Neubewertung des oberjurassischen irregulären Seeigels *Pygurus* (Echinoidea) aus den Kimmeridge-Kalksteinen des westlichen Hannovers

Annika Maj-Britt Kristin Beckmann



Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird der Seeigel der Gattung *Pygurus* aus der historischen „Sammlung Carl Eberhard Friedrich Struckmann" des Niedersächsischen Landesmuseums Hannover (NLMH) beschrieben und vermessen. Auf diese Weise soll untersucht werden, ob die Artzuordnung, die durch Struckmann vorgenommen wurde, zutreffend ist oder ob noch weitere Arten vertreten sind. Damit steht diese Arbeit in einer Reihe mit anderen Arbeiten, die die Stücke dieser Sammlung neu betrachten.

Der flach grabende, irreguläre Seeigel aus dem Oberen Jura (Kimmeridge) wurde hinsichtlich seiner Morphologie und seines Erhaltungszustandes beschrieben. Im Weiteren wurde auf die Entwicklung der Irregularität unter Echinoideen eingegangen. Die Artbezeichnungen, die Struckmann vergeben hat, sind weitgehend zutreffend, einige Bezeichnungen müssen jedoch auf den heutigen Stand gebracht werden. Außerdem muss die Inventarisierung an einigen Stellen überholt werden, da sich unter den *Pygurus*-Stücken auch ein *Nucleolitis*-Vertreter befindet.

Abstract

This thesis focuses on the echinoid taxon *Pygurus* from the historical collection of C. E. F. Struckmann, now in posession of the Niedersächsische Landesmuseum Hannover (NLMH). The specimen were thoroughly described and measured. In

doing so, the species classification made by Struckmann was newly assessed. Thus, this work stands in a row of theses to reappraise the specimen of said collection.

The shallow burrowing irregular echinoid from the Late Jurassic (Kimmeridge) was analyzed in terms of its morphology and its state of preservation. Further, the evolution of irregularity in echinoids was more closely discussed. The species classification made by Struckmann has been widely accurate, even though some names have to be brought to modern standards. Additionally, the archives need to be updated, as there was a specimen of *Nucleolitis* mixed up with the *Pygurus*.

Einleitung

Geologischer Rahmen

Das Zeitalter des Jura umfasst über 55 Mio. Jahre von ungefähr 201 bis 145 Mio. Jahren vor heute. Der Jura wird häufig nach Begriffen aus der englischen Steinbruch-Industrie in Lias, Dogger und Malm eingeteilt (Schmidt 1978). Im Deutschen gibt es außerdem die Bezeichnungen Schwarzer Jura (Unterer Jura), Brauner Jura (Mittlerer Jura) und Weißer Jura (Oberer Jura) nach den typischen Farben der Sedimente der jeweiligen Epoche. Des Weiteren ist der Jura in 11 Stufen eingeteilt (Abb. 1). Das Kimmeridge bildet die vorletzte Stufe des Jura und reicht von 156 bis 151 Mio. Jahren vor heute (Walker & Geissman 2009).

Hannover liegt am Südrand des niedersächsischen Tieflandes an der Grenze zum Leine- und Weserbergland. Der Norden Deutschlands ist durch wenig Relief und Erhebung über dem Meeresspiegel gekennzeichnet und oberflächennah von den quartären Eiszeiten geprägt (Rothe 2009). In dieser Umgebung liegen auch die Fundorte der Stücke aus der Sammlung Struckmann (s. Tab. 1).

Zu Beginn des Jura entstanden im heutigen Mitteleuropa weite Schelfmeere (Schmidt 1978). Im Oberen Jura stieg der Meeresspiegel weiter an, sodass sich im Bereich des heutigen Niedersachsens ausgedehnte Karbonatablagerungen bildeten (Stanley 2001).

Die jurassischen Sedimente der Region Hannover sind durch das Aufsteigen der Perm-zeitlichen Salz-Ablagerungen aufgeschlossen. Der Obere Jura in der Umgebung Hannovers zeichnet sich durch

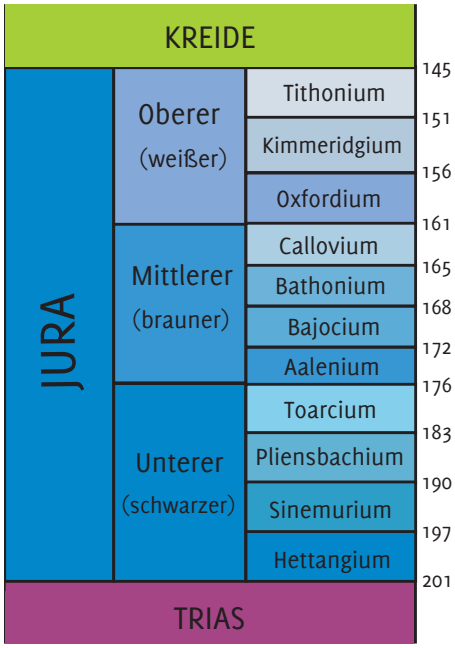


Abb. 1 Der Jura und seine Stufen. Die Entwicklung der Irregulares fand zu Beginn des Jura statt (Sinemurium). Der in dieser Arbeit beschriebene *Pygurus* lebte im Kimmeridge. Basierend auf Walker & Geissman (2009).

hellgraue bis weißlich-gelbe Kalk- und Mergelbänke aus (Struckmann 1878). Dort sind neben Seeigeln auch Steinkerne von *Natica, Nerinea* und *Terebratula,* sowie Überreste von Wirbeltieren wie Fischen, Sauriern und Schildkröten zu finden.

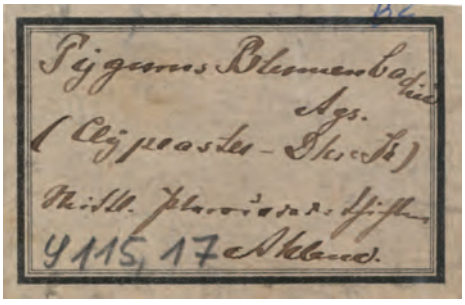
Material und Methoden

Sammlung Struckmann

Die bearbeiteten Exemplare der Gattung *Pygurus* stammen aus der historischen Aufsammlung von Carl Eberhard Friedrich Struckmann (1833–1898). Nach Struckmanns Tod im Jahre 1898 ging dessen Sammlung vollständig in den Besitz der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover (NGH) über und wurde 1906 dem Provinzial-Museum, heute Niedersächsisches Landesmuseum Hannover, übergeben.

Mit zwei Ausnahmen sind erstaunlicherweise bei allen Sammlungsstücken auch nach rund 130 Jahren und mehreren Umzügen noch die Originaletiketten erhalten, die von Struckmann selbst beschriftet wurden. Lediglich die Stücke NLMH 4458 und 100951 haben keine Originaletiketten mehr.

Diese Schildchen sind eindeutig an Struckmanns charakteristischer Handschrift zu erkennen. Wie in der Arbeit von Rades (2009) erwähnt, sind die Etiketten nur sehr mühevoll zu lesen, was teilweise an der Sütterlin-Schrift liegt. Struckmanns Handschrift ist daran zu erkennen, dass sowohl die Buchstaben selbst als auch die Zeilen an sich eine starke Neigung nach rechts zeigen und dabei zudem kleiner werden. Zusätzlich zu den Originaletiketten finden sich bei mehreren Sammlungsstücken noch andere, ältere Etiketten. Diese enthalten meist die Übersetzung der Struckmann-Etiketten und zudem Nummern, die zur Zuordnung der Stücke während der verschiedenen Umzüge, beispielsweise nach dem Zweiten Weltkrieg, innerhalb des Museums dienten (pers. Mitteilung Richter 2011). Als Beispiel sind die Etiketten des Sammlungsstücks mit der Nummer 4438 in Abb. 2 zu sehen, sowie das dazugehörende Originalfossil in den Abb. 17 bis 20.



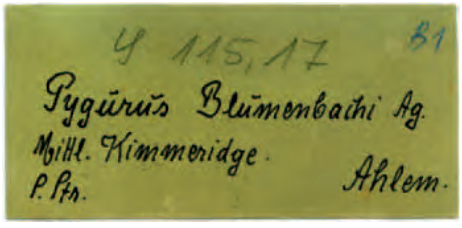


Abb. 2 Die beiden Etiketten des Stücks NLMH 4438. Das linke zeigt das Original-Etikett von Struckmann. Es fällt die Neigung der Buchstaben sowie der Zeilen nach rechts auf. Das rechte stellt ein neueres Schild dar, auf dem die Artbezeichnung, das stratigraphische Alter und der Fundort übernommen wurden. Die Informationen aus der Klammer wurden dabei vernachlässigt. Die Nummer „Y 115,17" diente vermutlich der Zuordnung während eines Umzugs innerhalb des Museums.

Bei dem Stück mit der Nummer NLMH 4458 ist lediglich ein mit Bleistift beschriebenes Schild (vgl. Abb. 3) zu finden, das eindeutig nicht von Struckmann stammt. Die Buchstaben zeigen nicht die Rechtsneigung, es fehlen kleine Schnörkel und die Schrift sieht allgemein unordentlicher aus. Der Buchstabe P wurde beispielsweise nicht in zwei Strichen geschrieben, sondern von unten in einem Bogen zu Ende geführt.

In Tab. 1 werden die Informationen der Etiketten zusammengefasst. Bei solchen Stücken, die gemeinsam unter einer Inventarnummer laufen und denen nur ein Etikett zugeordnet werden kann, wurden die Informationen für alle Stücke angenommen. Bei den fünf Exemplaren der Nummer NLMH 4455 (durch * gekennzeichnet) sind zwei Etiketten mit unterschiedlichen Artbezeichnungen zu finden. Hier ist die Zuordnung offensichtlich versehentlich vereinheitlichend vorgenommen worden, obwohl ein Stück (NLMH 4455 e) eindeutig ein *Nucleolites* ist.

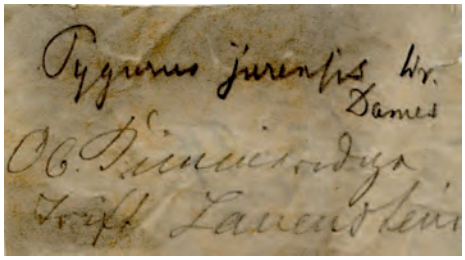


Abb. 3 Das Etikett des Sammlungsstücks NLMH 4458 stammt nicht von Struckmann. Das Schriftbild zeigt nicht die typischen Merkmale der Struckmann-Etiketten. Dieses Etikett wurde vermutlich nachträglich angefertigt, nachdem das ursprüngliche Schild verloren gegangen war.

