

Paleozoïsche zee-egels

door Garnt Zuidema

Op zoek naar de oorsprong

Het moet u toch ook opgevallen zijn dat u bij uw zoektochten naar fossiele overblijfselen van zee-egels wel Mesozoïsche tot Kenozoïsche zee-egels vindt, maar zelden of nooit Paleozoïsche. En dat terwijl het juist zo interessant is meer te weten over die oeroude vormen! Waarom doet dit verschijnsel zich voor?

Er moeten toch ook van deze vroege zee-egels fossiele overblijfselen te vinden zijn. Een evenzo intrigerende vraag is waar de zee-egels, de jongste tak van de Echinodermen (= Stekelhuidigen), van afstammen. We zullen ons er in dit artikel eens over buigen en proberen iets van het mysterie te ontsluiten.

Het zoeken naar de oervorm van de zee-egels en hun evolutie tot de recente soorten is als het lezen van een spannende detective-roman, vol valkuilen, onverwachte wendingen, onopgeloste problemen en een niet verwachte dader! We wensen u veel plezier bij deze zoektocht.

Waarom is het vinden van de oudste overblijfselen van de zee-egels zo moeilijk?

1. Ieder fossiel is een zeldzaamheid. Normaal is dat na de dood een organisme snel en totaal verdwijnt (de processen die in de Noordzee plaatsvinden zijn een goed voorbeeld).
2. De geweldige ouderdom van honderden miljoenen jaren helpt mee het (eventuele) fossiel te doen verdwijnen door o.a. vulkanisme, erosie, verstrooiing en verspoeling, gebergtevorming, plooiing van gesteenten.
3. In het Paleozoïcum leefden slechts ongeveer 120 verschillende soorten, wat zeer weinig is in vergelijking met de 3250 Kenozoïsche soorten. Van deze 120 Paleozoïsche soorten zijn maar weinig individuen gevonden door de bij punt 2 genoemde oorzaken.
4. Bij vele Paleozoïsche soorten bestond het doosvormige skelet nog niet uit harde, stevig aaneen gehechte kalkplaatjes, maar uit een niet-stijf omhulsel of op dakpansgewijze gerangschikte kalkplaatjes, die na de dood van het organisme zeer snel uiteen vielen.
5. Voor Paleozoïsche zee-egels moeten we zoeken in de oudste sedimentgesteenten. Dicht bij huis zijn deze, met uitzondering van de Eifel en de Ardennen, vrijwel niet te vinden. In een land rijk aan fossiele zee-egels, zoals Frankrijk, kennen we eigenlijk relatief weinig vindplaatsen van Paleozoïsche zee-egels. In de Eifel en het Sauerland worden, zij het sporadisch, Devonische zee-egeloverblijfselen gevonden. Opmerkelijk is dat in de Bundenbacher Schiefer, die beroemd zijn om de prachtige vondsten van Stekelhuidigen (zeesterren, slangsterren), zelden of nooit vondsten van zee-egels zijn gedaan.

Zijn er dan totaal geen mogelijkheden om hun overblijfselen te vinden? Ja zeker, maar we zullen er heel veel moeite voor moeten doen en er meestal ver voor moeten reizen.

Over de classificatie van zee-egels

Vanouds werden de Echinodermata ingedeeld in een tweetal subphyla, de *Pelmatozoa* (van Grieks *pelma* = steel en *zoön* = dier) en de *Eleutherozoa* (van Grieks *eleutheros* = vrij). De *Pelmatozoa* zijn dieren die op een steel vastgehecht op de zeebodem leven. Hiertoe worden de zeelies gerekend. *Eleutherozoa* omvatten de dieren die zich vrij op of in de bodem kunnen voortbewegen of althans niet vast met de zeebodem verbonden zijn (zee-egels, zeekomkommers e.a.).

Later werd nog het subphylum van de Homalozoa toegevoegd: een groep van Vroeg-Paleozoïsche Stekelhuidigen met een sterk asymmetrische bouw, die moeilijk in een van de bestaande subphyla kon worden ondergebracht.

Op grond van het feit dat bij zeesterren een jeugd stadium wordt aangetroffen dat tijdelijk op de zeebodem zit vastgehecht, wordt wel eens aangenomen dat ook de vrijlevende groepen der Echinodermata zich uit vastzittende voorouders hebben ontwikkeld. De "oer-echinoderm" zou dan een sessiel (= vastzittend) organisme zijn geweest waaruit zowel vagiele (= vrij bewegende) als sessiele nakomelingen zijn voortgekomen.

Tegenwoordig wordt het phylum Echinodermata onderverdeeld in een viertal subphyla, te weten: de Homalozoa; de Crinozoa; de Asterozoa en de Echinozoa.

Tot de Homalozoa wordt zoals gezegd een aantal zeer afwijkende Stekelhuidigen uit het Vroeg-Paleozoïcum gerekend. Het zijn platte, asymmetrisch gebouwde dieren. Tot de Crinozoa behoren de Crinoidea (de eigenlijke zeelies) en de uitgestorven Cystoidea en Blastoidea. De Asterozoa omvatten de zeesterren (Asteroidea), de slangsterren (Ophiuroidea) en een minder belangrijke Paleozoïsche groep. Tot de Echinozoa rekent men behalve de zee-egels (Echinoidea) ook de zeekomkommers (Holothuroidea) en wat betrekkelijk onbelangrijke groepen uit het Vroeg-Paleozoïcum, waaronder zulke afwijkende vormen als de Helicoplacoidea. In Tabel I is de systematiek van de Echinodermata tot op klasseniveau samengevat.

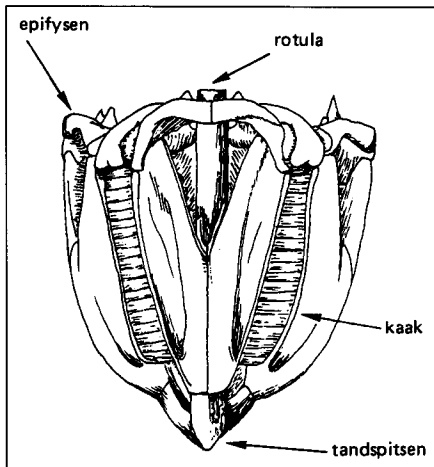
Phylum ECHINODERMATA	
Subphylum	Klasse
Homalozoa	Homostelea Stylophora Homoiostelea
Crinozoa	Eocrinoidea Paracrinoidea Edrioblastoidea Cystoidea Blastoidea Crinoidea
Asterozoa	Stelleroidea
Echinozoa	Helicoplacoidea Holothuroidea Ophicystoidea Cyclocystoidea Edrioasteroidea Echinoidea

Tabel I

De zee-egels vormen de grootste, maar ook de jongste klasse der Stekelhuidigen. Zij verschenen in het Boven-Ordovicium, terwijl sommige Stekelhuidigen al leefden in het Cambrium.

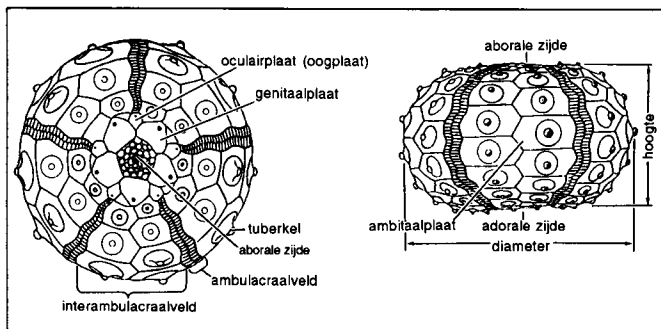
De classificatie van zee-egels is gebaseerd op een variatie van duurzame karakteristieken, waarvan de voornaamste zijn:

1. de structuur van de "lantaarn van Aristoteles" (kauwapparaat), zie afb. 1,
2. het aantal en de vorm van de platen rond het peristoom (mondopening),
3. de rangschikking van ambulacrale en interambulacrale velden.



