

PEDICELLARIEN SPÄT-NORISCHER ECHINIDEN AUS DER HALLSTÄTTER TIEFSCHWELLEN-FAZIES, NÖRDLICHE KALKALPEN

Helfried Mostler

Mit 8 Abbildungen, 2 Tabellen und 7 Fototafeln

Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Innsbruck, Innrain 52, A-6020 Innsbruck, Austria
e-mail: Helfried.Mostler@uibk.ac.at

Zusammenfassung

Pedicellarien (Skelettanhänge von Echiniden) sind mit ein Baustein für die Systematik rezenter Seeigel. Sie sind ab dem frühen Ordovizium nachgewiesen mit Merkmalen, die ihre Herkunft aus Echinidenstacheln belegen. Während des mittleren und späten Ordoviziums und dem frühesten Silur ändern sich die Pedicellarien, die ausschließlich tridentate Typen sind, kaum. Erst im mittleren Silur gesellen sich die ersten ophicephalen Pedicellarien hinzu. Im Mitteldevon treten bereits höher entwickelte tridentate und ophicephale Pedicellarien auf. In diese Zeit fällt das Erstauftreten von globiferen Klappen. Obwohl aus dem Karbon und dem frühen Perm Pedicellarien beschrieben wurden, sind es wenig aussagekräftige Formen. Durch den Niedergang der Echiniden, wodurch diese auf nur mehr zwei Familien schrumpfen, sind die Pedicellarien im späten Perm bisher auf wenig differenzierte Formen beschränkt. Die Perm/Trias-Grenze hat nur eine Familie (Miocidaridae) überschritten. Erst in der älteren Mitteltrias lassen sich Pedicellarien wieder nachweisen, die zunächst wenig differenziert sind und sich meist auf tridentate Formen beschränken. In der späten Trias setzt eine starke Radiation der Pedicellarien ein, die im späten Nor gipfelt. Aus den spätnorischen Hallstätter Kalken wurden 35 neue Typen von Pedicellarienklappen mittels Essigsäure herausgelöst, wovon 29 auf das späte Nor beschränkt sind. Vorherrschend sind die tridentaten Klappen mit 14 neuen Typen, während die ophicephalen Pedicellarien nur mit 9 Typen vertreten sind. Gerade diese Pedicellariengruppe fällt deshalb auf, weil ihre Formen sich sehr stark sowohl von den paläozoischen und mitteltriassischen als auch jurassischen und kretazischen unterscheiden. Die globiferen Pedicellarienklappen sind mit sechs neuen Formen vertreten, die, wenn auch stark abweichend, Ähnlichkeiten zu kretazischen Pedicellarien zeigen. Weiters hinzu kommen sechs Typen, die als stark modifizierte, rostrate Formen aufgefasst werden und wahrscheinlich ausschließlich auf das späte Nor beschränkt sind. Völlig von allen Bauformen rezenter Pedicellarien abweichend sind die in dieser Studie neu aufgestellten foliferen und dentiferen Pedicellarienklappen. Mit dieser Studie soll aufgezeigt werden, dass während des späten Nors in der Tiefschwellenfazies des Hallstatt-Meliatta Ozeans eine reiche, sehr differenzierte Echinidenfauna präsent war.

Abstract

Pedicellarians (skeletal appendices of echinids) are important elements for the systematics of modern sea-urchins. They are known to occur since the Early Ordovician, showing characteristic features that demonstrate their origin from echinoid spines.

During the Middle and Late Ordovician and Early Silurian, the pedicellarians, all being tridentate forms, underwent few changes. The first ophicephale pedicellarians did not occur before the Middle Silurian. During the Middle Devonian, higher, developed tridentate and ophicephale pedicellarians and the first globifere valves appeared. Pedicellarians described from the Carboniferous and Early Permian include forms that are of little biostratigraphic importance.

Due to the decline of the echinids to only two families, pedicellarians are restricted to little differentiated forms. Only one family crossed the Permian/Triassic boundary.

It was not until the early Middle Triassic that pedicellarians can be documented that are little differentiated and mostly restricted to tridentate forms. During the Late Triassic a strong radiation started, which culminated during the Late Norian. From the Late Norian Hallstatt Limestone, 35 new types of pedicellarian valves were obtained by treating the limestone samples with acidic acid. Twenty-nine of these types are restricted to the Late Norian. Tridentate valves including 14 new types dominate, whereas ophicephale pedicellarians are represented by nine types.

In particular, this group of pedicellarians is very distinct because their forms differ significantly from Paleozoic as well as from Middle Triassic, Jurassic and Cretaceous forms.

Globifer pedicellarians are represented by 6 new forms that show some similarities to Cretaceous pedicellarians.

In addition, six types are present, which are interpreted as strongly modified rostrate forms and which probably are restricted exclusively to the Late Norian.

The folifere and dentifere pedicellarian valves which are newly defined in the present paper show a completely different architectural style from modern pedicellarians.

This paper demonstrates that during the Late Norian a rich and highly differentiated echinoid fauna was present in the "Tiefschwellenfazies" ("deep swell facies") of the Hallstatt-Meliatta Ocean.

1. Einleitung und Problemstellung

Vollkörperlich erhaltene Echiniden sind innerhalb der späten Trias der Nördlichen Kalkalpen selten und nur in den Raibler Schichten und Kössener Schichten nachweisbar. In den Slope- und Tiefschwellen-Sedimenten (Hallstätter Rotkalk) sind nur deren isolierte Skelettelemente überliefert.

Nur zwei Familien haben nach Kier (1977) den starken Niedergang der Echiniden im ausgehenden Paläozoikum überstanden. Von den beiden Familien ist es nur den Miocidaridae mit *Miocidaris pakistansis* und *Lenticidaris utahensis* gelungen, die Perm/Trias-Grenze zu überschreiten (siehe Tabelle 1). Nach Smith (1990) sind im Oberperm nur drei Gattungen mit drei Arten nachweisbar.

Für Kier (1977) sind die Miocidaridae die alleinigen Vertreter in der Unter- und Mitteltrias. Hagdorn (1995) dagegen hat aufgezeigt, dass in der Mitteltrias neben einem Vertreter der Miocidaridae mit *Triadotiaris grandaeva* und *Serpianotiaris coeava* zwei Gattungen auftreten, die sich keiner bestehenden Ordnung zuweisen lassen und derselbe hat aus diesem Grunde die zwei neuen Ordnungen Triadotiaroidea und Serpianotiaroidea Hagdorn (1995) aufgestellt, welche Merkmale sowohl der Unterklasse Cidaroida als auch der Euechinoidea vereinen. Triadotiaris wird von Smith (1990) mit der Familie Triadotiaridae zur Stammgruppe Cidaroida gestellt, Serpianotiaris zur Familie der Serpianotiaroidae unter Vorbehalt zur Stammgruppe der Euechinoidea.

Die erstgenannte Gattung wird von demselben Autor von *Lenticidaris* hergeleitet, während *Serpianotiaris* von unbekanntem paläozoischen Seeigeln abstammt.

Erst mit der späten Trias entfalten sich die Cidaroida mit dem Einsetzen der Cidaridae und Psychocidaridae. Etwas zeitverschoben setzen die Pedinoidea ein, und im Rhät gesellen sich die Hemicidaroida hinzu (siehe Tabelle 1).

Eine hohe Informationsdichte über Echiniden stammt vom Fossilisationsfenster der Cassianer Schichten, in welchem die Echiniden außergewöhnlich gut vollkörperlich erhalten sind. In diesen konnte zusätzlich die Gruppe der Plesiocidaroida, die auf das Untere Karn beschränkt sind, nachgewiesen werden.

Kier (1977), der die triassischen Echiniden weltweit monographisch bearbeitete, kommt zum Schluss, dass von den bisher beschriebenen 142 Arten aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes nur 24 eine taxonomische Zuordnung zulassen. Für das in dieser Studie interessierende Nor (Kier 1977: 4) wurden außer *Hemipedina hudsoni* keine anderen gut erhaltenen Echiniden im Nor gefunden.

Wie jedoch Untersuchungen von Smith (1994) zeigen, der in seiner Studie einen neuen Evolutionsbaum für triassische Echiniden in Verknüpfung mit den stratigraphischen Daten erstellte (siehe Tabelle 2), sind im Nor 5 Gattungen vorhanden, allerdings bisher nur aus der Obertrias von Peru nachgewiesen.

Die von Kier (1977) einzige nachgewiesene Art außerhalb von Peru war mit ein Grund, die im Obenor so vielfältig entwickelten Pedicellarien in dieser Studie darzulegen.

Echiniden sind seit dem früheren Ordovizium bekannt. Die Trennung der heute lebenden Echinodermaten-Klassen wie Crinoiden, Asteriden, Ophiuren, Echiniden und Holothurien hat sich, wie sich anhand von Lösproben aus Karbonatgesteinen dieser Zeit

TRIASSIC	LATE	RHAETIAN								
		NORIAN								
		KARNIAN								
	MIDDLE	LADINIAN								
		ANISIAN								
	EARLY	SCYTHIAN								
			ST. CASSIAN BEDS							
				PLESIOCIDAROIDA						

Tabelle 1: Die Verbreitung der Echinidenfamilien in der Trias (KIER 1977)

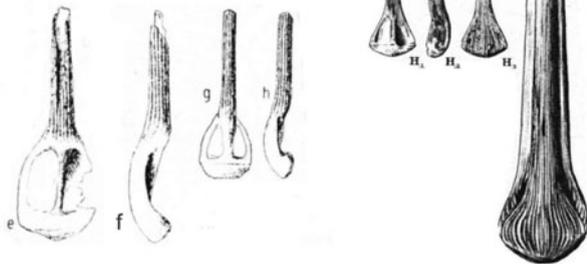


Abb. 1: Ordovizische und devonische Pedicellarien. e-h= ordovizische Pedicellarien (Nestler 1970); H1-M= devonische Pedicellarien (Boczarowski 2001)

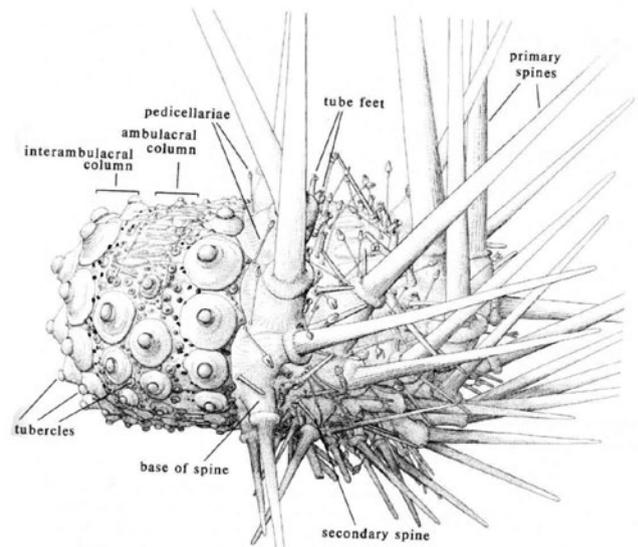


Abb. 2: Skelettbauteile von Echiniden (aus H. Hendler et. al. 1995; Fig. 107, S. 199)

nachweisen ließ, bereits vollzogen. Im frühen Ordovizium, durch Conodonten belegt, sind bereits Pedicellarien nachweisbar, die sich aus den Stacheln der Echiniden entwickelten (siehe auch Nestler 1970). Ähnlich ausgebildete Pedicellarien haben sich bis in das Devon erhalten. Boczarowski (2001) hat in seiner Arbeit über isolierte Sklerite von Echiniden aus dem Devon eine sehr detaillierte Analyse devonischer Pedicellarien durchgeführt und damit aufgezeigt, dass im Devon bereits Echiniden mit hochentwickelten tridentaten, globiferen und ophicephalen Pedicellarien präsent waren.

Der Autor dieser Studie hat solche auch aus dem späten Silur Gotlands nachweisen können (siehe Abbildung 1).

In Lösproben mesozoischer Karbonatgesteine fallen häufig Echinodermen-Skelettelemente an. Obwohl in den meisten Fällen solche von Ophiuren vorherrschen, stehen isolierte Skelettkörperchen von Echiniden diesen in der Häufigkeit nicht nach. Innerhalb der Hallstätter Kalke sind alle isolierten Kalkkörperchen von den Coronalplatten angefangen über alle Skeletteile des Kauapparates (Laterne des Aristoteles) und allen Skelettanhängen wie Primär- und Sekundärstacheln, Pedicellarien und deren Kalkstäbe, Sphäridien und Kalkplatten der Ambulakralfüßchen nachweisbar. In Abbildung 2 sind diese Skelettbau-teile z.T. in Verbindung mit dem Bindegewebe dargestellt. Von den äußeren Skelettanhängen sind die Ausbildung der Primärstacheln und der Pedicellarien sowie deren Vergesellschaftung für die Systematik wichtig.

Obwohl bekannt ist, dass eine Echinidenart mehrere Morphotypen von Pedicellarien aufweist, soll versucht werden, anhand der verschiedenen Bauformen der Pedicellarien auf die Artenzahl der in den Hallstätter Kalken auftretenden Echiniden zurückzuschließen. Weiters wird versucht, in der Großgruppierung der Morphotypen zurückverfolgend bis in das Paläozoikum nachzugehen. Abgerundet wird diese Studie durch eine Diskussion über die stratigraphische Verwertbarkeit bestimmter Pedicellarienformen.

2. Bau und Funktion der Pedicellarien

Die Pedicellarien sind mit ein Bestandteil des Hautskelettes der Seeigel. Sie zählen zu den äußeren Skelettanhängen, wozu die Stacheln, die Sphäridien und die Pedicellarien zu stellen sind (siehe Abbildung 3).

Die Pedicellarien treten im gesamten Bereich der Corona und im Umfeld des Mundfeldes auf. Ihnen kommen verschiedene Funktionen zu. Sie bestehen aus einem Stiel und einem Kopf. Der Stiel besteht aus einem im Zentrum situierten Kalkstab, der ihn stützt. Der distale Teil des Stieles besteht nur aus einem elastischen Bindegewebe, welches den oberen Teil des Stieles sehr beweglich macht (siehe hierzu Abbildung 4).

Der Kalkstab ist generell analog aufgebaut wie der Stachel der Seeigel, nur mit dem Unterschied, dass das distale Stabende eine meist birnenförmige Verdickung aufweist. Der proximale Teil des Kalkstabes ist wie der Stachel über einen Höcker mit der Corona gelenkig verbunden.

Ebenso wie bei den Stacheln wird die Bewegung durch Muskeln gesteuert. Die Pedicellarien werden nicht umsonst als modifizierte Stacheln gedeutet. Diese Ansicht ist durch fossiles Pedicellarienmaterial aus dem Ordovizium (Nestler 1967: 219) gut belegbar. Die Pedicellarienklappen zeigen im distalen Abschnitt dieselbe Struktur und Form der Stacheln (vgl. Abb. 1).