Tab. 1 Informationen zu den Originaletiketten der Seeigel der Gattung Pygurus (NLMH)

Inv.Nr.	Artbezeichnung	Stratigraphie	Fundort
4438	*Pygurus blumenbachi* Ag.	mittl. Kimmeridge	Ahlem
4439	Pygurus blumenbachi	–	Lauenstein
4440 a–c	Pygurus blumenbachi	–	Ahlem
4442	Pygurus blumenbachi	–	Tönniesberg
4443 a–c	Pygurus blumenbachi	–	Ahlem
4444	Pygurus blumenbachi	mittl. Kimmeridge	Lauenstein
4451	*Pygurus jurensis* Marc.	mittl. Kimmeridge	Ahlem
*4455 a–d	Pygurus jurensis	mittl. Kimmeridge	Tönniesberg
*4455 e	*Echinobrissus baueri* (heute: *Nucleolitis)*	Kimmeridge	Tönniesberg
4456	Pygurus jurensis	–	Lauenstein
4457	Pygurus jurensis	Kimmeridge	Mönckeberg
4458 a–b	Pygurus jurensis	oberes Kimmeridge	Lauenstein
4459 a–b	Pygurus jurensis	oberes Kimmeridge	Lauenstein
4466	Pygurus royeri	Kimmeridge	Ahlem
100951 a–f	–	-	Kahlberg
101358	Pygurus jurensis	unteres Kimmeridge	Petersberg bei Goslar

Systematische Einführung

Echinodermata

Die Gruppe der Stachelhäuter umfaßt neben den Echinozoa, zu denen die Seeigel und die Seegurken gehören, auch die Asterozoa (Seesterne), Crinozoa (Seelilien), und die fossilen Gruppen der Blastozoa und Homalozoa (Clarkson 1998). Diese Gruppe von ausschließlich marinen Lebewesen besteht seit dem Kambrium (Clarkson 1998). Sie zeichnen sich durch das im Mesoderm gebildete calcitische Skelett aus, das mit Stacheln oder ähnlichen Fortsätzen bedeckt ist. Die meisten Echinodermata zeigen eine pentamere Symmetrie, wobei diese bei manchen Seeigeln (Irregulares) durch eine bilaterale Symmetrie überprägt ist (Clarkson 1998). Weiterhin besitzen die Stachelhäuter ein sogenanntes Wassergefäßsystem, das Ambulakralsystem, das einen im Tierreich einzigartigen Gegenentwurf zum Blutgefäßsystem darstellt. Dieses System betreibt hydraulisch gesteuerte Fortsätze zur Atmung, Ernährung und Fortbewegung, die aus kleinen Poren, Foramina, des Gehäuses ragen (Clarkson 1998).

Aufgrund ihres Skeletts aus Calcit sind Echinodermaten im Fossilbericht sehr häufig. Sie sind allerdings nur in ausschließlich marinen Sedimenten zu finden (Clarkson 1998).

Echinoidea

Die Klasse der Seeigel (Echinoidea) beschreibt die armlosen, ungestielten, benthisch lebenden Vertreter der Echinodermaten. Sie treten zuerst im Mittel-Ordovizium auf und sind auch heute noch mit rund 800 rezenten Arten vertreten (Müller 1978).

Wie bereits erwähnt, sind die Echinoidea ausschließlich marin (Melville & Durham 1966) und stenohalin (Müller 1978), d. h. sie bevorzugen eine bestimmte Salinität des Wassers, die für den Großteil der Arten zwischen 20–40 ‰ liegt (Durham 1966). Wenige Arten sind an das Leben außerhalb dieses Salinitätsbereichs angepasst (Durham 1966). Seeigel sind in subtropischen bis tropischen Gebieten ausgesprochen artenreich, insbesondere im Flachwasser. (Durham 1966). Diese

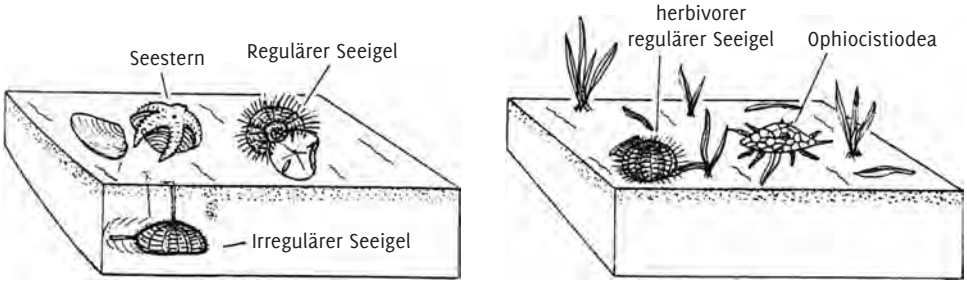


Abb. 4 Verschiedene Lebensweisen, die die Klasse der Echinoidea zeigen. Seeigel besiedeln viele Bereiche im und auf dem Sediment. So leben die regulären Seeigel auf dem Meeresboden (= epibenthisch). Im Gegensatz dazu bewohnen die Irregulären das unverfestigte Sediment (= endobenthisch). Unter den regulären Seeigeln sind carnivore, aber auch herbivore Lebensweisen realisiert. Die Asterozoa gehören zu den Fressfeinden der Echinoidea. Verändert nach Benton & Harper 2009.

Vielfalt nimmt mit sinkender Temperatur, d. h. auch mit steigendem Breitengrad stark ab (Durham 1966).

Allerdings findet man vor allem in der Antarktis Arten, die ihren Nachwuchs in speziellen Bruttaschen heranwachsen lassen. So ist der Nachwuchs in der frühen Entwicklungsphase geschützt (Durham 1966). In diesen sog. Marsupiae werden die befruchteten Eier ausgebrütet, die sich folglich ohne das freilebende Larvalstadium entwickeln (Clarkson 1998). Die Bruttaschen liegen meist auf der Apikalseite (Oberseite), wo sie entweder ab den Genitalporen eine Vertiefung in den Interambulakralfeldern darstellen oder einen Ring um die Apikalscheibe einnehmen, in die sich die Genitalporen öffnen (Clarkson 1998).

Die Anwesenheit von Marsupiae lässt eine Unterscheidung zwischen Männchen und Weibchen eindeutig zu. Jedoch ist auch anhand der Größe der Genitalporen eine Aussage möglich. Die Weibchen haben größere Genitalporen, da sie durch diese die recht voluminösen Eier freisetzen, die Männchen jedoch den Samen. Ansonsten haben die Echinoidea keinen ausgeprägten Sexualdimorphismus (Clarkson 1998).

Morphologie

Seeigel sind annähernd kugelförmige aquatische Organismen, die mit Stacheln übersät sind (Müller 1978). Ihr Gehäuse, die sogenannte Corona, besteht aus Calcit-Täfelchen, die, anders als man erwarten würde, nicht im Ektoderm, sondern im Mesoderm gebildet werden. Dies gilt für alle Hartteile, also auch die Stacheln und andere Körperanhänge der Echinoidea (Etter 1994). Die Täfelchen dieses Innenskeletts bestehen aus je einem Einkristall (Melville & Durham 1966). Die Gehäusetafeln sind bei älteren Arten dachziegelartig übereinander geschichtet, bei jüngeren Arten sind sie mit glatten Nähten aneinander gefügt (Müller 1978). Das Gehäuse und die daran befindlichen Anhänge sind mit der Epidermis bedeckt, die aus einer einzigen Lage von Zellen besteht (Durham 1966).

Das Peristom (Mundfeld) befindet sich stets auf der Unter- bzw. Oralseite (Müller 1978). Dort liegt es entweder zentral oder ist bei den irregulären Seeigeln nach vorn verschoben. Bei einigen Irregulares (und manchen Regulares) ist das Mundfeld von Bourrelets und Phyllodien umgeben, die die sogenannte Floscelle bilden. Die Bourrelets sind die verdickten und rundlichen Enden der Interambulakralfelder, während die vertieften Phyllodien dazwischen Teile der Ambulakralfelder darstellen. Die Phyllodien zeigen eine artspezifische Perforation, durch die Ambulakralfüßchen austreten, die darauf spezialisiert sind, Sediment in Richtung des Peristoms zu führen (Kier 1974).

Das Afterfeld oder Periprokt ist bei den regulären Seeigeln am Apex, dem Scheitelpunkt, angesiedelt. Im Laufe des Unteren Jura wandert das Periprokt bei den Irregulares jedoch nach hinten oder gar auf die Oralseite (Kier 1974, Müller 1978). Nach Clarkson 1998 kann das „Wandern“ des Periprokts bei der Larvalentwicklung beobachtet werden: Zu Beginn des Larvenstadiums ist das Periprokt, um das herum alle fünf Genitalporen angeordnet sind, innerhalb des Apex zu finden. Während der Ontogenese wandert nun das Periprokt nach hinten, durch die Genitalpore und die Gehäuseplatten des fünften Interambulakralfeldes hindurch. Die Platten wachsen darauf hin asymmetrisch wieder zusammen und die Genitalpore ist nicht mehr vorhanden. So haben die irregulären Seeigel lediglich vier Genitalporen. Auf diese Weise entwickelten sich aus den pentamer

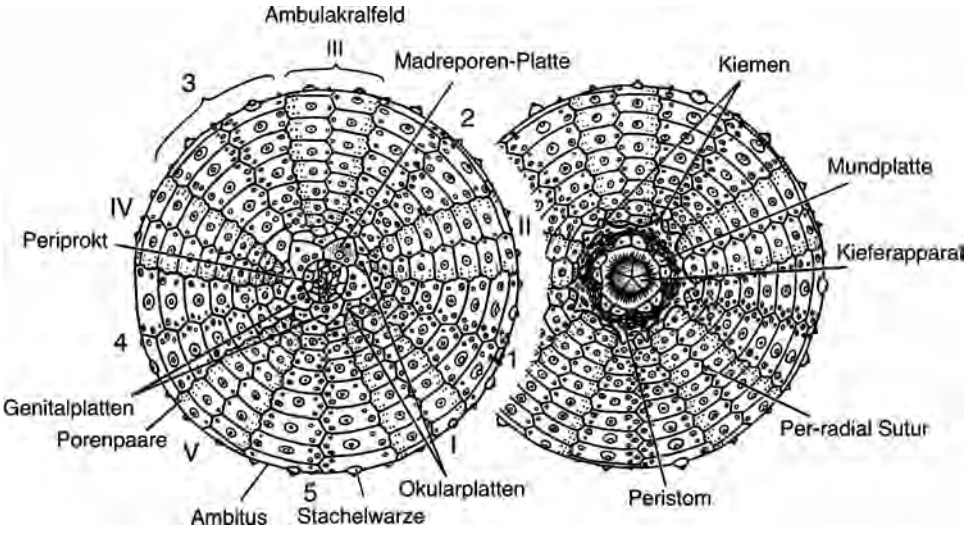


Abb. 5 Apikalansicht (links) und dazugehörige Oralansicht (rechts) eines regulären Seeigels ohne Stacheln. Die Ambulakralfelder werden mit römischen Ziffern von I bis V gegen den Uhrzeigersinn benannt. Verändert nach Clarkson (1998).

symmetrischen regulären Seeigeln die sekundär bilateral symmetrischen Irregulares. Melville & Durham (1966) nehmen die Irregularität mancher Seeigel noch als polyphyletisch entstandene Erscheinung an, jedoch schreiben Kroh & Smith (2010), dass die Irregularia eine monophyletische Gruppe ist, die die Großgruppen der Atelostomata und der Neognathostomata umfasst.

Auf der Corona erstrecken sich zwischen Apex und Peristom fünf radial angeordnete Ambulakralfelder und fünf Interambulakralfelder, die jeweils zwischen (interradial) den Ambulakralfeldern liegen (Müller 1978). Beide Bereiche bestehen aus zwei oder mehr Plattenreihen. Dabei kann die Anzahl zwischen Ambulakral- und Interambulakralfeldern variieren. Die Anzahl der Plattenreihen innerhalb der Ambulakral- bzw. der Interambulakralfelder ist jedoch die gleiche. Die Ambulakralfelder werden, wie in Abb. 5 dargestellt, in einer definierten Reihenfolge nummeriert. Irreguläre Seeigel werden entlang der Symmetrieachse durch Apex, Peristom und Periprokt orientiert. So zeigt das Ambulakralfeld mit der römischen Ziffer III nach vorn. Die weiteren Ambulakralfelder sowie die Interambulakralfelder werden gegen den Uhrzeigersinn nummeriert (Clarkson 1998).

Am Rand der Tafeln der Ambulakralfelder befinden sich Poren, die in zwei Doppelreihen verlaufen.

