

ECHINODERMATA (Stekelhuidigen) -

HUN LICHAAMSBOW, LEEFWIJZE EN ROL ALS FOSSIEL IN TERTIAIRE AFZETTINGEN.

John W.M. Jagt.

Inleiding

De stam Echinodermata omvat één van de best gekarakteriseerde hoofdgroepen uit het dierenrijk. Onder deze noemer zijn uitsluitend mariene (= aan zee gebonden, dus niet in brak of zoet water levend), bentonische (= op of in de zeebodem levend), zelden planktonische, meercelligen samengevat, die alle aan een bepaald grondplan beantwoorden. Tot de opvallende kenmerken van deze groep behoren:

- een radiale symmetrie (vijfstralig in het algemeen), die tijdens de ontwikkeling de larvale asymmetrie vervangt;
- een watervaatstelsel bestaand uit allerlei kanaaltjes, die in het uitwendige skelet uitmonden in poriën en die zowel voor ademhaling als voor voortbeweging dienen;
- een endoskelet bestaand uit aan elkaar liggende kalkplaatjes, die direkt onder de opperhuid liggen, en dat in het embryonale stadium wordt aangelegd met kristallijn calcië dat wordt afgezet in een organisch netwerk met een dito mikrostructuur en kenmerkende kristallografische eigenschappen.

Echinodermen zijn niet kolonie-vormend, leven vrij of verankerd in de zeebodem, en behoren tot de hoogst ontwikkelde ongewervelden, ondanks het feit dat ze géén gedifferentieerde kop en hersenen bezitten. In sommige groepen is het endoskelet sterk gereduceerd en liggen slechts geïsoleerde kalkelementjes in het lichaamsweefsel (bijvoorbeeld bij zeekomkommers). Recent worden meer dan 5000 soorten onderscheiden, die gegroepeerd zijn in vijf klassen: Crinoidea (zeelilies en haarsterren), Holothuroidea (zeekomkommers), Echinoidea (zeeëgels), Asteroidea (zeesterren) en Ophiuroidea (slangsterren). Fossiel zijn nog veel meer soorten beschreven; het overgrote deel daarvan behoort tot uitgestorven klassen.

Hieronder zullen vier van bovengenoemde klassen kort beschreven worden voor wat skeletmorfologie, leefwijze en rol als fossiel in sedimenten van Tertiaire ouderdom betreft. Morfologische kenmerken worden aan de hand van afbeeldingen in platen toegelicht, en een bibliografie, waarin belangrijke publikaties zijn opgesomd voor diegenen die verder in deze groep willen duiken, besluit deze hand-out, die natuurlijk niet meer dan een zeer beknopte inleiding tot deze interessante diergroep kan zijn.

Voor uitstekende algemene inleidingen tot de Echinodermata, met uitgebreide aandacht voor larvale ontwikkeling, aanleg van het endoskelet en morfologie en functie van de weke delen wordt de geïnteresseerde lezer verwezen naar enkele handboeken, met name die van Boolootian (1966), Broadhead & Waters (1980), Cuénot (1948), Hyman (1955) en Nichols (1969).

In het onderstaande zullen alléén die kenmerken kort besproken worden, die belangrijk zijn voor het herkennen van de vier groepen in fossiele toestand.

Crinoidea (zeelelies en haarsterren) (zie plaat 1)

In deze klasse kunnen twee hoofdgroepen onderscheiden worden: de eigenlijke zeelelies, die middels een steel en verankeringsorgaan aan de zeebodem gebonden zijn, en de haarsterren, die in volwassen toestand steelloos zijn, en in staat zijn actief te zwemmen, maar meestal ook aan de zeebodem gebonden zijn. Alle tertiaire en recente crinoiden worden samengevat in de onderklasse Articulata, die zeven ordes omvat. Uit drie van deze ordes zullen hier vertegenwoordigers besproken worden (zie plaat 1): namelijk de Bourgueticrinida, Isocrinida en Comatulida.

-Bourgueticrinida (plaat 1, figs 5, 6). Vertegenwoordigers van deze orde zijn doorgaans klein en eenvoudig in structuur. Als fossiel in tertiaire sedimenten zijn vooral soorten uit de geslachten Bourgueticrinus, Democrinus en Conocrinus bekend. De eigenlijke kelk van het dier wordt gevormd door twee opelkaar liggende ringen van 5 plaatjes elk; de onderste ring bestaat uit basalia (basalen, figs 5, 6), de bovenste uit radialia (radialen). Bij Bourgueticrinus volgt direkt onder de kelk het zgn. proximale, dat gezien kan worden als een vergroot bovenste steeldeel, en met de kelk een morfologische eenheid vormt. Bij andere geslachten ontbreekt dit proximale. Voor soortonderscheiding is in deze groep vooral de verhouding tussen de basalen en radialen van belang. Op de radialen volgen de armstukjes die middels spieren met de zgn. musculaire facetten verbonden zijn (fig. 6a). Naast de aanhechtingsvelden voor spieren vertonen deze facetten ook zulke velden voor ligament (bindweefsel) en de kleine kanaaltjes waarin de zenuwstrengen en bloedvaten opgesloten liggen. De centrale holte van de kelk is relatief klein; met andere woorden, er is dus vrij weinig ruimte voor de weke delen van het dier. De uit de lichaamsholte voortkomende extensies van de vitale delen van het dier zijn uiteraard niet alleen in de armen te vinden; ook in de steel, die als verankeringsorgaan dient, vinden we deze uitlopers. Bourgueticrinida worden in het algemeen gekenmerkt door het bezit van een permanente steel, die onderaan uitloopt in een wortelachtige systeem van uitbottende steel-

deeltjes. Tussen de afzonderlijke steelelementen ligt bindweefsel, dat de segmenten aan elkaar houdt, maar ook een beweging van de steel in twee richtingen mogelijk maakt, zodat optimaal geprofiteerd kan worden bij de voedselvergaring. De steel kent géén verankeringsorgaan, buiten de al genoemde wortel om. Sommige Bourgueticrinida hebben slechts vijf armen; de meeste hebben tien armen, die ook nog eens splitsen op een andere plaats, zodat uiteindelijk een waaijer ontstaat van twintig of meer armen. Aan de binnenkant van de armstukjes is een uitsparing die plaats biedt aan de vitale delen. Middels spieren zijn aan de armstukjes (brachialia)(fig. 5) kleiner armpjes bevestigd, de zgn. pinnulen, die het vangoppervlak van het dier vergroten. De onderste pinnulen, die aan de armstukjes van de eerste en tweede orde zijn bevestigd, direkt boven de kelk vormen daarnaast een prima bescherming van het dier dat zich deels in de kelkholte en deels daarboven bevindt.