Der aus Calcit bestehende Kalkstab des Pedicellarienstieles ist fossil erhaltungsfähig, aber meist wegen Frachtsonderung nicht mit den Pedicellarienklappen vergesellschaftet. Der Kopfbereich der Pedicellarien setzt sich meistens aus drei beweglichen Klappen zusammen. Es gibt aber auch Ausnahmen mit zwei und vier bis acht Klappen. Zwei Pedicellarienklappen sind sehr typisch für Ophiurenpedicellarien, die allerdings stiellos und völlig abweichend vom Bauplan der Echinidenpedicellarien sind.

Die Basis der Klappen bzw. des Kopfes bildet der aus Bindegewebe bestehende obere Stielabschnitt. Der Kopf selbst wird durch drei Muskeln bewegt. Die Bewegung der Klappen dagegen erfolgt über zwei Arten der Muskeln. Es sind dies einmal die Schließmuskeln, die jeweils die Innenseite zweier benachbarter Klappen miteinander verbinden, zum anderen die Öffnungsmuskeln, die außen an der Basis der Klappen inserieren. Das gesamte Pedicellar wird von der Epidermis überzogen. Bei bestimmten Pedicellarien werden von der Epidermis Drüsenkörper aufgebaut so z.B. Giftdrüsen (vergleiche hierzu Abb. 4).

Die Größe der rezenten Pedicellarien schwankt zwischen Zehntel Millimetern und wenigen Millimetern. Die Maße der rezenten Pedicellarien, wenn man sie mit jenen des späten Nor vergleicht, sind annähernd dieselben.

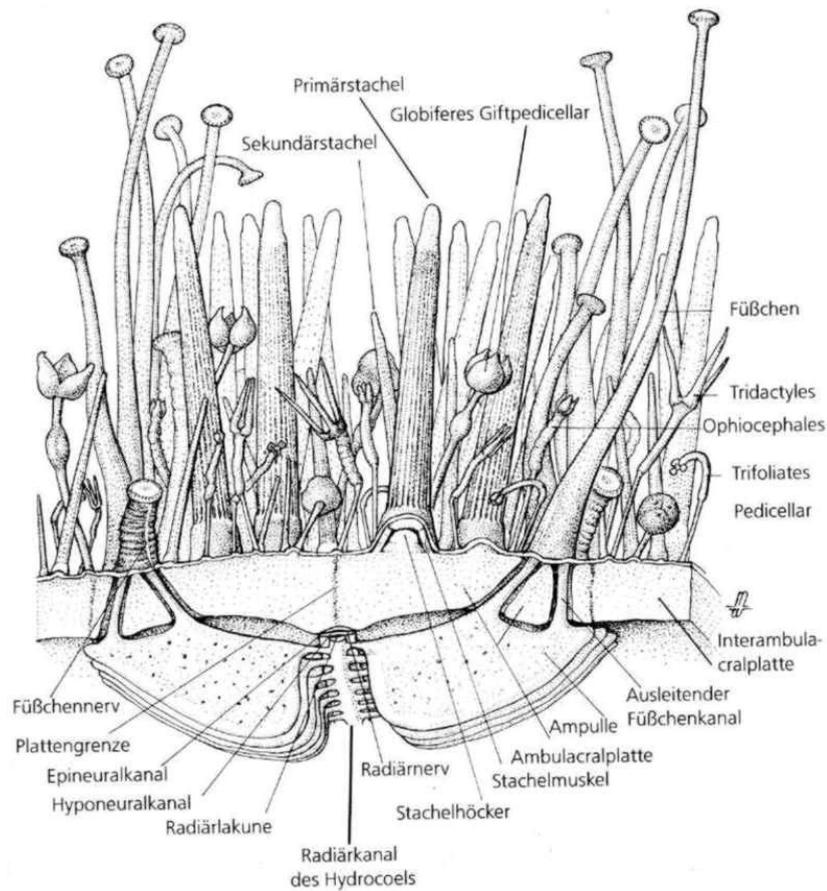


Abb. 3: Äußere Skelettanhänge (Stacheln, Späridien und Pedicellarien) (aus Westheide & Rieger 1996, Abb. 1119, S. 821)

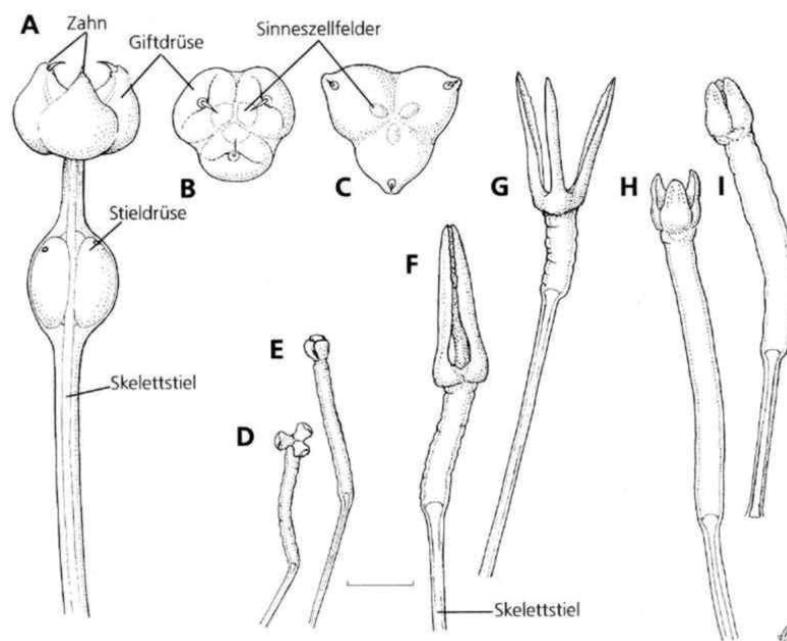


Abb. 4: Bauteile der Pedicellarien (aus Westheide & Rieger 1996, Abb. 1079, S. 785): A= globiferes Pedicellarium; B u. C = Aufsicht auf Zangenköpfchen; D, E =triphylle (trifoliate) Pedicellarien; F, G= tridactyle Pedicellarien (=tridentat); H, I = ophiocephale Pedicellarien

Wie bereits erwähnt kommen den Pedicellarienklappen verschiedene Funktionen zu. Es lassen sich Beißzangen, Klapp- bzw. Greifzangen, Putz- und Giftzangen auseinanderhalten. Wie aus diesen verschiedenen Funktionen ersichtlich, sind die Pedicellarien einmal für das Sauberhalten des Gehäuses verantwortlich, zum anderen wehren sie Angriffe von Feinden ab. Wie stark z.B. die Wirkung des Giftes sein kann, beschreibt schon Ludwig (1904: 1032). So werden z.B. kleine Aale von 2 bis 3 cm Länge bei einem Biss in die Medulla getötet. Nacktschnecken werden sofort außer Gefecht gesetzt. Strenger (1973: 21) berichtet, dass ein Zoologe, von sieben Giftköpfchen gebissen, für einige Stunden beträchtliche Vergiftungserscheinungen hatte, wobei Atemnot, Facialislähmung und starke Schmerzen auftraten.

Die Pedicellarien dienen bei den rezenten Echiniden als wichtiges taxonomisches Merkmal. Fossil sind die Pedicellarien seit 1887 durch Groom bekannt. Die ältesten bisher beschriebenen Pedicellarien stammen aus dem frühen Ordovizium. Der Verfasser dieser Studie hat eine Arbeit über paläozoische Pedicellarien in Vorbereitung, in der die Formenfülle der alt- und jungpaläozoischen Pedicellarien aufgezeigt wird.

Umfassende Arbeiten über fossile Pedicellarien wurden von Geis (1936), Mortensen (1937), Nestler (1967) und Boczarowski (2001) publiziert. Über triassische Pedicellarien hat Mostler (1972) kurz berichtet. Außer diesen fehlen Studien über die Echiniden-Pedicellarien der Trias.

Erst kürzlich wurden Pedicellarien aus dem Lias durch Krainer et al (1994) vorgestellt, auf die im Detail noch eingegangen wird.

Pedicellarien aus der späten Trias wurden zusammen mit anderen Echinodermaten mittels Essigsäure aus Karbonatgesteinen herausgelöst. Das Alter der Karbonatgesteine wurde mit Hilfe der im unlöslichen Rückstand anfallenden Conodonten bestimmt.

Insgesamt lassen sich am rezenten Echinidenskelett sechs verschiedene Pedicellariotypen auseinanderhalten. Es sind dies tridentate, ophicephale, globifere, rostrate, triphylle und dactyle Pedicellarien. Fossil bisher nicht nachgewiesen sind triphylle und dactyle Pedicellarien. Die einen weil sie relativ klein sind und wahrscheinlich durch das 0,063 mm Sieb durchfallen, die anderen weil sie aufgrund ihres hohen schmalen Blattes abbrechen und deshalb nicht erkannt werden. Bei den Zoologen haben sich z.T. an-

dere Namen eingebürgert, die im Folgenden bei der Auflistung und Besprechung der einzelnen Pedicellarien mit genannt werden (siehe hierzu Abb. 5).

2.1 Tridentate Pedicellarien (zum Teil als tridactyl bezeichnet)

Diese Pedicellarien werden auch Greifzangen genannt; sie sind relativ groß, der Kopf sitzt auf einem langen Stiel. Der Stiel wird in der Folge nicht beschrieben, weil dieser fossil selten überliefert und wie bei den rezenten Echiniden wenig differenziert ist. Beschrieben werden daher immer nur die Pedicellarienklappen.

Tridentate Pedicellarien (Abb. 5a) sind charakterisiert durch schmale, meist spitz zulaufende Klappen. Die einzelne Klappe ist deutlich in eine Basis und ein Blatt unterteilt. Die Basis wiederum besteht aus einer Gelenkfläche und einer darüber gut entwickelten Apophyse. Beidseitig von der Apophyse sind tiefe Gruben ausgebildet, die als Ansatzstellen für die Schließmuskeln dienen. Charakteristisch sind die seitlichen Sperrzähne an den Klappen, die einen präzisen Zusammenschluss dieser ermöglichen. Die Schließmuskeln enthalten zusätzlich zur Klappenmuskulatur auch quergestreifte Fasern, wodurch eine sehr rasche Schließgeschwindigkeit ermöglicht wird.

Das meist hohe Blatt entwickelt sich aus der Aufspaltung der Apophyse mit medianer Furche und Rändern, die glatt oder bezahnt sein können. Distal endet das Blatt spitz oder ist spitz abgerundet.

Diese Art von Zangen ist für ein sehr rasches Zurfassen gebaut; sie werden deswegen Klapp- oder Greifzangen genannt. Was ihre Form betrifft, können die tridentaten Pedicellarien stark variieren. Sie können zungenförmig oder schaufelförmig ausgebildet sein.

2.2 Ophicephale Pedicellarien (Abb. 5b)

Dieser Typ wird auch buccales Pedicellar bezeichnet, da diese Pedicellarien besonders im Bereich des Mundes vorherrschen. Sie sind im Vergleich zu den tridentaten Pedicellarien, in den meisten Fällen, doch um einiges kleiner. Charakteristisch für sie ist der halbkreisförmige Artikulationsbogen an der Basis. Auch sie sind mit Sperrzähnen ausgestattet und in Verbindung mit den Artikulationsbogen ist ein präziser Zubiss sichergestellt; es kann somit nicht zu

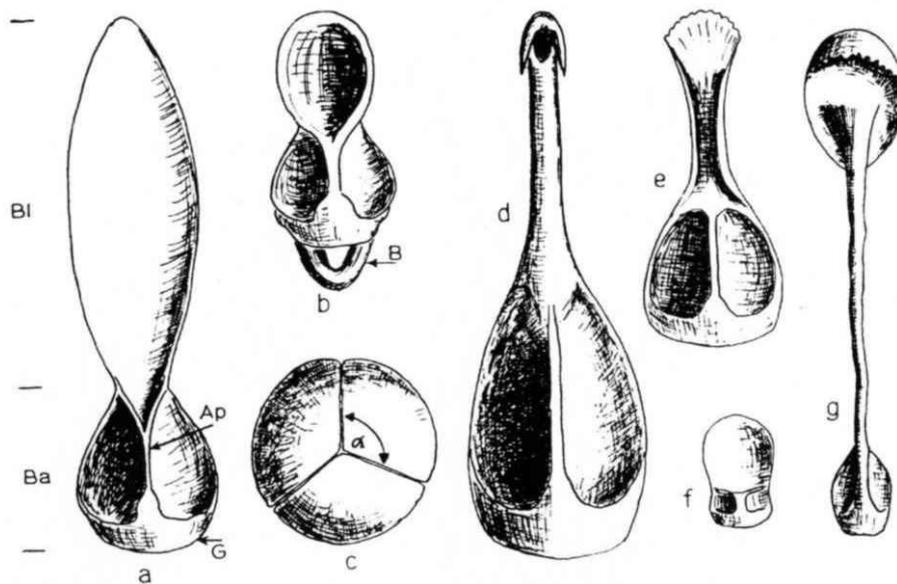


Abb. 5: Pedicellariantypen (nach Nestler 1966):

- A = tridentate Klappe
- b = ophicephale Klappe
- c = Basis eines Köpfcchens
- d = globifere Klappe
- e = rostrate Klappe
- f = triphylle Klappe
- g = dactyle Klappe
- Ba = Basis
- G = Gelenkfläche
- Ap = Apophyse
- B = Artikulationsbogen
- Bl = Blatt

Verschiebungen zwischen den Klappen kommen. Sie sind charakterisiert durch eine sehr kräftige Schließmuskulatur, d.h. diese lockert ihren Biss nicht, solange der Reiz andauert. Aufgrund ihres starken Zubisses werden sie auch Beißzangen genannt.

eine Röhre ersetzt wird, die distal einen oder mehrere Zähnchen zum Zubeißen bzw. für das Injizieren des Giftes ausgebildet hat. Unter dem Endzahn liegt die Subterminalöffnung (siehe Abb. 5d).

2.3 Globifere Pedicellarien (Giftzangen)

Diese werden von den Zoologen auch gemmiforme Pedicellarien genannt. Strenger (1973:21) jedoch unterscheidet globifere Pedicellarien von den gemmiformen, die von den meisten Zoologen aber als synonym betrachtet werden. Die oben genannte Autorin betont, dass die Bauähnlichkeit globiferer Pedicellarien mit den Stieldrüsen sich als Reduktionsform aus den gemmiformen entwickelt hat. Bei den globiferen Pedicellarien handelt es sich um Verteidigungswaffen.

In Abb. 4 ist eine Giftpedicellarie dargestellt, die im Stielbereich Drüsen zeigt (Stieldrüse); besonders wichtig sind die drei Giftdrüsen, welche jeweils die gesamte Klappe mit Ausnahme der distalen Spitze umschließen. In Abb. 3 sind globifere Pedicellarienklappen von der Seite und von außen gesehen dargestellt. Sieht man in das Klappeninnere, so bestehen diese aus einer sehr kräftig entwickelten Basis mit einer deutlichen Apophyse und den beiden Gruben für die Muskelansätze im Bereich des „Blattes“. Dieser Begriff ist irreführend, weil das Blattareal durch

2.4 Rostrate Pedicellarien

Der Typus wurde von Mortensen (1907) für schnabelförmige und kochlöffelförmige Pedicellarien eingeführt, die er von den tridentaten abtrennt. Der Hauptunterschied zu den tridentaten Pedicellarien liegt in dem nach oben offenen Blatt oder im schnabelartigen Abschluss. Relativ häufig ist eine knopfartige Verdickung an der Basis der Gelenkfläche entwickelt.