Bei den Irregulares bilden diese beiden Porenstrahlen blütenblattartige Strukturen auf der Corona, sodass sie Petalodien (von griechisch petalōdēs = blattartig) genannt werden (Clarkson 1998). Darunter verlaufen jeweils die Seitenzweige des Ambulakralsystems, der für Echinodermata typischen Version eines Blutgefäßsystems. Durch jede Doppelpore tritt ein kleiner Fortsatz dieses Systems, das Ambulakralfüßchen (Abb. 6), das sich beim Durchstoßen der Schale teilt und außerhalb wieder vereinigt (Müller 1978). So strömt bei auf

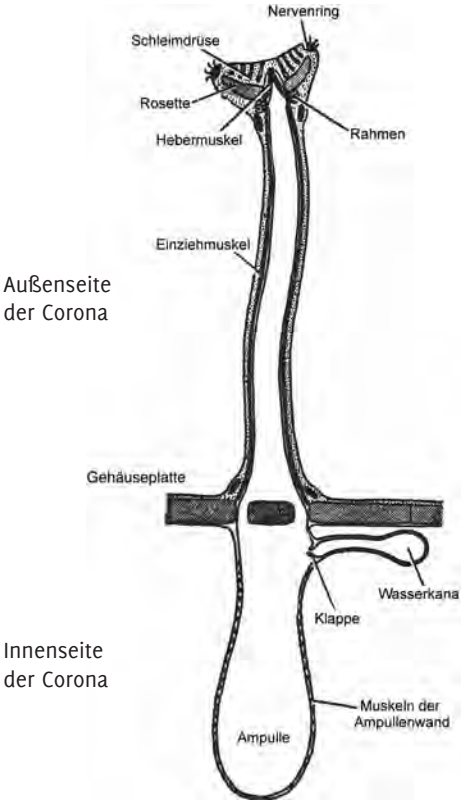


Abb. 6 Schematische Darstellung eines Ambulakralfüßchens. Die innerhalb des Skeletts liegende Ampulle sorgt durch Kontraktion für das Austrecken und Zusammenziehen des Ambulakralfüßchens. Verändert nach Durham (1966).

Atmung spezialisierten Füßchen durch einen Teil O_2-reiches Wasser hinein und durch den anderen das O_2-arme Wasser hinaus (Müller 1978). Bei den Regulares sind die Ambulakralfüßchen undifferenziert und dienen als Saugnäpfe (Durham 1966). Bei den Irregularia haben sie unterschiedliche Funktionen. Auf der Oralseite sorgen sie für die Fortbewegung und das Ergreifen der Nahrung (Müller 1978). Auf der Apikalseite können die Ambulakralfüßchen entweder als gefiederte Anhänge zur Respiration (Müller 1978) oder ebenfalls zur Nahrungsbeschaffung dienen. In diesem Fall zeigen sie sich als besenartige Gebilde (Müller 1978).

Der innenliegende Teil der Ambulakralfüßchen wird von der Ampulle gebildet (Abb. 6). Diese pumpt durch Kontraktion Wasser in das Füßchen, das sich bei nachlassender Kontraktion wieder zusammenzieht (Müller 1978).

Die Gehäuseplatten sind fast immer mit sogenannten Stachelwarzen bedeckt (Abb. 7a). Sie bestehen jeweils aus dem halbkugelförmigen Warzenkopf (Mamelon), der auf der Erhebung des Warzenkegels sitzt. Zwischen Kopf und Kegel ist eine Einschnürung zu erkennen, die Warzenhals genannt wird (Müller 1978). Die größeren Stachelwarzen sind zusätzlich von einem Hof und einem Ring von kleineren Körnchenwarzen umgeben, an denen sich kürzere Sekundärstacheln befinden (Abb. 7b) (Müller 1978). Die Stacheln sind mit Muskeln am Warzenkopf befestigt und in jede Richtung beweglich.

Sie dienen dem Schutz und teilweise zur Fortbewegung (Müller 1978). Ob ein Stachel zur Fortbewegung genutzt wurde, kann von der Beschaffenheit des Warzenhofes abgeleitet werden. So lässt nach Grawe et al. (2000) ein radiärsymmetrischer Warzenhof auf einen unspezialisierten Stachel schließen. Ein Warzenhof, der zu einer Seite stärker ausgeprägt ist, diente zur Fortbewegung in eine bestimmte Richtung. Dort wo der Warzenhof vergrößert ist, bietet er mehr Ansatzfläche für Muskeln..

Es können ebenfalls Borsten, Pedizellarien und Sphaeridien an den Stachelwarzen zu finden sein. Sphaeridien sind winzige, rundliche und opaleszierende Anhänge, die in der Nähe des Peristoms sitzen. Sie fungieren als Gleichgewichtsorgan (Clarkson 1998). Pedizellarien sind kleine zangenartige Fortsätze (Abb. 7b, 8), die mit Giftdrüsen ausgestattet sind. Sie dienen

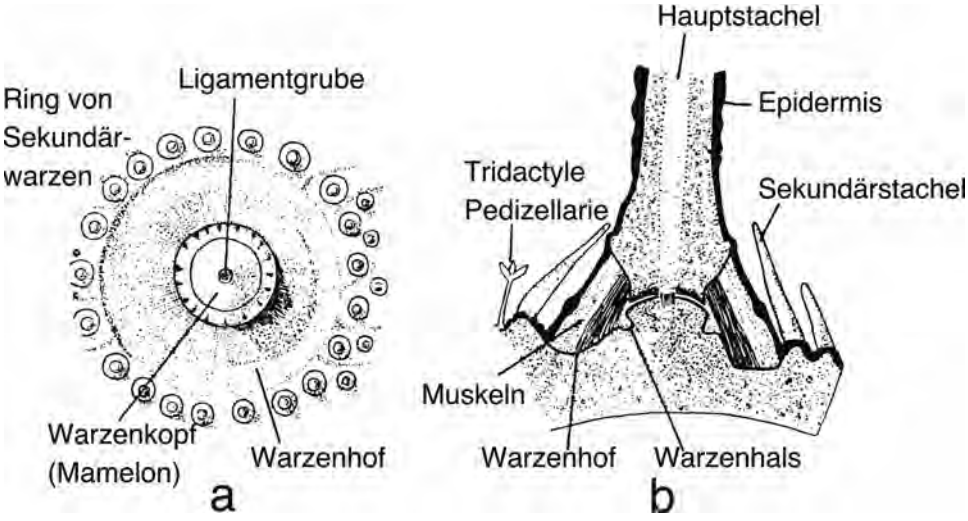


Abb. 7 Darstellung einer Stachelwarze in Aufsicht (a) und das Profil eines darauf sitzenden Stachels (b). Verändert nach Müller (1978).

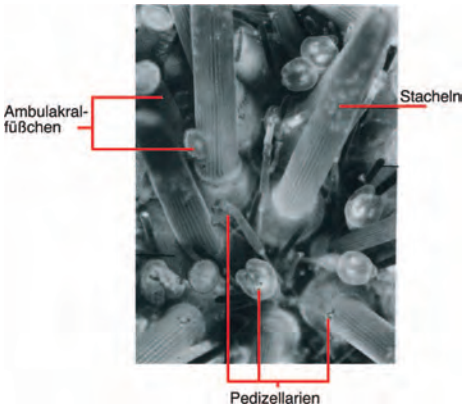


Abb. 8 Rasterelektronenmikroskopische Detailaufnahme der Oberfläche eines Seeigels. Es sind Stacheln, die zangenartigen Pedizellarien und die Ambulakralfüßchen zu sehen. Verändert nach Sprinkle & Kier (1987).

zur Abschreckung von Fressfeinden und sorgen dafür, dass sich keine Larven anderer Tiere am Seeigel einnisten (Clarkson 1998). Zusätzlich sind die Gehäuseplatten oft von sog. Granulationen bedeckt, die von unregelmäßiger, körnchenartiger Gestalt sind (Müller 1978).

Anatomie

Das Innere des Gehäuses wird vom Endoderm eingehüllt. Die meisten Organe, mit Ausnahme der Ambulakralfüßchen, befinden sich im Endoderm (Durham 1966). Die Körperhöhle ist in mehrere voneinander getrennte Kammern aufgeteilt, die mit einer dem Meerwasser ähnlichen Flüssigkeit gefüllt sind. Sie enthalten z. B. die Geschlechtsorgane oder umschließen das Afterfeld (Durham 1966).

Im größten Teil der Körperhöhle verläuft zwischen dem Mund- und dem Afterfeld ein gegen den Uhrzeigersinn geschwungener Verdauungskanal (Müller 1978). Bei Seeigeln mit Kieferapparat entspringt an der Mundhöhle der Rachen, der in die Speiseröhre, den Dickdarm, Dünndarm und schließlich in den After führt. Bei Seeigeln ohne Kieferapparat, wie es bei den meisten irregulären der Fall ist, fängt der Oesophagus direkt am Mundfeld an. Dort zweigt auch eine weitere Röhre (Siphon) ab, die Wasser zum Ende des

Dickdarms transportiert (Durham 1966). Das Wassergefäßsystem entspringt mit dem Steinkanal an der Madreporenplatte und führt zum Mundfeld. Dort zweigen die fünf Arme des Ambulakralsystems ab, an denen die Ambulakralfüßchen sitzen (Clarkson 1998).

Lebensweise

Nach Melville & Durham (1966) sind Seeigel getrenntgeschlechtlich und die Reproduktion verläuft sexuell. Sie haben eine hohe regenerative Leistung: Verlorene Stacheln können ersetzt und beschädigte Teile der Schale wieder repariert werden bzw. heilen (Melville & Durham 1966).

Die meisten Arten leben frei am Meeresboden, jedoch sind die irregulären Seeigel auch an ein infaunales Leben angepasst (s. Diskussion „Geburtsstunde der Irregularität"). Zur Bewegung benutzen sie ihre Stacheln oder Ambulakralfüßchen (Durham 1966). Die heutigen Irregulares leben mehr oder weniger im Sediment vergraben. In ruhigen Gewässern nehmen einige eine geneigte Position ein, sodass

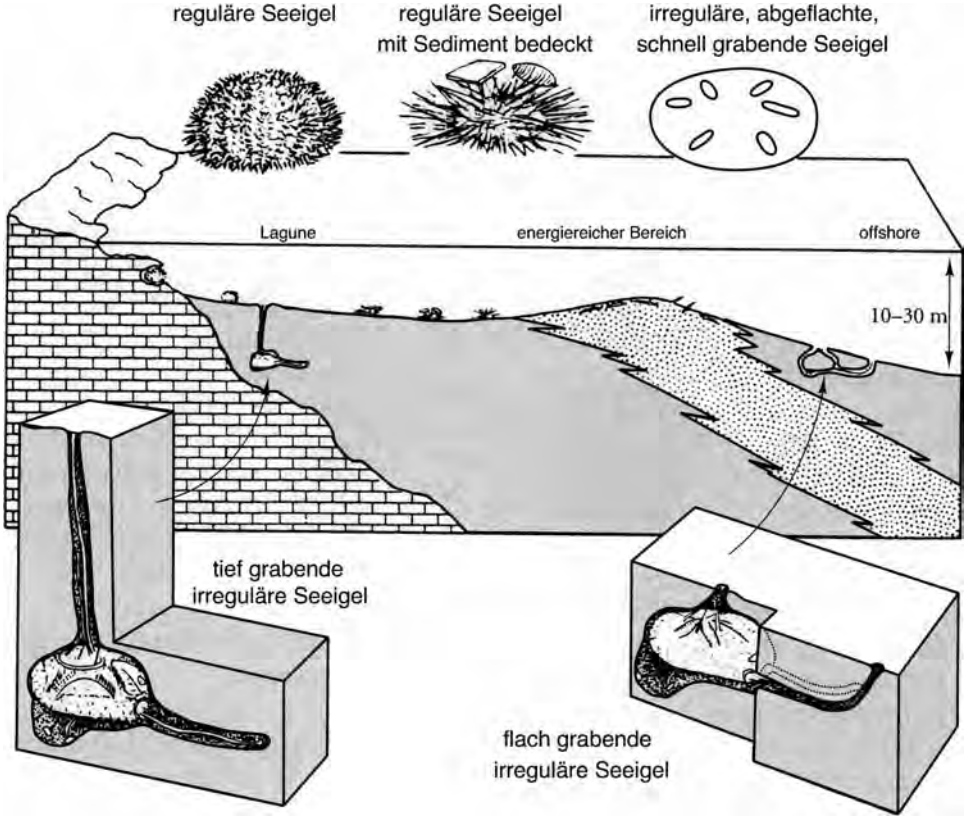


Abb. 9 Die verschiedenen Lebensräume der Echinoidea. Sie reichen von Klüften in steinigem Substrat bis zum Offshore-Bereich. Je nach Lebensraum unterscheiden sich auch die Lebensweisen. So suchen die regulären Seeigel Schutz in Klüften oder bedecken sich zur Tarnung mit Gesteinspartikeln, während die irregulären Seeigel grabend im Sediment leben. Verändert nach Benton & Harper (2009).

