

## DIE SEEIGEL DES GERMANISCHEN OBEREN MUSCHELKALKS

Hans Hagdorn

Mit 9 Abbildungen und 6 Fototafeln

### Zusammenfassung:

*Triadotiaris grandaeva* (n. gen.) und *Serpianotiaris coeava*, die beiden häufigsten Seeigel des Oberen Muschelkalks, werden nach Gehäuse und Skelettanhängen detailliert beschrieben. Beide Gattungen lassen sich keiner bestehenden Ordnung zuweisen; deshalb werden die neuen Ordnungen Triadotiaroidea und Serpianotiaroidea aufgestellt, welche Merkmale sowohl der Unterklassen Cidaroida als auch der Euechinoidea vereinen. *Triadotiaris* hat ein flexibles Gehäuse, dabei einen perignathischen Gürtel mit interambulakralen Apophysen (cidarid), aber pseudokomponierte Ambulakren, einfach diadematoide Zähne sowie Stacheln ohne Cortex. Das Gehäuse von *Serpianotiaris* ist mäßig flexibel; der perignathische Gürtel besteht aus adradialen und einer interradianalen Verdickung am Adoralrand (Promunturium); unter dem Ambitus sind die Ambulakralplatten pseudokomponiert und einfach diadematoide komponiert. Die Stacheln haben keinen Cortex. *Triadotiaris* wird von Seeigeln wie *Lenticidaris* hergeleitet, von dem sie sich durch das fortgeschrittene Ambulakrum unterscheidet. *Serpianotiaris* stammt von unbekanntem spätpaläozoischen Seeigeln mit suturierten adoralen Interambulakren ohne Apophysen ab. Beide Gattungen sind in der germanischen und der alpinen Trias (Anis, Ladin) belegt, *Serpianotiaris* auch im Unterkarn. Im Oberen Muschelkalk kommen sie als stenohaline Faunenelemente nur im unteren Abschnitt zusammen mit *Encrinus liliiformis* im Trochitenkalk vor, der dem „transgressive systems tract“ entspricht. Die schnelle evolutive Radiation der Echinoidea hat mit der Entstehung neuer Flachmeerhabitats bereits im Anis eingesetzt.

### Abstract:

Tests and appendages of the most common Upper Muschelkalk echinoids, *Triadotiaris grandaeva* (n. gen.) and *Serpianotiaris coeava*, are described. Both genera cannot be integrated into any known echinoid order; therefore the new orders Triadotiaroidea and Serpianotiaroidea are established combining cidaroid and euechinoid characters. *Triadotiaris* has a flexible test, interambulacral lantern support with apophyses (cidarid), pseudocompound ambulacrals, primitive diadematoide teeth and spines without cortex. The test of *Serpianotiaris* is moderately flexible; the perignathic girdle consists of three adoral inflations (promunturium); below the ambitus, the ambulacrals are pseudocompound and primitively diadematoide compound. The spines have no cortex. *Triadotiaris* is derived from echinoids like *Lenticidaris*, from which it differs in its advanced ambulacrum. *Serpianotiaris* is a descendant of late Palaeozoic echinoids with sutured adoral interambulacrals without apophyses. Both genera occur in the germanotype and alpinotype Triassic (Anisian, Ladinian), *Serpianotiaris* also in Lower Carnian. As stenohaline faunal elements they are restricted in the Upper Muschelkalk to the lower part of the sequence (transgressive systems tract) where they occur together with *Encrinus liliiformis* in the Trochitenkalk. The rapid evolutionary radiation of the Echinoidea started off in Anisian times together with the development of new shallow marine habitats.

## Einführung

Wie die Seelilien erlitten auch die Seeigel im ausgehenden Paläozoikum einen schweren Niedergang. SMITH (1990) nennt in seiner kritischen Bestandsaufnahme nur drei Gattungen mit drei Arten aus dem Oberperm sowie zwei aus der Untertrias: *Miocidaris pakistanensis* LINCK, 1955, aus dem Induum der Salt Range (Pakistan) und *Lenticidaris utahensis* KIER, 1968, aus dem Olenek von Utah (USA). Beide Gattungen gehören zur Familie Miocidaridae, die bereits aus dem Oberperm bekannt ist (*Miocidaris keyserlingi* GEINITZ aus dem Zechstein Europas; vgl. SMITH & HOLLINGWORTH 1990).

In der Obertrias gab es bereits eine beachtliche Formenfülle, über die schon v. MÜNSTER (1841), KLIPSTEIN (1843) und LAUBE (1865) in ihren Pionierarbeiten berichteten. BATHER (1909b) zeigte in seiner Monographie der Echinodermen vom Balaton-Hochland, daß im Kam bereits Vertreter der Euechinoidea vorhanden waren. In seiner Revision der gesamten Trias-Echinoidea beschränkte sich KIER (1977) weitgehend auf die Klassifikation der vollständig erhaltenen Gehäuse und fügte in offener Benennung Beschreibung und Illustration fragmentarisch erhaltenen Materials hinzu. In seiner späteren Arbeit (KIER, 1984) betonte er die Unterschiede im Bau des perignathischen Gürtels, ohne aber taxonomische Konsequenzen zu ergreifen. KIER lag für seine Untersuchungen das gesamte Typusmaterial vor, soweit erhalten, dazuhin die überaus reiche Sammlung von St. Cassianer Seeigeln, die Dr. h. c. Rinaldo Zardini aus Cortina d'Ampezzo zusammengetragen und abgebildet hat (ZARDINI, 1976).

Sämtliche bekannten Seeigel aus Trias und unterem Lias hat dann SMITH (1990) kritisch aufgelistet und bewertet. Nach seiner Analyse beruhen von den 87 nominalen Arten 38 nur auf Stacheln und können nicht klassifiziert werden, zumal viele davon bestimmt Synonyme solcher Arten sind, die auf anders benannten Gehäusen beruhen. Von den 49 Arten, denen artikulierte Gehäuse zugrundeliegen, kennt man wiederum nur einzelne für Stammesgeschichte und Systematik

entscheidende Merkmale. So blieben SMITH gerade noch drei Arten zu verzeichnen, von denen sowohl Gehäuse als auch Stacheln und Laternenmorphologie bekannt sind.

Typisch für den Germanischen Muschelkalk sind seine Echinodermen-Konservatlagerstätten, die überaus reiches Material an artikuliert erhaltenen Crinoiden, Asteriden, Ophiuren, ja sogar Holothurien lieferten. Umsomehr verwundert es, daß in mehr als 150 Jahren intensiver Sammel- und Forschungstätigkeit nur wenige Funde artikulierter Seeigel geglückt und bekannt geworden sind. Deshalb beruhen auch die Seeigelarten des Muschelkalks größtenteils auf isolierten Skleriten, meist Stacheln und Interambulakralplatten. Daß Seeigel in den von Crinoiden bewohnten Habitaten des Muschelkalkmeeres durchaus häufig und weit verbreitet waren, belegen die zahllosen Nennungen in Fossilisten stratigraphischer Untersuchungen und in den Erläuterungen geologischer Karten. Solche Funde wurden meist zu *Cidaris grandaevus* gestellt, einer Art, die mit ihren langen, dünnen Stacheln und ihren breiten Interambulakraltafeln leicht zu bestimmen ist. Von ihr unterschied QUENSTEDT (1873) einen Seeigel mit langen Interambulakralplatten als *Cidaris coaevus*. FRENTZEN (1920) fügte nach einem vollständigen Gehäuse, das leider dem Krieg zum Opfer gefallen ist, eine *Cidaris koenigi* hinzu und eine *Cidaris micropelata*.