Nach Mortensen (1937) sind die rostraten Pedicellarien auf die Irregularia beschränkt (Abb. 5e)

2.5 Triphylle Pedicellarien (von den Zoologen teilweise als trifoliat bezeichnet)

Sie werden aufgrund ihrer Funktion als Putzzangen bezeichnet. Sie sind sehr klein und werden wohl deswegen, weil sie durch das feinste Sieb durchfallen, nicht gefunden. Die Klappen sind im Umriss fast quadratisch ausgebildet, gliedern sich in einen niederen Basisabschnitt und ein mindestens doppelt so langes Blatt. Wie bereits erwähnt, ist ihre Aufgabe, auf die

Haut gefallene Verunreinigungen zu zerkleinern, um den Abtransport zu ermöglichen (Strenger 1973:13). Man sieht sie auch in ununterbrochener Tätigkeit die Oberfläche des Seeigels absuchen (Abb. 5f).

2.6 Dactyle Pedicellarien

Dieser Pedicellariotyp ist fossil nicht überliefert. Er besteht aus einer relativ kleinen Basis mit einer stark ausgeprägten Apophyse und den beidseitigen Gruben, an denen die Schließmuskeln inserieren. Weiters aus einem sehr langen Blatt, welches die drei bis vierfache Länge der Basis hat, und einem Blattabschluss, der fallschirmartig ausgeprägt ist (Abb. 5g).

Nestler (1966: 342) schreibt, dass die verschiedenen Pedicellariotypen nie gemeinsam auf einem Seeigel vorkommen. Strenger (1973) weist jedoch nach, dass am violetten Seeigel (*Sphaerechinus granularis*) vier verschiedene Pedicellariotypen auftreten. Dennoch ist es außer Zweifel, dass die Pedicellarien ein wichtiges Element für die Systematik der Echiniden darstellen und die einzelnen Gattungen und Arten durch besondere Pedicellarien charakterisiert sind.

3. Beschreibung der obernorischen Pedicellarienklappen mit Bemerkungen zu Vorläuferformen und rezenten Morphotypen

Anhand der vielfältig ausgebildeten Pedicellarienklappen, die hier erstmals vorgestellt werden, muss angenommen werden, dass zur Zeit der Ablagerung der obernorischen Hallstätter Rotkalk eine Reihe verschiedener Echiniden-Arten den Meeresboden besiedelt haben.

Der Erhaltungszustand der einzelnen Klappen ist zum Teil ausgezeichnet; vor allem jene Skelettelemente sind gut erhalten, die aus mikritischen Hallstätter Kalken herausgelöst wurden. Hin und wieder sind auch die Köpfe der Pedicellarien (stets mit drei Klappen, vgl. Taf. 1, Fig. 4 und 5) erhalten. Dazu bedarf es nicht unbedingt besonderer Sedimentationsverhältnisse, weil wie auf Taf. 1, Fig. 4 abgebildet, der Kopf ophicephaler Pedicellarien nicht nur durch seitliche Sperrzähne und Artikulationsflächen die drei Klappen zusammenhält, sondern auch zusätz-

lich die Blattränder der Klappen mit kleinen, genau ineinander passenden Zähnen den Zusammenhalt noch mehr verstärken. Vergleiche hierzu auf Taf. 7, Fig. 1 das Ineinandergreifen der Klappenrand-Zähne bei rezenten ophicephalen Pedicellarien.

Bei rezenten Seeigeln findet man einige Monate nach deren Tod Pedicellarienköpfe noch mit Bindegewebe überzogen. In vielen Fällen war auch das elastische Bindegewebe zwischen Kopf und Kalkstab, wenn auch stark geschrumpft, noch nicht abgebaut (Taf. 5, Fig. 4).

In einem weiteren Zersetzungsstadium (Abbauphase des Gewebes) werden Kopf und Stiel getrennt, wodurch bei stärkeren Strömungen die Kalkstäbe der Stiele von den Köpfchen isoliert werden. Die Kalkstäbe werden in diesem Stadium meist mit den Sekundärstacheln verfrachtet. Die Köpfe, besonders jene der tridentaten, ophicephalen und globiferen Pedicellarien, bleiben noch über die quergestreiften Muskeln in gutem Zusammenhalt selbst dann, wenn sie leicht geöffnet sind (vergleiche Taf. 6, Fig. 1).

Die triphyllen Klappen (Putzzangen) zerfallen als erste, obwohl sie ausgeprägte Sperrzähne (vgl. Taf. 6, Fig. 8) entwickelt haben, jedoch fehlen ihnen Zähnen an den Blatträndern, und auch die Schließmuskeln sind schwach ausgebildet. Sie sind weitaus die kleinsten und verhalten sich beim Transport durch die Strömung nahezu analog wie Glimmerminerale.

3.1 Tridentate Pedicellarien aus dem späten Nor

Sie sind relativ groß; wie bei den meisten rezenten Seeigeln sind sie die größten. Ihre Klappen sind meist schmal und sehr hoch. Dies kann man auch an fossilem Material beobachten. Die wichtigsten Merkmale für tridentate Pedicellarien sind in Abbildung 5a dargelegt. Die in der Beschreibung benutzte Terminologie ist aus Abb. 5 ersichtlich.

Diese Klappen sind in den spätnorischen Hallstätter Kalken sehr häufig und vielfältig entwickelt. Es lässt sich eine Reihe von tridentaten Pedicellariengruppen auseinanderhalten:

Gruppe 1

Klappen mit sehr langem und schmalen Blatt und tief eingeschnittener, sehr schmaler Furche innerhalb

des Blattes. Das Blatt ist 4 bis 5 mal so hoch wie die Basis und außen mit Stachelstruktur. (Taf. 1, Fig. 5; Taf. 2, Fig. 7-10, 14)

Typus 1 (Taf. 2, Fig. 7)

Klappen mit einer kleinen, dreieckig hochgezogenen Basis. Die Apophyse ist kräftig entwickelt und durch eine deutliche Rinne in der Mitte des Blattes charakterisiert. Beidseitig von der Apophyse liegen sehr tiefe Gruben, in denen die Schließmuskeln inserieren. Die Gelenkfläche zeigt nur andeutungsweise zwei Leisten, die als Zahnleisten gedeutet werden. Das sehr lange, (4 bis 5 mal so lang wie die Basis) schmale Blatt beginnt bereits im distalen Teil der Basis durch Aufspaltung der schmalen Apophysen-Furche in zwei Äste. Charakteristisch sind die als schmale Rinne oder Furche entwickelte mediane Vertiefung und die relativ breiten Blattränder, die gleich breit oder ein wenig breiter als die Furche und stets über ihre ganze Länge unbezahnt sind. Die Außenseite des Blattes zeigt eine den Echinidenstacheln völlig analoge Skulptur.

Typus 2 (Taf. 2, Fig. 8)

Eine ähnliche Klappe wie zuvor beschrieben, nur mit höherer Basis und stärker entwickelter Gelenkfläche. Die Apophyse ist unten relativ breit, sehr kompakt und verjüngt sich distalwärts, um sich dann im obersten Bereich der Basis breitrandig zu öffnen. Die beiderseits der Apophyse entwickelten Gruben sind nicht so tief liegend wie jene in der zuvor besprochenen Klappe. Der Rand der Grube ist etwas geschwungen, d.h. proximal am breitesten, danach etwas eingeengt, um dann distal relativ hochgezogen dreieckig zu enden. Das Blatt ist durch eine schmale, tiefreichende Furche gekennzeichnet. Die Blattränder sind ebenso breit wie die Furche, die ganze Blattlänge gleich breit bleibend. Die Blattränder sind glatt (unbezahnt).

Typus 3 (Taf. 2, Fig. 9)

Eine gleich gestaltete Klappe wie unter Typus 1 beschrieben, nur von der Seite gesehen ist sie mit tief liegenden Muskelgruben ausgestattet. Typisch sind

die Strukturen der Außenseite, die völlig der Skulpturierung von Stacheln entsprechen. Die Basis ist stark nach hinten ausgebaucht.

Typus 4 (Taf. 2, Fig. 10)

Charakteristisch ist eine breit dreieckig geformte Gelenkfläche mit deutlichen Zahnleisten, sowie einer proximal breit angelegten perforierten Apophyse, die sich distalwärts rasch verschmälert. Tiefliegende Muskelgruben sind dem Außenrand entsprechend angepasst, d.h. im proximalen Abschnitt dreieckig; in der Mitte durch einen Einschnitt gekennzeichnet, in eine schmale hohe Basis übergehend, wodurch zwischen Basis und Blatt ein Übergang gegeben ist. Die Apophyse ist proximal sehr breit und basal perforiert.

Eine Porenreihe setzt sich im Bereich der Apophyse bis zum Aufspaltungsbereich fort. Die Aufspaltung zum Blatt ist proximal sehr massiv und nach vorne gerichtet (in der Schrägansicht gut erkennbar) und leitet in zwei schmale Ränder über, welche die tief eingesenkte Furche begrenzen. Diese ist jedoch breiter als die Breite der Blattränder, die unbezahnt sind.

Typus 5 (Taf. 2, Fig. 14)

Ein von den vorher beschriebenen Klappen stark abweichender, sehr häufig vorkommender Typus, der v.a. durch eine sehr breite dreieckige Basis und durch ein an den Rändern bezahntes Blatt gekennzeichnet ist, welches außen völlig glatt ist (nicht wie bei den zuvor beschriebenen Klappen, deren Außenseite stets gerieft ist), der Riefung eines Echinidenstachels entsprechend. Die Gelenkfläche besteht aus fünf geschwungenen Zahnleisten, die völlig gleich aufgebaut sind wie jene der Gelenkflächen rezenter tridentater Klappen. Am proximalen Außenrand der Basis sind zwei Zahnleisten entwickelt. Sie unterscheiden sich in der Ausbildung nicht von den Leisten der Gelenkfläche.

Bemerkungen: Innerhalb der ersten Gruppe lassen sich fünf Morphotypen auseinanderhalten. Die Klappen des Kopfes von Taf. 1, Fig. 5 sind zu diesem Typus zu stellen. Der zuletzt genannte Typus weist starke

Ähnlichkeiten mit den tridentaten Klappen der rezenten Gattung *Sphaerechinus* auf.

Mit den Abbildungen in Boczarowski (2001, Fig. 35 I1-I3) übereinstimmend sind die durch Leisten gekennzeichnete Basis, die deutliche Apophyse welche noch im distalen Teil der Basis aufspaltet, sowie die schmalen Furchen und die breiten Blattränder und die Riefung an der Außenseite (Abb. 6).

Gruppe 2

Klappen mit meist langem Blatt und einer bis an das distale Ende des Blattes in der Fortsetzung der Apophyse entwickelten Leiste; das Blatt ist dadurch zweigeteilt.

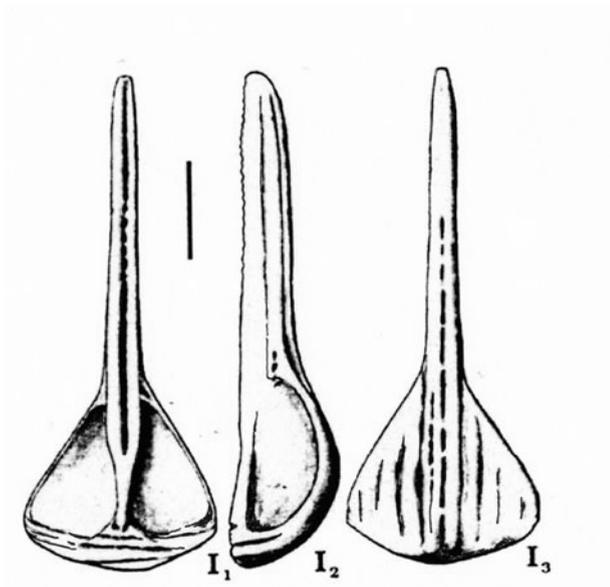


Abb. 6: Pedicellarien der Gruppe 1, Typus 5. Die Typen 1 - 4 sind bisher nur aus dem späten Nor nachgewiesen. Pedicellarien vom Typ 5 treten auch im frühen Nor auf.

Typus 1 (Taf. 1, Fig. 12 - Seitenansicht)

Die kleine dreieckige ovale Basis ist kaum vom Blatt abgesetzt. Das sehr hohe Blatt (4mal so hoch wie die Höhe der Basis) ist durch die bis in die Spitze der Apophyse entwickelte Leiste charakterisiert. Das lange, schlanke Blatt ist flach rinnenförmig und weist einen dünnen glatten Rand auf.

Typus 2 (Taf. 2, Fig. 1-2)

Dreieckige, deutlich vom Blatt abgesetzte Basis mit kräftig entwickelter Apophyse, die im oberen Teil der Basis zwei Seitenäste ausbildet. In der Mitte ist ohne Unterbrechung eine Leiste bis zum spitzen Ende des Blattes entwickelt. Das lange schlanke Blatt (3mal so lang wie die Höhe der Basis) ist flach rinnenförmig und weist einen dünnen unbezahnten Rand auf.

Typus 3 (Taf. 2, Fig. 4 und 5)

Die Basis ist hoch und erreicht nahezu die Höhe des Blattes. An der Grenze zwischen Basis und Blatt ist eine Einschnürung erkennbar. Die kräftige Apophyse spaltet erst oberhalb der Basis in zwei Seitenäste auf. Die Apophyse trennt zwei tiefliegende, oval ausgebildete Gruben, die beidseitig von schmalen Rändern umfasst sind. Das Blatt ist relativ breit, zum Teil etwas breiter als der distale Bereich der Basis, und wird durch eine Leiste, welche die Fortsetzung der Apophyse darstellt, in zwei Teile getrennt. Das Blatt selbst ist flach rinnenförmig und weist an den Kanten eine undeutliche Bezahnung auf (auf Taf. 2, Fig. 5 deutlich erkennbar).

Typus 4 (Taf. 2, Fig. 3)

Eine stark hochgezogene Basis mit kräftiger Gelenkfläche und zweilagiger Zahnleiste und einer proximal sehr breiten Apophyse, die sich rasch distalwärts verjüngt. Die beiden Gruben sind tieflegend; im unteren Teil breiter, im oberen Teil verjüngen sie sich durch einen bogenförmigen Einschnitt und gehen ohne wesentliche Änderung der Gestalt in das Blatt über. Die Apophyse spaltet sich im Übergangsbereich mehrmals auf; zunächst schwach angedeutet in den Rand des Blattes überleitend, dann sehr stark in der Mitte noch einmal aufspaltend und ein drittes Mal mit einer Aufspaltung, welche in einer mittigen Leiste bis zum distalen Ende des Blattes führt.

Die Gruppe 2 lässt sich demnach in 4 Morphotypen aufgliedern.