das vordere Drittel vergraben ist (Durham 1966). Die regulären Seeigel leben vorwiegend auf steinigem Untergrund, und einige Arten verbergen sich in Hohlräumen oder Klüften. Sie können nach Durham (1966) einige Zentimeter tief sein und es wird vermutet, dass sie Schutz gegen starke Wellenaktivität bieten. Diese Spalten werden teilweise durch rotierende Bewegungen der Stacheln oder durch das Kauen mittels des Kieferapparates vergrößert. Andere Arten schützen sich gegen die Strömung durch starke Saugfüßchen an der Oralseite und flache Stacheln auf der Apikalseite (Durham 1966). Auf sehr weichem Substrat, in das die Seeigel einzusinken drohen, haben manche Arten sehr lange und nach unten gebogene Stacheln mit verdickten Enden entwickelt, die sie an der Oberfläche des Sediments halten (Durham 1966).

Rezente Seeigel leben, wie in Abb. 9 zu sehen, in sehr verschiedenen Lebensräumen. Laut Tucker & Wright (1990) sind die Echinoidea sowohl in sandigen Bereichen der patch reefs, als auch im Kalkschlamm zu finden. Die patch reefs entstehen in den Lagunen hinter Barriere-Riffen (Tucker & Wright 1990). Korallen wachsen dort, wo die Turbulenz durch Strömungen am größten ist, an den Rändern der patch reefs. Sand und Skelettmaterial von Korallen aus dem Barriere-Riff häufen sich dort an und bilden teilweise ausgedehnte Gürtel. Seeigel leben in den durch Wellen dominierten instabilen Bereichen, aber auch in der geschützteren Lagune, wo sich Kalkschlamm und toniges Sediment ablagern (Tucker & Wright 1990). Als grasende Organismen, die Algen vom Untergrund schaben, haben die regulären Seeigel einen bedeutenden Anteil an der Wachstumsrate von Riffen (Dubinsky 1990, Tucker & Wright 1990). Indem sie den kalkigen Untergrund und Algen abkratzen, produzieren sie eine Menge Detritus. Die herbivoren Seeigel können ebenfalls einen großen Einfluß auf das Überleben einzelner Pflanzenspezies haben (Dubinsky 1990).

Die meisten irregulären Seeigel sind mikrophag, d. h. sie ernähren sich von winzig kleinen organischen Partikeln, die sie im Sediment finden. Dazu nehmen sie eine große Menge Sediment auf und filtern den nahrhaften Teil heraus. Die regulären Seeigel hingegen zeigen breit gefächerte Ernährungsweisen: Die meisten grasen ihre Nahrung mittels des Kieferapparates vom Untergrund ab, jedoch fressen manche Arten auch Korallen (Dubinsky 1990). Dort, wo sich reguläre Seeigel einen gemeinsamen Lebensraum mit Sanddollars teilen, greifen die Regulares die Sanddollars auch an (Smith 1984, Clarkson 1998).

Systematische Einordnung der Gattung *Pygurus*

In älteren Werken, wie z. B. dem *Treatise of Invertebrate Paleontology* (Kier 1966), wird die Gattung *Pygurus* noch als Vertreter der Cassiduloida innerhalb der Überordnung der Atelostomata gesehen. In der aktuellen Arbeit von Kroh & Smith (2010) wird jedoch die Bezeichnung Irregularia benutzt (die im *Treatise* als polyphyletische Gruppe gesehen und somit lediglich zur oberflächlichen Beschreibung genutzt wurde). Nach Kroh & Smith (2010) sind die Irregularia jedoch monophyletisch, d. h. die irregulären Seeigel können auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden (s. auch Diskussion „Geburtsstunde der Irregularität“). So gehört *Pygurus* innerhalb der Irregularia zur Stammgruppe Neognathostomata und wird als Stammgruppenvertreter gewertet (schriftl. Mitteilung Dr. M. Reich, 10.05.2011). Des Weiteren wird die Gattung der „pygurid clade“ zugeteilt. Die

Artbezeichnungen nach Struckmann sind in Tab. 1 zu finden.

veraltete Systematik nach Kier (1966):
- Stamm: Echinodermata
- Klasse: Echinoidea
- Unterklasse: Euechinoidea
- Überordnung: Atelostomata
- Ordnung: Cassiduloida
- Familie: Clypeidae
- Gattung: *Pygurus*

Systematik nach Kroh & Smith (2010):
- Stamm: Echinodermata
- Unterstamm: Echinozoa
- Klasse: Echinoidea
- Unterklasse: Euechinoidea
- Infraklasse: Irregularia
- Familie: Pyguridae
- Gattung: *Pygurus*

Synonymieliste nach Kier (1966):
- *Echinolampas montmollini* L. Agassiz 1836
- *Echinanthites* Leske 1778

Untersuchungsmaterial

Es handelt sich bei den untersuchten Sammlungsstücken um 19 mehr oder weniger komplette Seeigel und elf Bruchstücke aus dem Oberen Jura (Kimmeridge) der Region Hannover. Sie wurden von Struckmann in den Jahren vor 1880 im damaligen Dorf Ahlem und dem nahe gelegenen Mönckeberg, am Tönniesberg bei Bornum, dem Kahlberg nahe Echte, dem Petersberg bei Goslar und in Lauenstein am Ith gesammelt.

Die Stücke laufen unter den Inventarnummern NLMH 4438, 4439, 4440 a–c, 4442, 4443 a–c, 4444, 4451, 4455 a–e, 4456, 4457, 4458 a–b, 4459 a–b, 4466, 100951 a–f und 101358.

Abb. 10 Die ausgewählten Sammlungsstücke.



Erhaltungszustand

Der überwiegende Teil der 19 Stücke liegt in mehr oder weniger vollständiger Schalenerhaltung vor. Einige Coronen wurden bei der Diagenese kompaktiert und weisen daher leichte Brüche und Schrammen oder fehlende Schalenteile auf. Außerdem wurden elf Bruchstücke ausgewählt, die vier unterschiedlichen Inventarnummern zugeordnet wurden und daher womöglich als vier Coronen zu werten sind.

Methoden

Die Säuberung der Sammlungsstücke fand unter Aufsicht der geologischen Präparatorin des Landesmuseums Hannover, Frau Petra Widmann, mit heißem Wasser und einer Bürste statt. Dabei brach das kleinste Stück mit der Inventarnummer NLMH 4455 e an einer alten Klebekante entzwei, die Präparatorin klebte das Stück allerdings erneut. Für die Beschreibung wurden die Stücke zunächst mit der Lupe (Eschenbach, 12-fache Vergrößerung) und im weiteren Verlauf unter dem Mikroskop (Zeiss Stemi DRC, 40-fache Vergrößerung (Seriennummer 45 50 34)) analysiert. Die Sammlungsstücke wurden jeweils mit einem Foto der Apikalseite, der Oralseite und der sinistralen Seite erfasst. Sämtliche Fotos entstanden mit der Digitalkamera (Casio Exilim EX-H30) und wurden mit den Programmen Corel Draw 11 und GNU Image Manipulation Program (GIMP) nachbearbeitet. Da das Erstellen der Fotos sich über mehrere Tage erstreckte, resultieren aus den unterschiedlichen Lichtverhältnissen die verschiedenen Farbstiche. Die Zeichnungen der Sammlungsstücke sind auf Runzelkornpapier mittels Tusche und Zeichenfeder sowie Fettstift angefertigt worden.

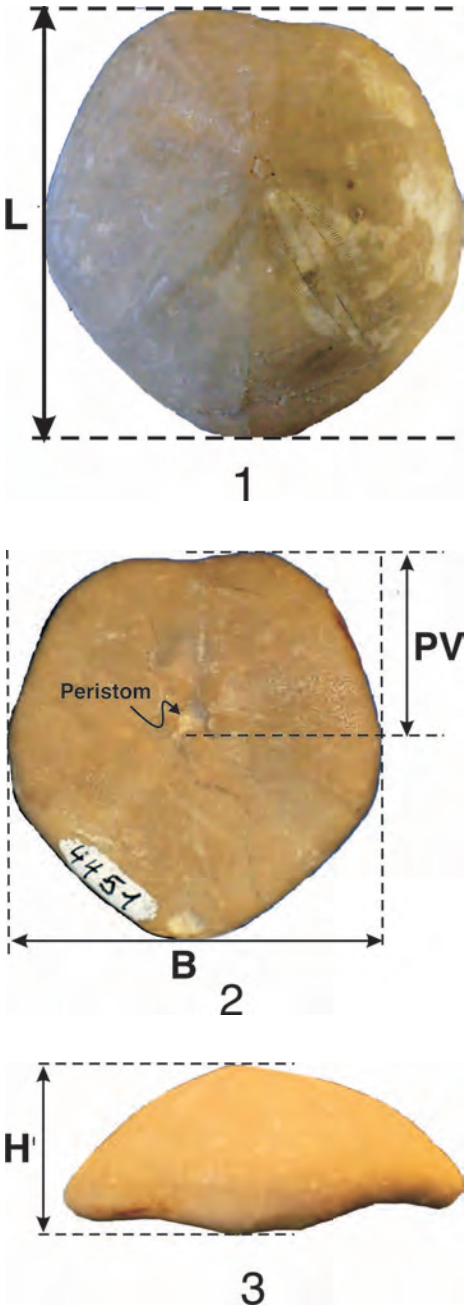


Abb.11 Apikalansicht (1) mit der Messstrecke Länge (L), Oralansicht (2) mit den Messstrecken Breite (B) und Abstand des Peristoms zum Vorderrand (PV), sowie die sinistrale Ansicht (3) mit der Messstrecke Höhe (H). Messstrecken definiert nach Ernst (1971).

Weiter wurden die Exemplare mittels einer Schieblehre vermessen. Die gewählten Messstrecken waren nach Ernst (1971) neben Länge (L), Breite (B) und Höhe (H) auch die Entfernung des Peristoms vom Vorderrand (PV). Aufgrund der Morphologie der vorliegenden Coronen konnten die Lage des Periprokts sowie der Analwinkel α nicht ermittelt werden. Länge und Breite werden am Ambitus, der breitesten Stelle der Corona, gemessen. Der PV-Wert beschreibt den Abstand des Peristoms zum Vorderrand der Corona. Die Strecke wurde so gemessen, dass der Durchmesser des Peristoms im Messwert enthalten ist (Abb. 11).

