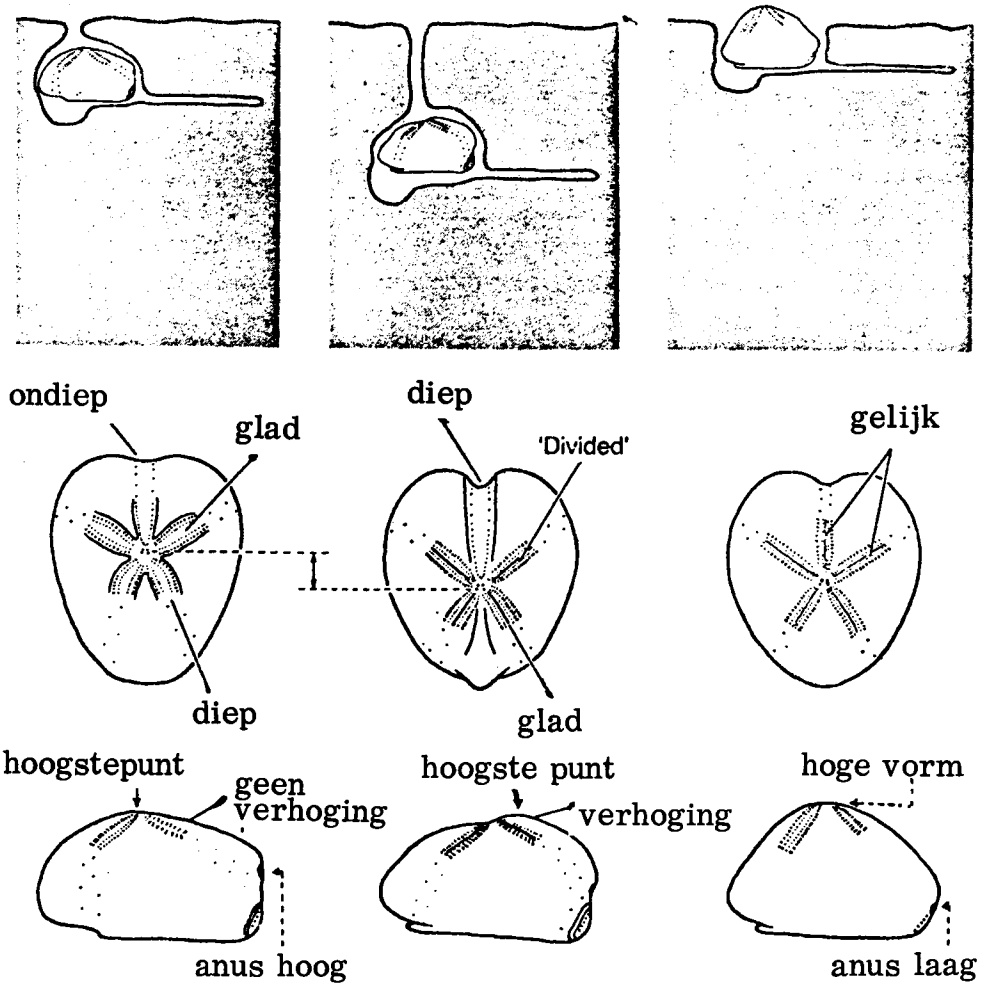


Fig. 27: *Micraster corbovis* (links); *Mircraster coranguinum* (midden); *Micraster (Isomicraster) senonensis* (rechts).

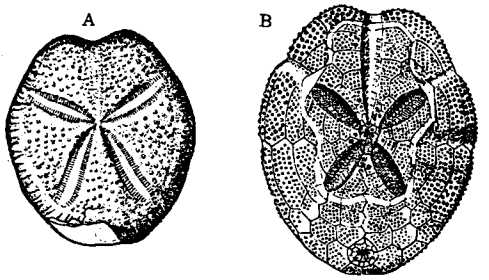


Fig. 28: A: *Plagionotus*, grotendeels in modderbodem levend; B: *Brissopsis lyrifera*.