Bemerkungen: Analoge Klappen mit einer medianen Apophyse, die bis ans Ende des Blattes, d.h. bis an

die Spitze reicht, hat Nestler (1966) aus dem unteren Maastricht auf Taf. 2, Fig. 2 dargestellt. Alle hier angeführten Morphotypen sind erst ab der späten Trias bekannt. Es gibt keine nur annähernd ähnlichen Formen im Alt- und Jungpaläozoikum; sie treten erst ab der späten Trias und zwar im späten Nor auf.

Gruppe 3

Tridentate Pedicellarienklappen mit stark hochgezogener Basis und einer tief in der Basis einsetzenden Aufspaltung der Apophyse

Typus 1 (Taf. 2, Fig. 11)

Dreieckig hochgezogene Basis mit mehrleistiger Gelenkfläche und zwei Sperrzähnen an den proximalen Rändern der tiefer liegenden Schließmuskelgruben. Die kräftige Apophyse ist unten breit, nicht wie bei den meisten anderen in Querelemente, sondern in Längselemente geteilt, die sich nach oben auflösen und schließlich in zwei Seitenäste überführen, die schon im mittleren Teil der Basis den Blattansatz bestimmen.

Das Blatt ist sehr schmal, außen deutlich von der Basis getrennt. Es weist zwei dicke Ränder auf, die sich ab der Mitte der Basis immer stärker verbreitern und dann im gesamten Blattbereich etwa gleich breit bleiben. Die Ränder weisen eine schwache Bezahnung auf. Dazwischen ist die tiefliegende mediane Furche, die nicht breiter als der massive Rand ist. Das Blatt ist distal rund bis spitz abgerundet.

Typus 2 (Taf. 2, Fig. 13)

Diese Klappe ist durch eine sehr stark hochgezogene Basis charakterisiert. Die tiefliegenden, mandelförmig angeordneten Muskelgruben sind durch einen starken Rand gekennzeichnet, der sich im distalen Bereich verbreitert und damit eine sehr hohe Basis entwickelt. Die Basis besteht aus einer mehrleistigen Gelenkfläche; es handelt sich um Zahnleisten.

Der proximale Rand der Muskelgruben ist durch eine längsovale Perforation gekennzeichnet. Die Begrenzung ist relativ breit, wird danach schmaler, um dann, wie bereits beschrieben, im distalen Bereich, mit einer kleinen Einschnürung kurz vor der Grenze zum Blatt, sehr breit zu werden

Die Apophyse ist unten sehr breit dreieckig mit in der Längsachse angeordneten ovalen Poren. In der Mitte der Basis spaltet sie bereits auf, um in die mediane Furche des Blattes überzuleiten. Die Furche ist schon am distalen Ende der Muskelgruben sehr breit. Die beiden Äste der Apophyse, die den Rand des Blattes bilden, bleiben, was die Breite betrifft, gleich und sind im Bereich des Blattes sehr deutlich bezahnt. Die Furche selbst ist durch ein grobes Porennetz gekennzeichnet.

Typus 3 (Taf. 1, Fig. 11)

Die breite Basis ist etwas kürzer als das Blatt, welches sich aus dem mittleren Abschnitt der Apophyse entwickelt.

Die Gelenkfläche ist unten nahezu plan, die Leisten sind nach oben gebogen. Es handelt sich um Zahnleisten mit Sperrzähnen am proximalen Rand der Muskelgruben. Die Leisten sind in der Mitte bis zum Ansatz der Apophyse hochgewölbt. Die Basis der Apophyse beginnt wie bei Typus 1 und 2 mit proximalen Knoten aus welchen sich Rippen parallel zur Apophysenachse bilden. Das Blatt ist etwas breiter als jenes der zuvor beschriebenen Typen, mit massivem bezahntem Rand ausgestattet, der spitz endet. Die gesamte Furche besteht aus einem Geflecht von kleinen Stegen und Poren.

Bemerkungen: Die Gruppe 3 setzt sich aus drei Typen zusammen die sowohl im Paläozoikum als auch noch noch in der frühen und mittleren Trias fehlen. Sie sind auch nicht innerhalb der formenreichen Pedicellarien im Lias nachweisbar (siehe hierzu Mortensen 1937 und Krainer et al. 1994). Die Pedicellarien der Gruppe 3 sind ausschließlich auf das Obenor beschränkt.

Zwei weitere tridentate Pedicellarienformen, die sich nicht in eine der drei Gruppen einordnen lassen, sollen noch kurz besprochen werden:

Typus 1 (Taf. 1 Fig. 9 - Seitenansicht)

Sehr hohe Basis, zweimal so hoch wie das nach innen gebogene sehr spitz endende Blatt. Die Gelenkfläche ist schmal und ein wenig zurück versetzt. Die Apophyse ist proximal breit und perforiert mit einer schmalen Rinne ausgestattet, die sich im Blattbereich

erweitert. Die nierenförmigen, sehr hohen Muskelgruben sind innen durchgehend perforiert. Die Ränder der Gruben und des Blattes sind breit und glatt.

Typus 2 (Taf. 1, Fig. 8)

Eine tridentate Klappe mit hoher Basis und niederen Blatt, deutlich von einander getrennt. Die schmale Gelenkfläche zeigt nur eine Leiste mit zwei Sperrzähnen an den Rändern. Die Basis ist breit mit langovalen seichten Muskelgruben ausgestattet, getrennt von einer in der Längsachse strukturierten Apophyse, die unmittelbar vor Einsetzen des Blattes aufspaltet. Das kurze glattrandige Blatt ist etwas tiefer eingesenkt als die Muskelgruben und endet spitz abgerundet.

Bei diesen Klappen handelt es sich um solche, die in der Mitteltrias sehr häufig auftreten und somit den Miocidariden zuzurechnen sind.

3.2 Ophicephale Pedicellarien aus dem späten Nor

Neben den Tridentaten sind ophicephale Pedicellarien die häufigsten Pedicellarien in den spätnorischen Hallstätter Kalken. Auch sie sind durch eine Formenvielfalt gekennzeichnet.

Gruppe 1

Trapez – bis kochlöffelförmiges Blatt, welches unmittelbar an der Basis der Apophyse einsetzt; stets am gesamten Rand bezahnt. Charakteristisch sind eine Medianleiste und ein fischgrätenähnliche Perforation der Blattinnenseite.

Typus 1 (Taf. 1, Fig. 7; Taf. 4, Fig. 11)

Trapezförmiger Zuschnitt des Blattes, welches länger als die Basis ist. Unter der Gelenkfläche ist eine schmale, dreieckig zugespitzte Artikulationsfläche entwickelt, die durch einen Wulst begrenzt ist. Die Gelenkfläche ist geschwungen mit parallel dazu verlaufenden Lamellen und in Richtung Apophyse hochgezogen. Die breite aufspaltende Apophyse wird beidseitig von dreieckig ausgebildeten Muskelgruben

flankiert, die von schmalen Rändern umfasst werden. Die Grenze Basis und Blatt ist deutlich ausgebildet.

Der proximal in die Länge gezogene Teil des trapezoiden Blattes ist tief eingeschnitten. Die mittige Leiste, die parallel zur Medianfurche verläuft, reicht bis zum distalen Ende, zum Teil schon vorher aufspaltend. Auffallend sind die allseitige regelmäßige Bezahnung und die zur Medianfurche hinggerichteten fischgrätenartigen, langgezogenen Poren.

Typus 2 (Taf. 1, Fig. 4; Taf. 4, Fig. 12)

Diese Klappen unterscheiden sich von Typus 1 durch löffelförmige Ausbildung des Blattes und durch die starke nach vorne ausgerichtete Apophyse mit einer den mittleren Teil einnehmenden Artikulationsfläche (das auf Taf. 1, Fig. 4 dargestellte Pedicellarien-Köpfchen zeigt diesen Typus von der Seite und von außen).

Gruppe 2

Klappen mit einer dreieckigen Basis und sehr großen, weit ausladenden zungenförmigen Artikulationsflächen mit deutlichem Randwulst. Charakteristisch ist das hohe Blatt mit einer sehr schmalen Furche und doppelt bis dreifach so breiten Rändern, die mit Zahnreihen ausgestattet sind.

Typus 1 (Taf. 1, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 1-2, Fig 3?)

Pedicellarienklappen mit breit dreieckiger Basis, einer breiten Gelenkfläche und einer massiven proximalen Apophyse, die meist oberhalb des Endes der tiefliegenden Muskelgruben aufspaltet. Unterhalb der Gelenkfläche ist eine weit ausladende, zungenförmige mit Randwulst versehene Artikulationsfläche entwickelt. Das Blatt ist stets höher als die Basis und weist eine über die gesamte Länge entwickelte sehr schmale Furche auf, die beidseitig von sehr breiten Blatträndern, die aus vielen aufeinander folgende Zahnreihen bestehen, flankiert sind.

Pro Zahnreihe sind es 4 – 5 Zähne. Den distalen Abschluss bildet ein rundes, nach vorne geneigtes, bezahntes, hakenförmiges Gebilde.

Die auf Taf. 4, Fig. 3 abgebildete Klappe (Ansicht von hinten) zeigt beidseitig unmittelbar unter der Ge-

lenkfläche je 2 runde Poren. Sie sind getrennt durch die Verlängerung der Kante, die durch den medianen Verlauf des Blattes auf die Basis fortsetzt, und dort das trennende Element darstellt. Die insgesamt vier runden Poren stellen den ersten Ansatz zum Durchbrechen der Artikulationsfläche in Richtung Artikulationsbogen dar.

Typus 2 (Taf. 4, Fig. 4 und 5)

Klappen die ähnlich aufgebaut sind wie bei Typus 1, jedoch eine schmale Gelenkfläche und eine dreieckig ausgebildete, mit deutlichen Wulst versehene Artikulationsfläche aufweisen.

Typus 3 (Taf. 4, Fig. 9)

Im Unterschied zu Typus 1 und 2 sind die großen breiten Artikulationsflächen größer als die Höhe der Basis. Das Blatt zeigt schmale Zahnreihen mit verschmolzenen Zähnchen.

Nicht den zuvor beschriebenen Gruppen zuordenbare Klappen:

Typus 1 (Taf. 1, Fig. 6 – Seitenansicht)

Charakteristisch ist neben der sehr breiten und hohen zungenförmigen Artikulationsfläche, die stark vorgeschobene Gelenkfläche mit der Apophyse, die bereits an der Basis aufspaltet und somit die Blattbildung einleitet. Das Blatt ist tief eingeschnitten und endet rund; es ist glatt, die beidseitigen Muskelgruben sind oben spitz zulaufend.

Typus 2 (Taf. 4, Fig. 6)

Spitz dreieckig zulaufende Artikulationsfläche mit sehr deutlich entwickeltem breitem Wulst. Die Höhe der Artikulationsfläche entspricht der Höhe der Basis. Die Apophyse ist unten sehr breit, beidseitig davon sind relativ schmale tiefliegende Muskelgruben ausgebildet. Der Rand ist deutlich von der Basis abgesetzt, nur im proximalen Teil durch eine schmale Rinne gekennzeichnet. Nach oben verbreitert sich das Blatt und geht in mehrere in Halbbögen angeordnete Zahnreihen über und schließt oben (distal) rund ab.

Typus 3 (Taf. 4, Fig. 7)

Eine schmale kurze Artikulationsfläche ist mit einem dünnen Wulst ausgestattet. Auffallend sind zwei Poren, die durch einen Steg, der in der Verlängerung in der Apophyse verläuft, getrennt sind. Die Gelenkfläche ist durch Zahnleisten charakterisiert, die am Rand hochgezogen, mit zwei Randzähnen ausgestattet und danach nach unten gehend, mit Einsetzen der Apophyse noch einmal hochgeschwungen sind. Die Apophyse ist sehr breit und begrenzt zwei schmale hochgezogene dreieckige nicht sehr tief liegende Muskelgruben. Sie erweitert sich an der Grenze zwischen Basis und Blatt und nimmt im Querschnitt eine runde Form an. Die Furche selbst ist nur rudimentär angedeutet und durch sehr schmale Poren gekennzeichnet, die distalwärts etwas länger und breiter werden. Der äußere Rand des Blattes ist mit regelmäßig angeordneten Zähnen ausgestattet. Der innere Teil des Blattes ist schwach bezahnt. Das distale Areal des Blattes zeichnet sich durch eine zweireihige Bezahnung aus.

Typus 4 (Taf. 4, Fig. 14)

Eine schmale, wenig breite mit geschwungenem Wulst ausgestattete Artikulationsfläche. Darüber eine Gelenkfläche, die etwas hochgezogen und am Rand stark abwinkelt und mit Winkelzähnen ausgestattet ist. Die breite Apophyse trennt die dreieckig hochgezogenen, tiefen Muskelgruben, deren Rand sehr schmal ist. Auffallend jedoch ist, dass analog wie beim Typus zuvor, ein im Querschnitt rundes, sehr hohes Blatt entwickelt ist. Der distale Bereich ist durch eine tellerähnliche Ausbildung gekennzeichnet. Diese erinnert an den schirmartigen Abschluss dactyler Pedicellarien.

Bemerkungen zu den ophicephalen Pedicellarien

Ein wichtiges Merkmal der ophicephalen Pedicellarien rezenter Seeigel ist der Artikulationsbogen. Den obernorischen ophicephalen Klappen fehlt ein solcher Bogen. Anstelle des Bogens ist eine zungenförmige Artikulationsfläche mit deutlichem Randwulst, aus der sich später ein Artikulationsbogen entwickelt, ausgebildet (Abb. 7a).

Bei zwei ophicephalen Klappen aus dem späten Nor ist die Artikulationsfläche durchbrochen. Es wird dies als erstes Stadium des Trends, die Artikulationsfläche aufzubrechen und in Richtung Bogen zu entwickeln, gedeutet. Wie aus Abb. 7b ersichtlich, ist die Artikulationsfläche an zwei Stellen durch annähernd runde Löcher, die beidseitig eines unter der Apophyse gebildeten breiten Steges liegen, gekennzeichnet. Die im Obenor einsetzende Perforation der Artikulationsfläche ist bei manchen Formen, weil diese Fläche weit unter die Basis reicht, nur auf der Außenseite

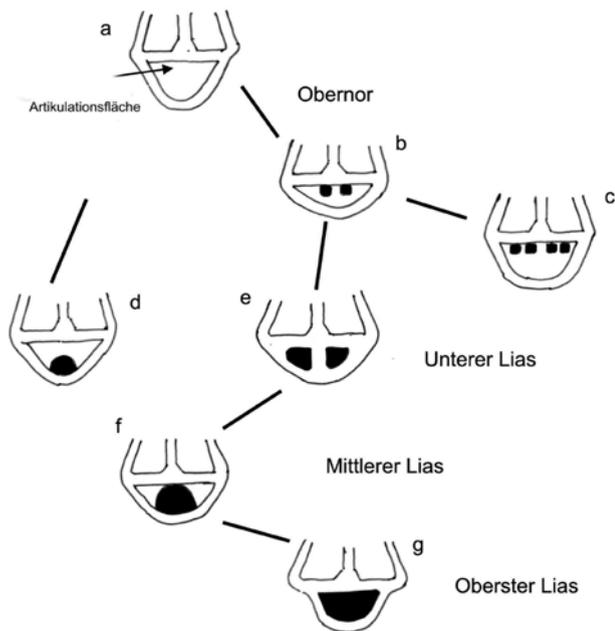


Abb. 7: Entwicklung des Artikulationsbogens

der Pedicellarienklappe erkennbar.