Afb. 1. De "lantaarn van Aristoteles", het kauwapparaat van een zee-egel (naar Moore (ed.), 1966)

Aangezien we slechts 120 soorten Paleozoïsche zee-egels kennen (en dan nog vaak fragmentarisch), is de vroegste evolutie van deze dieren slecht bekend. Dit komt doordat er veel hiaten zitten in de overgang van de ene soort naar de andere. *Bothriocidaris* (Midden-Ordovicium tot Boven-Siluur) is lang beschouwd als de eerste echte zee-egel. Toch heeft o.a. Smith (een groot specialist op dit gebied) zijn bedenkingen. Hij schrijft hierover (1984) dat deze soort zeker behoort tot de primitieve zee-egels en onbetwistbaar tot één van de eerste zee-egels moet worden gerekend. Hij wordt tot de zee-egels gerekend omdat hij een lantaarn van Aristoteles, beweeglijke stekels, een inwendig watervaatstelsel en een rangschikking van ambulacrale platen bij de mond bezit. Zie afb. 2. *Bothriocidaris* is daardoor duidelijk dichter verwant aan de zee-egels dan aan de slangsterren. Hij heeft verscheidene kenmerken die suggereren dat hij ligt in de lijn Ophiuroidea-Echinoidea, waarbij vergelijkbare lantaarns van Aristoteles zijn gevonden. Smith wijst op het kleine, fragiele en slecht ontwikkelde kauwapparaat, dat in zijn ogen niet functioneel is.



Afb. 2. De bouw van de schaal van een cidaroid zee-egel. Links: aborale zijde (bovenaanzicht); rechts: van opzij. Ambitaaiplaatje: plaatje uit deel van schaal waar de horizontale omtrek het grootst is. (Naar Moore (ed.), 1966). Zie afb. 38 voor de orale zijde (onderaanzicht).

Daarnaast zijn ook bij primitieve Holothuroiden (Zeekomkommers) tandelementen gevonden, wat de mogelijkheid openlaat tot een directe relatie van *Bothriocidaris* met de Holothuroiden. Of men ooit tot een sluitende oplossing komt is onzeker.

De Echinoidea (zee-egels) worden in twee subklassen geplaatst: de **Perischoechnoidea** en de **Euechinoidea**. Alle Paleozoïsche zee-egels behoren tot de Perischoechnoidea. Zie Tabel II.

De geologische historie en evolutie van zee-egels

De evolutie van zee-egels verliep langzaam en met veel ups en downs. Vooral in het Vroeg-Paleozoïcum kwamen er weinig soorten bij, maar in het Devoon en Carboon hadden ze zich ontwikkeld tot 6 families met 120 soorten. De piek van deze ontwikkeling ligt in het Onder-Carboon; in het Boven-Carboon nam de diversiteit van

soorten sterk af. Deze trend zette zich voort tijdens het Perm. Tijdens het massale uitsterven van levensvormen op de Perm-Triasgrens overleefde slechts één genus: *Miocidaris* van de Cidaroida, die de stamvorm is van alle zee-egels nadien. In de Trias waren er nog slechts kleine Cidaroida; in de Juraperiode volgde een grote radiatie, waarbij nieuwe milieus werden "gekoloniseerd". Deze bloeiperiode beleefde zijn absolute hoogtepunt in het Tertiair, met 3250 soorten. Recent is er een afname van het aantal soorten. De 18 orden die vanaf het eind van de Trias ontstonden zijn ondergebracht in de subklasse Euechinoidea, waarin reguliere maar vooral irreguliere groepen voorkomen (Tabel II).

Tabel II

Klasse ECHINOIDEA		
Subklasse	Superorde	Orde
Perischoechnoidea (Ord. - Rec.)	Megalopoda	Bothriocidaroida
	Palaechinacea	Echinocystitoida Palaechinoida Cidaroida
Euechinoidea (B.-Trias - Rec.)	Diadematacea	5 orden
	Echinacea	7 of 8 orden
	Gnathostomata	2 orden
	Atelostomata	3 orden

In de loop der miljoenen jaren van hun evolutie zien we verschillende wijzen van opbouw van het skelet. *Bothriocidaris* had kleine dikke plaatjes. De vroegste "echte" zee-egels behoren tot de familie Lepidocentridae. Deze familie vormt een groep zee-egels die slechts gemeen hebben dat zij de meer modernere karakteristieken van de latere groepen mist. Zij bezaten geen stijve, doosvormige corona, maar een min of meer fragiel omhulsel, opgebouwd uit, meestal dunne, 5-zijdige, dakpansgewijs gerangschikte plaatjes met afgeronde hoeken. Ook waren er soorten die geen omhulsel hadden van kalkplaatjes maar van een zgn. "leder-omhulsel". Ook recent komen deze "leder-zee-egels" voor.

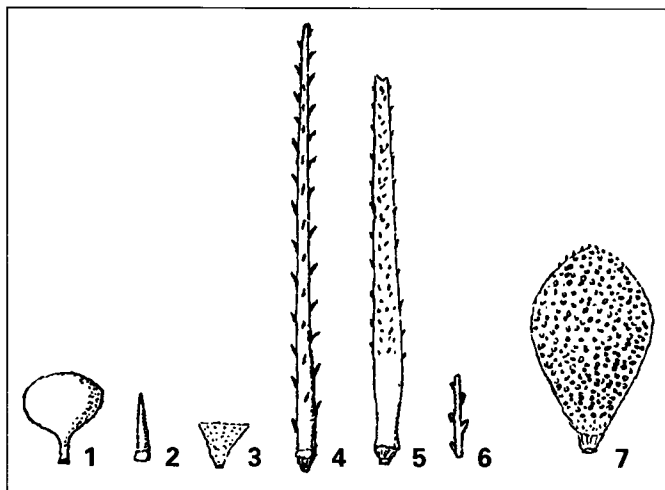
Vele soorten behorend tot de Lepidesthidae bezaten grote aantallen interambulacrale plaatjes, vaak zeer dun en dakpansgewijs gerangschikt. Bij vele (Onder-)Paleozoïsche overblijfselen van o.a. *Archaeocidaris* zien we op het eerste gezicht louter interambulacrale plaatjes, maar bij goed bestuderen blijken de zeer kleine ambulacrale plaatjes toch te vinden. Oorzaken hiervan zijn de minuscule grootte van de doorboorde plaatjes en het feit dat de ambulacrale velden bij deze soorten nog niet doorliepen tot aan de top van de corona. In hun bloeiperiode gedurende het Onder-Carboon bezaten de soorten meestal in verhouding dikke plaatjes die al tegen elkaar lagen. De familie Hyattechnidae wordt gekenmerkt door een piramidevormige rangschikking van interambulacrale plaatjes. Met de bouw van plaatjes bij de lijn *Archaeocidaris-Miocidaris* hadden de zee-egels de definitieve structuur van hun skelet gevonden. Na de "narrow escape" uit het Perm was er vanaf de Jura een nieuwe ontwikkeling van vormen.