Die Coronen können durch Kompaktion deformiert sein. Wurde tektonisch bzw. durch das Gewicht der Sedimentauflast vertikaler Druck ausgeübt, so sind die gemessenen Werte für Breite und Länge größer, die für die Höhe jedoch geringer als zu Lebzeiten des Seeigels. Die Höhe ist besonders von der Deformation beeinflusst, wobei ontogenetisch jüngere Vertreter durch ihre dünneren Schalen noch stärker davon betroffen sind (Ernst 1971).

Ergebnisse

Beschreibung des fossilen Seeigels *Pygurus*

Ausgewählte Sammlungsstücke

Zu Beginn werden die ausgewählten Sammlungsstücke eingehend beschrieben. Zwei Exemplare mit bestem Erhaltungszustand werden beispielhaft und besonders ausführlich vorgestellt.

Abb. 12 Apikalansicht (links) und Oralansicht (rechts) des Sammlungsstücks NLMH 4451. Der Maßstab entspricht 1 cm.





Sammlungsnummer NLMH 4451

Bei dem Stück NLMH 4451 handelt es sich um einen kleineren Seeigel von 4,6 cm Länge in Schalenerhaltung. Der Umriss des flach konvexen Körpers kommt einem Fünfeck gleich, dessen Ecken starkabgerundet sind (Abb. 12). Am anterioren Ende hat der Umriss eine leichte, rundliche Einkerbung, am posterioren Ende

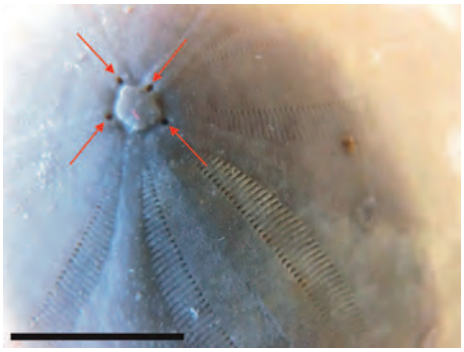


Abb. 13 Detailaufnahme des Apex von Sammlungsstück NLMH 4451. Die roten Pfeile weisen auf die Genitalporen hin, darüberhinaus sind anhand der Doppelporenreihen (vgl. Abb. 18) die Anfänge des I. und II. Ambulakralfeldes zu sehen. Der Maßstab entspricht 1 cm.

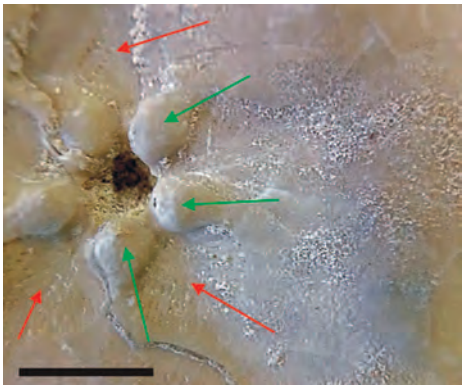


Abb. 14 Detailaufnahme des Peristoms von Sammlungsstück NLMH 4451. Die grünen Pfeile weisen auf die Bourrelets, die verdickten Enden der Interambulakralfelder. Dazwischen sind Phyllodien (rote Pfeile) zu sehen. Der Maßstab entspricht 1 cm.

erscheint die Ecke etwas stärker ausgeprägt und gleicht einem Fortsatz. So entstehen bereits eine bilaterale Symmetrie und eine klare anteroposteriore Orientierung. Der Apex ist dezentral und leicht nach anterior verschoben. Unter dem Mikroskop ist auf der Apikalscheibe eine starke Perforation zu erkennen. Um die Apikalscheibe herum angeordnet, jeweils am Anfang des ersten, zweiten, dritten und vierten Interambulakralfeldes, befinden sich die punktförmigen Öffnungen der Genitalporen (Abb. 13).

Ebenfalls am Apex entspringend verläuft ein Ambulakralfeld in einer schmalen, sich zum Rand hin verjüngenden Form gerade zum anterioren Ende. Dieses Ambulakralfeld wird mit der Nr. III bezeichnet (Abb. 5). Die beiden Ränder des Ambulakralfeldes bestehen aus je einer Reihe von Doppelporen, bei denen die äußere schlitzartig und die innere punktförmig aussieht. Die vier weiteren Ambulakralfelder folgen der eingangs erwähnten bilateralen Symmetrie und sind in Winkeln von 70 bis 80 auf der Corona verteilt. Zwischen den Ambulakralfeldern liegen die fünf Interambulakralfelder, die aus schmalen Tafeln aufgebaut sind.

Die Oralseite ist schwach konkav, wobei das dezentrale, nach vorn gewanderte Peristom die tiefste Depression bildet und dem Apex gegenüber liegt.

Auch die Oralseite (Abb. 12 und 14) liegt in vollständiger Schalenerhaltung vor, sodass die verdickten, rundlichen Enden der Interambulakralfelder, die Bourrelets, gut zu erkennen sind. Die Mundöffnung wird von blattartigen Strukturen gesäumt: Diese sogenannten Phyllodien, die sich jeweils zwischen den Bourrelets befinden, zeigen eine feine Perforation, die Blattadern ähnelt. Die Phyllodien bilden den Anfang der Furchen der Ambulakralfelder, die zwischen den leicht erhöhten Wülsten der Interambulakralfelder liegen und zum Rand der Corona hin leicht ansteigen. Am posterioren Ende ist das Periprokt zu sehen, das durch eine elliptische Vertiefung zu erkennen ist. Unter dem Mikroskop sind auf der Oralseite im Randbereich Stachelwarzen zu erkennen, die sich in ihrer Größe unterscheiden. Kleine

Stachelwarzen befinden sich auf den Interambulakralfeldern, größere auf den Ambulakralfeldern. Unter dem 40er-Objektiv sind die Stachelwarzen an ihrem großen ringförmigen Warzenhof und dem verhältnismäßig kleinen Warzenkegel sowie teilweise dem Warzenkopf zu erkennen (vgl. Abb. 7). Insgesamt erscheinen die Stachelwarzen sehr flach. Dies ist wahrscheinlich durch Abrollung der Corona im Sediment vor der Einbettung verursacht worden.

Die gesamte Oralseite ist von mikroskopisch kleinen, unregelmäßig geformten Granulationen übersät.

In der sinistralen Ansicht (Abb. 16) ist der Apex deutlich als höchster Punkt der Corona auszumachen.

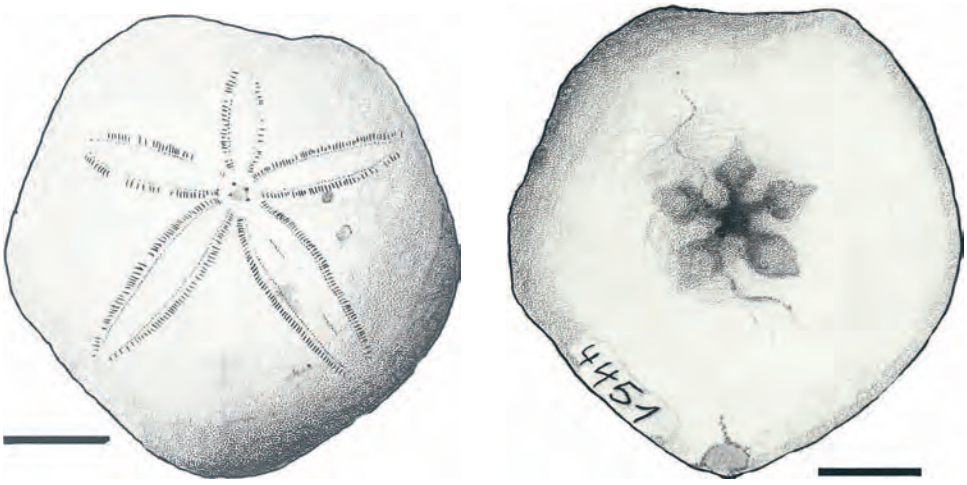
Das Gefälle des anterioren Teils ist etwas steiler als das im hinteren Bereich. Die Basisfläche zeichnet eine leichte Wellenlinie nach, wobei die Interambulakralfelder nach unten ragen, die Ambulakralfelder nach oben. Der Rand der Corona ist abgerundet.

Das einzige Anzeichen für Deformation bildet ein Riss (Abb. 15), der auf der Oralseite oben links beginnt, sich nach unten rechts fortsetzt und dann auf der Apikalseite am unteren rechten Rand verläuft.

Sammlungsnummer NLMH 4438

Mit einer Länge von 8,1 cm handelt es sich bei dem Stück mit der Inventarnummer 4438 (Abb. 17) um ein größeres Exemplar als 4451, das in Schalenerhaltung vorliegt. Der Umriss ist nahezu rund, jedoch am anterioren Ende etwas abgeflacht, und am posterioren Ende befinden sich zwei spiegelsymmetrische Einkerbungen, sodass der Eindruck von drei lobenförmigen Fortsätzen entsteht. Am nach anterior verschobenen Scheitelpunkt ist eine annähernd kreisförmige Platte zu sehen, die unter dem Mikroskop eine starke Perforation zeigt. Von dieser gerade nach anterior ausgehend, befindet sich eins der fünf Ambulakralfelder. Die zwei doppelporigen Strahlen bilden eine blütenblattartige

Abb. 15 Zeichnungen des Sammlungsstücks NLMH 4451. Apikalansicht (links) mit einem Riss am rechten unteren Rand und Oralansicht (rechts), mit einem Riss durch das Peristom. Der Maßstab entspricht 1 cm (Original A. Beckmann).



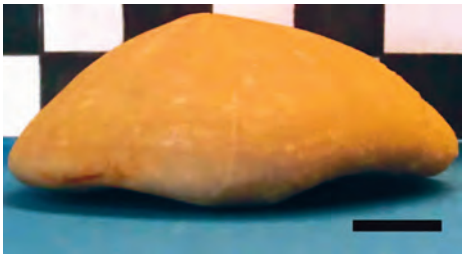


Abb. 16 Sinistrale Ansicht des Sammlungsstücks NLMH 4451, links vorderer, rechts hinterer Bereich. Der Maßstab entspricht 1 cm.

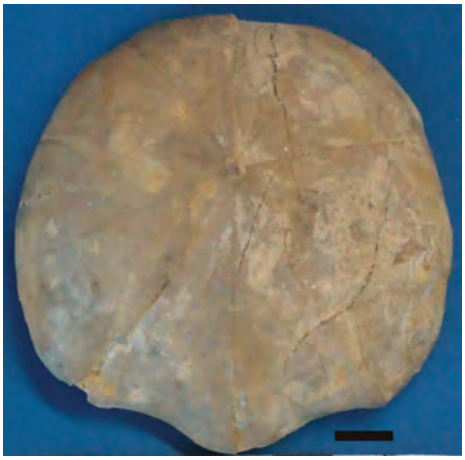


Abb. 17 Apikalansicht des Sammlungsstücks NLMH 4438. Der Maßstab entspricht 1 cm.

Struktur, die zum Rand der Corona führt, an der sich die Form verjüngt und ein geschlossenes Ambulakralfeld bildet. In einem Winkel von ca. 70° sind die weiteren vier Petalodien bilateralsymmetrisch auf der Corona angeordnet, der posteriore Winkel (also der Bereich des 5. Interambulakralfeldes) ist mit 61° der kleinste.