Außen in Verlängerung der Medianfurche (außen als Kiel entwickelt), die sich über die Außenfläche der Basis fortsetzt, sind beidseitig je zwei Poren entwickelt (Abb. 7c).

Erst im frühen Lias setzt sich der Abbau der Artikulationsflächen fort, indem unmittelbar hinter dem Wulst der Artikulationsfläche mittig ein halbkreisförmiges Loch entsteht (Abb. 7d). Auch die Zerlegung der Artikulationsfläche beidseitig des breiten Steges ist im frühen Lias beobachtbar, in dem beidseitig langgezogenen dreieckigen Poren ausgebildet wurden (Abb. 7e).

Schließlich wird im mittleren Lias ein rundovales Loch gebildet, wodurch auf beiden Seiten die Restflächen erhalten bleiben (Abb. 7f).

Mortensen (1937) hat aus dem späten Lias ophicephale Pedicellarien abgebildet, die bereits einen voll entwickelten Artikulationsbogen aufweisen (Abb. 7g).

Abgesehen von der Entwicklung des Artikulationsbogens zeigen einige Pedicellarien eine Auflösung der Furche; die Ränder wachsen zusammen und dadurch entsteht eine röhrenförmige Gestalt, wobei der röhrenförmige Teil des Blattes sehr lang werden kann. Die röhrenförmige Gestalt erinnert an den globiferen Pedicellariientypus. Im Obenor sind hierzu Ansätze zur Auflösung der Furchen gegeben. Es sind sehr schmale Furchen beidseitig der bezahnten Außenflächen beobachtbar, die distalwärts die Furchen auflösen, um in mehreren Halbkreisen diese mit Bezahnung auszufüllen (siehe stratigraphische Verwertbarkeit der Pedicellarien).

3.3 Stark modifizierte rostrate Pedicellarien aus dem späten Nor

Mortensen (1907) hat die schnabel- und kochlöfelförmigen Pedicellarien des tridentaten Typs als rostrate Pedicellarien bezeichnet. Sie sind nach diesem Autor auf die Irregularia beschränkt. Im späten Nor liegen zwei Gruppen von ihnen vor:

Gruppe 1

Klappen mit sehr hoher Basis; wesentlich höher als die Länge des Blattes, mit zum Teil abgerundeter oder langovaler Basis. Mit leicht gebogener, zwei bis dreileistigen Gelenkfläche unter einer proximal schmalen, im mittleren bis distalen Bereich aufspaltenden breiter werdenden Apophyse, die kurz vor der Aufspaltung vorspringt und dann zurückführt auf das Niveau der Furche des Blattes. Die Grenze zwischen Basis und Blatt ist außen gut erkennbar. Das Blatt selbst öffnet sich stark, die Blattränder divergieren daher stark und enden frei in Form von zwei stark nach vorne geneigten Leisten, die Hörner ähneln. Die Furche ist nur in der ersten Hälft-

te der Blattlänge ausgebildet und besteht aus Poren; meist eine bis zwei Porenreihen.

Typus 1 (Taf. 1, Fig. 1-2; Taf. 3, Fig. 11-12 und 15)

Der Typus ist durch die subquadratische Ausbildung der Basis mit schwach gebogener bis gerade verlaufenden Gelenkfläche charakterisiert; mit 1 - 2 Porenreihen in der medianen Furche des Blattes.

Typus 2 (Taf. 3, Fig. 13 und 14)

Sehr hohe nahezu ovale Basis mit einer in der Mitte sehr breiten Gelenkfläche, die mehrere Leisten und eine hochgezogene Muskelgrube aufweist. Das Blatt ist analog ausgebildet wie bei Typus 1 mit sehr kleinen Poren in der medianen Furche.

Typus 3 (Taf. 3, Fig. 6-8)

Sehr hohe ovale Basis mit kurzem Blatt. Die Basis ist dreimal so lang wie die Blattlänge. Die massive Basis besteht aus einer runden bis spitzrunden gebogenen Gelenkfläche mit einer darüber hinausragenden Apophyse. Diese ist zunächst breit, verschmälert sich, um danach aufzuspalten. Die Aufspaltung setzt schon im unteren Teil der Basis ein und erweitert sich keilförmig kurz vor Beginn des eigentlichen Blattes. Die Blattränder enden frei, sind nach vorne gebogen, spitz endend. Das Blatt ist sehr kurz und in der Furche ist eine kleine Perforation angedeutet oder der Bereich ist imperforat. Die nach vorne gebogenen Ränder, die spitz auslaufen, erinnern an Hörner.

Bemerkungen:

Die modifizierten rostraten Pedicellarien treten ausschließlich im späten Nor auf und sind dort sehr häufig vertreten. Annähernd ähnliche Formen gibt es weder im Rhät noch im Jura.

3.4 Globifere Pedicellarien im späten Nor

Es lassen sich vier 4 Typen in Gruppe 1 auseinanderhalten:

Typus 1 (Taf. 3, Fig. 1-3)

Die Basis ist dreieckig deutlich vom Blatt abtrennbar, welches in Form einer Röhre entwickelt ist. Die Höhe der Basis entspricht der Länge des röhrenförmigen Blattes. Auffallend ist ein Höcker unterhalb der Gelenkfläche. Die Gelenkfläche ist z.T. gut ausgebildet mit zwei bis drei Zahnleisten. Die Apophyse ist unten etwas breiter, verengt sich, um dann in der Mitte wieder breiter zu werden. Sie ist nach vorne geneigt und verändert ihre Lage durch Aufspaltung nach außen. Die Muskelgruben sind spitz dreieckig; proximal sehr tief liegend mit einem relativ schmalen Rand gekennzeichnet.

Das röhrenförmige Blatt entwickelt sich aus der Apophyse schon im mittleren Teil der Basis, wird aber erst in jenem Abschnitt zu einer Röhre, wo die Grenze Basis/Blatt verläuft. Die Röhre ist leicht nach vorne gekrümmt und endet mit zwei Zähnen. In der Mitte liegt eine Terminalöffnung.

Typus 2 (Taf. 3, Fig. 4)

Sehr hohe Basis, gut abgetrennt von dem darüber folgenden, röhrenförmigen Blatt. Die Basis ist oval mit stark hochgezogenen Muskelgruben, beiderseits der über die gesamte Länge gleichbleibenden Apophyse ausgestattet. Das röhrenförmige Blatt ist proximal sehr breit, verjüngt sich allmählich und endet in einer terminalen von kleinen Zähnen umgebenen Öffnung.

Typus 3 (Taf. 3, Fig. 5)

Triangular im Umriss mit gerundeten Ecken. Die Klappen sind innen hohl und weisen einen kurzen Zahn auf. Es sind keine Kanäle erkennbar, die zum Zahn führen. Die Innenseite der Klappe ist aus einem einfach perforierten Stereom zusammengesetzt. Der Zahn ist nach innen gebogen. Allerdings sieht man im distalen Bereich der Klappe einen Ansatz mit einem Loch, der zum Giftzahn führt.

Typus 4 (Taf. 3, Fig. 9 - 10)

Die Klappe ist triangular, hochgezogen. Die Ecken sind abgerundet. An der Basis sind zwei Höcker übereinander in Poren aufgelösten Gelenkfläche. Darauf folgt

das in der Innenfläche in Poren aufgelöste Stereom. Dieses ist massiv umrandet, im distalen Bereich in der auslaufenden Umrandung nach vorne geneigt und zeigt einen zahnartigen Abschluss. Boczarowski (2001) hat analoge Formen aus dem Devon dargestellt (siehe hierzu Fig. 39 A-D und E-G). Diese Formen sind sehr ähnlich jenen aus dem Oberrhin.

Nicht einzuordnen in die sechs Pedicellariengruppen rezenter Seeigel sind die nachfolgenden, aus dem späten Nor stammenden Pedicellarien.

Für den ersten Typus hat der Verfasser dieser Studie die Bezeichnung folifere Pedicellarie neu eingeführt (folifer wegen der blattartigen Ausbildung).

Foliferer Typus (Taf. 2, Fig. 15 und 16)

Die Außenbegrenzung dieser Klappen ist blattförmig, an der Basis gerundet, oben spitz auslaufend. Es ist keine Untergliederung in Basis und Blatt erkennbar. Unter der Gelenkfläche ist ein runder Höcker erkennbar, der einem Artikulationsbogen ähnelt, aber nichts mit einer solchen zu tun hat. Darüber ist die Gelenkfläche mehrleistig mit am Rand ausgebildeten Sperrzähnen entwickelt.

Auffallend ist die Apophyse, die proximal breit, danach eingeschnürt ist, um sich dann wieder zu verbreitern, mit einer Furche dazwischen, die distal endet. Der breite Rand, der die langgezogenen, eher seicht liegenden Muskelgruben begrenzt, wird distal breiter und begrenzt eine Fläche, aus der ein Zahn ragt, der analog ausgebildet ist wie bei globiferen Pedicellarienklappen. Es scheint hier eine Verbindung zwischen der Apophyse und dem Zahn zu geben, die aber nirgends sicher erkennbar ist.

Pedicellarien dieser Art wurden bisher weder im Paläozoikum noch im Jura und der Kreide beobachtet, sie sind auch rezent unbekannt und dürften auf die späte Trias beschränkt sein.

Eine weitere Klappenform, die sich weder in die rezenten noch in die fossilen Pedicellarien einordnen lässt, wird als dentifere Klappe bezeichnet (neu eingeführter Begriff), benannt nach der starken Bezahnung bzw. Bestachelung der Außenränder.

Dentifere Typus (Taf. 1, Fig. 10)

Eine Klappe mit dreieckiger Außenbegrenzung und einer zweigegliederten Gelenkfläche, die im unteren

Teil bogenartig verläuft. Im oberen Bereich unmittelbar darüber, setzt an den beiden Kanten je eine sehr kleine runde Muskelgrube ein. Sie wird von einer großen, die übrige Klappe völlig umfassenden, leicht nach innen gewölbten Fläche mit einer sehr gesetzmäßigen Stereomperforation begrenzt. Diese wird von einem breiten Rand umgeben, der außen sehr große Zähne bzw. Stacheln entwickelt, die nach außen und im distalen Bereich nach innen gerichtet sind. Diese Art wurde bisher nur aus dem späten Nor bekannt.

Abschließend sei noch darauf hingewiesen, dass in den Proben viele Bruchstücke von Pedicellarien auftreten, v.a. solche, die eine Röhre ausgebildet haben oder über ein hohes Blatt verfügen. Auf Taf. 4, Fig. 13 sieht man eine sehr lange Röhre mit einem köpfchenförmigen Abschluss, der nicht nur am Rand sehr stark bestachelt ist (alle Stacheln sind nach innen geneigt), sondern auch einen zentralen Stachel in der Mitte aufweist. Die Zuordnung zu einer der rezenten Pedicellarien ist sehr schwierig; z.T. sind analoge Formen bei ophicephalen triassischen Pedicellarien beobachtbar. Es ist aber nicht auszuschließen, dass es sich um Formen handelt, die mit dactylen Pedicellarien in Verbindung stehen. Einen ausgezeichneten Erhaltungszustand zeigt ebenfalls ein tellerartiges Gebilde (Taf. 4, Fig. 1), welches mit einer Röhre in Verbindung steht, das allseits bezahnt ist und in der Mitte ein Geflecht von langgezogenen und breiten Poren aufweist. Es könnte sich auch hier um Formen handeln, die eine Verwandtschaft zu den dactylen Pedicellarien aufweisen. Wie bei der Besprechung der ophicephalen Klappen dargelegt, gibt es bei diesen auch solche, die anstelle eines Blattes eine Röhre ausbilden, die oben ein nach vorne geneigtes Köpfchen aufweisen.

4. Welche Aussagen lassen sich anhand isolierter fossiler Echinodermen-Skelettelemente im Allgemeinen und Pedicellarien im Besonderen erwarten?

In Sedimenten, in welchen vollkörperlich erhaltene Echiniden fehlen, wie z.B. in Karbonatgesteinen des Pelagials, sind isolierte Skelettelemente die einzigen Hinweise für Echiniden, die den Meeresboden besiedelt haben.

Erste Informationen über die Präsenz fossiler Echinodermaten werden bei der Dünnschliffanalyse

erzielt. Besonders gut zu erkennen sind Crinoidenskelettelemente, insbesondere Querschnitte durch Stielglieder. Ebenso gut erkennbar sind Querschnitte durch Echinidenstacheln; schon schwieriger sind Skelettelemente von Ophiuren zu diagnostizieren, mit Ausnahme der Armwirbel.

Die in den Hallstätter Kalken sehr selten auftretenden Asteriden wurden im Dünnschliff bisher nie nachgewiesen. Selten werden Sklerite von Holothuriern im Dünnschliff angetroffen, in einer Reihe von Mikrofaziesanalysen wurden Querschnitte von Echiniden als Holothuriensklerite bestimmt.

Im unlöslichen Rückstand der Hallstätter Kalke lassen sich alle isoliert auftretenden Skeletteile ohne Schwierigkeiten den Großgruppen der Echinodermaten zuordnen. Aus der Stachelstruktur, den Skelettelementen des Kauapparates und jenem der Pedicellarien ist eine Aussage über die Vielfältigkeit der Echinidenfauna am Meeresboden zur Zeit des späten Nors, die den Hallstätter Meeresboden besiedelten, möglich.

Um Aussagen über die Besiedlungsdichte von Echiniden machen zu können, wurde testweise eine 200 Gramm schwere Hallstätter Kalk-Probe aus dem späten Nor in Essigsäure aufgelöst. Es sind vom Kauapparat 945 Halbpyramiden, 42 Rotulae und 15 Kompassselemente angefallen; Zähne konnten nicht nachgewiesen werden. Wenn man die Halbpyramiden auswertet, sind 95 Kauapparate zerfallen. Es konnten jedoch nur 42 Rotula nachgewiesen werden, d.h. daraus würden sich nur 8 Kauapparate ergeben und aus den 15 Kompassselementen nur drei. Damit kann aufgezeigt werden, dass die Seeigel nicht an Ort und Stelle zerfallen sind, sondern ihre Skelettelemente wurden nach dem Zerfall verfrachtet. Es genügen geringe Meeresströmungen am Meeresboden, um eine Frachtsonderung der Skelettelemente herbeizuführen. Die im späten Nor sehr dichte Besiedelung der Hallstätter Kalke durch Holothurien, wie Mostler (1977) nachweisen konnte, hat zu einer intensiven Durchwühlung dieser Sedimente geführt. Auch dies ist bei der unregelmäßigen Verteilung der zuvor genannten Skelettelemente zu berücksichtigen. Die nachgewiesenen 95 zerfallenen Kauapparate geben einen Hinweis darauf, dass die Besiedelung des Meeresbodens zu dieser Zeit durch Echiniden sehr dicht war.