Veel van hun evolutionair succes hebben de zee-egels te danken aan de vervolmaking van hun kauwapparaat, de **lantaarn van Aristoteles**. Smith neemt aan dat de eerste zee-egels in rustig, diep water leefden en zich voedden met bodembezinksel (detritus). Van de zeer primitieve "lantaarn", zoals aangetroffen bij *Bothriocidaris*, die niet of nauwelijks gebruikt kon worden om voedsel te bemachtigen, tot het ingenieuze, intern zowel als extern beweeglijke, bijt-, kauw- en rasporgaan met zijn veertigtal skeletelementen en zo'n zestig afzonderlijke spieren, loopt een boeiende evolutie. Deze ontwikkeling gaf de zee-egels de mogelijkheid om zich te speciaal-

seren, op jacht te gaan en hun leefgebied uit te breiden: van op de zeebodem tot erin, van rustige, diepe plaatsen tot de brandingszone, van de tropen tot de ijszee. Ook waren ze daardoor beter toegerust dan hun concurrenten zoals de zeesterren en de zeekomkommers. Gedurende het Carboon waren er al verscheidene groepen, elk met een eigen levenswijze. *Protocardis* en *Hyattechinus* waren gespecialiseerde afvaleters. *Archaeocardis* had lange stekels en was waarschijnlijk een goed uitgeruste omnivoor, levend op de zeebodem, zoals de recente Diadematoïden.

Bij het bestuderen van de embryo's van Stekelhuidigen blijkt, dat zich tijdens de eerste dagen een bijzonder orgaan ontwikkelt, dat verder uitsluitend bij de embryo's van gewervelde dieren voorkomt. Bij verder onderzoek in 1932 toonden Engelse onderzoekers aan dat bepaalde chemicaliën alleen in het bloed van Stekelhuidigen en gewervelde dieren worden aangetroffen. Tenslotte werd in 1942 bij nauwkeuriger bloedonderzoek een nog nauwere verwantschap tussen het bloed van Stekelhuidigen en gewervelden aangetoond. Dit heeft geleid tot de hypothese, dat de gewervelde dieren uit de Stekelhuidigen zijn geëvolueerd (Rhodes, 1962).

Wat de bouw van hun stekels betreft vertonen de zee-egels een uitgebreide variatie. Bij de vroegste soorten vinden we meestal zeer korte, wat lompe stekels, die waarschijnlijk alleen dienden voor de voortbeweging en als bescherming. *Silurocardis* (waarvan alleen de stekels bekend zijn) bezat al knotsvormige stekels, die veel sterker zijn dan lange, dunne stekels. *Archaeocardis* uit het Carboon bezat lange stekels met scherpe weerhaakjes ter verdediging tegen predatoren. In de loop van de zee-egel evolutie zien we een groot scala aan vormen en aanpassingen van de stekels (zie afb. 3).



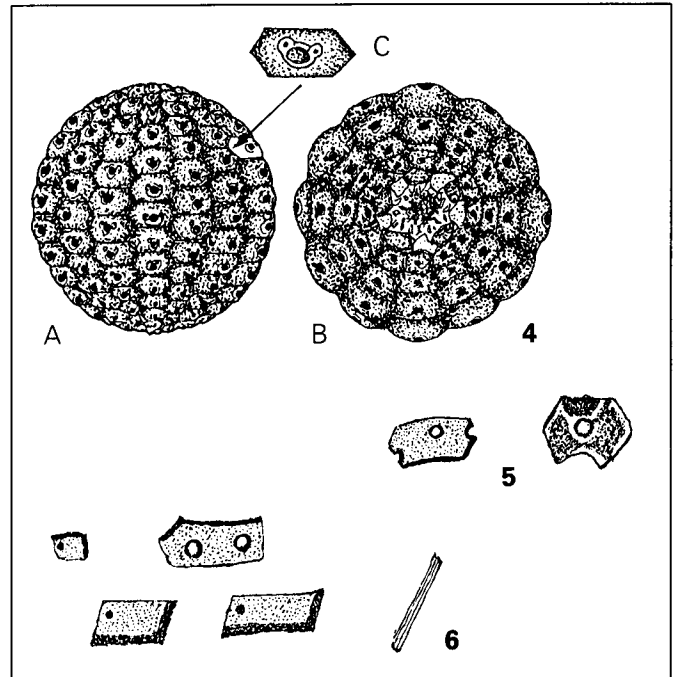
Afb. 3. Diverse zee-egelstekels, op ware grootte.
1. *Silurocardis clavata* (Siluur), 2. *Lepidocentrus mülleri* (Devoon),
3. *Xenocardis clavigera* (Devoon), 4. *Archaeocardis shumardana*
(Carboon), 5. *Archaeocardis rossica* (Carboon), 6. *Maccoya sphaerica*
(Carboon), 7. *Cidaris dorsata* (Trias).

Het verschijnsel dat de meeste organismen in het begin van hun evolutie klein zijn en tijdens hun evolutie groter worden, geldt zeker voor zee-egels. De vroegste vormen, zoals *Bothriocardis*, waren enkele centimeters. Ook toen aan het eind van het Paleozoïcum de zee-egels dreigden uit te sterven en alleen *Miocardis* de klasse der Echinoidea veilig stelde voor de totale ondergang, was deze soort maar enkele centimeters groot.

De recente soort *Meoma* daarentegen is, met zijn diameter van soms 30 cm, één van de grootste vormen.

Overzicht van Paleozoïsche zee-egelvondsten

Subklasse Perischoechinoidea (Ordovicium - Recent)
Superorde Megalopodacea (Ordovicium)
Orde Bothriocardaroida (Ordovicium - Siluur)



Afb. 4. *Bothriocardis globulus* Eichwald, 1860
Ordovicium, Engeland
a. zij aanzicht, b. oraal aanzicht, c. detail van ambulacrale plaat
Ware grootte 1½ cm. Tekening naar foto van reconstructie.

Afb. 5. *Neobothriocardis* sp.
Boven-Siluur (Wenlock/Högklint Beds)
Vindplaats: westkust bij Visby (Gotland)
Ware grootte plaatjes 0,3 cm, dikte 0,1 cm
E714 coll. Zuidema

Afb. 6. *Aptilechinus* sp.
Boven-Siluur
Vindplaats: westkust bij Visby, Gotland
Ware grootte plaatjes 0,3 cm, dikte 0,05 cm
E715 coll. Zuidema

Slechts enkele, zeer kleine soorten, tot 2 cm. Twee velden van hexagonale platen in elke ambulacrale zone en een veld van interambulacrale plaatjes. De plaatjes zijn in verhouding tot de zee-egel dik te noemen. Gevonden in Engeland en Rusland.
Afb. 4 - 6.