Die im Vergleich mit dem Oberen Muschelkalk artenreichere Seeigelfauna des Unteren und Mittleren Muschelkalks in Oberschlesien (v. MEYER, 1847, 1849; ECK, 1865) wurde von ASSMANN (1925, 1937) aufgrund artikulierter Reste um drei weitere Arten vermehrt.

Seit den 50er Jahren glückten verschiedene neue Funde im Unteren und Oberen Muschelkalk, verteilt über das ganze Ausstrichsgebiet. So konnte LINCK (1955a) ein verdrücktes Gehäuse mit Bestachelung aus dem Trochitenkalk von Crailsheim aufgrund der imbrizierenden Interambulakren zu *Miocidaris* stellen. Seine in Aussicht gestellte Revision und Beschreibung weiterer Neufunde ist leider nicht erschienen. PATZELT (1986) bestimmte einen her-

vorragend und vollständig erhaltenen Seeigel als *Serpianotiaris* cf. *hescheleri* JEANNET, 1933 und belegt damit erstmals diese Gattung des alpinen Ladins im Germanischen Muschelkalk. Neufunde aus dem Trochitenkalk von Crailsheim, welche mehrere vollständige, bestachelte Gehäuse umfassen, wurden 1988 von HAGDORN bekanntgemacht. Die Errichtung eines neuen Genus für *Cidarites grandaevus* wurde in dieser Arbeit angekündigt.

Leider ist diese seit langem geplante Revision – wie so vieles – liegengeblieben. Das Zögern hat sich allerdings auch gelohnt, ist doch weiteres Material hinzugekommen, was die Beschreibung derart vervollständigt, daß *Serpianotiaris coeava* und *Cidarites grandaeva* nun zu den bestbekanntesten Seeigeln der Trias zählen dürften. Die geplante Gesamtrevision muß allerdings zweigeteilt werden: Die Seeigel des Unteren und Mittleren Muschelkalks folgen in einer separaten Arbeit nach, in der dann auch zusammenfassend die systematische Stellung der Muschelkalk-Seeigel und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Echinoidea abgehandelt wird, außerdem ihre Taphonomie.

## Dank

Die vorliegende Arbeit wäre in dieser Form ohne die freundliche Hilfe, die ich von verschiedener Seite erfahren durfte, nicht möglich gewesen. Ich danke Herrn M. Kutscher, Saßnitz, der mir ein Manuskript über einen *Serpianotiaris*-Fund aus Schwanebeck am Huy zukommen ließ. Dr. A. Vadet, Boulogne-sur-Mer, gewährte Einsicht in sein Manuskript über die Revision der Seeigel von St. Cassian und die Evolution der postkarbonischen Seeigel. Für die Überlassung von Material ans Muschelkalkmuseum Ingelfingen danke ich Herrn K. Eisenbarth, Engelhardtshausen (Baden-Württemberg), dem Finder des vollständigsten Stückes (MHI 1149) von *Triadotiaris grandaeva*. Prof. Dr. H. Rieber, Zürich, stellte einen Abguß von *Serpianotiaris hescheleri* zur Verfügung. Für Ausleihe von Ma-

terial in ihrer Obhut und wichtige Informationen danke ich den Damen und Herren D. Baumgarde, Kassel, Dr. R. Herrmann, Heilbronn, Dr. A. Liebau, Tübingen, Dr. G. Patzelt, Mühlhausen, Dr. E. Pietrzeniuk, Berlin und Dr. M. Urlichs, Stuttgart. Herr W. Wetzel, Tübingen, fertigte die Dünnschliffe und davon Fotos. Ein anderer Teil der Fotos wurde von A. Powell, Washington, und H. Hüttemann, Tübingen (SEM) aufgenommen. Dr. P. M. Kier, Washington, ermöglichte einen Kurzaufenthalt am National Museum of Natural History in Washington und führte mich in die Morphologie der Trias-Seeigel ein. Dr. A. B. Smith, London, verdanke ich wertvolle Hinweise zur Präparation der Seeigel-Zähne. Außerdem sei allen Steinbruchunternehmen gedankt, die Zugang und Sammeln auf ihrem Gelände genehmigten.

Herrn Prof. Dr. Helfried Mostler, dem ich diese Arbeit zum 60. Geburtstag widme, danke ich für Einführung in die alpine Trias, Führung im Gelände und vielfältige Hilfe. Mit seinem Ansatz trägt er entscheidend dazu bei, die kontraproduktive, aus getrennten Forschungstraditionen gewachsene Trennung von alpiner und germanischer mariner Mitteltrias zu überwinden und die Gemeinsamkeiten in Fazies und Fauna zu betonen. Möge vorliegende Arbeit die Aufmerksamkeit auf Seeigelreste der alpinen Mitteltrias lenken, welche die weitgehende faunistische Einheitlichkeit des Muschelkalks beweisen. Vielleicht können dann eines Tages die von Prof. Mostler beschriebenen Seeigel-Pedizellarien natürlichen Taxa zugeordnet werden.

Das untersuchte Material wird in folgenden Sammlungen aufbewahrt:

- IGPT Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen
- MHI Muschelkalkmuseum Hagdorn Ingelfingen
- MM Museum Mühlhausen
- NMK Naturkundemuseum Kassel
- PIMUZ Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich
- SMNS Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

## Systematische Beschreibung

Klasse Echinoidea LESKE, 1778  
Ordnung Cidaroidea CLAUS, 1880  
Familie Miocidaridae  
DURHAM & MELVILLE, 1957

### Gattung *Miocidaris* DÖDERLEIN, 1887

**Typusart:** *Miocidaris cassiani* BATHER, 1909

**Diagnose:** Gehäuse teilweise flexibel. Ambulakralplatten einfach, Porenpaare uniserial, ungejocht. Interambulakralplatten außer den adapikalen suturiert, in 2 Reihen, Platten adradial denticuliert, über die Ambulakren imbrizierend. Primärwarzen perforat, crenulat.

#### *Miocidaris* (?) *koenigi* (FRENTZEN, 1920)

- \* 1920 *Cidaris koenigi* n. sp. – FRENTZEN, S. 44-47, Abb. 1, a, b.
- 1928 *Cidaris koenigi* FRENTZEN – SCHMIDT, S. 135, Fig. 266, a, b.
- 1955 *Cidaris koenigi* FRENTZEN, 1920 – LINCK, S. 107 ff.
- 1986 *Cidaris koenigi* FRENTZEN, 1920 – PATZELT, S. 83.
- 1990? *Cidaris koenigi* FRENTZEN – SMITH, S. 99.