Aufgrund mikrofazieller und mikrofaunistischer Analysen handelt es sich um Echiniden, die auf einem

Kalkschlamm Boden einer Tiefschwelle in Wassertiefen zwischen 150 und 200 m lebten.

Eine Zuordnung der Pedicellarien zu einer Echinidengattung ist nicht möglich, da aus dem Nor, insbesondere aus den norischen Hallstätter Kalken, vollkörperlich erhaltene Echiniden fehlen.

Die vielen sowohl von fossilen als auch von rezenten Pedicellarien abweichenden Formen aus der späten Trias zeigen auf, dass in dieser Zeit Echiniden lebten, die zum Großteil nur auf die späte Trias, insbesondere auf das späte Nor beschränkt waren. In diesem Zusammenhang sollen jene Formen hervorgehoben werden, die stark von den bisher bekannten rostraten, ophicephalen und globiferen Pedicellarien abweichen.

5. Zur stratigraphischen Verteilung und Verwertbarkeit fossiler Pedicellarien

Tridentate Pedicellarien sind seit dem frühen Ordovizium bekannt. Der Verfasser dieser Studie hat solche aus dem ältesten Ordovizium Schwedens nachgewiesen. Nestler (1970) hat Pedicellarienklappen aus dem jüngeren Ordovizium von Gotland beschrieben, die ebenfalls den tridentaten Typus von Pedicellarien zuordenbar sind.

Weitere Pedicellarien wurden aus dem mittleren Silur (Blake, 1968) von Großbritannien nachgewiesen und zwar waren es hauptsächlich tridentate Klappen; selten jedoch sind die ersten ophicephalen Pedicellarien.

Aus dem Mitteldevon hat Boczarowski (2001) nicht nur viele tridentate Pedicellarien, sondern auch ophicephale und das Erstauftreten von globiferen Pedicellarienklappen beschrieben. Aus dem Unterkarbon konnte Geis (1936) tridentate und ophicephale Pedicellarien nachweisen. Die von Hoare & Sturgeon (1984, S 896, Fig. 1 A-G) abgebildeten Pedicellarien sind dreiklappige tridentate Formen, während die auf derselben Abbildung unter H – L dargestellten ophicephalen Pedicellarien mit Sicherheit keine Pedicellarienklappen darstellen, sondern Lateralien von Ophiuren sind. Der fälschlich mit Zähnchen angesprochene Randbereich einer Pedicellarienklappe entspricht einem Fächer, der zur Aufnahme von Lateralstacheln dient. Kozur (1984) hat eine analoge Form aus dem späten Karbon des Bükk-Gebirges (Ungarn) auf Taf. 3, Fig. 5 abgebildet und diesen als Echinodermenrest angeführt.

Die Lateralschilder, die von Donofrio & Mostler (1977) als *Ophioflabellum hessi* beschrieben wurden (Taf. 1, Fig.10) entsprechen nahezu den Formen, die Hoare & Sturgeon (1984) als ophicephale Pedicellarienklappen beschrieben haben.

Aus dem Oberperm hat der Verfasser dieser Studie nur einfache tridentate Formen aus den Bellerophon-Kalken und aus den Sosio-Kalken von Sizilien nachweisen können (unpubliziert).

Obwohl Echiniden aus der frühen Trias bekannt sind, konnten bisher keine Pedicellarien aus Karbonatgesteinen dieser Stufe herausgelöst werden. Bereits ab der älteren Mitteltrias (Pelson) sind tridentate Klappen bekannt (Mostler, 1972). Im Fassan sind bereits Klappen von ophicephalen Typen nachweisbar. Im höheren Ladin sowie im basalen Karn sind tridentate wie ophicephale Pedicellarienklappen nachweisbar, weichen jedoch stark von jenen aus dem Nor ab. Besonders im späten Nor kommt es zu einer Kulmination von Pedicellarien, wie sie in dieser Studie dargestellt wurden.

Im Rhät treten zusätzlich neue Formen auf, wobei weitaus weniger Nachweise vorliegen. Dagegen sind dann aus pelagischen Kalken im frühen Lias Pedicellarienklappen sehr häufig (siehe hierzu Krainer et al. 1994). Es werden einige der ophicephalen Pedicellarien herausgegriffen, um sie jenen des späten Nors gegenüberzustellen (siehe hierzu Abb. 8).

Abgesehen von einer auffallend hohen, mit einer sehr schmalen Basis ausgestatteten tridentaten Klappe, die sehr stark sowohl von den triassischen als auch den liassischen Formen abweicht, sollen die Unterschiede zu den spätnorischen Pedicellarien dargelegt werden.

1. Typisch für das späte Nor sind ophicephale Klappen, die anstelle eines Blattes ein röhrenförmiges Element ausbilden. In den liassischen Formen fehlt dieses Element. Es ist bei diesen eine mediane Furche entwickelt.

2. Im Obenor sind die ophicephalen Klappen durch eine Artikulationsfläche charakterisiert. Erst im Laufe des Lias bildet sich ein Artikulationsbogen heraus.

3. Die Ausbildung des distalen Blattes von ophicephalen Klappen im späten Nor ist zweireihig und nicht trapezförmig ausgebildet; im Lias dagegen ist das distale Blatt mehrlagig.

4. Die Seitenzähne (Sperrzähne) sind im Obenor nur mit je zwei entwickelt. Im Lias sind es mehrere Seitenzähne.

5. Klappen mit sehr hohem, rundem Blatt fehlen im späten Nor. Sie treten erst im Lias auf.

Was die stratigraphische Verwertbarkeit der Pedicellarien betrifft, so kommt einer Reihe von Pedicellarien,

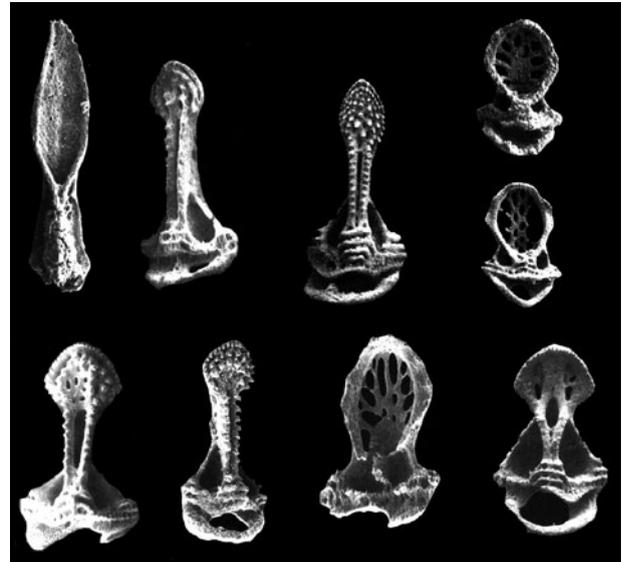


Abb. 8: Pedicellarienklappen aus pelagischen Kalken des unteren Lias (aus Krainer et al. 1994)

die Boczarowski (2001) beschrieben hat, eine stratigraphische Bedeutung im Mitteldevon zu.

Aus dem Karbon und Perm liegt zu wenig Material vor. Nach dem derzeitigen Stand sind die bisher überlieferten Formen stratigraphisch nicht verwertbar. Erst in der Mitteltrias sind es einige Formen, die sich stratigraphisch eignen. Die genaue stratigraphische Einstufung der Pedicellarienklappen in der Trias, mit Ausnahme des späten Nor, ist durch den Autor noch nicht abgeschlossen. Die hohe Dichte an Pedicellarienklappen mit 35 neuen Typen, die meisten davon wichtige stratigraphische Formen, zeigen die starke Radiation der Echiniden im Obenor auf. Dasselbe trifft für den unteren Jura zu. Im Oberjura lassen nach Mortensen eine Reihe von Pedicellarien eine grobe stratigraphische Gliederung zu. Aus der Kreide (Maastricht) hat Nestler (1966) viele unterschiedliche Pedicellarien beschrieben, sodass sich auch hier eine stratigraphische Verwertbarkeit ergibt.

Dank

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Hinweise danke ich sehr herzlich H. Hagdorn.

Literatur

- Blake, D.B. (1968): Pedicellariae of two Silurian echinoids from Western England. - *Palaeontology* 11: 576-579, London.
- Boczarowski, A. (2001): Isolated sclerites of devonian non-pelmatozoan echinoderms. - *Paleontologia polonica* 59: 3-220, Warszawa.
- Donofrio, D.A. & Mostler, H. (1977): Wenig beachtete Echinodermaten-Skelettelemente aus der alpinen Trias. - *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck* 6(6): 1-27, Innsbruck.
- Geis, H.L. (1936): Recent and fossil Pedicellariae. - *J. Paleont.* 10: 427-448, Menasha
- Groom, T.T. (1887): On some new features in *Pelanechinus corallinus*. - *Quart. J. Geol. Soc.* 43: 703-714, London
- Hagdorn; H. (1995): Die Seeigel des germanischen oberen Muschelkalks.- Festschrift zum 60. Geburtstag von Helfried Mostler. - *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck* 20: 245-281, Innsbruck.
- Hendler, H., Miller, J.E., Pawson, D.L., Kier, P.N. (1995): Seastars, Searchins and Allies. Echinoderms of Florida and the Caribbean. - Smithsonian Institution 1-390, Washington.
- Hoare, R.T., Sturgeon, M.T. (1984): Pennsylvanian echinoid pedicellariae. - *J. Paleont.* 58 (3): 895-897, Tulsa, Oklahoma.
- Kier, P.N. (1977): Triassic echinoids. - *Smithsonian contributions to Paleobiology*, 30: 1-41; Washington.
- Kozur, H. (1984). Biostratigraphical Evaluation of the Upper Paleozoic Conodonts, Ostracods and Holothurian Sclerites of the Bükk Mts. Part I: Carboniferous conodonts and Holothurian Sclerites. - *Acta Geol. Hungarica* 27: 143-162, Budapest.
- Krainer, K., Mostler, H., Haditsch, J.G. (1994): Jurasische Beckenentwicklung in den Nördlichen Kalkalpen bei Lofer (Salzburg) unter besonderer Berücksichtigung der Manganerz-Genese. - *Abh. Geol. B.-A. (Festschrift zum 60. Geburtstag von Erik Flügel)* 50: 257-293, Wien.
- Ludwig, H. (1904): Die Seeigel. - *Bronns Thierreich*, 4. Buch, 967-1345, Leipzig
- Mortensen, T. (1903): Echinoidea - I. Danish Ingolf-Expedition. - 4(2), 187p., Kopenhagen.
- Mortensen, T. (1907): Echinoidea - II. Danish Ingolf-Expedition. - 4(2), 200p. Kopenhagen.
- Mortensen, T. (1937): Some Echinoderm Remains from the Jurassic of Württemberg. - *Kgl. Danske Vidensk. Selkab. Biol. Nedd.* 13: 1-28, Kopenhagen
- Mostler, H. (1972): Die stratigraphische Bedeutung von Crinoiden-, Echiniden- und Ophiurenskelettelementen in triassischen Karbonatgesteinen. - *Mitt. Ges. geol. Bergbaustud.* 21:711-728, Innsbruck.
- Mostler, H. (1977): Zur Palökologie triadischer Holothurien (Echinodermata) - *Ber. Nat.-med. Verein Innsbruck*, 64: 13-40, Innsbruck.
- Nestler, H. (1967): Echiniden aus dem Unter-Maastricht der Insel Rügen, II Pedicellarien. - *Geologie* 15: 340-365, Berlin
- Nestler, H. (1970): Echinidenreste aus einem Öjlemyr Geschiebe (Ordovizium) F II von Gotland. - *Geologie* 18: 1219-1225, Berlin.
- Smith, A.B. (1990): Echinoid evolution from the Triassic to Lower Liassic. - *Cahiers Univ. Cathol. Lion, ser. sci.* 3: 79-117, Lion.
- Smith, A.B (1994): Triassic echinoids from Peru. - *Palaeontographica Abt. A*, 233 (1-6): 177-202, Stuttgart.
- Strenger, A. (1973): *Sphaerechinus granularis*. Violetter Seeigel. Siewing R. (Hrsg): *Grosses Zoologisches Praktikum* 18. - Gustav Fischer, Stuttgart
- Westheide, W. & Rieger, R. (Hrsg) (1996): *Spezielle Zoologie* 1. Teil: Einzeller und Wirbellose Tiere. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, Jena und New York, 909S.

Manuskript eingereicht: 15.1.2009

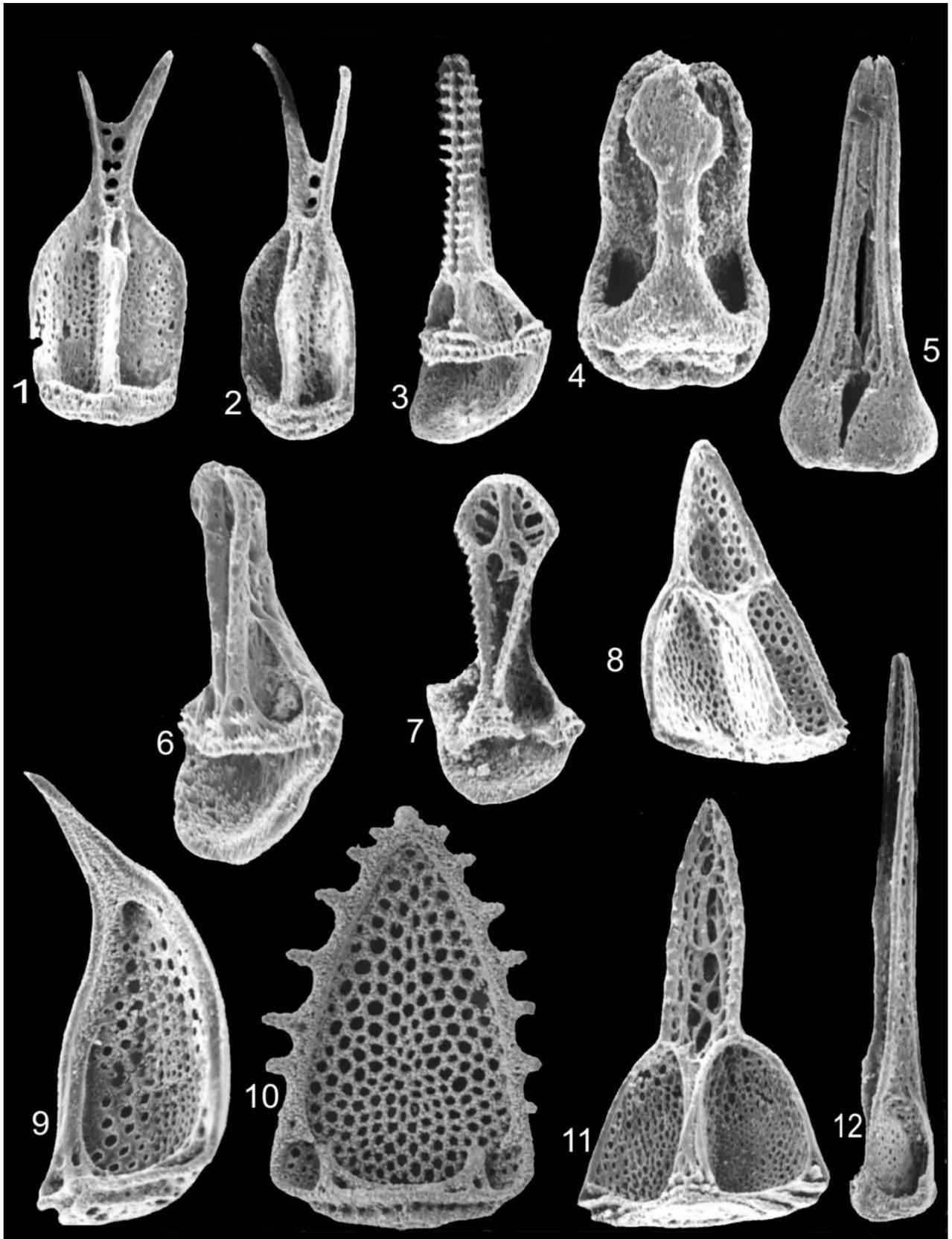
Überarbeitetes Manuskript angenommen: 4.6.2009

Tafelerläuterungen

Alle Abbildungen von Tafel 1 - 4 stammen aus Lösproben obernorischer Hallstätter Kalke
Auf den Tafeln 5-7 sind die Pedicellarien von rezenten Echiniden dargestellt.