De afzonderlijke steelelementjes (columnalia) zijn goed herkenbaar, doordat op het vlak waarmee ze tegen de andere elementjes liggen, een richel ligt, die het vlak in twee gelijke delen splitst. In het centrum van deze richel ligt het centrale kanaal, dat meestal rond of acht-vormig is. De richels aan de boven- en onderzijde van elk afzonderlijk steelelement zijn 90° ten opzichte van elkaar verschoven.

Van deze orde komen fossiel voornamelijk geïsoleerde steelelementjes voor: de steel valt na de dood van het dier vrij snel uit elkaar, net als de kroon van armen. De kelk daarentegen blijft vaak aan elkaar en wordt dus als ring van basalen en radialen ook fossiel gevonden. Als we ons voorstellen, dat één enkele zeelelie duizenden arm-, pinnule- en steelstukjes kan opleveren, dat kunnen we ons ook indenken hoe moeilijk het is om een indruk te krijgen van de populatie-dichtheid, dwz. hoeveel individuen waren er aanwezig op één bepaalde plaats. Alleen het aantal kelken kan dan een indicatie geven. Fossiele crinoiden uit de orde Bourgueticrinida waarbij nog meerdere delen van steel en armen in oorspronkelijk verband liggen zijn uiterst zeldzaam (zie bv. Rasmussen, 1972).

-Comatulida (plaat 1, figs 1-3). Deze orde, waartoe praktisch alle recente zeelelies gerekend worden, vertegenwoordigt een aanpassing van Isocrinida (zie onder) aan bepaalde biotopen. Comatuliden zijn namelijk in hun larvale stadium net als isocriniden middels een steel aan de zeebodem verankerd. Later wordt deze steel afgestoten en vormt zich direkt onder de kelk een kalkprop, het zgn. centrodorsale (fig. 1-3), waarna de dieren vrijzwemmend worden. Desondanks leven ze toch bijna uitsluitend op de zeebodem, zich met de cirren (vangarmen) die aan het centrodorsale vastgehecht zijn, verankerend aan allerlei voorwerpen. De eigenlijke kelk bestaat ook hier uit twee ringen van platen, waarbij opgemerkt kan worden dat de basale ring vaak sterk gereduceerd is en alleen als rosette (fig. 2) zichtbaar is als

de kelk van het centrodorsale wordt verwijderd. De radialen zijn daarentegen goed ontwikkeld en vertonen grote facetten voor spieren, - en bindweefsel-aanhechting. Op het vlak dat normaal door de kelk bedekt wordt, kan op het centrodorsale de centrale holte onderscheiden worden, die de extensies van de vitale delen van het dier herbergt, en van hieruit ook weer uitlopers heeft in de cirren, die soms enkele malen in lengte de doorsnee van het dier (kelk + kroon) overtreffen. Zoals hierboven al aangegeven, dienen de cirren primair als verankeringsorgaan, maar ze kunnen ook uitstekend dienst doen als 'looporganen' voor de voortbeweging.

Het centrodorsale kan alle mogelijke vormen aannemen, maar is meestal afgeplat-schijfvormig, kan echter ook spits-konisch zijn.

De armen zijn bij de comatuliden goed ontwikkeld en in grote lijnen vergelijkbaar met die van isocriniden en bourgueticriniden. Sommige soorten hebben enkelvoudige, dwz. niet-zich-splitsende, armen (zie fig. 1).

Van deze orde komen fossiel vooral geïsoleerde armstukjes, centrodorsalia, radialen en cirren voor. Vaak wordt de kelk nog op zijn oorspronkelijke plaats direct op het centrodorsale aangetroffen. Samenhangende resten van kelk plus armen, of centrodorsale plus cirren zijn echter zeer zeldzaam, en als in hetzelfde gebied ook isocriniden voorkwamen, dan wordt het uitermate moeilijk om geïsoleerde armstukjes van deze twee groepen van elkaar te onderscheiden. Niet zelden komen comatuliden resten bij elkaar gespoeld voor.

-Isocrinida (plaat 1, fig. 4). Van deze laatste hier te behandelen orde komen recent relatief weinig vertegenwoordigers voor, in vergelijking met comatuliden. Isocriniden hebben een permanente steel, maar kunnen in sommige gevallen ook losraken van de zeebodem, korte tijd drijven en dan weer verankerd raken middels de lange cirren. De kelk bestaat uit twee ringen, basalen en radialen, waarbij de basalen meestal aanzienlijk kleiner zijn dan de radialen (fig. 4). Soms zijn ook infrabasalen aanwezig, die tussen de basalen en het allerbovenste steelelement liggen. Cirren zijn aan de steel in regelmatig afstanden aangehecht: steelelementen die de aanhechtingsplaatsen dragen heten nodalia, die zonder deze facetten heten internodalia. Vaak is een concentratie van cirren te zien in het hoogste deel van de steel, direct onder de kelk: hier vindt ook de formatie van nieuwe steelleden plaats. De steel van isocriniden varieert sterk in vorm: van rond tot uitgesproken vijfhoekig. Opvallend is steeds het patroon van opstaande lijstjes en verzonken liggende richeltjes, die in bloemblad-vormige patronen geordend zijn. Deze richeltjes en lijstjes zijn middels bindweefsel aan elkaar verbonden, vergelijkbaar met tandraadjes. Het gevolg hiervan is dat er maar weinig beweging in de steel zit. Dit type van verbinding van de columnalia (steelsegmenten) heet sympleksiaal; het type

dat we bij bourgueticriniden zagen (zie boven) heet synartriaal. Op de kelk volgen uiteraard ook hier de armen, die op het tweede brachiale (IBr₂) (fig. 4a) in twee kleinere armen opsplijst. Daarna volgt weer een armdeling, en later weer een, zodat een waar netwerk van armen resulteert. Pinnulen zijn ook hier aanwezig, dit alles om een zo efficiënt mogelijke waaier voor het opvangen van voedseldeeltjes in het water te krijgen. Fossiel komen van deze orde iets vaker dan de vertegenwoordigers van de andere twee hierboven besproken ordes, samenhangende resten van kelk met armen of steel voor (zie Rasmussen, 1972). Ook delen van de steel, vaak met aanzienlijke lengtes, worden wel vaker aangetroffen. Dit hangt waarschijnlijk samen met de sterke binding die bestaat tussen de afzonderlijke steelsegmenten. Armstukjes zijn niet of nauwelijks van die van comatuliden te onderscheiden, met mogelijke uitzondering van de primibrachialia (IBr₁ en IBr₂) (fig. 4a). Ook hier weer kunnen alleen kelken of kelkresten enige indicatie geven van populatie-dichtheid.