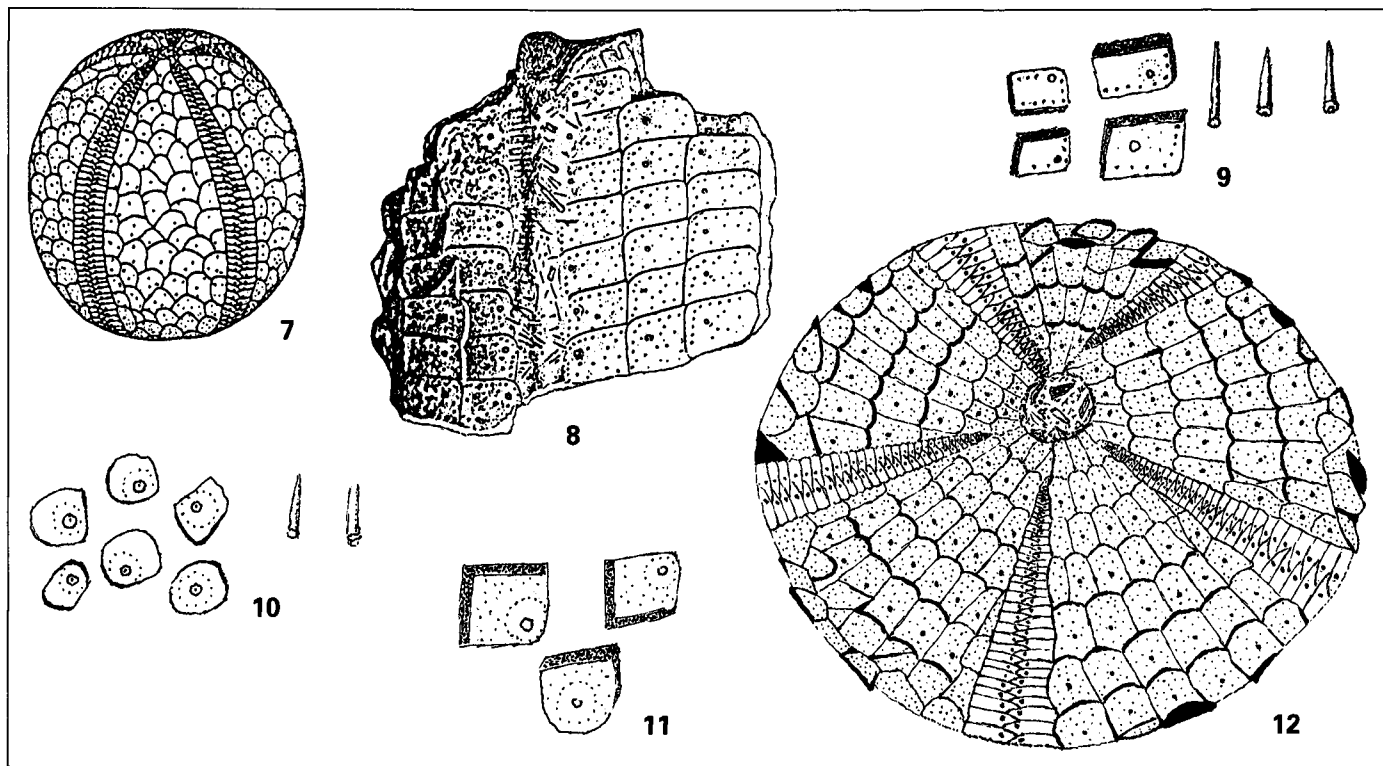
Superorde Palaechinacea (Boven-Ordovicium - Recent)
Orde 1. Echinocystitoida (Ordovicium - Perm). Gekenmerkt door flexibele schalen.

Familie Lepidocentridae (Ordovicium - Onder-Carboon)
Deze familie bezit een groot aantal soorten in het genus *Lepidocentrus*. Zij bezitten vele rijen, vrij grote interambulacrale plaatjes die dakpansgewijze gerangschikt zijn, vanaf de orale zijde beginnend. De plaatjes zijn vaak erg dun en bevatten meestal één primaire tuberkel. Door hun structuur worden vrijwel alleen losse, interambulacrale plaatjes gevonden. Afb. 7 - 12.

Familie Proterocidaridae. Afb. 13 - 14.

Familie Lepidesthidae (Devoon - Perm)
De totaal van andere Paleozoïsche families afwijkende soorten van de familie Lepidesthidae kenmerken zich door de rangschikking van een multi-aantal ambulacrale plaatjes. Hiermee sloeg deze familie een nieuwe evolutionaire richting in, die echter doodliep: de Lepidesthidae stierven in het Perm uit. Afb. 15 - 16.

Orde 2. Palaechinoida (Siluur - Perm). Met onbuigzame schalen.
Familie Palaechinidae (Midden-Siluur - Boven-Carboon)
De soorten van deze familie zijn gemakkelijk te herkennen aan hun



Afb. 7. Grondplan van de familie *Lepidocentridae*

Afb. 8. *Lepidocentrus mülleri* (Schultze)
Vroegste Midden-Devoon

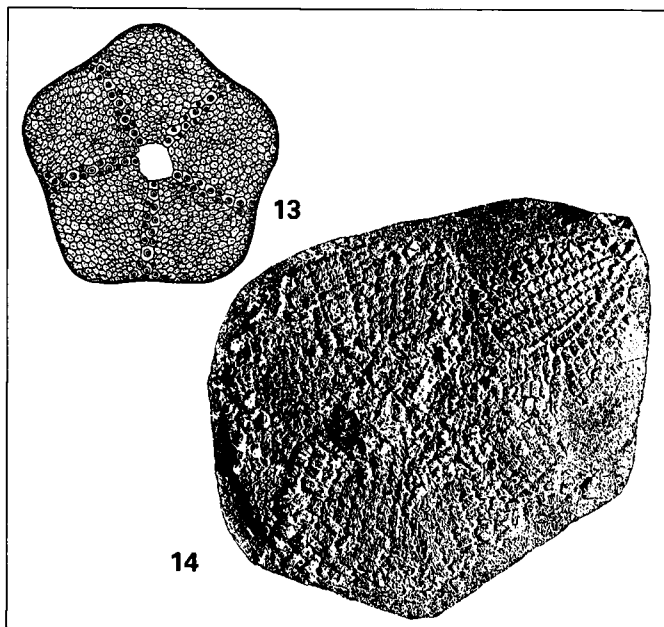
Afb. 9. *Lepidocentrus mülleri* (Schultze)
Vroegste Midden-Devoon
Vindplaats: Kyllplateau, Gerolstein, Duitsland
Ware grootte plaatjes 1,1 cm, stekels 1 cm
E323 coll. Zuidema

Afb. 10. *Lepidocentrus eifelianus* (Müller)
Midden-Devoon

Vindplaats: Rommersheim bij Prüm, Eifel, Duitsland
Ware grootte plaatjes 0,7 cm, stekels 0,7 cm. NB: plaatjes zijn zeer dun (0,05 cm)
E172 coll. Zuidema

Afb. 11. *Lepidocentrus rhenanus* (Beyrich)
Midden-Devoon

Vindplaats: Sauerland, Duitsland
Ware grootte plaatjes 1,1 cm. NB: de plaatjes zijn dikker dan die van de twee andere *Lepidocentrus*-soorten.
E671 coll. Zuidema

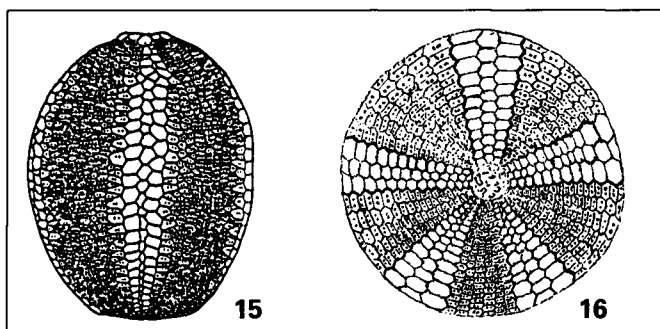


Afb. 13. Grondplan van de familie *Proterocidaridae*

Afb. 14. *Proterocidaridaris giganteus* de Koninck
Onder-Carboon
Vindplaats: Dinant, België
Ware grootte 17 cm.
Naar Jackson, 1912