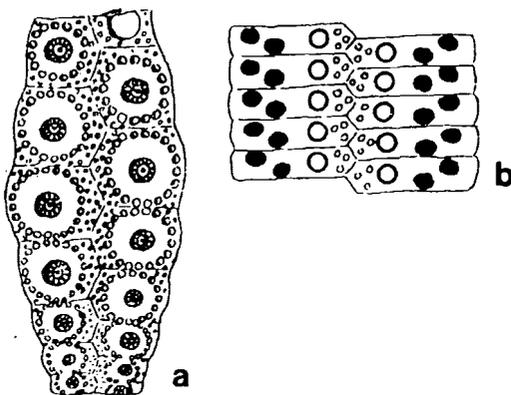


Abb. 1: *Miocidaris* (?) *koenigi* (FRENTZEN, 1920). Aus FRENTZEN (1920: Abb. 1 a, b, hier richtig orientiert).

**Bemerkung:** Das einzige bekannt gewordene Exemplar, ein kaum zerdrücktes, fast vollständiges Gehäuse aus dem Trochitenkalk von Grötzingen (Baden) ist leider verschollen. Das Original, ursprünglich in der Naturaliensammlung Stuttgart (jetzt SMNS) unter der Inventarnummer 13151 verzeichnet, wurde im Jahr 1922 an die Naturaliensammlung Karlsruhe vertauscht, wo es durch Kriegseinwirkung verlorengegangen ist (briefl. Mitteilung Dr. M. Urlichs, 1984).

Von diesem Fund liegen heute nur noch die von FRENTZEN (1920) veröffentlichten Zeichnungen vor. Zwar sind Ambulakrum und Interambulakrum in Fig. 1 a verkehrt orientiert (Oralseite nach oben), doch sind Beschreibung und Zeichnung hinreichend genau, daß der Seeigel zu keiner der gut belegten Arten des Muschelkalks gestellt werden kann. Auf eine Diagnose wird verzichtet.

**Beschreibung** (nach FRENTZEN, 1920): Das Gehäuse mit ca. 27 mm größtem Durchmesser und 16 mm Höhe ist axial zusammengedrückt, wobei eine Hälfte (wohl die orale) kaum deformiert wurde. Ambulakral- und Interambulakralplatten sind jedoch größtenteils im Zusammenhang erhalten geblieben. Das Ambulakrum ist schwach wellig gebogen, die Porenpaare sind uniserial und ungejocht. Das Zwischenporenfeld ist ungefähr so breit wie jedes der Porenfelder. Zwischen den alternierenden Marginaltuberkeln liegen regellos Granulae. Die Interambulakralia sind 4 mal so breit wie die Ambulakralia. Sie umfassen bis zu 8 Platten pro Reihe, von denen die adapikale keine voll ausgebildete Warze trägt. Die tatsächliche Zahl der Interambulakralplatten war erhaltungsbedingt nicht feststellbar. Die Primärwarzen sind von einem großen, mäßig vertieften Hof umgeben, der in den beiden adapikalen Plattenpaaren kreisrund ist, nach adoral zunehmend queroval wird. Der abgeflacht kugelige Warzenkopf ist perforat und hat einen gekerbten Hals. Der Skrobikularring aus großen Tuberkeln ist bis unter den Ambitus geschlossen; adoral sind die Warzen schwach konfluent. Angaben über den perignathischen Gürtel und Gehäuseanhänge fehlen.

**Diskussion:** Nach Größe und Zahl der Interambulakralplatten entspricht *M. (?) koenigi* durchaus einer *Serpianotiaris*, doch sind ganz offensichtlich sekundäre Warzenreihen am Adoralrand des Interambulakrums nicht vorhanden. Auch das Zwischenporenfeld des Ambulakrums, v.a. der granuliert Bereich zwischen den Marginaltuberkeln erscheint für *Serpianotiaris* zu breit. Ob unter dem Ambitus biserial, komponierte Ambulakralia auftreten, geht aus der Beschreibung nicht hervor. Von *Serpianotiaris* unterscheidet sich der Seeigel außerdem durch die engstehenden Tuberkel der Skrobikularringe. Von *Triadotiaris grandaeva* unterscheidet sich *M. (?) koenigi* durch die relativ hohen und schmalen Interambulakraltafeln mit geschlossenem Skrobikularring. Weil Angaben über den perignathischen Gürtel und über die Verbindung von Ambulakrum und Interambulakrum fehlen, muß eine sichere Genus-Zuordnung unterbleiben. Aus der Erhaltung des Stückes läßt sich auf ein flexibles Gehäuse schließen.

Bis neue Funde vorliegen, soll dieser Seeigel unter Vorbehalt zur Gattung *Miocidaris* gestellt werden. Wenn ein neuer Fund vorliegt, auf den die Beschreibung paßt, sollte von der Aufstellung eines Neotyps dennoch abgesehen und stattdessen ein neues Taxon begründet werden.

Unterklasse Euechinoidea Bronn, 1860

### Ordnung Triadotiaroida n. ord.

**Diagnose:** Große Seeigel mit flexiblem Gehäuse. Apikalsystem klein, monozyklisch. Ambulakrum breit, pseudokomponiert, Ambulakralplatten zu Diaden, vom Ambitus adoral zu Triaden gruppiert; mittlere Platte okkludiert, mit einer großen Tuberkel, die übrigen Platten ohne Tuberkel. Poren apikal biserial, unter dem Ambitus triserial, umwallt. Interambulakralplatten niedrig, breit, mit offenem Skrobikularring und gekerbten, perforaten Warzen, adradial unregelmäßig dentikuliert. Perignathischer Gürtel aus Apophysen. Laterne cidarid, mit primitiv diade-

matoiden Zähnen. Stacheln lang, dünn stabförmig, fein gerieft, ohne Cortex.

### Familie Triadotiaridae n. fam.

**Diagnose:** Wie Ordnung.

**Vorkommen:** Trias (Anis bis Unterladin); Mitteleuropa.

**Diskussion:** Der neuen Familie läßt sich bislang nur die aus vollständigen Gehäusen mit Anhängen bekannte Gattung *Triadotiaris* sicher zuordnen. Die gleichfalls in ihrer ganzen Morphologie bekannte, im Gesamthabitus recht ähnliche *Lenticidaris utahensis* KIER, 1968, aus der Untertrias (Spath) von Utah hat ebenfalls breite und niedrige Interambulakralplatten mit gekerbten Warzen, jedoch einfache, uniserial Ambulakren. Von *Mesodiadema margaritatum* BATHER, 1909, aus ladinisch/karnischen Cassianer Schichten der Dolomiten und des Balaton-Hochlands liegen nur Interambulakralfragmente vor: die Platten sind denen von *Triadotiaris* sehr ähnlich, haben jedoch ungekerbte Warzen. Die Laterne dieser Seeigel ist gleichfalls an Apophysen befestigt. Ambulakren mit vergrößerten Tuberkeln, wie sie BATHER (1909) als „diadematoid“ klassifizierte und auch KIER (1977, 1984) beschrieb, wurden von SMITH (1990) zu *M. margaritatum* gestellt. Biserial oder triserial Porenpaare oder okkludierte Platten sind an diesen Ambulakren jedoch nicht zu beobachten. Die vergrößerten, über 2 Platten reichenden Tuberkel weisen eher auf *Serpianotiaris*, die auch im alpinen Karn vertreten ist. Aus dem alpinen Ladin/Karn liegt nur ein einziger Fund eines biserialen Ambulakrums mit okkludierten Platten und imbrizierendem Interambulakrum vor (KIER, 1984: 8, fig. 4; pl. 8, fig. 1–2); es könnte zu *Triadotiaris*, vielleicht auch zu *Serpianotiaris* gehören. Möglicherweise gehören dazu breite, niedrige Interambulakralplatten mit gekerbten Warzen, die KIER (1977: pl. 20, fig. 5) als *Mesodiadema?* beschrieben hat. Sollte diese Kombination zutreffen, hätte dieser Seeigel größere Ähnlichkeit mit *Triadotiaris*.