Uit afzettingen van tertiaire ouderdom in het Noordzeebekken zijn slechts weinig crinoiden beschreven in de literatuur. Nuttig voor soorten uit het Paleogeen van Engeland is vooral Rasmussen (1972). Het feit dat we in dit soort sedimenten vaak te maken hebben met uitsluitend geïsoleerde skeletelementen van deze dieren maakt de studie ervan uitermate moeilijk. Armstukjes zijn nog wel eens aan te treffen; samenhangende resten daarentegen zijn zeer zeldzaam te noemen.

Asteroidea (zeesterren) en Ophiuroidea (slangsterren) (zie plaat 2)

Ophiuren onderscheiden zich van asteroïden doordat ze géén massief lichaam met gezette armen hebben, géén tentakelvoetjes voor de voortbeweging bezitten, géén voor aan de onderzijde van de armen voor de voedselvergaring hebben en in hun armen slechts één massieve kalkplaat, de armwervel, te vinden is. De armen zijn zeer duidelijk afgescheiden van de lichaamsschijf, terwijl bij het merendeel van de asteroïden de armen langzaam overlopen in de schijf (zie fig. 4). De lichaamsschijf is bij de meeste ophiuren bedekt met een groot aantal kleine kalkplaatjes en -schubjes. Opvallend zijn de parige radiaalplaten boven elke arm. De rest van de bovenzijde van de schijf is bedekt met kransen van kleinere plaatjes, die bij sommige soorten bezet zijn met lange stekels. De armen komen zijdelings uit de lichaamsschijf; dit geldt echter niet voor alle soorten. Meestal zijn ze vijf in getal, splitsen niet en lopen heel geleidelijk spits toe, waarbij de armlengte vaak een veelvoud is van de schijfdiameter. Er zijn ook ophiuren,

bij welke de armen één of meer malen zich opsplitsen. De armen zijn bijna altijd bezet door kalkplaatjes, waarbij we laterale, ventrale en dorsale plaatjes kunnen onderscheiden. De lateraal platen dragen vaak de armstekels en zijn links en rechts van de arm te vinden. Samen met de ventrale platen aan de onderzijde van de armen omsluiten ze de openingen voor de tentakelvoetjes, die niet functioneel zijn zoals bij asteroiden. De tentakelporiën zijn op hun beurt ook wel eens bedekt met kleine kalkschubjes. De dorsale armplaten zijn bij sommige vormen sterk gereduceerd, bij weer andere zijn ze zeer goed ontwikkeld. Aan de onderzijde van de schijf is de mondopening te herkennen. Deze bestaat uit een serie van platen die tussen de armen (interradiaal) liggen en relatief massief zijn. Het orale (fig. 3, o) is goed te herkennen, net als de tanden die in rijen boven elkaar liggen, zodat alleen de bovenste tand in buitenaanzicht te zien is. De rangschikking van al deze elementen is voor elk Ophiurengeslacht weer anders. De klassifikatie berust uitsluitend op recente vertegenwoordigers, waarbij de bouw van de lichaamsschijf, de structuur van de kaakdelen (oral frame), de morfologie van de armstekels en de verbinding tussen de radiaalplaten en de intern liggende genitaalplaten van belang zijn. Voor enkele van deze karakteristieken is het nodig om de schijf gedeeltelijk te ontleden. Het spreekt voor zich dat dit bij fossielen moeilijk, zo niet onmogelijk is. Vaak worden er van fossiele slangsterren alleen geïsoleerde armresten aangetroffen, die dan bijzonder moeilijk in het systeem voor de recente ophiuren zijn in te passen. De beschrijving van fossielen steunt daarom ook vaak op de bouw van de armen, en speciaal op de laterale armplaten, en de eventueel aanwezige stekels. Interne en externe genitaalplaten (fig. 2) zijn net als enkele andere karakteristieke lichaamsdelen ook in geïsoleerde toestand als zodanig herkenbaar, maar te determineren zijn ze meestal niet. In de armen zijn enkele kalkplaatjes versmolten tot een massieve wervel, die middels spieren en een uitgekiend systeem van kommetjes en bolletjes verbonden is met de daaropvolgende en de ervoor liggende wervel. In de meeste gevallen zijn deze wervels niet karakteristiek genoeg om soorten te herkennen. Wel zijn twee duidelijke types (die soms overgangen kunnen vertonen) van wervels te onderscheiden, waarbij één type gerelateerd is aan de orde Euryalina. Vrijwel alle tertiaire en recente ophiuren behoren tot de orde Ophiurida, die meestal in drie onderordes wordt verdeeld op basis van de verbinding tussen de radiaalplaten en de genitaalplaten. Geïsoleerde radiaalplaten zijn op basis hiervan wel in één van deze drie onderordes te plaatsen. Intakte lichaamsschijven met armen of armresten behoren tot de zeldzaamheden als fossiel. In sommige sedimenten zijn meerdere exemplaren aangetroffen (zie Rasmussen, 1972), maar dat zijn uitzonderingen. Fossiele ophiuren worden

praktisch altijd als geïsoleerde plaatjes gevonden; af en toe worden armresten aangetroffen. Lichaamsschijven worden na de dood van het dier door de ontbindingsgassen uit elkaar gedrukt, zodat de platen verspreid raken. De relatief massieve mondpartij wordt ook slechts zeer zelden volledig aangetroffen als fossiel, omdat de spieren tussen de afzonderlijke elementjes snel vergaan na het afsterven van het dier. Daarentegen hebben de armen geen weke delen (met uitzondering van de extensies van de vitale delen, zoals bloedvaten en zenuwstrengen), maar wel een massieve wervel binnenin, waardoor armresten vaker in fossiele toestand worden gevonden.