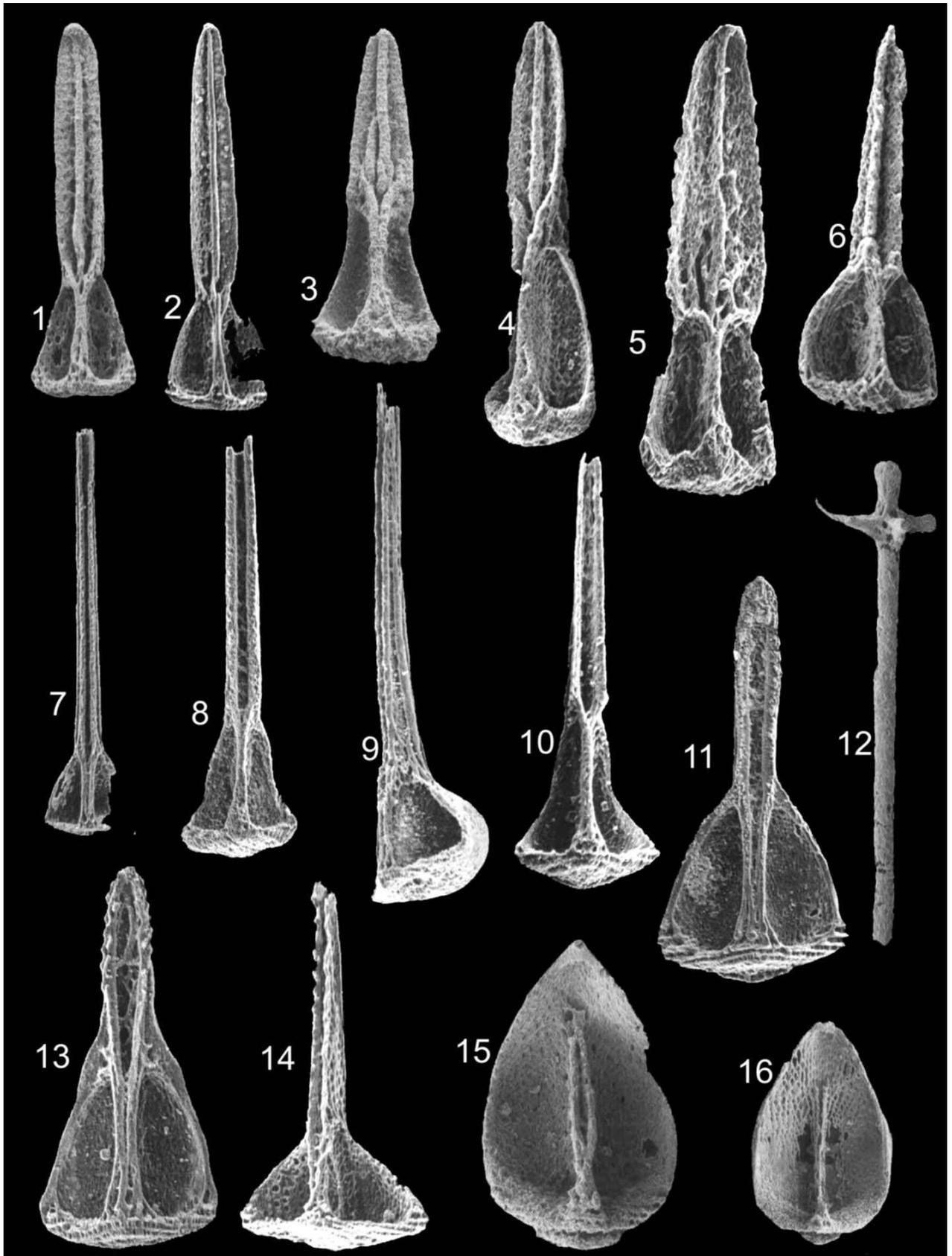
Tafel 1

- Fig. 1 und 2: stark modifizierte rostrate Pedicellarienklappen (Gruppe 1, Typus 1). 220x
- Fig. 3: Seitenansicht einer ophicephalen Pedicellarienklappe (Gruppe 2, Typus 1). 120x
- Fig. 4: Köpfchen einer dreiklappigen ophicephalen Pedicellarie. 135x
- Fig. 5: Dreiklappiges Pedicellar mit tridentalen Klappen. 100x
- Fig. 6: Seitenansicht einer ophicephalen Klappe (keiner der beschriebenen Gruppen zuordenbar, Typus 1). 150x
- Fig. 7: Ophicephale Klappe (Gruppe 1; Typus 1). 120 x
- Fig. 8: Tridentate Klappe (keiner der beschriebenen Gruppen zuordenbar, Typus 2). 130 x
- Fig. 9: Seitenansicht einer sehr selten vorkommenden tridentaten Form (keiner der beschriebenen Gruppen zuordenbar, Typus 1). 130x
- Fig. 10: Dentifere (neuer Begriff) Pedicellarienklappe. 150x
- Fig. 11: Tridentate Klappe (Gruppe 3; Typus 3) 200x
- Fig. 12: Tridentate Pedicellarienklappe (Gruppe 2; Typus 1) 120x



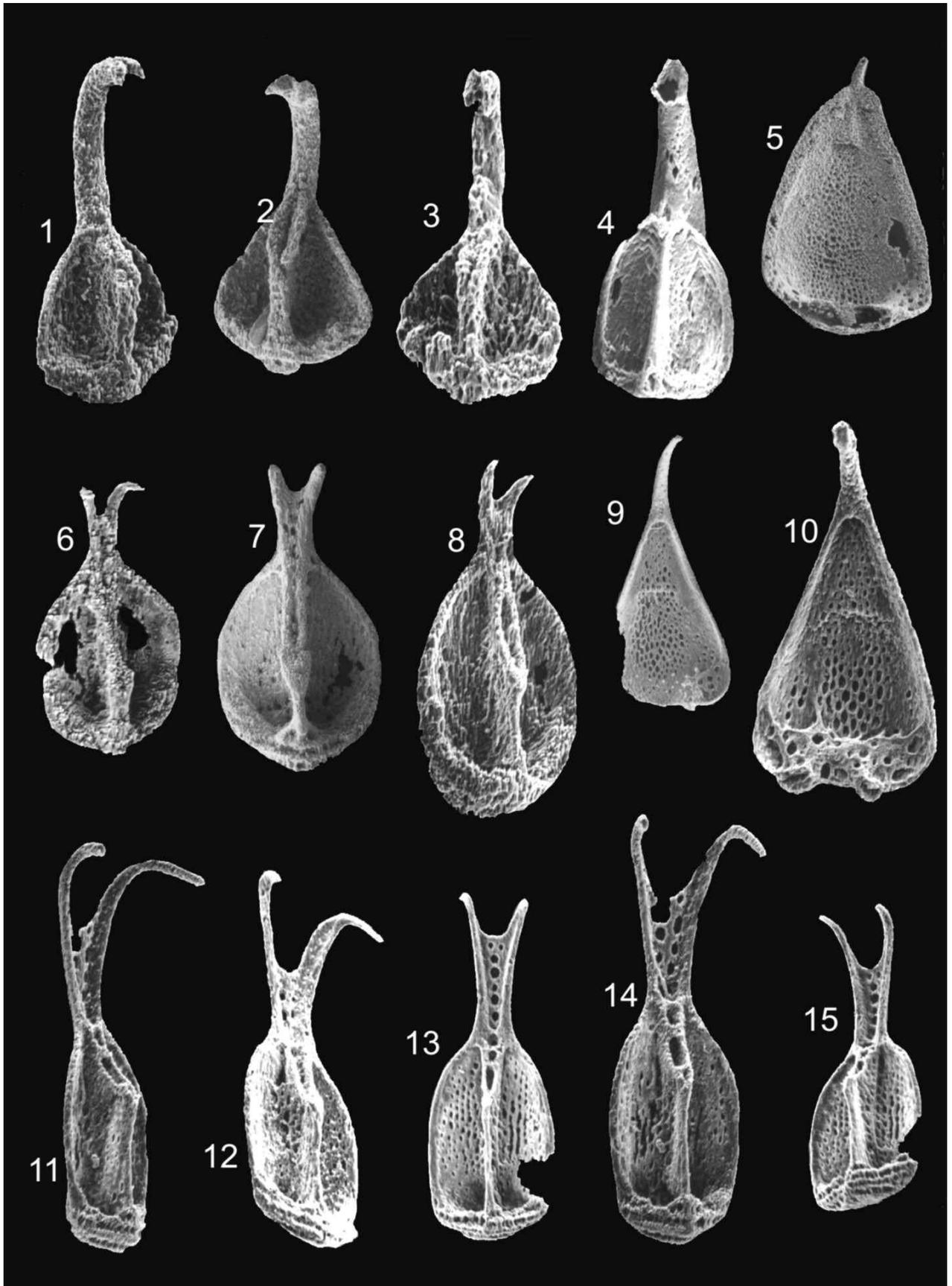
Tafel 2

- Fig. 1 und 2: Tridentate Klappen mit medianer Leiste durch welche das Blatt zweigeteilt wird (Gruppe 2, Typus 2). Fig. 1 (120x); Fig. 3 (130x)
- Fig. 3: Tridentate Klappe; Apophyse mehrmals aufgespaltet. (Gruppe 2, Typus 3). 120x
- Fig. 4 und 5: Tridentate Klappen (Gruppe 2, Typus 3). 200x
- Fig. 6: Tridentate Klappe, ähnlich wie die Formen in Fig. 4 und 5. 200x
- Fig. 7: Sehr hohe tridentate Klappe mit schmaler Medianfurche (Gruppe 1, Typus 1) 100x.
- Fig. 8. Hohe tridentate Klappe (Gruppe 1, Typus 3). 130x
- Fig. 9: Tridentate Klappe von der Seite aufgenommen (Gruppe 1, Typus 3). 185x
- Fig. 10: Tridentate Klappe (Gruppe 1, Typus 4). 200x
- Fig. 11: Tridentate Klappe (Gruppe 3, Typus 1). 120x
- Fig. 12: Kalkstab eines Pedicellarienstieles aus dem Oberror. 80x
- Fig. 13: Tridentate Klappe (Gruppe 3, Typus 2). 160x
- Fig. 14: Tridentate Klappe (Gruppe 1, Typus 5) 130x
- Fig. 15-16: Folifere (neuer Begriff) Pedicellarienklappen; neuer Typus von Pedicellarienklappen. Fig. 15 (145x); Fig. 16 (100x)



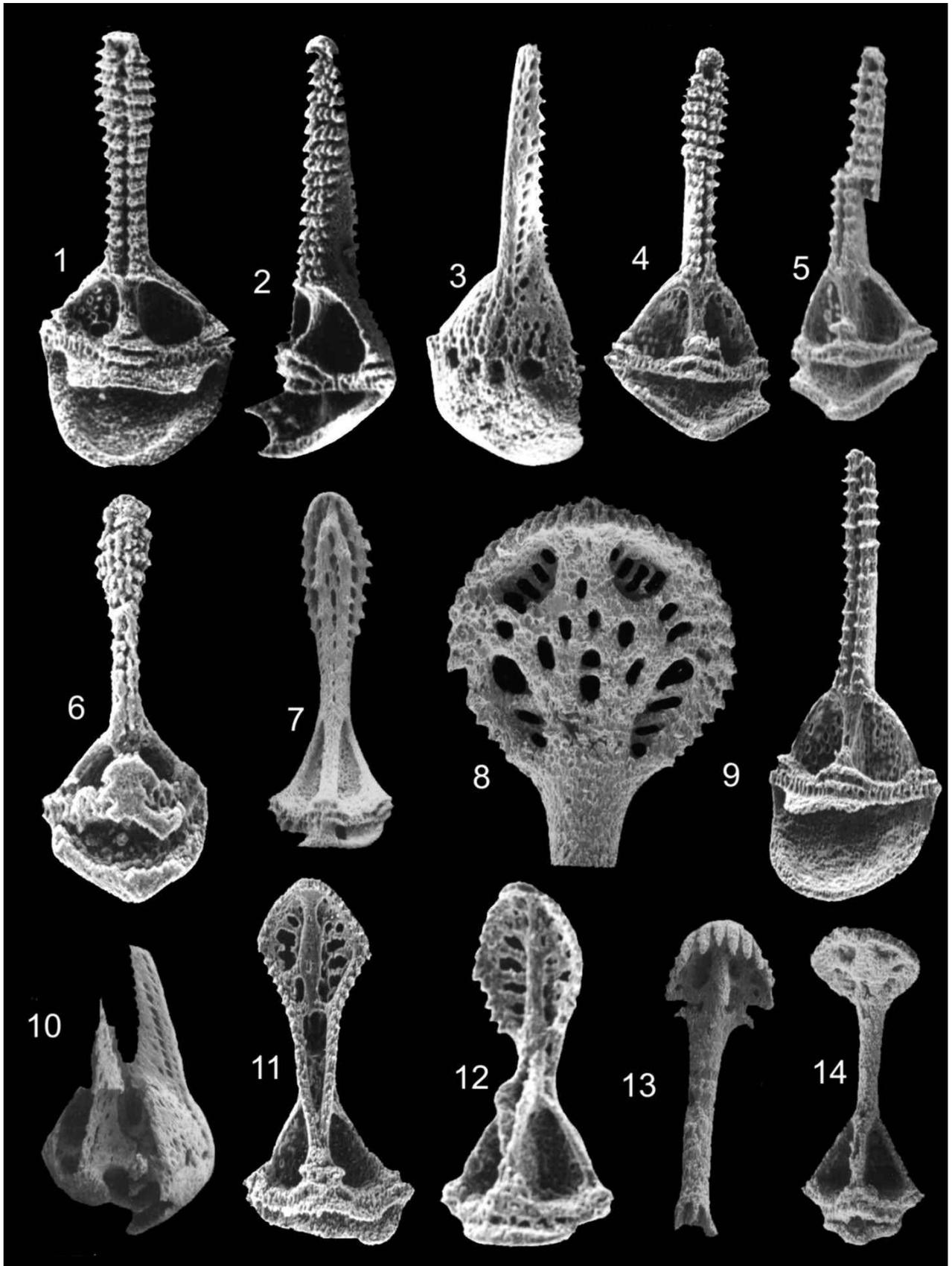
Tafel 3

- Fig. 1-3: globifere Pedicellarienklappen (Gruppe 1, Typus1); Fig. 1 (220x), Fig. 2 (200x), Fig. 3. (250x)
Fig. 4: globifere Klappe (Gruppe 1, Typus 2). 250x
Fig. 5: Globifere Pedicellarienklappe (Gruppe 1, Typus 3)
Fig. 6 - 8: Stark modifizierte rostrate Pedicellarienklappen (Gruppe1, Typus 3). Fig. 6 (280x), Fig. 7 (200x);
Fig. 8 (250x)
Fig. 9 - 10: Globifere Pedicellarienklappen (Gruppe 1, Typus 4) Fig. 9 (80x); Fig. 10 (200x)
Fig. 11, 12 und 15: Stark modifizierte rostrate Klappen (Gruppe 1, Typus 1). Fig. 11 (130x), Fig. 12 (220x);
Fig. 15 (200x)
Fig. 13 und 14: Stark modifizierte rostrate Klappen (Gruppe1, Typus 2) Fig. 13 (200x) Fig. 14 (230x).