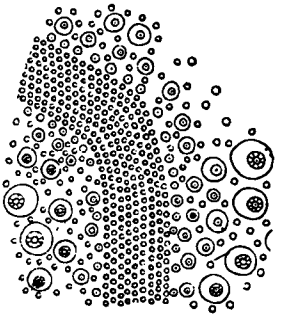


Fig. 29: *Spatangus* met excentrisch gevormde tuberkels.

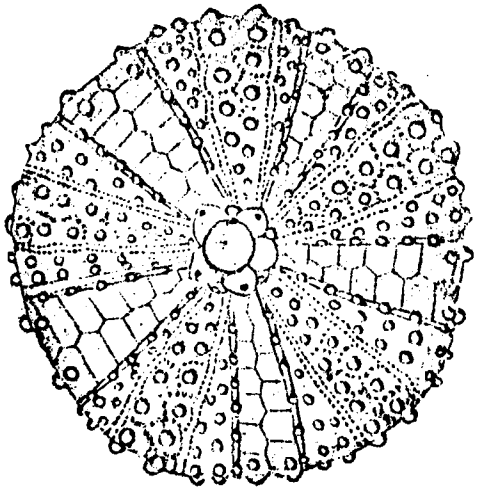


Fig. 30: *Coelopleurus;* Eoceen. Tuberkels gedeeltelijk gereduceerd.

c. het hoogste punt van de theca en de opwelving daarvan bij diepst-levende soort.
Dit heeft natuurlijk vooral met de waterstroming te maken.

Een andere aanduiding voor een verschil in levenswijze zien we als de dieren van figuur 28 vergelijken. De overeenkomst lijkt groot, maar de ene (28B) leeft in de bovenste laag van een grofkorrelige bodem, terwijl *Plagiobrissus* (fig. 28A) half in de kleibodem leeft. De laatste heeft opzij en aan de onderkant - dus buiten de petaal-zône - kleine spatelvormige stekels (fig. 21). De grotere stekels zitten alleen bovenop, binnen de petaal-zône. Bij *Brissopsis* is dit eerder andersom.
Verdere tekens van de levenswijze, die op het skelet afleesbaar zijn, zien we nog in de figuren 29 en 30. In figuur 29 is alleen een veld met tuberkels van een *Spatangus*-soort getekend. De grotere zijn excentrisch geplaatst, en wel zodanig dat de twee rijen stekels tegen elkaar in gaan. Immers, hoe groter de afstand a - b, hoe langer, dus krachtiger de spieren. Waarschijnlijk was daar de broedplaats voor de eieren.
Bij *Coelopleurus*, een regelmatige soort (fig. 30), missen de tuberkels op de interambulacraalvelden aan de bovenzijde. Hierdoor was er een betere gelegenheid om de afbraakproducten die uit de anaal-opening komen, kwijt te raken. Dat is voor alle zeeëgels een belangrijk probleem, want de eigen afbraakresten zijn giftig voor het dier.

LITERATUUR

BARNES. R.D. 1974: "Invertebrate zoology", Saunders, Philadelphia
BARRINGTON. E.J.W., 1967: "Invertebrate structure and function", Thomas Nelson, London.
BESSEM W. en IDEMA. J., 1978: Zee-egels of zeeappels I en II, Grondboor en Hamer 32, 55-83.
BREHM. U.G., 1918 "Brehms Tierleben: die niederen Tiere", Bibliographisches Institut, Leipzig.
BUCHSBAUM. R., 1977: "De ongewervelde dieren". Aula pocket 422 en 423. Het Spectrum, Utrecht.
DACQUÉ. E., 1921: "Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere", Gebr. Borntraeger, Berlin.
FRICKE. H.W., 1975: "Korallenmeer", Rowolt Taschenbuch Verlag, Reinbeck/Hamburg.
MOORE. R.C., 1966: "Treatise on invertebrate paleontology: Part U., Echinodermata 3,", Geol. Society of America, New York.
NICHOLS. D., 1967: "Echinoderms", Hutchinson, London.
THORSON. G., 1971: "Life in the sea", Weidenfels & Nicolson, London.