Zoals hierboven al vermeld, zijn asteroiden gekarakteriseerd door het feit dat hun armen (vijf of meer) geleidelijk overgaan in de lichaamsschijf. Het lichaam wordt aan kanten begrensd door massieve platen, de marginalia (mr, fig. 4), waarbij we een boven- (superomarginalia) en een onderrij (inferomarginalia) onderscheiden (fig. 5). Niet alle families van zee-sterren bezitten zulke massieve marginaal platen, waardoor ze als fossiel vaak maar moeizaam herkend kunnen worden. De marginaal platen zijn namelijk in de meeste gevallen tot op soort te determineren. Tussen deze platen ligt een iets verdiept liggend facet, waarin het ligament ligt. Bij een bepaalde familie (Astropectinidae) zijn deze facetten heel typisch van structuur en geschikt voor het herkennen van geslachten. Het lichaam wordt aan de boven- en onderzijde bedekt door een veelheid van platen en plaatjes, waarbij de ordening aan de onderzijde duidelijker is dan aan de bovenzijde. Vanuit de kaak lopen naar de armspitsen groeven (zie pijl in fig. 5), die omzoomd worden door weer een heel skala van plaatjes, waarbij de staafvormige (zie fig. 5) vergelijkbaar zijn met de wervels in de armen van de slangsterren. Tussen deze plaatjes blijft ruimte voor de uitlopers van de weke delen van het lichaam. Asteroiden hebben tentakelvoetjes voor de voortbeweging; dit in tegenstelling tot de ophiuren, die zich voortbewegen door de armen heftig heen en weer te bewegen. Ophiuren zijn veel beweeglijker dieren dan zee-sterren.

Komplete zee-sterren of grote delen van de lichaamsschijf behoren tot de meest zeldzame fossielen. De relatief grote marginaal platen zijn goed te herkennen in geïsoleerde toestand en ook vaak te determineren tot op soort. De andere skeletelementen zijn wel als zodanig herkenbaar, maar determinatie zal meestal zo goed als onmogelijk blijken. Kaakdelen worden ook wel eens aangetroffen, marginaal stekels zijn zeldzaam. Terminaal platen die op de armpunten te vinden zijn (fig. 4) zijn goed als zodanig herkenbaar, maar vaak niet karakteristiek genoeg voor determinatie.

Rasmussen (1972) beschrijft en beeldt nogal wat asteroiden en ophiuren uit het NW-europese Paleogeen af, maar in het algemeen behoren deze

echinodermen tot de meest verwaarloosde groepen in de paleontologische literatuur.

Echinoidea '(zeeëgels) (zie plaat 3)

Voor wat betreft het vinden van volledige exemplaren en het determineren daarvan, liggen de zaken bij de echiniden heel wat eenvoudiger dan bij de twee eerder genoemde groepen. Dat komt omdat echiniden meestal als komplette corona (schaal) gevonden worden; de skeletelementen die op of in de schaal aanwezig zijn, zijn doorgaans niet nodig om tot een verantwoorde determinatie te komen.

Bij de zeeëgels kunnen we een tweedeling maken, die van doen heeft met de positie van de anus en de symmetrie-as. Bij regulaire echiniden liggen anus en mondopening direkt boven elkaar: de mondopening bevindt zich aan de onderzijde van de corona (fig. 1), terwijl de anus zich er precies boven bevindt op de bovenzijde. In enkele groepen van regulaire zeeëgels is de anaal opening iets uit het centrum van de bovenzijde (het zgn. apikaalsysteem, fig. 1 en 2) verschoven. Regulairen zijn dus radiaal symmetrisch. De corona bestaat uit tien rijen van sterk aan elkaar zittende platen, die naar boven en onder kleiner worden (evenals de op de platen staande tuberkels). De platen die de poriën voeren heten ambulakra (A): de poriën zijn de openingen die plaats bieden aan de tentakelvoetjes, die als een extensie van het watervaatstelsel dat zich inwendig bevindt, te zien zijn. Deze voetjes vervullen verschillende functies. De ordening en de hoeveelheid van deze poriën in de ambulakra is voor de systematiek van belang: elke afzonderlijke A-plaat is een versmelting van kleinere plaatjes en de suturen tussen deze zijn vaak nog te zien in het 'eindprodukt'. De andere 5 velden, die geen poriën voeren, zijn de interambulakra. De afzonderlijke platen zijn, net als die van de ambulakra, bezet met tuberkels. Op deze verhogingen, die doorboord zijn of niet (eveneens van belang voor de systematiek) staan middels spieren de stekels, die door samentrekken en ontspannen van deze spieren bewogen kunnen worden. Vaak staat rondom een grote (primaire) stekel een serie van kleinere, sekundaire stekels, die meestal dienen als bescherming voor de spierbundels van de primaire stekel. Daarnaast vinden we nog allerlei kleinere stekeltjes en grijptangetjes, de pedicellariën, die niet alleen voedselpartikels kunnen vervoeren, maar ook ter verdediging en reiniging van het corona oppervlak dienen. De grootste stekels bevinden zich normaal gesproken rond de grootste omvang van de corona, langs de ambitus. Het peristoom (fig. 1, ps) is relatief groot, omdat het plaats moet bieden aan het kauwapparaat (fig. 4), dat bestaat uit een hele serie van tandhouders, tanden, bruggetjes en tussenliggende verbindende kalkstukjes. De afzonderlijke tandhouders (demipyramiden) liggen paarsgewijs tegen elkaar en omklemmen

zo de eigenlijke tanden, die alleen aan het uiterste einde (het schraap-einde) te zien zijn (fig. 4, T). Bovenop de tandhouders liggen de epi-physen en rotulae die voor de verbindingen zorgen en waaraan de noodzakelijke spieren verbonden zijn. Tussenliggende spieren zijn in de tekening niet aangegeven. De ruimte die openblijft tussen het kauwapparaat en de rand van de corona (die kieuwinkepingen vertoont) is bedekt met een membraan, waarin kleine kalkplaatjes en -schubjes liggen. Het kauwapparaat hangt vast aan een tiental beugelvormige uitstekels aan de binnenkant van de corona (de zgn. apofysen). Het meest kenmerkende van de bovenzijde van de corona is het apikaal systeem, dat bestaat uit een serie platen (10 of meer in getal), die korresponderen met de A en IA van de corona. De okulair of oogplaten zijn de bovenste grens van de A, terwijl de genitaal-platen (die poriën voeren) de uiterste bovengrens van de IA vormen. De structuur van dit systeem is voor de systematiek van wezenlijk belang. Het watervaatstelsel mondt ook uit in dit systeem, en wel in de door minus-kule perforaties doorzeefde madreporeplaat (fig. 2, m). De eigenlijke anus bevindt zich tussen een serie kleine kalkplaatjes die het gat dat door de okulair en genitaalkrans omsloten wordt, bedekken (periprokt, fig. 1, pp). Bij sommige soorten is er een krans van stekels rond het periprokt te vinden (figs. 1 en 2). Na de dood van het dier valt meestal vrij snel het apikaal systeem uit elkaar, net als het peristoom membraan en het kauwapparaat. Bij sommige geslachten is het apikaal systeem echter zeer stevig en bijna in de corona 'ingebouwd', waardoor we het altijd terug vinden als fossiel. Vondsten van corona's met stekels nog op hun plaats, en gekonserveerd kauwapparaat zijn niet echt zeldzaam, maar sterk afhankelijk van de omstandigheden waaronder de dieren leefden.