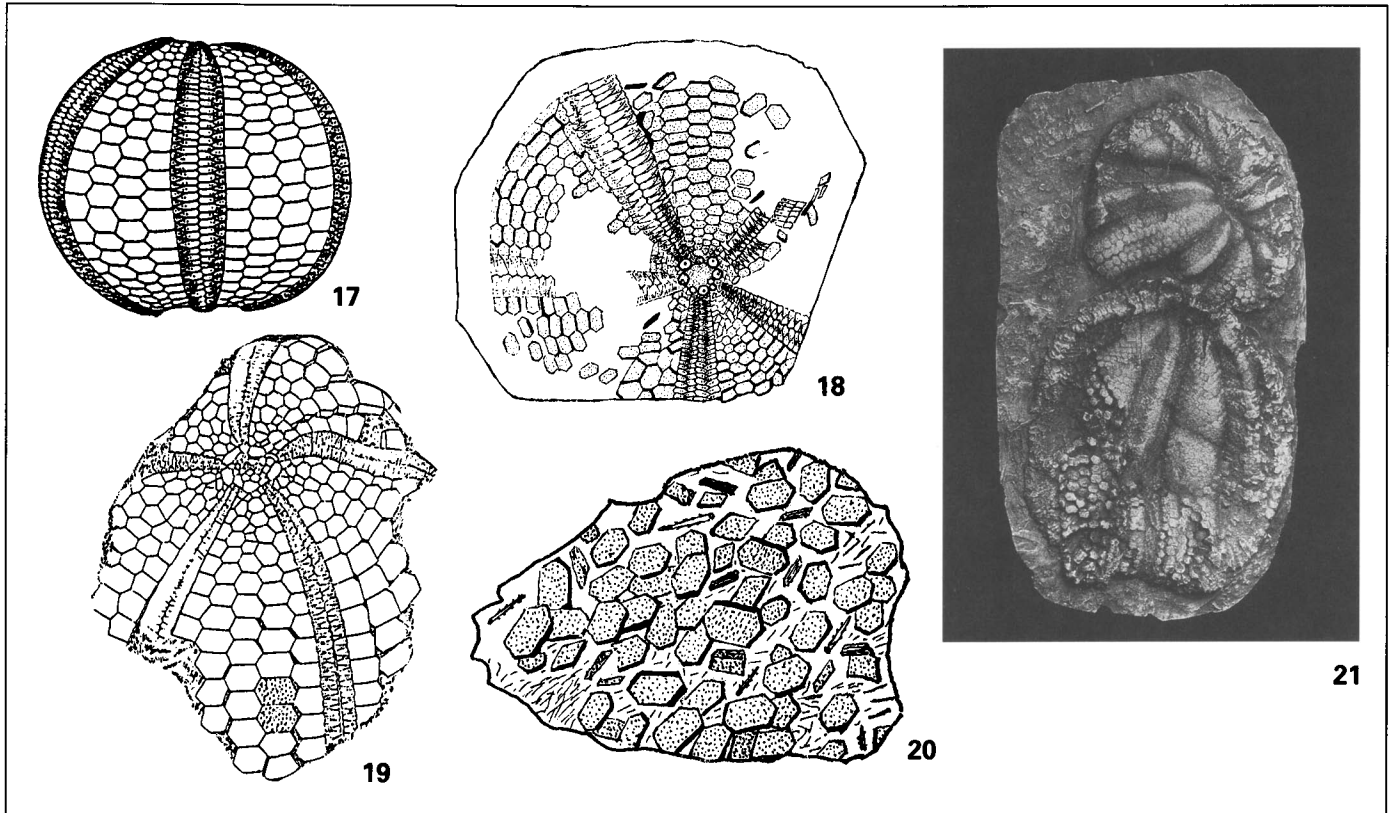
Afb. 12. *Pholidocidaridaris irregularis* (Meek & Worthen), synoniem: *Lepidocentrus irregularis* (Meek & Worthen)

Onder-Carboon (Mississippian)
Vindplaats: Indian Creek, South Montgomery County, Indiana, USA
Ware grootte van het enigszins verdruchte exemplaar: 7 cm. NB: ambulacrale velden lopen niet door tot de top.
coll. H. Volker Thiel, Düsseldorf



Afb. 15. Grondplan van de familie *Lepidesthidae*

Afb. 16. *Lepidesthes wortheni* Jackson
Onder-Carboon (Laat-Mississippian)
Vindplaats: Montgomery County, Indiana, USA
Ware grootte 4 cm. NB: let op de vele ambulacrale plaatjes. Plaatjes zijn in verhouding tot de zee-egel vrij dik.
Coll. H. Volker Thiel, Düsseldorf



Afb. 17. Grondplan van de familie Palaechinidae

Afb. 18. *Lovenechinus septies* Jackson
Onder-Carboon (Midden-Mississippian)

Vindplaats: Hy. 44 and Meramec River, Montana, USA

Ware grootte 7 cm, iets verdukt. NB: 0,2 cm dikke plaatjes, ambulacrale velden lopen tot aan de top.

Coll. H. Volker Thiel, Düsseldorf

Afb. 19. *Maccoya sphaerica* (M'Coy)

Onder-Carboon, Ierland

Grootste afm. 7,7 cm

Naar Moore (ed), 1966

Afb. 20. *Maccoya sphaerica* (M'Coy)

Onder-Carboon

Vindplaats: kust Bundoran, Ierland

Ware grootte plaatjes 0,7 cm. Dikke plaatjes 0,2 cm. Stekel 0,6 cm.

E317 coll. Zuidema

Afb. 21. *Melonechinus multiporus* (Owen & Norwood)

Onder-Carboon (Mississippian)

Vindplaats: Missouri, USA

Grote soort; ware grootte 10 cm, hoogte onbekend. NB: exemplaar is verdukt, heeft dikke plaatjes.

Replica naar origineel dat zich bevindt in het Artis Geologisch Museum

E719 coll. Zuidema

grote, maar vooral dikke plaatjes. Zij beleefden een bloei in het Onder-Carboon. Sommige waren zo groot en rond als een tennisbal. Afb. 17 - 21.

Familie Hyattechinidae (Midden-Devoon - Midden-Carboon)

De soorten in de familie Hyattechinidae hebben een voor deze familie kenmerkende piramide-vormige rangschikking van interambulacrale plaatjes. Afb. 22 - 23.

Orde 3. Cidaroida. (Devoon - Recent)

Familie Archaeocidaridae (Onder-Devoon - Perm)

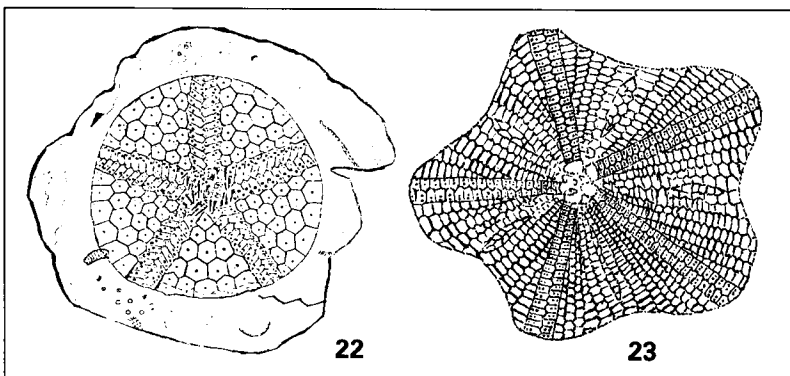
Deze zee-egels waren waarschijnlijk omnivoren, levend op de

zeebodem, zoals de recente Diadematoïden. Zij bezaten biseriale interambulacrale velden met interambulacrale plaatjes, elk met een grote geperforeerde tuberkel en zeer grote stekels, vaak met weerhaken. Zij bezaten vaak nog geen tot de top van de corona doorlopende ambulacrale velden.