**Gattung *Triadotiaris* n. gen.**

**Typusart:** *Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834), hiermit designiert.

**Diagnose:** Wie Ordnung.

**Arten im Oberen Muschelkalk:** Nur *Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834).

**Vorkommen:** Unterer Muschelkalk (Anis; Bithyn bis Unterillyr), Deutschland, Frankreich, Polen; Oberer Muschelkalk (Anis; Oberillyr bis Ladin, Fassan, *atavus*- bis *evolutus*-Zone, *enodis*-Zone (?)), Deutschland, Frankreich.

**Derivatio nominis:** Nach dem zu Triaden komponierten Ambulakrum und dem Vorkommen in der Trias; aus lat.-griech. *tiara*, *tiaras*: Tiara, Turban.

***Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834)**  
(Taf. 1–3; Abb. 2–5)

- |    |      |   |  |       |      |  |
|----|------|---|--|-------|------|--|
|    | 1825 | Echiniten-Stacheln und Warzensteine – STAHL, S. 163 f.                            |  | V     | 1867 | <i>Cidarites grandaevus</i> – QUENSTEDT, S. 682, Taf. 61, Fig. 33–37.  |
|    | 1832 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – LABECHE, S. 453 (nomen nudum).                  |  | V     | 1873 | <i>Cidaris grandaevus</i> – QUENSTEDT, S. 158 ff., Taf. 67, Fig. 102, 109 (non Fig. 103–108, 110) (S. 158 ff. erschienen in Lieferung 2 im März 1873). |
| V* | 1834 | <i>Cidarites grandaevus</i> GOLDFUSS – v. ALBERTI, S. 57, 96, 98.                 |  | V     | 1873 | <i>Cidarites cf. grandaevus</i> – QUENSTEDT, S. 160 f., Taf. 67, Fig. 114–115, 112–113 (?).  |
|    | 1846 | <i>Cidarites grandaevus</i> GOLDFUSS – SCHMID & SCHLEIDEN, S. 44, Taf. 4, Fig. 8. |  | V     | 1885 | <i>Cidarites grandaevus</i> – QUENSTEDT, S. 872, Taf. 68, Fig. 44–48.  |
|    | 1847 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – v. MEYER, S. 576.                               |  |       | 1888 | <i>Cidaris grandaeva</i> – GÜMBEL, S. 669, Abb. 365, 5, 5a.  |
|    | 1849 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDFUSS – v. MEYER, S. 275.                             |  |       | 1900 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – HESSE, S. 215.   |
| V  | 1852 | <i>Cidaris grandaev.</i> – QUENSTEDT, S. 574 f., Taf. 48, Fig. 33–37.             |  | ?     | 1903 | <i>Cidarites grandaevus</i> GOLDF. – LANGENHAN, S. 10, Abb. auf S. 7; Taf. 7, Fig. 1, 2.   |
|    | 1855 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDFUSS – SCHAUROTH, S. 529, Taf. 3, Fig. 6.            |  | V     | 1909 | <i>Miocidaris grandaeva</i> – BATHER (1909 a), S. 61.  |
|    | 1858 | <i>Cidaris grandaeva</i> – DESOR, S. 160.   |  | V     | 1909 | <i>Cidaris grandaeva</i> ALBERTI (1834 ex Goldf.MS). – BATHER (1909 b), S. 85 f., 233 f., 262.   |
|    | 1859 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – SCHAUROTH, S. 290 f., Taf. 1, Fig. 6.           |  |       | 1910 | <i>Eotiaris grandaevus</i> QUENSTEDT ( <i>Cidaris</i> ) – LAMBERT & THIERRY, S. 128.   |
| V  | 1864 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – v. ALBERTI, S. 54.                              |  | V non | 1910 | <i>Cidaris grandaevus</i> (Qu.) – FRAAS, S. 134, Taf. 29, Fig. 8.  |
|    | 1865 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – ECK, S. 89.                                     |  | ?     | 1911 | <i>Cidarites grandaevus</i> GF. – LANGENHAN, Taf. 7, Fig. 19–20, 24, 25–28.  |
|    |      |   |  |       | 1920 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – FRENTZEN, S. 44–46, Abb. 2.  |
|    |      |   |  |       | 1920 | <i>Cidaris microperlata</i> FRENTZEN – FRENTZEN, S. 44–47, Abb. 3.   |
|    |      |   |  |       | 1924 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – KIRCHNER, S. 37 f.   |
|    |      |   |  | ?     | 1925 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – ASSMANN, S. 518 f.   |
|    |      |   |  | non   | 1928 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDF. – KIRCHNER, S. 12 f., Taf. 1, Fig. 3.  |
|    |      |   |  |       | 1928 | <i>Cidaris grandaeva</i> GOLDFUSS – SCHMIDT, S. 134, Fig. 263, a–d.  |
|    |      |   |  |       | 1928 | <i>Cidaris microperlata</i> FRENTZEN – SCHMIDT, S. 135, Fig. 265.  |
|    |      |   |  | V     | 1933 | „ <i>Cidaris</i> “ <i>grandaeva</i> GOLDF. – JEANNET, S. 5.  |

- 1937 *Cidarites grandaeva* GOLDF. – ASSMANN, S. 21 f., Taf. 5, Fig. 2–6.
- ? 1939 *Radiolus (Cidarites ?) grandaevus* ALBERTI – BONI, S. 332, Tf. 17, Fig. 20.
- 1944 *Cidarites grandaeva* – ASSMANN, S. 30, 33, 71.
- V 1955 *Miocidarites grandaeva* GOLDFUSS – LINCK, S. 108, 112, Abb. 1.
- ? 1967 Stacheln, Ambulacralia, Interambulacralia von Seeigeln – WILCZEWSKI, S. 68, Taf. 9, Fig. 5–10.
- V 1978 *M. micropertata* – HAGDORN, S. 80.
- ? 1979 *Cidarites ecki* ASSMANN – SENKOWICZOWA & KOTANSKI, S. 135 (pars), Taf. 36, Fig. 3 a, c (non 3 b, 3 d).
- ? 1979 *Cidarites subnodosa* MEYER, 1851 – SENKOWICZOWA & KOTANSKI, S. 135, Taf. 36, Fig. 2.
- ? 1981 *Miocidarites grandaeva* GOLDFUSS, 1864 – MIHALY, S. 302, Taf. 1, Fig. 6.
- ? 1981 *Cidarites longispina* ASSMANN, 1937 – MIHALY, S. 303, Taf. 2, Fig. 3–4.
- 1986 *Cidarites grandaeva* GOLDFUSS 1836–1840 – PATZELT, S. 83.
- 1986 *Cidarites micropertata* FRENTZEN 1920 – PATZELT, S. 83.
- V 1988 *Cidarites grandaevus* v. ALBERTI, 1834 – HAGDORN, S. 106 ff., Abb. 1, 2, 4 a.
- 1990 „*Cidarites*“ *grandaevus* ALBERTI – SMITH, S. 82, 90.
- V 1993 „*Cidarites*“ *grandaeva* – HAGDORN & GLUCHOWSKI, Fig. 10, 8.