In tegenstelling tot de regulaire echiniden, zijn de irregulaire soorten bilateraal (=tweezijdig) symmetrisch (zie fig. 3). De anus opening is uit het apikaalschild verdwenen en naar achteren verschoven, waar het anaal-veld onderscheiden wordt. Het bovenaanzicht van een soort uit de Spatangoida toont de zgn. petalen, de bloembladvormige bovenste delen van de ambulakra, die bestaan uit een ordening van poriënparen, die vooral dienst doen als ademhalingsorgaan. Opvallend is dat één van de ambulakra, namelijk het voorste (A III) in een groeve ligt en een andere structuur van poriën vertoont. Dit is een direkte aanpassing aan het leefmilieu: spatangiden zijn voor het merendeel ingegraven levende zeeëgels, die natuurlijk allerlei andere foefjes en snuffjes nodig hebben om te kunnen overleven. Eén van die foefjes is ook het aanleggen van zgn. fasciolen (zie fig. 3, F): één rond de top van de bovenzijde en één'direkt onder de anus opening. Een fasciole is een band van zeer kleine tuberkeltjes, in mooie rijen geordend, waarop kleine aangepaste stekeltjes staan, die vooral dienen om een waterstroom

rond de corona in stand te houden, zodoende het apikaal systeem en zijn genitale poriën de de poriën in de ambulakra te vrijwaren voor verstopping. De tuberkels zijn zeer verschillend in bouw en grootte; dit hangt direkt samen met de primaire funktie van de erop aanwezig zijnde stekels. Sommige dienen voor graafwerkzaamheden, andere voor sedimenttransport naar achteren, etc. Aan de bouw en de structuur van de tuberkel en de tuberkelhof (areole) is af te leiden wat voor funktie de bijbehorende stekel heeft gehad.

Het onderaanzicht (fig. 3) toont de vrij ver naar voren liggende mond-opening, die normaal ook door kalkplaatjes is bedekt, het erachter liggende flesvormige plaatje, het labrum, en de daar weer op volgende driehoekige plaat, die uit twee platen bestaat, in spiegelbeeld. De ambulakra zijn relatief tuberkel-vrij en vertonen vlak bij de mond vergrote poriënparen, de zgn. fylloden. Ook hier is weer de tuberkulering verschillend.

Niet alle irregulaire echiniden leven of leefden ingegraven; sommige soorten zijn te vinden direkt op de zeebodem, die ze vaak doorploegen, op zoek naar voedsel. In tegenstelling tot de regulaire zeeëgels, die middels hun kauwapparaat actief kunnen schrapen en bijten, zijn de meeste irregulaire zeeëgels sedimenteters (deposit feeders) en hebben bijgevolg geen kauwapparaat.

De meeste irregulaire hebben een grote kans om als fossiel overgeleverd te worden vanwege hun leefwijze. Bij regulaire echiniden is het fossilisatie potentieel geringer; dat hangt vooral samen met hun leefwijze (op rotskusten en verharde bodems) en de manier waarop hun corona-platen in verband liggen. Van deze dieren worden dan ook normaliter corona brokstukken, stekels en delen van het kauwapparaat gevonden. In principe kunnen alleen de corona delen tot op soort worden gedetermineerd. Irregulaire echiniden worden veel vaker als complete corona aangetroffen en dan ook nog vaak gezellig bij elkaar. Mond- en anusmembraanplaten en stekels op hun oorspronkelijke positie als fossiel zijn echter zeldzaam tot zeer zeldzaam.

Hun rol als fossiel in Tertiaire afzettingen

In de bovenstaande paragrafen is hier en daar al iets opgemerkt over de behandelde echinodermen in Tertiaire afzettingen. Voor wat het Tertiair in het Noordzeebekken betreft kunnen we kort zijn: er is relatief weinig bekend (op enkele uitzonderingen na, zie bv. Rasmussen, 1972) en dat is ongetwijfeld direkt te wijten aan de geringe belangstelling die paleontologen hebben voor deze dieren. En dat hangt weer samen met de moeilijkheden die optreden wanneer ze nader bestudeerd worden, omdat in praktisch alle gevallen deze echinodermen als geïsoleerde resten gevonden worden (echiniden uitgezonderd), die dan ook nog eens moeilijk zijn in te passen in

de nu geldende systematiek. Hier ligt nog een heel werkterrein braak. Het is zaak om zoveel mogelijk, stratigrafisch nauwkeurig verzameld materiaal van zoveel mogelijk vindplaatsen op een centrale plaats bij elkaar te brengen, te splitsen in categorieën, voorlopig te benoemen en te vergelijken met recente verwanten. Alleen op een dergelijke wijze kan een goed beeld verkregen worden van de echinodermenfauna's (en dan hebben we gemakshalve de zoekomkokers hier weggelaten) tijdens het Tertiair in het Noordzeebekken.

Literatuur

Hieronder volgt een korte lijst van publikaties waaruit afbeeldingen hier in veranderde vorm zijn overgenomen en welke de geïnteresseerde lezer verder op weg kunnen helpen. De beschikbare literatuur over fossiele en recente echinodermen is uiteraard een veelvoud van dit.

- Booolootian, R.A., 1966 (redakteur) - Physiology of Echinodermata. xviii + 822 pp. John Wiley & Sons (London)/Interscience (New York).
- Broadhead, T.W. & J.A. Waters, 1980 - Echinoderms. Paleontological Society, Special Publications, Short Course Notes. 235 pp. Knoxville.
- Clark, W.B. & M.W. Twitchell, 1915 - The Mesozoic and Cenozoic Echinodermata of the United States. - Monogr. U.S. geol. Surv., 54, 341 pp., 108 pls.
- Cuénot, L., 1948 - Anatomie, éthologie et systématique des Echinodermes. In: P.-P. Grasse (red.) - Traité de Zoologie, 11, 3-275, 312 figs.
- Fell, H.B. & D.L. Pawson, 1966 - Echinacea. Systematic descriptions. In: R.C. Moore (red.) - Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3 (2), U 375-U 437, figs. 273-325. Geological Society of America (Boulder)/University of Kansas Press (Lawrence).
- Fischer, A.G., 1966 - Spatangoids. In: R.C. Moore (red.) - Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3 (2), U 543-U 628, figs. 427-514.
- Gale, A.S., 1985 - Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) from the Late Cretaceous of north-west Europe. 1. Introduction. The genera Metopaster and Recurvaster. - Mesozoic Res., 1 (1), 1-69, 9 pls.
- Hess, H., 1964 - Die Ophiuren der englischen Jura. - Eclogae geol. Helv., 57 (2), 755-802, 10 pls., 50 figs.
- Hess, H., 1975 - Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. - Veröff. Naturhist. Mus. Basel, 8, 130 pp., 48 pls.
- Hyman, L.H., 1955 - The Invertebrates: Echinodermata. vii + 763 pp., 280 figs. McGraw-Hill (New York).