Tafel 4

- Fig 1. und 2, 3?: ophicephale Klappen (Gruppe 2, Typus 1). Alle 180x
Fig. 4 - 5: Ophicephale Klappen (Gruppe 2, Typus 2) Fig. 4 (150x) Fig. 5 (120x)
Fig. 6: Ophicephale Klappe (bisher keiner Gruppe zugeordnet, Typus 2). 300x
Fig. 7: Ophicephale Klappe (ebenfalls keiner beschriebenen Gruppe zuordenbar; Typus 3). 120x
Fig. 8: Tennisschlägerartiger distaler Bereich einer ophicephale Klappe. 300x
Fig. 9: ophicephale Klappe (Gruppe 2, Typus 3). 170x
Fig. 10: Dreiklappige ophicephale Pedicellarie. 120x
Fig. 11: Ophicephale Klappe (Gruppe 1, Typus 1). 160x
Fig. 12: Ophicephale Klappe (Gruppe 1, Typus 2). 200x
Fig. 13: Röhrenförmiges Blatt einer fraglichen ophicephale Pedicellarienklappe. 150x
Fig. 14: Eine ophicephale Klappe, die von den übrigen Gruppen stark abweicht.



Tafel 5 (rezente Pedicellarien)

Fig. 1: Kalkstab eines Pedicellarienstieles. 120x

Fig. 2: Triphylle Pedicellarienklappe. 350x

Fig. 3: Geöffnete dreiklappige triphylle Pedicellarie mit einem Muskelband rechts oben im Bild sichtbar; man sieht auch das Inserieren der Muskelfasern in den beiden Muskelgruben. 600x

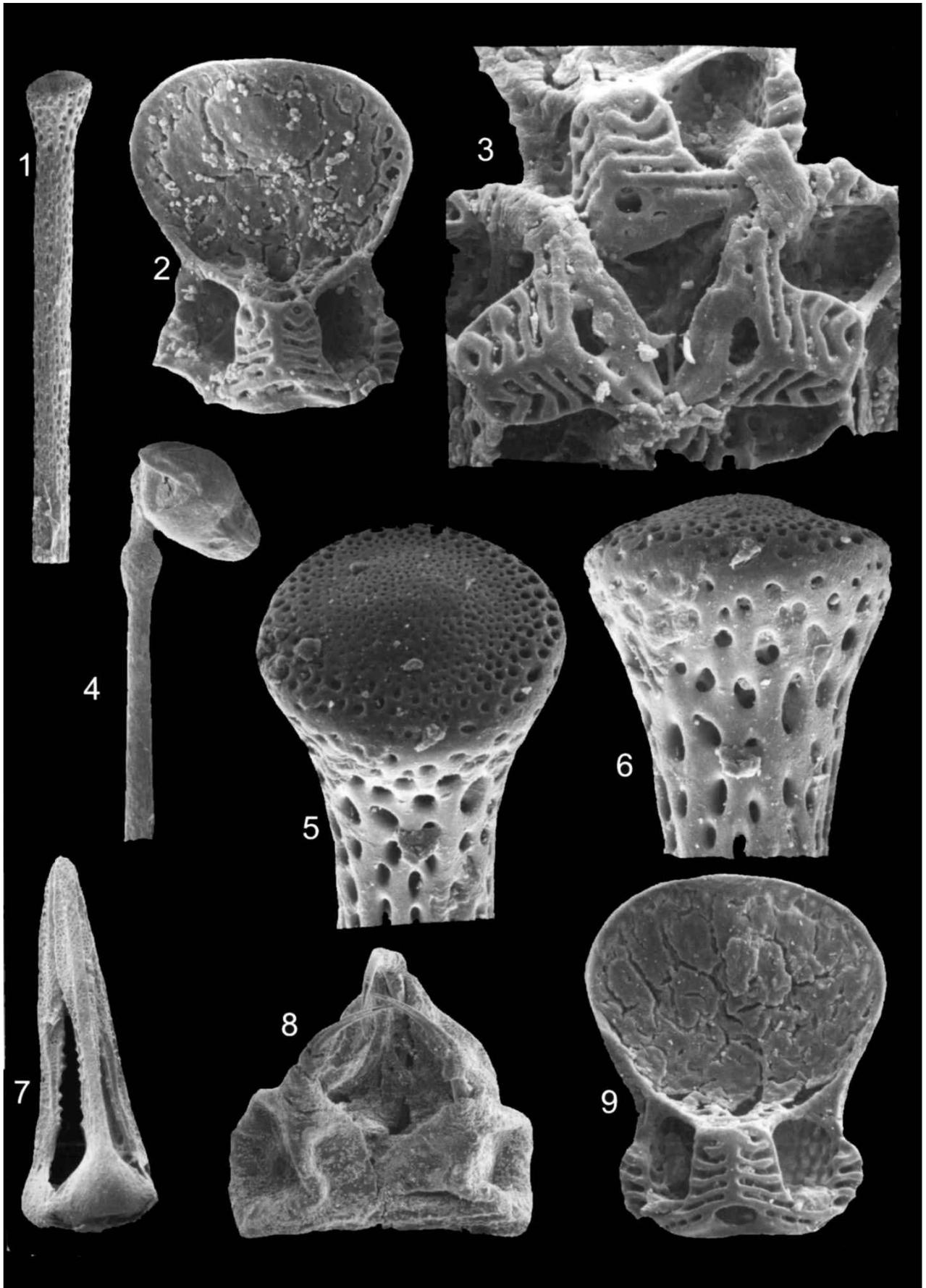
Fig. 4: Pedicellarienstiel noch mit dem Ligament verbunden und außen von der Epidermis überzogen. 150x

Fig. 5 und 6: Kalkstab eines Pedicellarienstieles. Fig. 5 von der Seite und Fig. 6 von oben um die Art der Perforation seitlich wie auch oben aufzuzeigen. 500x

Fig. 7: Tridentate dreiklappige Pedicellarie. 50x

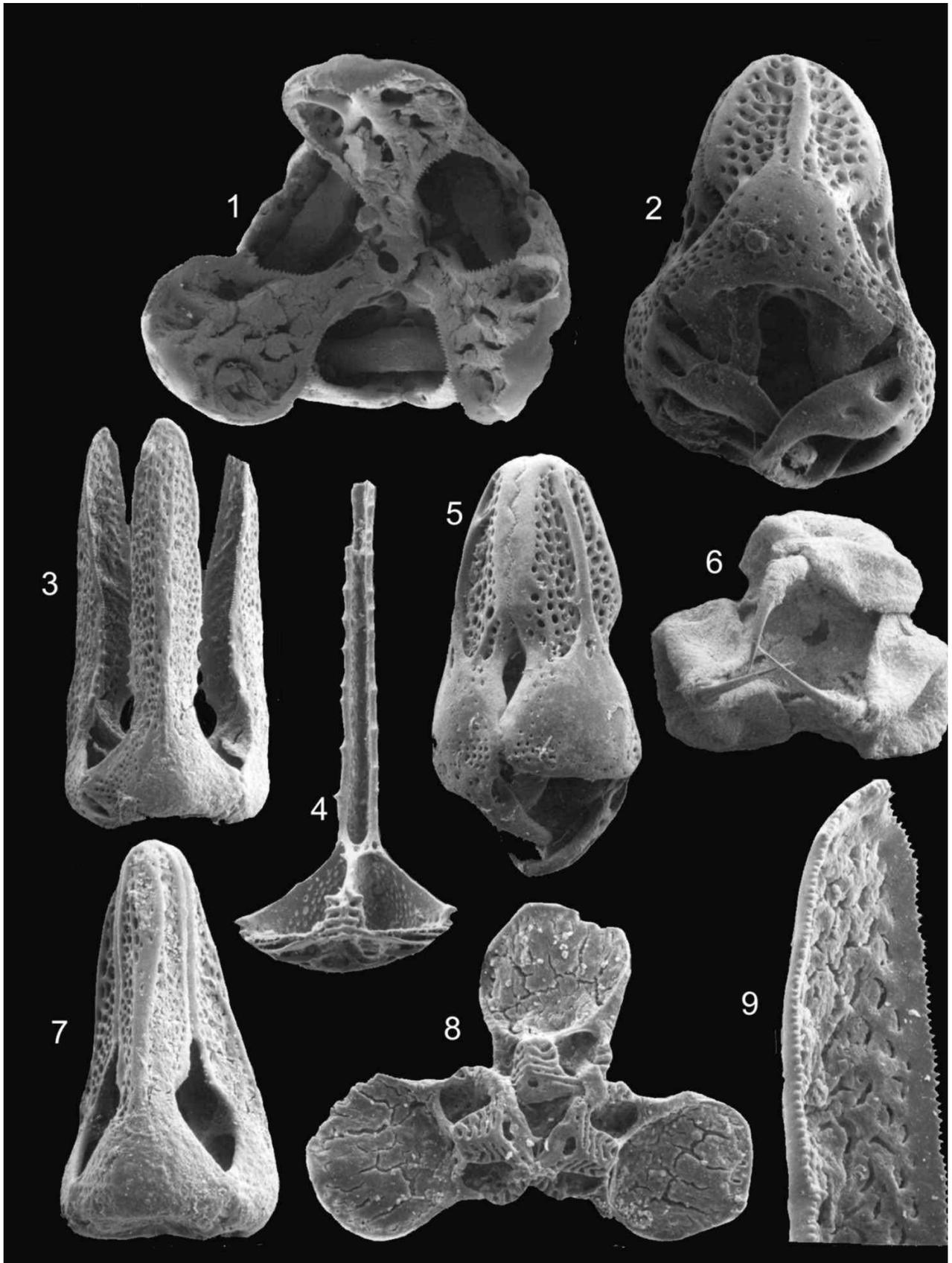
Fig. 8: Dreiklappige Pedicellarie mit aus den Weichteilen herausragenden Giftzähnen. 60x

Fig. 9: triphylle Pedicellarienklappe mit einer sehr breiten, in Lamellen gegliederten Apophyse, sehr tiefen langovalen Muskelgruben mit je drei Sperrzähnen am Rand ausgestattet und einem sehr breiten Blatt wobei die Breite des Blattes der Länge der gesamten Pedicellarienklappe entspricht. 350x



Tafel 6 (rezente Pedicellarien)

- Fig. 1: Nach oben offene dreiklappige ophicephale Pedicellarie mit den Muskelbändern die in den Gruben der Klappen inserieren. 140x
- Fig. 2: Ophicephales Pedicellarienköpfchen, von unten her aufgenommen um das intensive Ineinandergreifen der Artikulationsbögen darzulegen. 220x
- Fig. 3: Dreiklappiges Pedicellar (tridentate Klappen). 150x
- Fig. 4: Isolierte tridentate Pedicellarienklappe mit proximal massiver Apophyse und langen am Rand bezahnten Blatt. 160x
- Fig. 5: Außenansicht einer geschlossenen dreiklappigen ophicephalen Pedicellarie, auffallend ist die Zickzack-Naht der Blattränder, die außerdem noch verzahnt sind. 190 x
- Fig. 6: Globiferes Pedicellarienköpfchen von Weichteilen überzogen: auffallend sind die freiliegenden Spitzen der Giftzähne. 60x
- Fig. 7: Geschlossenes Pedicellar mit tridentaten Klappen, auch bei diesen Klappen sind die Ränder der Blätter bezahnt (siehe hierzu auch Detail in Figur 9). 130x
- Fig. 8: Dreiklappiges Pedicellar komplett geöffnet. Die triphyllen Klappen zeigen z.T. das Muskelband mit den einzelnen Muskelfasern die in den Muskelgruben inserieren. 200x
- Fig. 9: Vergrößerter Ausschnitt des mittleren bis distalen Teiles einer tridentaten Klappe, die sehr deutlich die kleinen Zähnchen wiedergibt, die ineinander greifen und so ein Verschieben der einzelnen Klappen zueinander unmöglich machen. 500x



Tafel 7 (rezente Pedicellarien)

- Fig. 1: stark vergrößerter Ausschnitt eines distalen ophicephalen Pedicellars. Man sieht sehr schön die Zickzack-Naht und das Ineinandergreifen der Bezahnung dieser Ränder. 370x
- Fig. 2: Basaler Abschnitt eines ophicephalen Köpfchens von unten aufgenommen um einmal das Ineinandergreifen der Seitenzähnen an der Basis, zum anderen das Ineinandergreifen der Artikulationsbögen aufzuzeigen. 250x
- Fig. 3 - 5: Verschiedene Ansichten ein und derselben dreiteiligen ophicephalen Pedicellarie, um einerseits die Struktur der Außenfläche der einzelnen Klappen aufzuzeigen, andererseits das Ineinandergreifen der Klappen durch Sperrzähne bzw. durch die Zähnen der Zickzack-Naht an den Rändern der Klappen. Fig. 3 (350x); Fig. 4 und 5 (180x)
- Fig. 6: Tridentate Pedicellarie von außen aufgenommen, um die Außenstruktur wiederzugeben. 140 x
- Fig. 7: Detail aus dem proximalen Abschnitt einer tridentaten Pedicellarienklappe. Die Gelenkfläche ist in mehrere Zahnleisten gegliedert. Darüber setzt eine in Lamellen aufgegliederte breite Apophyse ein die sich rasch verjüngt und auf den Seiten mit Dornen bzw. Stacheln ausgestattet ist. Auf der Seite der Basis sind jeweils zwei Winkelzähne ausgebildet. 400x