**Lectotypus:** *Triadonaris grandaeva* wurde erstmals im Jahr 1832 in der deutschen Bearbeitung der zweiten Auflage von LABECHES „Geological Manual“ durch H. v. DECHEN als „*Cidarites grandaeva*, Goldf. Würtemb.“ verzeichnet. Diagnose und Abbildung fehlen; deshalb ist *Cidarites grandaeva* GOLDFUSS nomen nudum. v. ALBERTI (1834) nennt zwar GOLDFUSS als Autor, dessen Manuskriptname wurde jedoch nie von ihm veröffentlicht. Als Autor muß v. ALBERTI gelten.



Abb. 2: *Triadonaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834). Interambulakralplatte: Oberer Muschelkalk, Dunningen bei Schwenningen. Original zu v. ALBERTI (1834: 96); Lectotyp. SMNS 4402/5. x 4,5.

der auf S. 96 erstmals eine Diagnose von *Cidarites grandaevus* gab.

In Sammlung v. ALBERTI des SMNS wird von *Cidarites grandaevus* folgendes Material aufbewahrt: a Interambulakralplatte aus dem Oberen Muschelkalk von Dunningen bei Schwenningen (SMNS 4402/5); b Interambulakralplatte und Stachel aus dem unteren Wellenkalk von Horgen am Schwarzwald (SMNS 4400/1 und 4402/2); c Reste eines zerfallenen Gehäuses aus dem Trochitenkalk von Flözlingen (SMNS 4401/13); d 6 Handstücke mit einzelnen Platten und Stacheln aus dem Schacht von Friedrichshall (310 Fuß Teufe, Haßmersheimer Schichten) (SMNS 4401/6–4401/11). In seiner Artdiagnose nennt v. ALBERTI (1834) nur Tullau und Dunningen als Fundpunkte. Dort ist jeweils nur Oberer Muschelkalk aufgeschlossen. Die Tullauer Fundstellen liegen in den Haßmersheimer Schichten (Oberillyr. *atavus*-Zone), die von Dunningen nach v. ALBERTIS Schema in f. dem „unteren dolomitischen Kalkstein“ (= *Trigonodus*-Dolomit; Unterla-

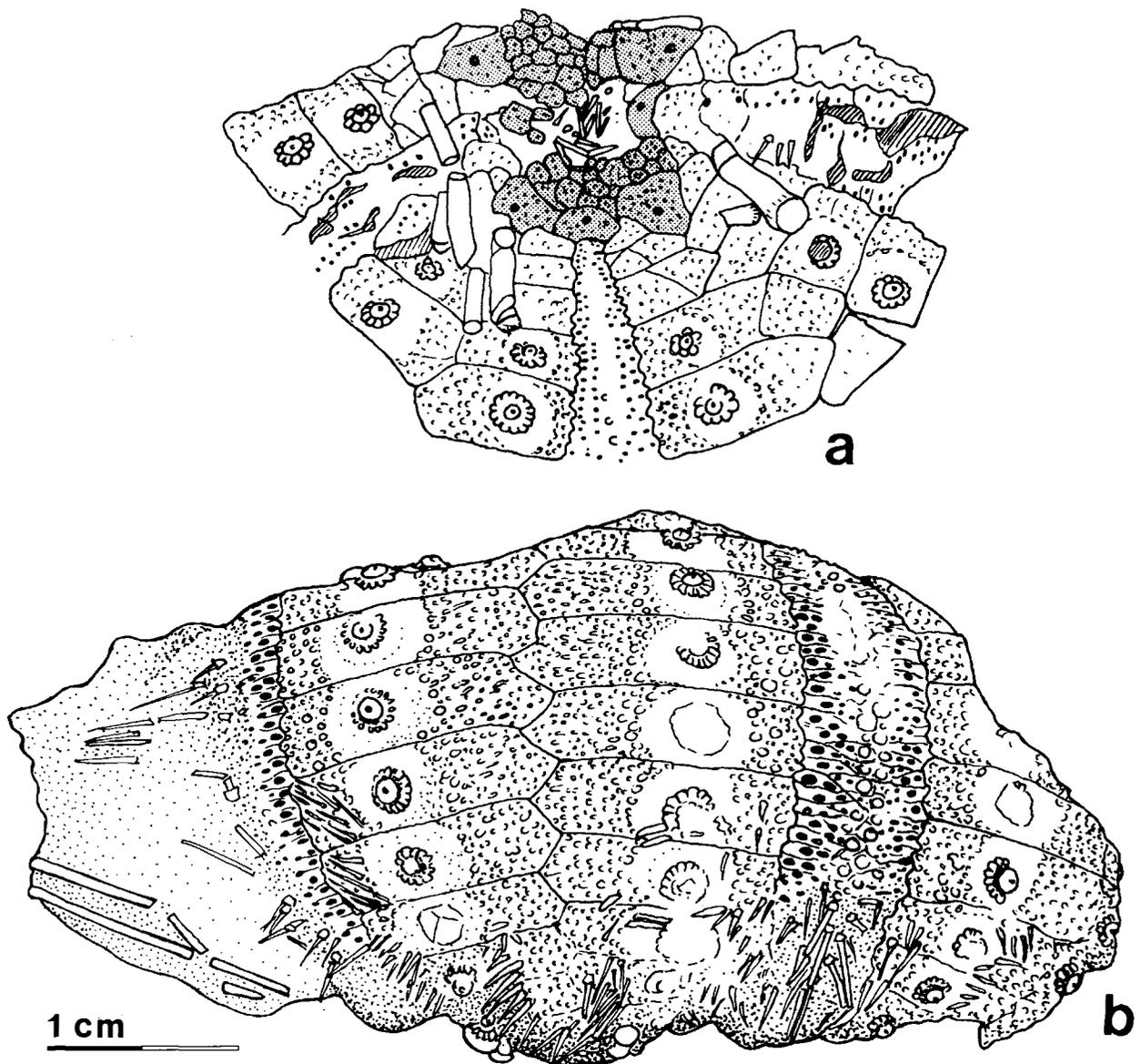
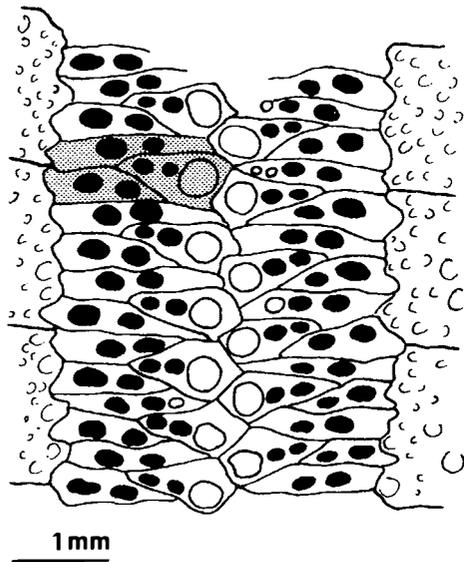


Abb. 3: *Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834). Gehäuse; Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (Bereich Trochitenbank 6), *pulcher*-Zone (Oberillyr), Neidenfels bei Crailsheim, Steinbruch Schön + Hippelein; K. Eisenbarth leg. et ded.; MHI 1149. **a** Apikal, Scheitelschild gerastert. **b** lateral.

din, *nodosus*- bis *semipartitus*-Zone). Das oolithische Gestein weist aber eher auf Herkunft aus dem Marbacher Oolith (Oberillyr, *robustus*-Zone). Da im SMNS aus Sammlung v. ALBERTI kein Material von Tullau vorhanden ist, kann die Interambulakralplatte von Dunningen SMNS 4402/5 (Abb. 2) als einziger erhaltener Syntypus hiermit zum Lectotypus designiert werden.