- Melville, R.V. & J.W. Durham, 1966 - Skeletal morphology. In: R.C. Moore (red.) - Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3 (1), U 220-U 251, figs. 163-196.
- Nichols, D., 1969 - Echinoderms (4th ed.), 192 pp., Hutchinsons University Library.
- Rasmussen, H. Wienberg, 1972 - Lower Tertiary Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from northern Europe and Greenland. - Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk., 19 (7), 1-83, 5 figs., 14 pls.
- Rasmussen, H. Wienberg, 1978 - Articulata. In: R.C. Moore & C. Teichert (reds.) - Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T, Echinodermata 3, Crinoidea 3, T 813-T 927, figs. 549-619.
- Ubaghs, G., 1967 - General characters of Echinodermata. In: R.C. Moore (red.) - Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S, Echinodermata 1. General characters: Homalozoa-Crinozoa (except Crinoidea), S 3-S 60, figs. 1-21.

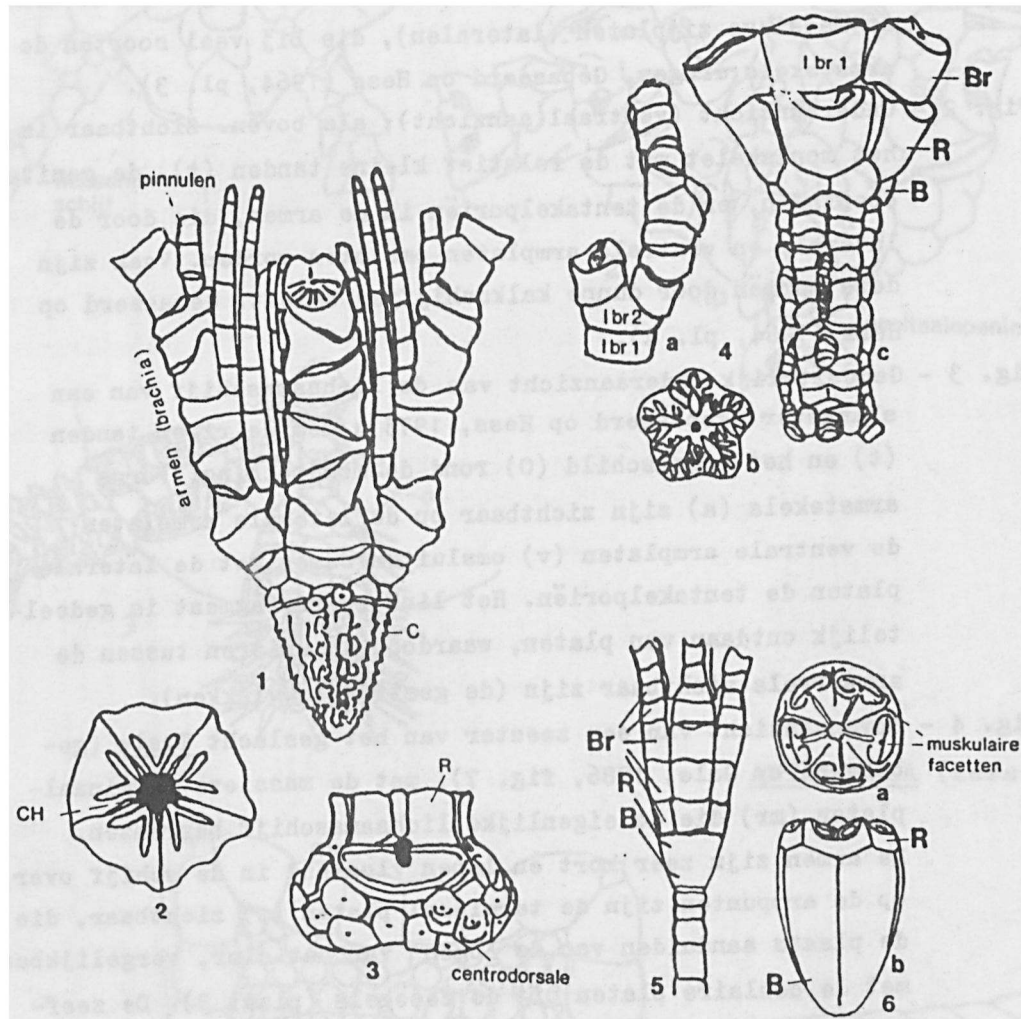
Voor echiniden wordt aangeraden:

- Smith, A.B., 1984 - Echinoid Palaeobiology, x + 190 pp. George Allen & Unwin (London).

Plaat 1 - Crinoidea (zeelilies en haarsterren)

- Fig. 1 - Voorbeeld van een comatulide crinoïde (orde Comatulida, familie Atelecrinidae) met konisch centrodorsale (met aanhechtingsplaatsen voor cirren, C), en enkelvoudige armen met pin-nulen. (gebaseerd op Rasmussen in Moore & Teichert, 1978, p. T 871, fig. 583/2).
- Fig. 2 - Bovenaanzicht van een centrodorsale (radialen verwijderd) van een comatulide crinoïde (orde Comatulida, familie Himero-metridae). Zichtbaar zijn de centrodorsale holte (CH) en de v-vormige inkepingen voor de basalen (zgn. rosette) (gebaseerd op Rasmussen in Moore & Teichert, 1978, p. T 889, fig. 593/1e).
- Fig. 3 - Zij aanzicht van een kelk (centrodorsale + radiale ring) van een comatulide crinoïde (orde Comatulida, familie Himero-metridae) met aanhechtingsplaatsen voor cirren en relatief grote radialen en musculaire facetten (R) (gebaseerd op Rasmussen in Moore & Teichert, 1978, p. T 889, fig. 593/1f).
- Fig. 4 - Deel van kelk met steelfragment, armfragment en bovenaanzicht van een enkel steelsegment van een isocrinide crinoïde (orde Isocrinida, familie Isocrinidae). a - armsplitsing op het tweede brachiale, net boven de kelk; b - bloembladvormig patroon van kleine uitstekels en verdiepingen waarbinnen het bindweefsel (ligament) ligt dat de steelsegmenten aan elkaar houdt; c - bovenste deel van steel met cirren, en de kelk met basalen (B), radialen (R) en de eerste brachialen (Br). Gebaseerd op Rasmussen in Moore & Teichert, 1978, p. T 855, fig. 573/2b, 2d, 2 e).
- Fig. 5 en 6 - Vertegenwoordigers van de orde Bourgueticrinida (familie Bathyorinidae). 5 - bovenste deel van steel en kelk met eerste armstukjes, B, R en Br zijn respectievelijk basalen, radialen en eerste brachialen. De armen zijn enkelvoudig. 6 - kelk van Conocrinus, zij aanzicht met basalen (B) en radialen (R) en bovenaanzicht (a) met centrale kelkholte en facetten waarop middels spierverbindingen (zgn. musculaire artikulationen) de eerste armstukjes zich bevinden. Gebaseerd op Rasmussen in Moore & Teichert, 1978, p. T 845, fig. 5, 3c, 3d).