Die Doppelporenpaare bestehen jeweils aus einer großen, schlitzartigen äußeren und einer kleinen, punktförmigen inneren Öffnung (Abb. 18). Die Interambulakralfelder sind aus schmalen, länglichen Täfelchen zusammengesetzt, die mit glatten Nähten aneinander gefügt sind. Die gesamte Corona ist von Stachelwarzen bedeckt, die bei Betrachtung unter dem Mikroskop (40er-Objektiv) jeweils an der ringförmigen Vertiefung, dem Warzenhof, und teilweise sowohl der Erhöhung des Warzenkegels, als auch des Warzenkopfes erkennbar sind. An den meisten Stachelwarzen ist der Warzenkopf jedoch nicht mehr vorhanden, sondern auf Höhe des Warzenhalses abgebrochen. Die Stachelwarzen sind im Bereich rund um das Ambulakralfeld III größer ausgebildet und haben einen größeren Abstand zueinander als auf dem Rest der Corona, dort sind sie klein und engständig. In den Zwischenräumen können mit der Lupe noch weitere kleine kugelförmige Erhöhungen ausgemacht werden. Zum einen handelt es sich hierbei um Granulationen, zum anderen aber um Körnchenwarzen, an denen Sekundärstacheln inserieren, die ringförmig um die Hauptstachelwarzen angeordnet sind.

Auf der konkaven Oralseite ist knapp die Hälfte der Schale nicht mehr erhalten. Bei den erhaltenen Partien kam es zur Bildung von Calcit-Einkristallen, die an ihren Spaltflächen erkennbar sind (Abb. 19). Den tiefsten Punkt bildet das Peristom, das wiederum dezentral etwas nach vorn verschoben ist und so dem Apex der Apikalseite gegenüber liegt. An das Peristom schließen sich – sternförmig angeordnet – die fünf Furchen der Ambulakralfelder an, die zum Rand hin leicht ansteigen. Gleichermaßen sind die erhöhten Interambulakralfelder zu sehen, die ebenso der konkaven Form folgen. Eine Ausnahme bildet das Ambulakralfeld V, dessen Vertiefung

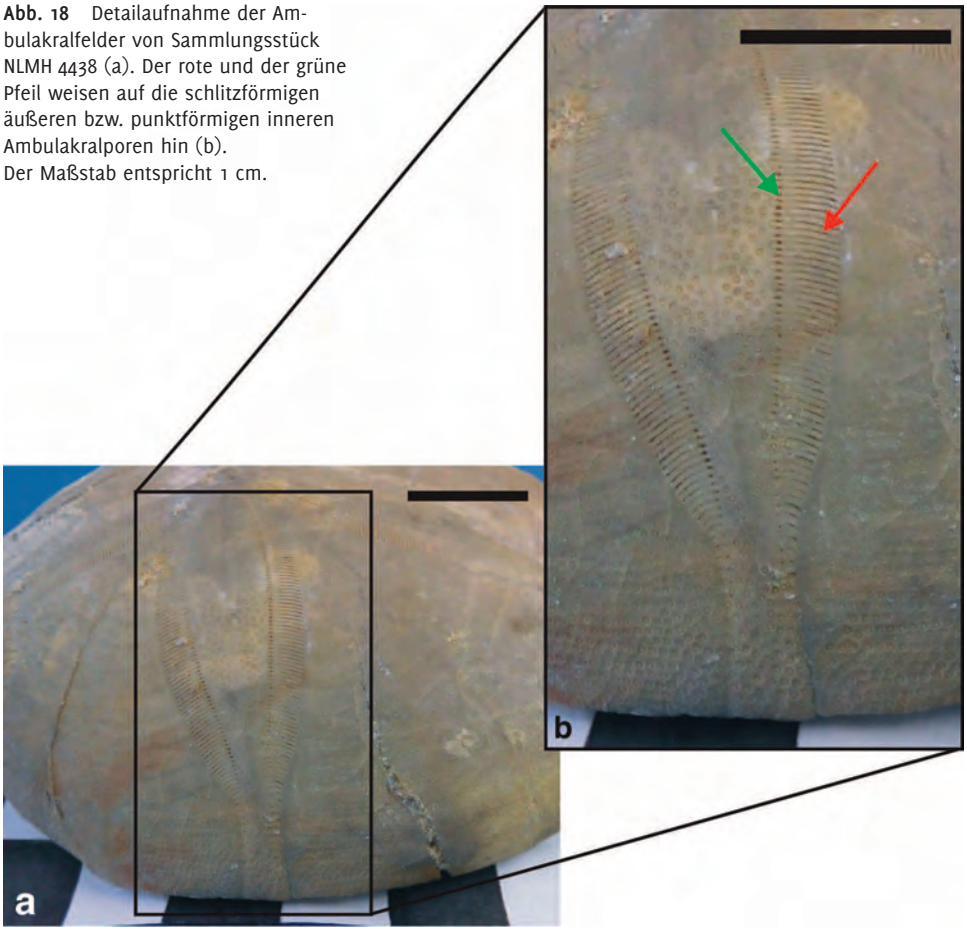


Abb. 18 Detailaufnahme der Ambulakralfelder von Sammlungsstück NLMH 4438 (a). Der rote und der grüne Pfeil weisen auf die schlitzförmigen äußeren bzw. punktförmigen inneren Ambulakralporen hin (b). Der Maßstab entspricht 1 cm.

besonders stark ausgeprägt ist und bei dem auch der Rand der Corona abgesenkt ist. Die Enden der Interambulakralfelder, sind zur Mundöffnung gerichtet, leicht verdickt und bilden die Bourrelets. Diese sind aufgrund des unvollständigen Erhaltungszustandes nur an drei der fünf Interambulakralfelder (Nr. 2, 3 und 4) zu erkennen. Am posterioren Fortsatz stellt eine vertiefte Mulde das Periprokt dar. Dort, wo die Schale erhalten ist, sind Stachelwarzen zu sehen, die in ihrem Erscheinungsbild denen der Apikalseite entsprechen. Sie unterscheiden sich allerdings in Bezug auf ihre Größe: Die Stachelwarzen der Ambulakralfelder sind größer als die der Interambulakralfelder.

In der sinistralen Ansicht ist deutlich die flach konvexe Form der Corona zu sehen, die vorn wie abgeschnitten wirkt (Abb. 20). Der Rand der Corona ist abgerundet, wobei er auf der sinistralen Seite eingebrochen ist. Dieser Bruch folgt dem horizontalen Verlauf der Plattengrenzen.

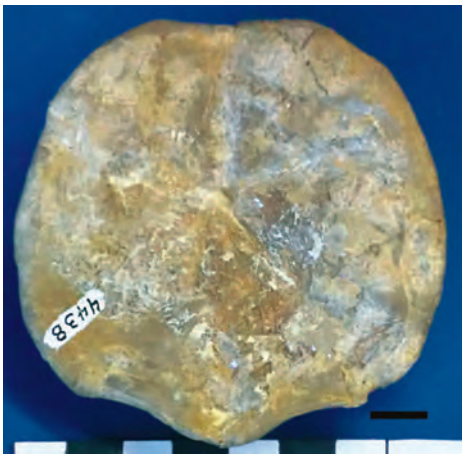




Abb. 20 Sinistrale Ansicht des Sammlungsstücks NLMH 4438, links vorderer, rechts hinterer Bereich. Der Maßstab entspricht 1 cm.

Abb. 19 Oralansicht des Sammlungsstücks NLMH 4438 mit Calcit-Einkristallen. Der Maßstab entspricht 1 cm.

Größen und Größenverteilung

Die Sammlungsstücke wurden wie eingangs erwähnt mit den Messstrecken, die durch Ernst (1971) definiert sind, vermessen. In Tab. 3 sind die Messwerte festgehalten. Es konnten nur zwölf der 19 Coronen sinnvoll vermessen werden. Die anderen waren zu sehr deformiert oder unvollständig erhalten, sodass von einer Vermessung abgesehen wurde. Gleiches gilt für die Bruchstücke. Die gut erhaltenen Sammlungsstücke können grob in zwei Größenklassen eingeteilt werden: Zum einen gibt es kleine Stücke mit einer Länge von etwa 4 bis 5 cm, zum anderen größere von 8 bis 9 cm.

Diskussion

Geburtsstunde der Irregularität

Die bedeutendste Entwicklung der Echinoidea ist die der Irregularität und damit einhergehend der Weg zum infaunalen Leben, d. h. zum Leben im Sediment. Im Paläozoikum waren alle Seeigel noch radiärsymmetrisch-pentamer und lebten überwiegend auf steinigem, harten Untergrund. Erst beginnend mit dem Mesozoikum erschlossen die Seeigel neue Lebensräume, vor allem lockeres Sediment, das sich zum Eingraben eignete. Dies war eine neue Nische für die Echinoidea (Smith 1984). So vollzog sich im Unteren Jura, innerhalb der geologisch gesehen relativ kurzen Zeit von 10 bis 15 Mio. Jahren (Abb. 21) die Entwicklung der irregulären Seeigel (Sprinkle & Kier 1987). Diese Entwicklung kann an der Stammeslinie der *Eodiadema-Plesiechinus-Galeropygus* festgemacht werden (Smith 1984). Zwar wurde früher davon ausgegangen, dass diese Entwicklung bereits in der Trias begann, allerdings konnten dafür keine Hinweise gefunden werden. Vielmehr spricht das Fehlen von Zwischenformen dafür, dass die Entwicklung zur Irregularität sehr sprunghaft und schnell erfolgte (Kier 1982).

Tab. 2 Messwerte der Seeigel-Individuen von Pygurus. Der PV-Wert beschreibt den Abstand zwischen Peristom und dem Vorderrand der Corona. Es wurden nur solche Exemplare in die Tabelle aufgenommen, bei denen mindestens drei Werte gemessen werden konnten. Die anderen Sammlungsstücke sind von Deformationen so beeinträchtigt, dass keine verlässlichen Messwerte erstellt werden konnten. Fehlende und unsichere Werte sind mit * gekennzeichnet.

Inv.Nr.	Länge (cm)	Breite (cm)	Höhe (cm)	PV (cm)
4438	8,1	8,2	2,5	3,5
4440 a	7,9	8,2	3,1	3,5
4440 b	8,5	8,5	3,1	3,5
4444	9,5	9,3	3,0	4,3
4451	4,6	4,5	1,6	2,1
4455 a	4,3	4,1	1,7	1,7
4455 b	4,5	4,3	1,8	2,0
4455 c	4,4	4,2	1,9	*
4455 d	4,6	4,6	2,0 *	*
4455 e	2,1	1,7	1,2	1,0 *
4458 a	2,9	2,8	1,2 *	*
4459 a	3,6	3,1	1,4	*

Die ersten irregulären Seeigel entwickelten sich ursprünglich aus den kleinen, opportunistisch lebenden *Eodiadema*. Die omnivore Art hatte noch einen Kieferapparat mit diamantförmigen Zähnen. Diese Zahnform ermöglicht einen Selbstschärfemechanismus, der auch in einem sehr kleinen Maßstab (ausgewachsene *Eodiadema* sind lediglich 1 cm groß) funktioniert. Im Weiteren Verlauf der Entwicklung begann *Eodiadema* sich vom organischen Material im losen Sediment zu ernähren (Smith 1984).