**Material:** Untersucht wurden 13 mehr oder weniger vollständige, meist disartikulierte Gehä-

se: Originale zu QUENSTEDT (1875), Taf. 67, Fig. 114 und 115 (IGPT); Originale zu HAGDORN (1988), Abb. 1, 2, 4 a (MHI 1149, 572/1 und weitere Exemplare MHI 572/2-572/4, 722, 760, 1101, 1186, 1196/1-1196/4; SMNS 4401/13, 24843. Hinzu kommen zahlreiche isolierte Sklerite: Originale zu QUENSTEDT (1876), Taf. 67, Fig. 102, 109, 112, 113 (IGPT); MHI 69/1-69/2, 70, 338/1-338/7, 388/1-388/19, 644/1-644/8, 967/1-967/2, 1137, 1187, 1188/1-1188/5, 1189,



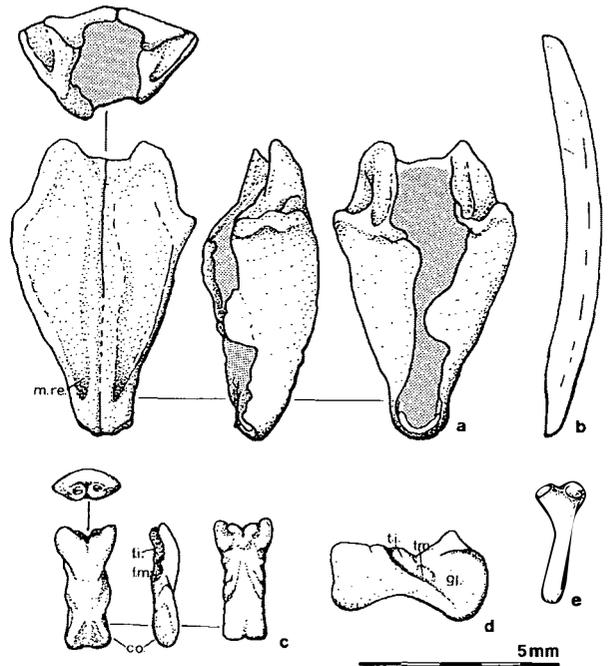
**Abb. 4:** *Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834). Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (Bereich Trochitenbank 6), *pulcher*-Zone (Oberillyr), Neidenfels bei Crailsheim, Steinbruch Schön + Hippelein; MHI 1149. Ambulakrum unter dem Ambitus. Platten zu Triaden gruppiert, okkludierte Platten mit Marginalwarzen. Triseriale Porenpaare. Einzelne Triade gerastert.

1296/1-1296/5, 1297 und weitere, nicht katalogisierte Stücke; aus Slg. v. ALBERTI SMNS 4400/2, 4401/6-4401/11. Mehrere Gehäusefragmente aus verschiedenen Privatsammlungen wurden eingesehen.

**Diagnose:** Wie Ordnung.

**Beschreibung:**

Übersicht: Mit 57 mm Durchmesser ist *Triadotiaris grandaeva* der größte bisher aus der Trias bekannte Seeigel. Das Gehäuse ist im Querschnitt rund, adoral abgeflacht, im Ambitus stark und zum Scheitel schwächer gewölbt. Die Gehäusehöhe beträgt ca. 52% vom Gehäusedurchmesser. Die Interambulakralplatten überlappen das Ambulakrum und sind auch untereinander nicht fest gefügt; das Gehäuse war demnach sehr flexibel. Deshalb sind die meisten Stücke fragmentarisch erhalten und zudem stark



**Abb. 5:** *Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834). Laternen-elemente von einem oder zwei Individuen; Oberer Muschelkalk, Wellenkalkbank 2, *robustus*-Zone, Künzelsau-Garnberg, Steinbruch Hohenloher Schotterwerke. **a** Pyramide; oben: apikal, links: abaxial, Mitte: lateral, rechts: adaxial; MHI 1296/4. **b** Zahn; auf Platte MHI 1296/2. **c** Rotula; oben adaxial, links: apikal, Mitte: lateral, rechts: oral; MHI 1296/5. **d** Epiphyse von innen; auf Platte MHI 1296/2. **e** Kompaß; auf Platte MHI 1296/1 (vgl. Taf. 3, g). Abkürzungen: co – Condylus; f.i. – innere Grube; f.m. – mittlere Grube; gl. – Glenoid; m.re. – Retraktormuskel; t.i. – innere Tuberkel; t.m. – mittlere Tuberkel.

verdrückt. Einzige Ausnahme ist das besonders große Exemplar MHI 1149, das wegen seiner Vollständigkeit und nur geringen Verdrückung die meisten Daten und Maße für die Beschreibung lieferte.

Apikalsystem und Periprokt: Das Apikalsystem ist an MHI 1149 fast vollständig, aber etwas eingedrückt (Abb. 3 a; Taf. 1 d). Sein Durchmesser beträgt nur 27% vom Gehäusedurchmesser. Es ist monozyklisch. Die Genitalplatten greifen tief zwischen die ersten Interambulakralplatten ein und werden dabei von diesen überlappt. Ihr Umriß ist unregelmäßig; am breitesten sind sie gegen das Periprokt. Von der zentral gelegenen Genitalpore gegen das Periprokt ist die Oberfläche unregelmäßig, kräftig granuliert; adoral von der Pore wird die Granulation schwächer und setzt gegen den Plattenrand ganz

aus. Die Siebplatte, an MHI 572/3 erhalten (Taf. 2 c), ist bis auf einen scharf abgesetzten Randstreifen dicht perforiert; ihre wenigen, unregelmäßig verteilten, schwachen Granulae tragen kurze Stacheln. Ihr Größenverhältnis zu den übrigen Genitalplatten ist nicht bekannt. Die Okularplatten sind nur wenig breiter als hoch und adoral eingezogen. An der einzigen gut erhaltenen Okularplatte liegt nahe dem adapikalen Rand eine große Pore. Unregelmäßig über die Platte verstreut liegen wenige, kräftige Granulae. Zwischen Okular- und Genitalplatten schieben sich keilförmig Periproktplatten. Die Periproktplatten haben unregelmäßigen, polygonalen Umriß; sie tragen einzelne kräftige Granulae und Tuberkel, auf welchen bis 1,8 mm lange, spitze, geriefte Stacheln sitzen.