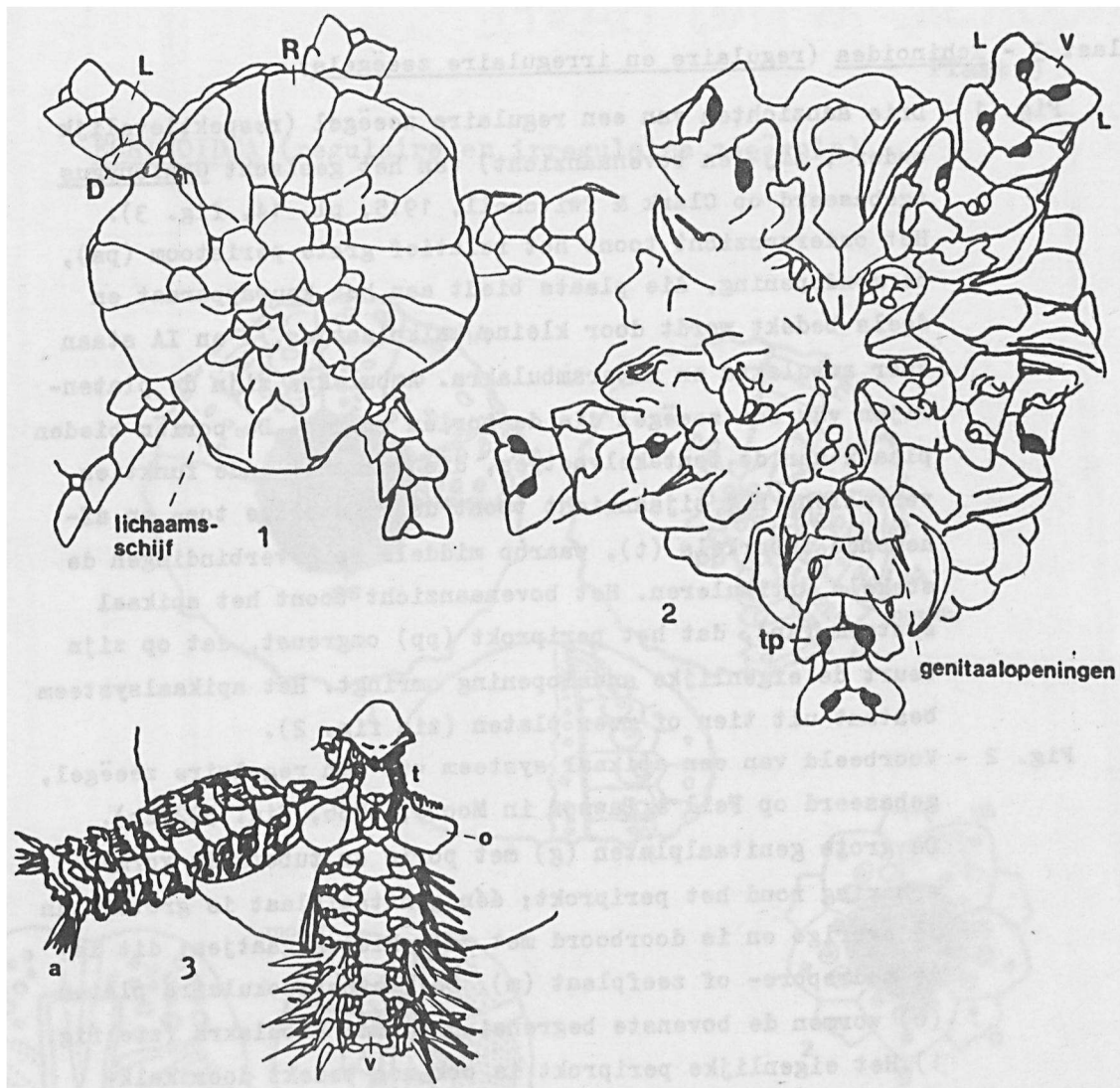
CRINOIDEA (zeelelies)



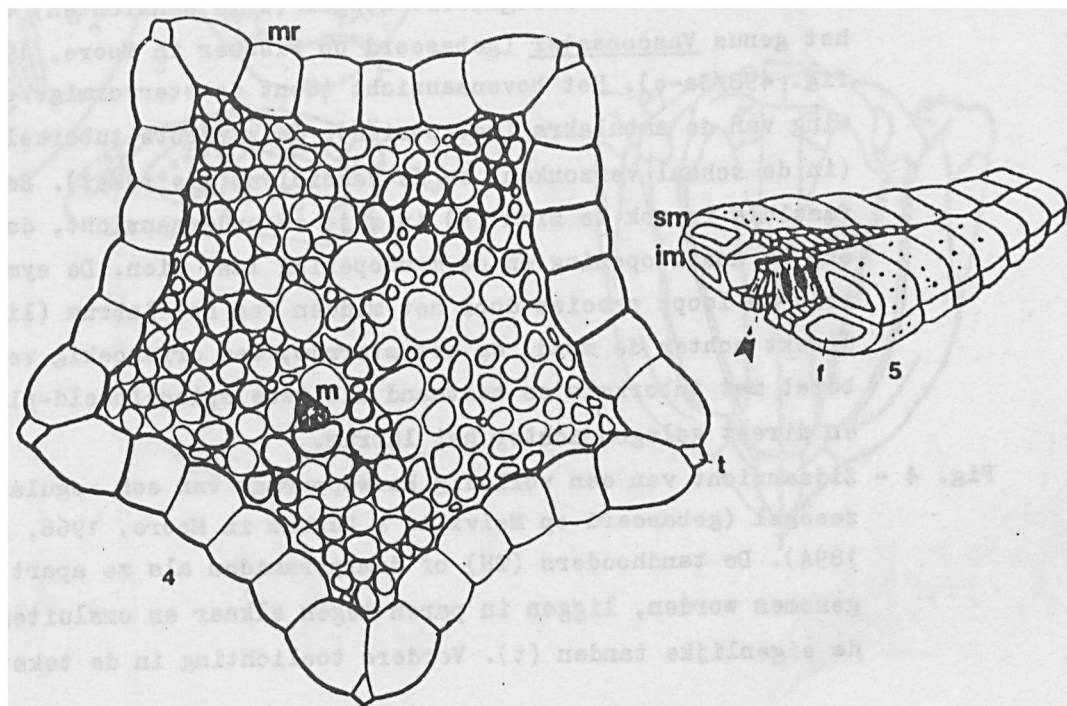
Plaat 2 - Ophiuroidea (slangsterren) en Asteroidea (zeesterren)