Nach dieser bahnbrechenden Entwicklung folgte eine schnelle Radiation innerhalb des neu erschlossenen Lebensraumes. Im Laufe des Unteren Jura (Sinemurium, 197–190 Mio. Jahre) entwickelte sich *Plesiechinus*. Dieser hatte bereits ein abgeflachtes Gehäuse und war so für das Graben in losem Sediment besser angepasst und bot außerdem weniger Angriffsfläche für Wellen- und Strömungsaktivität. Des Weiteren wurden mehr und kleinere, dünnere Stachelwarzen und damit einhergehend auch kleinere Stacheln gebildet. Vor der Trias hatten die Seeigel noch jeweils eine Stachelwarze pro Gehäuseplatte. Solche Stacheln lassen es allerdings nicht zu, sich mit Detritus zu bedecken oder sich gar im Sediment zu vergraben, um sich so vor Fressfeinden zu schützen oder neue Nahrungsquellen zu finden (Kier 1974). Die Stacheln hatten aufgrund der abgeflachten Gehäuseform auch mehr Kontakt zum Untergrund, was der Fortbewegung zugutekam (Abb. 22B). *Plesiechinus* lebte wahrscheinlich wie ähnliche rezente Arten

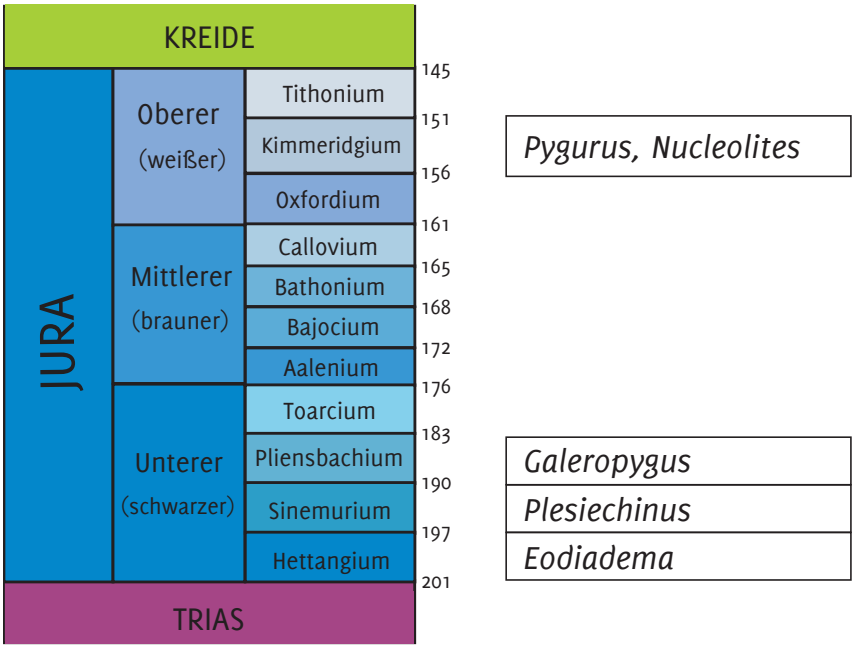


Abb. 21 Die Entwicklung von der regulären *Eodiadema* hin zum irregulären Galeropygus fand innerhalb des Unteren Jura *statt*. Hinweise, dass diese Entwicklung bereits in der Trias stattfand, wurden bisher nicht gefunden. Vielmehr weisen die wenigen Zwischenformen auf eine sehr abrupte, schnelle Evolution hin. Zusätzlich ist auch das Vorkommen von *Pygurus* und *Nucleolites* (Steinke 2010) im Kimmeridge gezeigt. Basierend auf Walker & Geissman (2009).

nicht komplett vergraben, sondern lediglich mit lockeren Sedimentpartikeln bedeckt (Smith 1984).

In der weiteren Entwicklung ging der Kieferapparat verloren, den *Plesiechinus* noch besaß. Somit war bei *Eogaleropygus*, der sich aus *Plesiechinus* entwickelte, das Peristom verkleinert, und er nahm vermutlich keine großen Mengen an Sediment auf, sondern hatte eine Nahrungsquelle, die noch reich an organischem Material war (Smith 1984). Zudem begannen die Ambulakralporen sich zu differenzieren, sodass auch auf eine Spezialisierung der Ambulakralfüßchen geschlossen werden kann. So dienten fortan die Ambulakralfüßchen der Apikalseite zur Respiration, die der Oralseite waren immer noch mit Saugnäpfen versehen und konzentrierten sich nahe des Peristoms, um Nahrung in das Peristom zu leiten. Die Stachelwarzen und damit die Stacheln wurden dichter und kleiner, die im Gegensatz zu großen Stacheln das Graben nicht behindern (Etter 1994). Dicht gestellte, kurze Stacheln und eine vergrößerte Oberfläche sind bei den Sanddollars im Paläogen aber auch zu einer hoch spezialisierten Ernährungsform weiterentwickelt. Der Sanddollar gräbt sich dicht unter der Grenze zwischen Wasser und Sediment entlang, und das dichte Stachelkleid an der Oberseite siebt die kleinen organischen Partikel aus dem sandigen Sediment heraus (Etter 1994).

Eogaleropygus ernährte sich wahrscheinlich von dem Sediment unter sich und lebte vollkommen im Sediment vergraben. Jedoch befand sich das Periprokt noch im

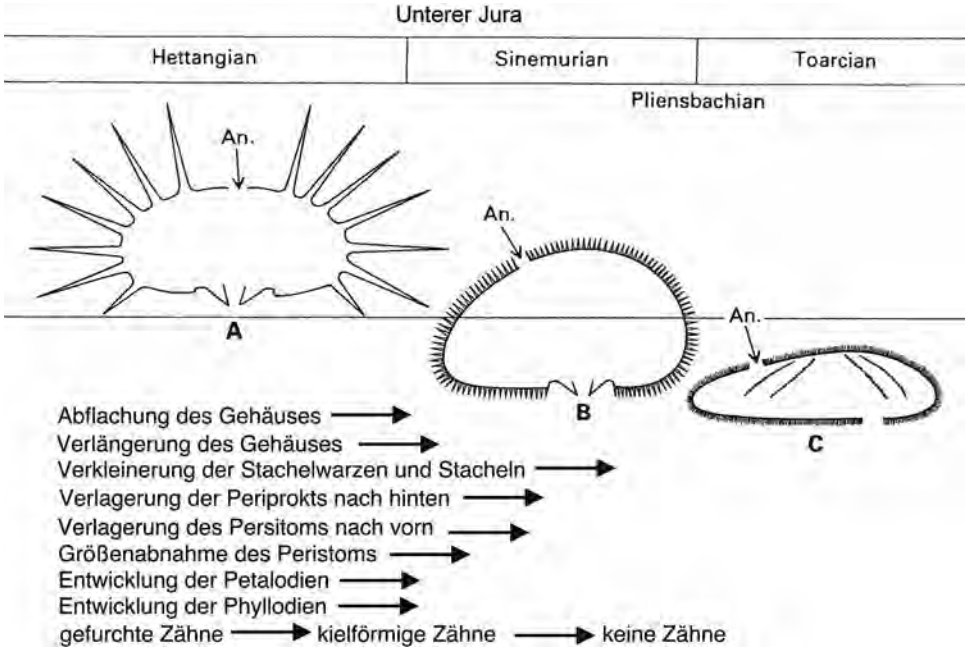


Abb. 22 Variation der Coronenform und die damit verbundene Änderung der Lebensweise. A zeigt ein reguläres *Eodiadema,* B den weiterentwickelten *Plesiechinus* und C den *Galeropygus*. „An." Position des Anus oder Periprokts. Verändert nach Sprinkle & Kier (1987).

Apex, und so wurde bereits durchgefiltertes Sediment teils erneut aufgenommen, was eine sehr ineffiziente Art der Ernährung darstellt.

Beim erdgeschichtlich jüngeren *Galeropygus* sitzt das Periprokt zwar auch im Apex, dort entspringt allerdings eine Mulde, die nach hinten führt (Smith 1984) und so das durchgefilterte Sediment vom Seeigel wegleitet. Die Entwicklung wird in Abb. 22 schematisch gezeigt und die wichtigsten evolutiven Schritte aufgelistet.

Das infaunale Leben bringt allerdings auch einige Probleme mit sich. Zum einen müssen die Ambulakralfüßchen stets von sauerstoffreichem Wasser umspült werden – dies ist vor allem in sehr feinkörnigem Sediment nicht gegeben – zum anderen werden Mechanismen benötigt, die das Graben und die Fortbewegung im Sediment ermöglichen (Smith 1984).

In sandigem Sediment bestehen aufgrund des größeren Porenraums keine Probleme bezüglich der Sauerstoffversorgung. Die tiefgrabenden Spatangoida haben besondere Strategien, um die Atmung zu gewährleisten. Sie halten neben einem Bewässerungskanal auch mehrere Entwässerungskanäle frei, um den Fluss an O_2-reichem Wasser aufrechtzuerhalten (Smith 1984). Ein weiteres Problem wird bei manchen Arten durch speziell angepasste Stachelwarzen gelöst. Sie zeigen eine Vergrößerung des Warzenhofs zu einer Seite, was die Fortbewegung in eine bestimmte Richtung verbessert (s. auch Material und Methoden, Morphologie).

Im Kimmeridge, gegen Ende des Jura,

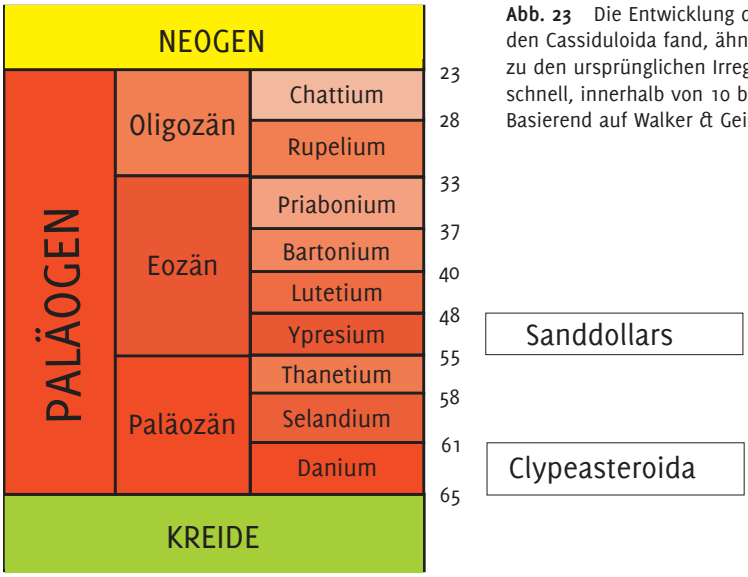


Abb. 23 Die Entwicklung der Clypeasteroida aus den Cassiduloida fand, ähnlich wie die Entwicklung zu den ursprünglichen Irregulares, ebenfalls sehr schnell, innerhalb von 10 bis 15 Mio. Jahren, statt. Basierend auf Walker & Geissman (2009).

war diese Entwicklung schon sehr weit fortgeschritten. *Pygurus* zeigt zum einen durch die ausgeprägte Floscelle ein sehr weit entwickeltes Merkmal. Zum anderen ist das Periprokt in dieser Gattung bereits auf die Oralseite verschoben.

Eine ähnlich schnelle Entwicklung fand auch bei den Clypeasteroida, zu denen auch die Sanddollars gehören, statt. Diese entwickelten sich aus den Cassiduloida innerhalb des Paläozäns, die Sanddollars kommen seit dem Eozän vor (Kier 1982).

Diese schnellen Veränderungen gehen häufig mit neuen Ernährungsweisen einher. So begünstigt der Großteil der morphologischen Unterschiede zwischen regulären und irregulären Seeigeln die Aufnahme von Sediment, aus dem dann der organische Anteil herausgefiltert wird (Kier 1982).

Ablagerungsraum und Taphonomie

Die Überlieferung der Corona hängt sowohl von der Morphologie des Seeigels als auch von seinem Lebensraum ab (Smith 1984). So haben die erdgeschichtlich jüngeren Arten aufgrund ihres rigiden Gehäuses mehr Potenzial zur Erhaltung als die paläozoischen Arten, deren Corona aus einzelnen Platten bestand, die lediglich durch organisches Gewebe zusammengehalten wurden. Reguläre Seeigel bevorzugen zudem eher Bereiche, in denen Erosion stattfindet, wohingegen irreguläre Seeigel sich in Bereichen mit unverfestigtem Sediment aufhalten, in denen das Erhaltungspotenzial höher ist (Smith 1984).