Ambulakrum: Die Ambulakralzone ist gerade und breit (Abb. 4; Taf. 1 e–f). Im Ambitus erreicht ihre Breite 30% von der Breite der Interambulakralzone. Die Porenfelder sind breiter als die Zwischenporenfelder. Das Ambulakrum von MHI 1149 besteht aus ca. 105 Platten; ihre genaue Anzahl ist wegen der z. T. anhaftenden Bestachelung im adoralen Bereich nicht zu ermitteln. Die Ambulakralplatten sind apikal zu Diaden angeordnet, die gegen den Ambitus rasch in Triaden übergehen. In jeder Triade ist eine Platte am perradialen Ende verbreitert und dort mit einer einzigen, großen Tuberkel besetzt. Die Tuberkel alternieren entlang der perradialen Zickzacknaht. Sie sind imperforat und ungekerbt. Während diese tuberkulierten Platten im Scheitelbereich noch den adradialen Rand des Ambulakrums erreichen, werden sie gegen den Ambitus mit der Gruppierung zu Triaden zunehmend von den Nachbarplatten eingeschlossen (okkludiert). Diese tragen gewöhnlich keine oder allenfalls eine sehr kleine Tuberkel. Sie erreichen stets den adradialen Rand des Ambulakrums, wo sie von den dentikulierten Rändern der Interambulakralplatten überlappt werden. Die jeweils adapikal von einer okkludierten Platte gelegene Ambulakralplatte erreicht in der Regel die perradiale Suture nicht, ist also eine Hemiplatte; das gilt sowohl für die Außen- als auch für die Innenseite des Ambulakrums (vgl. Taf. 3 a). Die Po-

renpaare sind von einem kräftigen Wulst umgeben (Taf. 2 e). Im Scheitelbereich sind sie in zwei gegeneinander leicht versetzten Reihen (biserial) angeordnet, zum Ambitus hin dann in drei Reihen (triserial). Dabei bilden die Porenpaare der okkludierten Platten die innere (perradiale) Reihe, die der adoralen Nachbarplatte die mittlere und die der adapikalen Nachbarplatte die äußere (adradiale) Porenreihe. Die Poren der inneren Reihe sind kleiner als die der mittleren und äußeren. Das Zwischenporenfeld ist zwischen den großen Tuberkeln unregelmäßig und schwach granuliert.

Interambulakrum: Das Interambulakrum besteht aus zwei Reihen von je 10 (bei dem juvenilen Exemplar MHI 1186: Taf. 2 a–b) bis 16 Interambulakralplatten (bei dem adulten Exemplar MHI 1149: Taf. 1). Alle Platten außer den zwei bis drei adapikalen jeder Reihe tragen eine Primärwarze. Die Interambulakralplatten sind am adapikalen Ende der Reihe, wo die Genitalplatten inserieren, noch dreieckig, verbreitern sich dann aber rasch. Sie sind stets wesentlich breiter als lang; so beträgt im Ambitus die Länge einer Platte nur 20% ihrer Breite. Bei dem juvenilen MHI 1186 liegt dieser Wert bei ca. 60%. Der adapikale Rand ist schwach konkav, der adorale schwach konvex. An der interradialen Zickzacknaht ist jeweils der adorale Plattenrand konvex, der adapikale konkav. Der adradiale Rand, mit dem die Interambulakralplatten das Ambulakrum überlappen, ist unregelmäßig dentikuliert. Die Interambulakralplatten imbrizieren auch untereinander, wobei jeweils die adorale Platte mit schräger, zugschärfter Suture die adapikale Nachbarplatte überlappt (adapikale Imbrikation). Besonders ausgeprägt ist diese im adapikalen Bereich. An isolierten Platten ist demnach in der Außenansicht die adorale Überlappungsfläche sichtbar, in der Innenansicht die adapikale und die unregelmäßig dentikulierte adradiale (Taf. 2 f–j). Bei manchen Platten kann man am Adoralrand eine flache Nut beobachten, in welche die zugschärfte Adapikalseite der adoralen Nachbarplatte inseriert. Die Warzen liegen aus der Plattenmitte gegen den adradialen Rand verlagert,

was im Ambitus besonders deutlich wird. Die Primärwarzen sind durchbohrt, der Warzenhals ist gerade oder schwach unterschritten. Die Plattform ist mit 13 bis 16 kräftigen, kurzen Leisten oder Granulae gekerbt. Der Warzenhof ist glatt, konkav, nicht terrassiert und von einem offenen Skrobikularring umgeben; die Warzenhöfe einer Plattenreihe fließen also breit ineinander. Sie nehmen bei adulten Individuen nur 45 bis 50% der gesamten Plattenbreite ein, während bei juvenilen der extraskrobikuläre Bereich – insbesondere interrarial – wesentlich schmaler bleibt (Taf. 2 a–b). Die Tuberkel des Skrobikularrings sind nur wenig größer als die Tuberkel im extraskrobikulären Bereich. Bei juvenilen Individuen tritt der Skrobikularring mit relativ großen Tuberkeln deutlicher hervor als bei adulten. Auf dem Adradialtrakt ist die Granulation dichter und grober als auf dem Interrarialtrakt, wo feine, oft querverlängerte Granulae dominieren (Taf. 1 b). Im Bereich der interrarialen Zickzacknaht ist die Granulation stark abgeschwächt. Auf der Innenseite sind die Platten unter den Warzen eingedellt. Untersuchungen der Stereom-Mikrostruktur wurden nicht durchgeführt.

Perignathischer Gürtel: An MHI 572/1 und SMNS 24843 ist der perignathische Gürtel von innen sichtbar (Taf. 3 a). Er ist cidarid und besteht ausschließlich aus Apophysen. Die drei adoralen Interambulakralplatten jeder Reihe sind nach innen zu kräftigen Apophysen verdickt. Am stärksten sind diese am Adradialrand der vorletzten Interambulakralplatte. Die adapikal folgende Platte ist nur noch schwach verdickt. Die massigen Apophysen werden interrarial, wo sie sich mit einer eingekerbten Suture treffen, etwas niedriger und nehmen fast den ganzen adoralen Rand des Interambulakrums ein. Sie sind schräg nach außen und oben orientiert. Muskelansätze sind undeutlich. Am Ambulakrum sind keinerlei Verdickungen zu beobachten.

Peristom: An MHI 572/1 sind Reste von ambulakralen Platten mit unregelmäßigem Umriß erhalten (Taf. 3 a). Kiemenschlitze fehlen.

Laterne: Von der Laterne liegen mehrere zerfallene, aber zusammengehörige Exemplare

(MHI 572/1, 572/3–572/4, 1296/1–1296/2) sowie isolierte Einzelelemente vor (MHI 644, 1187/1–1187/3, 1296).

Die Zähne sind leicht gekrümmt und bis ca. 20 mm lang. Von einem Zahn aus der Platte MHI 572/4 wurden für die Untersuchung der Ultrastruktur Präparate mit HCl angeätzt (Taf. 3 k). Im Kauabschnitt haben sie flach wannenförmigen Querschnitt mit abgeflachter Abaxialseite (Taf. 3 h–k). Akzessorische Ausfüllungen der Zahnfurche wurden nicht beobachtet. In den Sekundärplatten fehlen laterale Prismen. Ein schmaler, dünner, lateral deutlich abgesetzter Streifen zentraler Prismen lagert adaxial im Bereich des Steinteils über den Sekundärplatten. Die Lamellen der Primärplatten erscheinen in den Ätzpräparaten nur undeutlich.