- Fig. 1 - Bovenaanzicht (dorsaal aanzicht) van een slangster uit het geslacht Ophiomusium (familie Ophiuridae) met massieve platen in de lichaamsschijf, met boven elke arm twee radiaal platen (R) en kleine ruitvormige dorsaalplaatjes in de armen en massieve zijplaten (lateralen), die bij veel soorten de armstekels dragen. Gebaseerd op Hess (1964, pl. 3).
- Fig. 2 - Onderaanzicht (ventraal aanzicht); als boven. Zichtbaar is het mondskelet met de relatief kleine tanden (t), de genitaal-openingen, en de tentakelporiën in de armen, die door de laterale en ventrale armplaten omsloten worden. Vaak zijn deze poriën door dunne kalkschijfjes bedekt. Gebaseerd op Hess (1964, pl. 4).
- Fig. 3 - Gedeeltelijk onderaanzicht van de lichaamsschijf van een slangster (gebaseerd op Hess, 1975), met de rijen tanden (t) en het oraalschild (O) rond de mondopening. Forse armstekels (a) zijn zichtbaar op de laterale armplaten; de ventrale armplaten (v) omsluiten samen met de laterale platen de tentakelporiën. Het linker armfragment is gedeeltelijk ontdaan van platen, waardoor de spieren tussen de armwervels zichtbaar zijn (de gestreepte vlakken).
- Fig. 4 - Bovenaanzicht van een zeester van het geslacht Tosia (gebaseerd op Gale, 1986, fig. 7), met de massieve marginaalplaten (mr) die de eigenlijke lichaamsschijf begrenzen. De armen zijn zeer kort en lopen vloeiend in de schijf over; op de armpunten zijn de terminaal platen (t) zichtbaar, die de plaats aanduiden van de 'ogen' van het dier, vergelijkbaar met de oculaire platen bij de zeeëgels (plaat 3). De zeefplaat (madreporenplaat, m) ligt iets buiten het centrum van de schijf.
- Fig. 5 - Deelaanzicht van een zeester arm (gebaseerd op Gale, 1986, fig. 1d), met twee rijen van massieve marginaalplaten: de bovenste (of superomarginalia, sm) en de onderste (of inferomarginalia, im), die in de armen diverse andere skeletstukjes omsluiten (zie pijl). f - musculair facet tussen de afzonderlijke marginaalplaten.

OPHIUROIDEA (slangsterren)



ASTEROIDEA (zeesterren)



Plaat 3 - Echinoidea (regulaire en irregulaire zeeëgels)

Fig. 1 - Drie aanzichten van een regulaire zeeëgel (respektievelijk onder-, zij- en bovenaanzicht) van het geslacht Goniopygus (gebaseerd op Clark & Twitchell, 1915, pl. 14, fig. 3). Het onderaanzicht toont het relatief grote peristoom (ps), de mondopening, die plaats biedt aan het kauwapparaat en deels bedekt wordt door kleine kalkplaatjes. A en IA staan voor ambulakra en interambulakra. Ambulakra zijn de platenrijen van een zeeëgel die de poriën voeren. De poriën bieden plaats aan de tentakelvoetjes, die verschillende functies vervullen. Het zijaanzicht toont de in sterkte toe- en afnemende tuberkels (t), waarop middels spilverbindingen de stekels artikuleren. Het bovenaanzicht toont het apikaal systeem (Ap), dat het periprokt (pp) omgrenst, dat op zijn beurt de eigenlijke anaalopening omringt. Het apikaalsysteem bestaat uit tien of meer platen (zie fig. 2).

Fig. 2 - Voorbeeld van een apikaal systeem van een regulaire zeeëgel, gebaseerd op Fell & Pawson in Moore, 1966, fig. 322/2b). De grote genitaalplaten (g) met porie en tuberkels vormen een ring rond het periprokt; één genitaalplaat is groter dan de overige en is doorboord met vele kleine gaatjes; dit is de madrepor- of zeefplaat (m). De kleinere okulaire platen (o) vormen de bovenste begrenzing van de ambulakra (zie fig. 1). Het eigenlijke periprokt is ook nog bedekt door kalkplaatjes, die in deze afbeelding weggelaten zijn.

Fig. 3 - Voorbeeld van een irregulaire zeeëgel (drie aanzichten) van het genus Vasconaster (gebaseerd op Fischer in Moore, 1966, fig. 498/3a-c). Het bovenaanzicht toont de stervormige ordening van de ambulakra (met poriën), de vergrote tuberkels (in de schaal verzonken) en de fasciolen (zie tekst). Een fasciole is ook te zien (F) in zij- en onderaanzicht, dat ook de anaal opening en de mondopening laat zien. De symmetrie-as loopt precies door het midden van het labrum (lip direkt achter de mond) en het sternum, een driehoekig veld bezet met tuberkels en bestaand uit twee spiegelbeeld-platen, en direkt gelegen achter het labrum.

Fig. 4 - Zij-aanzicht van een volledig kauwapparaat van een regulaire zeeëgel (gebaseerd op Melville & Durham in Moore, 1966, fig. 189A). De tandhouders (TH) of demipyramiden als ze apart genomen worden, liggen in paren tegen elkaar en omsluiten de eigenlijke tanden (t). Verdere toelichting in de tekst.

Plaat 3

ECHINOIDEA (regulaire en irregulaire zeeëgels)