Hierdoor lijkt het vaak of er geen ambulacrale plaatjes aanwezig zijn. Afb. 24 - 34.

Familie Miocidaridae (Onder-Carboon - Onder-Jura)

Dit is de enige familie die in het Perm en de Trias te vinden is. Door zijn kleine omvang, zijn gedeeltelijk flexibele corona en het feit dat er maar weinig mariene Perm- en Trias-afzettingen in Europa zijn,



Afb. 22. *Hyattechinus cf. elegans* Jackson

Onder-Carboon, Kalksteen van d'Alaing

Vindplaats: Tournai, België

Ware grootte 7 cm. NB: uiterst zeldzame vondst, gedaan tijdens de wegenbouw.

Coll. M. van Birgelen

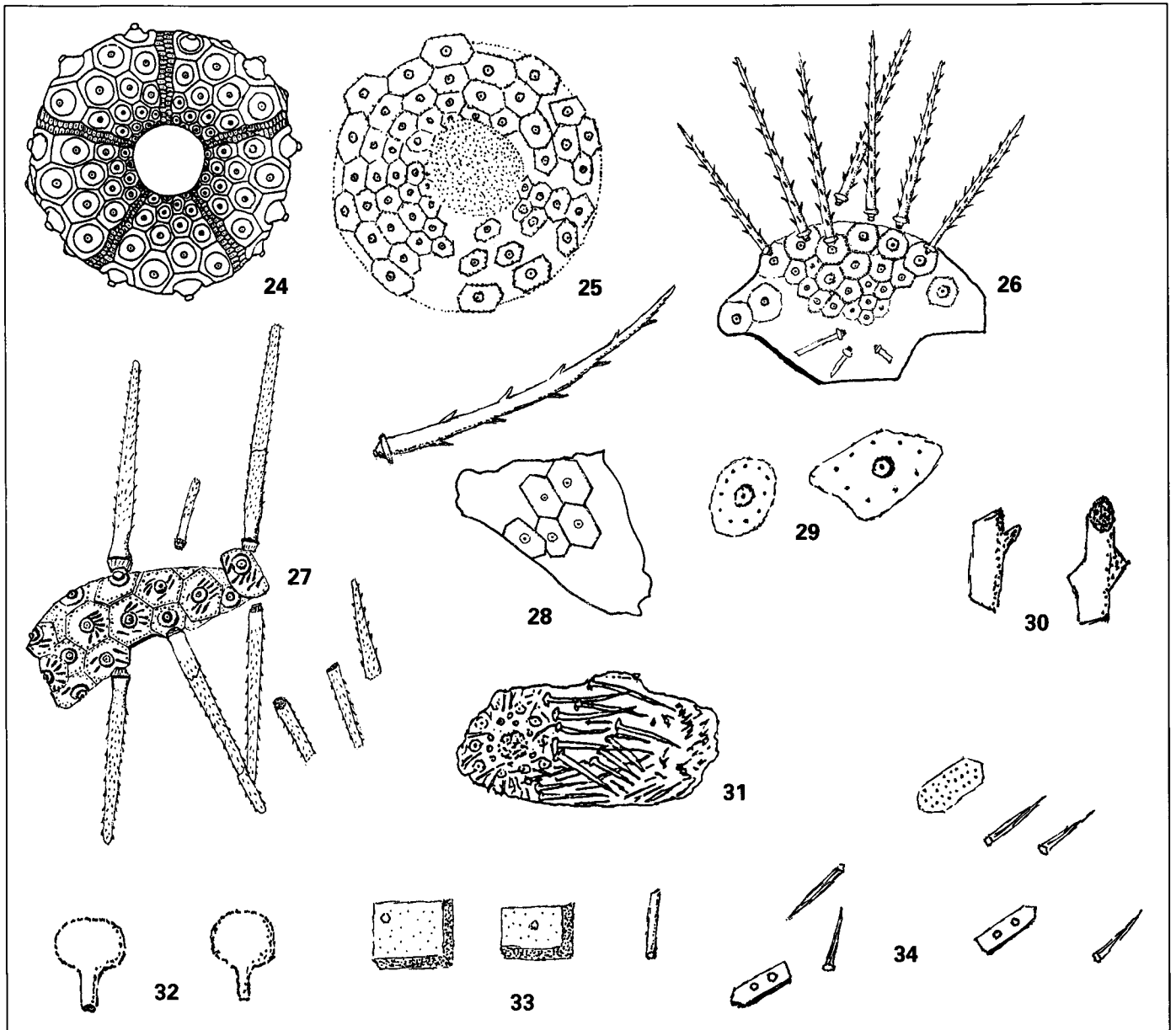
Afb. 23. *Hyattechinus pentagonus* Jackson

Onder-Carboon (Mississippian)

Vindplaats: Crawford County, Pennsylvania, USA

Ware grootte 5 cm. NB: sommige soorten hebben afwijkende vormen aangenomen, maar al deze vormen zijn weer uitgestorven.

Coll. H. Volker Thiel, Düsseldorf



Afb. 24. Grondplan van de familie Archaeocidaridae

Afb. 25. *Archaeocidaris mosquensis* Ivanov
Midden-Devoon

Vindplaats: Domodedova bij Moskou, Rusland
Ware grootte 4 cm. Stekels tot 6 cm. NB: geen ambulacrale velden te zien, één forse tuberkel op de interambulacrale plaatjes.
E646 coll. Zuidema

Afb. 26. *Archaeocidaris shumardana* Hall
Midden-Carboon

Vindplaats: Brown County, Texas, USA
Ware grootte 4 cm. Stekels tot 5 cm. NB: stekels met duidelijke weerhaakjes.
E388a coll. Zuidema

Afb. 27. *Archaeocidaris rossica* (v. Buch)
Midden-Carboon

Vindplaats: groeve Afanasev, Moskou, Rusland
Ware grootte 4 cm. Stekels 4,5 cm. NB: let op de vele secundaire stekels.
Coll. H. Volker Thiel, Düsseldorf

Afb. 28. *Archaeocidaris* sp.
Onder-Carboon

Vindplaats: Hook Head, Ierland
Ware grootte plaatjes 1 cm. NB: alleen interambulacrale plaatjes.
E392 coll. Zuidema

Afb. 29. *Archaeocidaris subtilis* Schmidt

Laat Midden-Devoon
Vindplaats: Heiligenhaus/Hofermühle, Duitsland
Ware grootte 1 cm, dikte 0,5 mm. NB: plaatjes met één centrale tuberkel.
E391 coll. Zuidema

Afb. 30. *Archaeocidaris ladina* Stache
Boven-Perm

Vindplaats: Badiadal bij St. Martin, Zuid-Tirol, Italië
NB: waarschijnlijk gevorkte stekels, 0,4 cm dik.
E50 coll. Zuidema