Von der Erhaltung der Stücke kann laut Smith (1984) auf die Art des Todes und den Ablagerungsraum geschlossen werden. Beim überwiegenden Teil der ausgewählten Stücke ist die gesamte Corona ohne Stacheln erhalten. Bei Stücken in diesem Zustand kann davon ausgegangen werden, dass der Seeigel nach seinem Tod noch einige Zeit frei auf dem Meeresboden lag, bevor er endgültig eingebettet wurde (Smith 1984). Da die Corona in einem Stück vorliegt, kann daraus geschlossen werden, dass im Ablagerungsraum wenig Bewegung durch Strömungen oder

Wellenaktivität erzeugt wurde, sodass sie nicht durch das Hin- und Herrollen zerbrach. Die Seeigel haben möglicherweise in der beruhigten Zone des *patch reefs* gelebt. In diesem Fall kann der Tod durch ein Massensterben, Vergreisung oder den Angriff von Seesternen erfolgt sein. Diese Art der Einbettung ist in den ruhigen Gewässern des Jura sehr häufig (Smith 1984).

Nach dem Tod beginnen die organischen Weichteile zu verwesen. Da die Stacheln und andere Anhänge lediglich durch Muskeln und die dünne Schicht der Epidermis mit dem Gehäuse verbunden sind, kommt es während der Verwesung zum Verlust der Körperanhänge. Bei der Einbettung verarmt der anfänglich magnesiumreiche Calcit an Magnesium. Des Weiteren werden die porösen Gehäuseplatten mit Calcit aufgefüllt, der der gleichen optischen Orientierung folgt wie der ursprüngliche Calcit (Smith 1984).

Systematik

Bei der Beschreibung der Sammlungsstücke fällt auf, dass die kleineren Exemplare im Umriss einem Fünfeck mit abgerundeten Ecken gleichen. Die größeren Stücke haben einen annähernd runden Umriss mit einem posterioren Fortsatz und jeweils einer Mulde zu jeder Seite. Diese Stücke lassen sich der Art *Pygurus blumenbachi* zuordnen, wie es schon Struckmann tat. Die Beschreibung deckt sich weitgehend mit der von Beurlen (1933) und Kier (1962). In der Vergangenheit wurde *Pygurus blumenbachi* auf den Korallenoolith beschränkt. *Pygurus royeri* (auch *Pygurus royerianus*) galt als der dem *P. blumenbachi* ähnliche Vertreter im Kimmeridge (Beurlen 1933). Jedoch zweifelten viele Autoren (Coutteau, Desor und de Loriol zitiert nach Beurlen (1933)) die Eigenständigkeit dieser Art immer wieder an: Die Unterschiede zwischen beiden Arten bestünden darin, dass *P. royeri* breiter und weniger hoch als *P. blumenbachi* sei und kleinere Stachelwarzen im adapikalen Bereich aufweise (Beurlen 1933).

Das Stück, das von Struckmann als *P. royeri* bezeichnet wurde, ist allerdings in so schlechtem Erhaltungszustand, dass eine Unterscheidung anhand der Länge und Breite nur schwer möglich ist. Die Stachelwarzen im Bereich des Ambulakralfeldes III sind allerdings, ähnlich wie bei den *P.-blumenbachi*-Vertretern, ebenfalls vergrößert, daher liegt es nahe, dass es sich bei dem vermeintlichen *Pygurus royeri* ebenfalls um *Pygurus blumenbachi* handelt. Beim Blick auf die Messwerte für Länge und Breite fallen nur zwei Stücke mit einer größeren Breite als Länge auf (Stücke NLMH 4438 und 4440 a, Tab. 3). Jedoch sind die Unterschiede so gering (1–3 mm), dass sie keine eindeutige Aussage zulassen. Weiter gibt Struckmann in seiner Beschreibung des Hannoverschen Oberen Jura (1878) an, dass auch er *P. royeri* mit *P. blumenbachi* gleichstellt. Dieser Seeigel wurde erstmals 1837 von Koch und Dunker beschrieben, damals aber als *Clypeaster blumenbachi* bezeichnet (Beurlen 1933). Louis Agassiz stellte 1839 die Gattung *Pygurus* auf (Kier 1966) und ordnete dieser im Jahre 1847 auch den *Pygurus blumenbachi* zu (Beurlen 1933).

Die kleineren, deutlich pentagonalen Coronen gehören der Art *Pygurus jurensis* an. Sie wurden bereits von Struckmann richtig als solche benannt, und die Beschreibung deckt sich mit der von Beurlen (1933). Diese Art wurde von Marcou im Jahre 1848 zum ersten Mal beschrieben und ist laut Beurlen (1933) auf das Kimmeridge beschränkt. Struckmann (1878) beschreibt das Vorkommen der Art im mittleren Kimmeridge als selten. Das Vorkommen von *P. blumenbachi* gibt

Struckmann (1878) nur für den Unteren Jura und ebenfalls als sehr selten an.

Danksagung

Vor mehr als 15 Jahren fand ich meinen ersten und bis heute einzigen fossilen Seeigel in der Kiesumrandung des Gartens meiner Großmutter. Damals konnte ich noch nicht ahnen, dass diese Tiere mich noch einmal so intensiv begleiten und zum Thema meiner Bachelorarbeit werden würden. Leider war es nur ein Steinkern und auch kein irregulärer, aber damit durfte ich mich in den letzten 3 Monaten ausgiebig beschäftigen.

Ich möchte mich zuerst bei Frau Dr. Annette Richter für die exzellente Betreuung dieser Arbeit bedanken. Außerdem danke ich Herrn Prof. Dr. Carsten Brauckmann dafür, dass er diese Arbeit auf hohem wissenschaftlichem Niveau intensiv begleitet hat.

Auch danke ich Frau Petra Widman dafür, dass ihr auffiel, wie viel unter dem 130 Jahre alten Staub zu finden ist und Herrn Dr. Mike Reich sowie Frau Dr. Inga Hense für die Hilfe in Bezug auf die Systematik. Frau Katharina Swirski sei für den germanistischen Beistand gedankt. Meinem Vater danke ich für die Beantwortung von Computerfragen und den Zugang zur Hamburger Bibliothekswelt und meiner Mutter für das Korrigieren meiner Kommasetzung.

Außerdem gilt mein Dank meinen lieben Mitbewohnern.

Arbeit eingereicht: 23.03.2012
Arbeit angenommen: 14.08.2012

Annika Maj-Britt Kristin Beckmann
Madachstraße 6
72810 Gomaringen, Deutschland
Institut für Geologie
Universität Tübingen

Literatur

Benton, Michael J.; Harper, David A. T. (2009): Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. – Oxford.

Beurlen, Karl (1933): Revision der Seeigel aus dem Norddeutschen Jura, 1. Teil: Die irregulären Seeigel. - Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt, 152: 1–98; Berlin.

Clarkson, Euan Neilson Kerr (1998): Invertebrate Palaeontology and Evolution. – Oxford.

Dubinsky, Zvi (1990): Ecosystems of the World, 25: Coral Reefs. – Amsterdam.

Durham, J. W. (1966): Echinoids. - In: Moore, Raymond C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U: Echinodermata 3, Vol. 1. – Geological Society of America and University of Kansas Press: U211–U269; Lawrence.

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

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

Grawe-Baumeister, Joachim; Schweigert, Günther; Dietl, Gerd (2000): Echiniden aus dem Nusplinger Plattenkalk (O-Kimmeridgium, Südwest-Deutschland); Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), 286: 1–39. – Stuttgart.

Kier, Porter M. (1962): Revision of the Cassiduloid Echinoids. – Smithsonian Miscellaneous Collections, 144, 3: 1–262; Washington.

Kier, Porter M. (1966): Cassiduloids. – In: Moore, Raymond C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U: Echinodermata 3, Vol. 2. – Geological Society of America and University of Kansas Press: U492–U503; Lawrence.

Kier, Porter M. (1974): Evolutionary Trends and Their Functional Significance in the Post-Paleozoic Echinoid. – Supplement to Vol. 48, 3 of the Journal of Paleontology Memoir (The Paleontological Society), 5: 1–95; Boulder.

Kier, Porter M. (1982): Rapid Evolution in Echinoids. – Palaeontology, 25: 1–9; Copenhagen.

Kroh, Andreas; Smith, Andrew B. (2010): The Phylogeny and Classification of Post-Palaeozoic Echinoids. – Journal of Systematic Palaeontology, 8, 2: 147–212; London.

Melville, R. V.; Durham, J. W. (1966): Introduction. – In: Moore, Raymond C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U: Echinodermata 3, Vol. 1. – Geological Society of America and University of Kansas Press: U212–U213; Lawrence.

Müller, Arno Hermann (1978): Lehrbuch der Paläozoologie. – Jena.

Rades, Eike Friedrich (2009): Meereskrokodilzähne aus dem Oberjura Hannovers. – Naturhistorica – Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover, 151: 29–53; Hannover.

Rothe, Peter (2009): Die Geologie Deutschlands. – Darmstadt.

Schmidt, Klaus (1978): Erdgeschichte. – Berlin.

Smith, Andrew (1984): Echinoid Palaeobiology. – London.

Sprinkle, James; Kier, Porter M. (1987): Subphylum Echinodermata. – In: Boardham, Richard S.; Cheetham, Alan H.; Rowell, Albert J. (Hrsg.): Fossil Invertebrates: 550–611; Oxford.

Stanley, Steven M. (2001): Historische Geologie. – Heidelberg.

Steinke, Heiko (2010): Vom Jurameer bis zur heutigen Nordsee. Vergleich des fossilen irregulären Seeigels *Nucleolites* mit dem rezenten Herzseeigel *Echinocardium cordatum*. – Naturhistorica – Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover, 152: 113–152; Hannover.

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

Tucker, Maurice E.; Wright, V. Paul (1990): Carbonate Sedimentology. – Oxford.

Walker, J. D.; Geissman, J. W. (2009): Geologic Time Scale. Geological Society of America. – Boulder.

Glossar

adapikal im Bereich des Apex oder Scheitelpunkts.

carnivor fleischfressend.

Corona Bezeichnung für das Gehäuse der Seeigel.

Diagenese geologischer Prozess in dem lockere Sedimente zu Gestein verfestigt werden.

herbivor pflanzenfressend.

infaunal im Sediment vergraben lebend.

Kambrium Epoche in der Erdgeschichte vor 545 bis 495 Mio. Jahren.

Korallenoolith lithostratigraphische Einheit des Oberen Jura in Nordwestdeutschland.

Madreporenplatte eine Platte im Apikalsystem, die neben der Genitalpore auch noch kleinere Poren besitzt, die sich in den Steinkanal des Ambulakralsystems öffnen.

Mesozoikum Epoche in der Erdgeschichte von 250 – 65 Mio. Jahren.

monophyletisch eine Gruppe, die auf eine gemeinsame Stammform zurückgeht, gilt als monophyletisch.

omnivor allesfressend.

paläozoisch das Paläozoikum betreffend. Eine Epoche in der Erdgeschichte vor 545 – 250 Mio. Jahren.

Pedizellarien zangenartige Fortsätze am Gehäuse des Seeigels zur Abwehr von Fressfeinden und Parasiten.

polyphyletisch eine Gruppe, die nicht auf eine gemeinsame Stammform zurück geht, gilt als polyphyletisch.

Sphaeridien winzige, rundliche Anhänge in der Nähe des Peristoms, die als Gleichgewichtsorgane fungieren.

Taphonomie die Geschichte eines Organismus von seinem Tod über die Einbettung im Sediment bis hin zur Fossilisation.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Naturhistorica - Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: 153

Autor(en)/Author(s): Beckmann Annika Maj-Britt Kristin

Artikel/Article: Neubewertung des oberjurassischen irregulären Seeigels Pygurus (Echinoidea) aus den Kimmeridge-Kalksteinen des westlichen Hannovers 43-68