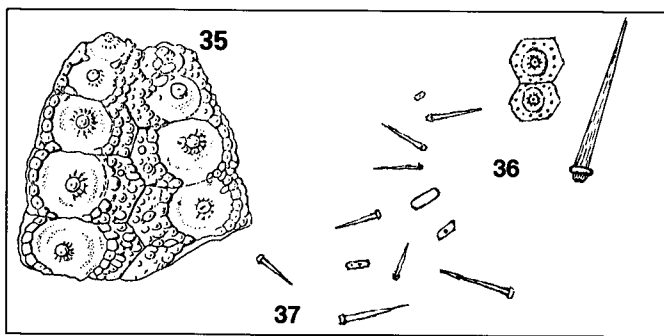
Afb. 31. *Archaeocidaris aliquantula* Kier
Onder-Carboon

Vindplaats: Gilmore, Iowa, USA
Ware grootte 1 cm, stekels 0,8 cm.
E388 coll. Zuidema

Afb. 32. *Silurocidaris clavata* Regnéll
Boven-Siluur, Ludlow/Hemse Beds

Vindplaats: Etelhem, Gotland, Zweden
Ware grootte 0,9 cm, breedte 0,8 cm. NB: alleen losse stekels zijn gevonden, waardoor de naam discutabel is.
E374 coll. Zuidema

zullen maar weinig amateurs deze familie kennen. Het afgebeelde, vrij grote stuk is een van de zeldzaamste ooit gevonden: meestal worden slechts minuscule kleine plaatjes en stekels gevonden. Afb. 35 - 37.



Afb. 35. *Miocidaris keyserlingi* (Geinitz)

Perm; ware grootte ca. 1 cm

Vindplaats: Tunstall Hill, County Durham, Engeland

Naar Jackson, 1912. NB: mooiste stuk ooit gevonden.

Afb. 36. *Miocidaris keyserlingi* (Geinitz)

Perm

Vindplaats: Schacht 4 te Hoerstgen, Duitsland, 280-285 m diep

Ware grootte stekels tot 0,6 cm, plaatjes tot 0,3 cm. De stekels zijn dun en scherp met duidelijke lengtegroeven.

Coll. H. Volker Thiel, Düsseldorf

Afb. 37. *Triadotiaris grandaevus* (v. Alberti)

Synoniem *Eotiaris grandaevus*

Trias

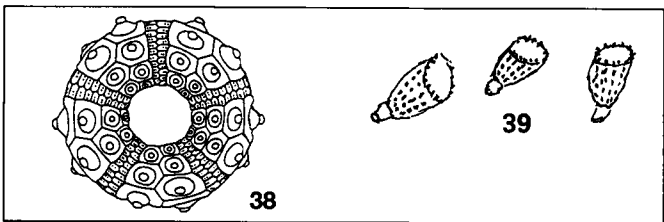
Vindplaats: Liernais, Frankrijk

Ware grootte plaatjes 0,2 cm, stekels tot 1 cm.

E720 coll. Zuidema

Familie Cidaridae (Boven-Trias - Recent)

Omdat met het Trias het Mesozoïcum begint passen de Cidaroida jonger dan Perm eigenlijk niet meer in dit artikel. Eén uitzondering maken we voor een van de weinige vindplaatsen van Triadische Cidaroida. Deze bevindt zich in de Italiaanse bergen bij St. Cassian. Afb. 38 - 39.



Afb. 38. Grondplan van de familie Cidaridae. Zie ook afb. 2.

Afb. 39. *Cidaris seelandica* Zardini

Boven-Trias

Vindplaats: St. Cassian, Italië

Ware grootte van de stekels 0,5 cm. NB: stekels met fijne ribbels. De plaatjes van deze soort hebben een geperforeerde tuberkel en een krans van wat onduidelijke secundaire tuberkels.

E212 coll. Zuidema

Ter verduidelijking

aboraal: zijde tegenover de mondopening; bovenzijde; de zijde waar zich o.m. bij regulaire zee-egels de anus bevindt.

ambulacra: (enkelvoud: ambulacrum), of ambulacrale velden: vijf radiale segmenten van de corona, lopend van het apicale systeem (bovenaan) naar het periproct (onderaan), bestaande uit plaatjes, waarin zich gaatjes, de zgn. poriën, bevinden.

De ambulacrale velden worden afgewisseld door interambulacrale velden.

ambulacraal stelsel: watervaatstelsel, voornamelijk dienend voor de ademhaling.

ampullen: spierzakjes, samentrekkende onderdelen van het watervaatstelsel. Elke ampul of ampula, binnen de schaal gelegen, staat via twee ambulacrale poriën in verbinding met een buisvoetje buiten de zee-egelschaal.

apicaal systeem: twee ringen van plaatjes aan het aborale einde (boveneinde) van de ambulacrale en interambulacrale velden, bevattende de oculaire en genitale plaatjes.

buisvoetjes: eindvertakkingen van het watervaatstelsel (zie ampullen).

corona: het doosvormig skelet van een zee-egel, voorzover het bestaat uit ambulacrale en interambulacrale velden.

depressie: verdieping, indekking van de schaal.

genitale plaatjes: meestal 5 in getal, behorend tot het apicaal systeem. Ze liggen boven de interambulacrale velden; 4 ervan zijn doorboord door de genitale poriën (gonopora) die doorgang verlenen aan de geslachtscellen. Het vijfde is de madreporiet (zie aldaar).

interambulacra (enkelvoud: interambulacrum) of interambulacrale velden: de vijf radiale segmenten tussen de ambulacra.

Ze bestaan uit plaatjes waarop o.m. de primaire tuberkels staan, die corresponderen met de primaire stekels.

irregulair: zee-egel waarvan het periproct (de anusopening) niet centraal of zelfs helemaal niet in het apicaal systeem ligt. Dit is het geval bij de meeste Euechinoidea.

lantaarn van Aristoteles: kauwapparaat, bij vele zee-egels

aanwezig, bestaande uit maximaal 40 skeletelementen.

littoraal: deel uitmakend van de getijdzone, dus dicht bij de kust.

madreporiet: ook madreporienplaat of zeefplaat. Een van de (genitale) plaatjes van het apicaal systeem, doorboord door vele gaatjes (hydroporen) voor de inlaat van water in het watervaatstelsel.

marien: voorkomend in de zee.

metamorfose: gedaanteverwisseling; hier de grote vormverandering van een dier van het larvale naar het volwassen stadium.

oculaire plaatjes: de vijf plaatjes van het apicaal systeem die boven de ambulacrale velden liggen. Ze zijn doorboord door een oculaire porie, die doorgang geeft aan een oculaire tentakel; het "oog".

orale zijde: mondzijde, liggend aan de onderkant.

pedicellariae: bepaalde kleine uitsteeksels op de zee-egelschaal, scharnierend op kleine tuberkels.

periproct: opening voor de anus in de schaal, bij het levende dier bedekt door een systeem van kleine plaatjes, dat zelden fossiliseert. Bij regulaire zee-egels ligt het periproct centraal in het apicale systeem, bij irreguliere zee-egels ligt het periproct excentrisch of erbuiten.

peristoom: mondopening, deze zit doorgaans centraal aan de onderkant.

phylum: stam. Grootste eenheid bij de systematische indeling van het planten- en dierenrijk. Daarna komen achtereenvolgens: klasse - orde - familie - geslacht (genus) - soort (species).

plaatje: afgeplat skeletelement, bestaande uit een enkel calcietkristal.

podia: zie buisvoetjes.

primaire stekels en tuberkels: de eerst gevormde en gewoonlijk grootste stekels en tuberkels, staande op plaatjes van de interambulacra.

radiaal/radiair: straalsgewijs, stervormig.

radioles: zie stekels.

regulair: zee-egel waarvan het periproct (de anusopening) midden in het apicaal systeem zit. Dit is het geval bij de Perischoechnoidea en enkele Euechinoidea.

schaal: het geheel van corona, apicaal systeem, periproct en peristoom.

secundaire stekels en tuberkels: deze verschijnen later dan de primaire, en zijn gewoonlijk kleiner. Ze kunnen op ambulacrale en interambulacrale plaatjes voorkomen.

sediment: hier: het losse bodemmateriaal waarin de zee-egel leeft of leefde.

sessiel: vastzittende leefwijze. Een vrijzwemmende leefwijze wordt

aangeduid met vagiel.

spheridia: kleine uitstulpingen rond de mond, voor smaak, tast en evenwicht.

stekels: beweegbare skeletelementen, bevestigd op de schaal en scharnierend op de tuberkels.

superponeren: op elkaar plaatsen.

symmetrisch: met systematische herhaling van gelijke kenmerken.

Bij de reguliere zee-egels is de symmetrie vijfzijdig; de irregulieren zijn tweezijdig, ofwel bilateraal, symmetrisch.

tuberkel: knobbel op het plaatje, waarop de stekel scharniert.

zeefplaat: zie madreporiet.

Literatuur

- Franzen, C., 1979: Echinoderms. In: Jaanussen, Laufeld en Skoglund: Lower Wenlock Faunal and Floral Dynamics - Vattenfallet Section, Gotland.
- Haffer, J. en Jetch, S., 1962: Über die Lepidocentrus-Arten des Rheinischen Mitteldevon. Festband Hermann Schmidt; Sonderausgabe Paläontologische Zeitschrift.
- Jackson, R.T., 1896: Studies in Palaeochinoidae. Bulletin of the Geological Society of America. Johnson Reprint Corporation.
- Jackson, R.T., 1912: Phylogeny of the Echini with a revision of Paleozoic species, no. 7. Boston Society of Natural History.
- Miesen, J.: Die Versteinerungen im Devon der Eifel.
- Moore, R.C. (editor), 1966: Treatise on Invertebrate Paleontology (U) Echinodermata 3 (1) + (2). University of Kansas Press.
- Rhodes, F.H.T., 1962: The Evolution of Life. Penguin Books Ltd., Harmondsworth.
- Smith, A., 1984: Echinoid Palaeobiology. Department of Palaeontology, British Museum (Natural History), London.
- Smith, A.B. en Hollingworth, N.T.J., 1990: Tooth structure and phylogeny of the Upper Permian Echinoid *Miocidaris keyserlingi*. Proceedings of the Yorkshire Geological Society, vol 38, part 1, pag. 47-60.
- Zuidema, G. en Baumfalk, Y.A., 1980: Zeeëgels. Gea, september 1980, vol 13, no. 3, pag. 61-92.

Verantwoording

Mijn dank voor de noodzakelijke hulp door Dr. P.H. de Buissonjé. Ich danke Herrn Dr. H. Volker Thiel recht herzlich für Hilfe und Ausleihe seiner sehr wertvollen paläozoischen Seeigel. Ich danke Frau Heilwig-Leipnitz herzlich für das Geschenk von Plättchen und Stacheln von silurischen Seeigeln aus Gotland. De tekeningen zijn o.h.a. van de hand van de schrijver en getekend naar de originele fossielen uit de collecties van amateurs. Enkele afbeeldingen zijn overgenomen uit het standaardwerk op het gebied van Paleozoische zee-egels door R.T. Jackson (1912), uit de Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U (1966), en uit A. Smith (1984).

Mariene troebelingsstromen dragen bij aan broeikas effect

De hellingen tussen het continentaal plat en de diepzeebodem zijn niet stabiel: door de aanvoer van deeltjes (voornamelijk slib) vanaf het vasteland hopen zich geleidelijk lagen waterverzadigd materiaal op die op een gegeven ogenblik kunnen gaan afglijden. Er ontstaat dan een mengsel van water en vaste deeltjes, waarvan de onderlinge verhouding kan variëren; bij een 'waterige' massa spreekt men wel van troebelingsstromen. Die kunnen gigantische afmetingen aannemen. De meest beruchte, historische troebelingsstroom ontstond in 1929 bij de Grand Banks (New Foundland), waarbij zo'n 200 km³ aan vast materiaal, opgenomen in een nog veel grotere watermassa, langs de helling omlaag suisde en daarbij een aantal transatlantische kabels brak. Uit het moment van breken kon worden berekend dat deze gigantische troebelingsstroom een snelheid moet hebben gehad van zo'n 65 km/uur. Aan de voet van de helling kwam het materiaal slechts zeer langzaam tot rust: de afzettingen (turbidieten) zijn enkele honderden kilometers lang. Uit recent onderzoek van enkele Britse onderzoekers blijkt dat de lage zeespiegelstand tijdens de laatste ijstijd het ontstaan van dergelijke troebelingsstromen bevorderde. Zo'n 22.000 jaar geleden moet, in het diepe gedeelte van de Middellandse Zee tussen Sardinië en de Balearen, een troebelingsstroom zijn ontstaan die zo'n 500 km³ aan vaste deeltjes bevatte. De weerslag daarvan is nu een turbidiet van 8-10 m dik, die een gebied van ca. 60.000 km² beslaat. Dit pakket ligt momenteel 10-12 m onder de zeebodem en kon worden getraceerd met acoustische methoden, waarna de omvang met behulp van boringen kon worden vastgesteld. Volgens de onderzoekers zijn het niet alleen aardbevingen geweest die het afglijden van grote sedimentmassas bewerkstelligden. Door de afgenomen druk (als gevolg van de meer dan 100 m lagere zeespiegelstand tijdens het glaciale maximum) konden in het sediment aanwezige gassen vrijkomen, en ook konden opgebouwde pakketten van gashydraten instabiel worden en in gasvorm overgaan. Recent is steeds meer bekend geworden over deze merkwaardige 'afzettingen' die voor een groot deel uit methaan bestaan. Volgens de onderzoekers van de megaturbidiet in de Middellandse Zee was destabilisatie van dergelijke gashydraten zelfs de meest waarschijnlijke oorzaak voor de door hen getraceerde troebelingsstroom, die er overigens slechts een van vele is (en zelfs bij lange na niet de grootste). Dit impliceert dat er gedurende de ijstijden waarschijnlijk enorme hoeveelheden methaan uit onderzeese afzettingen zijn vrijgekomen. Als de hypothese van de onderzoekers juist is, kan het gaan om zulke hoeveelheden dat die een significante verhoging van het methaangehalte in de atmosfeer moeten hebben veroorzaakt. Steeds duidelijker wordt dat methaan in hoge mate bijdraagt aan het broeikas effect, waarschijnlijk zelfs in sterkere mate dan kool-dioxide. Volstrekt onduidelijk is echter nog of de door de lage zeespiegelstand bevorderde ontsnapping van de gashydraten ook een rol heeft gespeeld bij de overgang van ijstijden naar interglacialen.

Nisbet, E.G. & Piper, D.J.W., 1998. Giant submarine landslides. Nature 392, p. 329-330.

Rothwell, R.G., Thomson, J. & Köhler, G., 1998. Low-sea-level emplacement of a very large Late Pleistocene 'megaturbidite' in the western Mediterranean Sea. Nature 392, p. 377-380.

A.J. van Loon