Die Ultrastruktur der Zähne ist primitiv, gleichwohl aber vom cidariden Typ unterschieden, den in den Sekundärplatten eine dicke laterale Prismenschicht auszeichnet. Am meisten ähnelt sie dem ursprünglichen diadematoiden Typ (z. B. bei *Diademopsis*), bei dem die laterale Prismenschicht auf einen schmalen, dünnen Streifen am Rand begrenzt bleibt (SMITH, 1981, 1984). Der flach wannenförmige Querschnitt und das Fehlen verdickter Prismenzonen, die Spannungsdruck auffangen, zeigen, daß die Zähne noch recht schwach, also noch nicht so gut ans Gras angepasst waren wie weiterentwickelte diadematoiden oder cidariden Zähne. Offenbar beginnen sich bei *Triadotiaris* die Zähne aber durch Verdickung der zentralen adaxialen Prismenschicht zu verstärken. Man könnte in den *Triadotiaris*-Zähnen deshalb auch einen primitiv stirodonten Zahntyp erkennen, bei dem die laterale Prismenzone der Sekundärplatten verkümmert ist.

Die beiden Halbpymiden, von denen Material aus disartikulierten Laternen sowie isolierte Stücke vorliegen, sind aufrecht und umfassen ein nur wenig eingetieftes Foramen magnum (10 bis 37% von der Gesamtlänge der Pyramide) und entsprechen damit dem cidariden Typ (Abb. 5 a; Taf. 3 a–e). Die tangential äußere Seite der Halbpymiden wird von der Suture geteilt. Die Ansätze des Retraktormuskels am Adoral-

ende und die des Protraktors am Adapikalende sind kräftig eingetieft. Die radiale Außenseite zeigt leicht geschwungene Parallelrippen für den Ansatz der Interpyramidalmuskeln; ihr adaxialer Rand ist glatt. Die Innenseite zeigt die Zahnleiste mit ausgeprägtem Styloidfortsatz. Der Kanal zwischen Zahnleiste und Sutura verengt sich adoral rasch. Zahnklemmen am oralen Ende der Halbpypamide sind nur schwach entwickelt. Die Epiphysenaufgabe hat eine ausgeprägte kleine Grube, in welche der Epiphysenrand eingreift. Ein kräftiger Fortsatz stützt die Epiphyse.

Von der Epiphyse liegen vor aus dem Oberen Muschelkalk: 3 Exemplare auf der Platte MHI 572/4, eine weitere auf der Platte 1296/2 (Abb. 5 d; Taf. 3 e). Die gewinkelten, 6,0 bis 7,1 mm langen Elemente zeigen auf ihrer Außenseite eine Vertiefung (Glenoid), die als abaxiales Kugelgelenk für die Rotula fungiert, und adaxial davon die mittlere und die innere Tuberkel, die adaxial mit der Rotula gelenken. Auch die Ansätze der Interpyramidalmuskeln und des inneren und äußeren Rotulamuskels sind deutlich ausgeprägt. Am Glenoid läßt sich keine ausgeprägte Leiste erkennen, die auf eine Scharniergelenkung hinweisen würde, wie sie für non-cidaroid reguläre Seeigel typisch ist (MÄRKEL, 1979). Damit ist die Laterne von *Triadotiaris* eher als cidaroid Kugelgelenk-Laterne ausgewiesen, auch wenn die korrespondierenden Merkmale der Rotula weniger markant sind.

Auf den Platten MHI 572/3, 572/4 und 1296/2 liegen mehrere Exemplare der Rotula (Abb. 5 c; Taf. 3 a, e–f); hinzu kommen 3 isolierte Stücke MHI 1187/1, 1187/2 und 1296/5. Die Länge dieser Stücke liegt zwischen 3,9 und 6,2 mm; wo vom gleichen Individuum auch Epiphysen vorliegen, ist die Rotula um ein geringes kürzer als die Epiphyse. Sie ist insgesamt weniger ausgeprägt cidaroid als die übrigen Laternenelemente. Besonders die abaxialen Condyloli, die mit den Glenoiden der Epiphysen benachbarter Pyramiden verbunden sind, bleiben relativ niedrig. Die adaxial gelegenen Gruben, die mit den Tuberkeln der Epiphyse korrespondieren, sind tief konkav, entsprechen also wieder ganz dem cidariden Typ.

Vom abaxialen Teil des Kompaß mit seinen beiden verlängerten Loben, an denen der Depressormuskel ansetzt, liegt ein isoliertes Stück auf der Platte MHI 1296/1 vor (Abb. 5 e; Taf. 3 g).

Bestachelung: Primärstacheln sind die meistgefundenen weil auffälligsten Reste von *Triadotiaris grandaeva*; es liegen zahlreiche Stacheln vor, z. T. zu zerfallenen Gehäusen gehörend, z. T. isoliert (Taf. 2 k–n). Sie sind bis 52 mm lang und dabei bis zur Spitze gleichmäßig stabförmig dünn (bis 1,5 mm). Der Stachelkopf ist sehr deutlich abgesetzt und 1,4 bis 2mal so dick wie der Schaft. Das tief konkave Acetabulum ist von 10 bis 12 kräftigen, kurzen Leisten umgeben, die Basis annähernd glatt, am Annulus dann kräftig crenuliert. Ein glatter Stachelhals fehlt. Vom Annulus erreicht der Schaft unvermittelt seine bis zur Spitze gleichmäßige Dicke. Über seine ganze Länge, besonders deutlich aber nahe dem Stachelkopf, ist der Schaft fein gerieft. Eine Cortex, Bestachelung, Längskanten oder andere Ornamente fehlen. Die Schicht mit den radialen Septen und Trabeculae wird 400 bis 500 µm dick, die Medulla 250 bis 300 µm. Dünnschliffbilder geben GALL (1971: Taf. 28, Fig. 1), BACHMANN (1973: Abb. 32) und RIECH (1978: Taf. 1, Fig. 4. Die bis 4 mm langen und 100 bis 300 µm dicken Skrobikular- und Miliarstacheln sind nadelförmig zugespitzt, kräftig gerieft und haben einen deutlich verdickten Kopf. Ein Bild von der Dichte der Bestachelung gibt das Gehäusefragment MHI 572/2 (Taf. 2 d).

Pedizellarien: Eindeutig als Pedizellarien identifizierbare Sklerite wurden nicht gefunden. Im Stachelpelz des Ambulakrums von MHI 572/2 liegen Sklerite, die als lange tridentate Zangen gedeutet werden können.

Ontogenie: Es liegen mehrere Reste, darunter ein vollständiger, aber zerdrückter kleiner Seeigel vor (MHI 1186; Taf. 2 a–b), der als juvenile *Triadotiaris grandaeva* aufgefaßt wird. Das Gehäuse mißt im Ambitus ungefähr 15 mm; es ist axial zerdrückt. Apikalplatten konnten nicht identifiziert werden. Die Interambulakralfelder sind über die Ambulakren verschoben, von denen nur wenige isolierte Täfelchen zu sehen

sind. Pro Reihe wurden 6 bis 8 Interambulakralia gezählt, deren Länge im Ambitus ungefähr 60% von der Breite beträgt. Die Warzenhöfe sind konfluent und nehmen den größten Teil der Tafeln ein; sie liegen in der Plattenmitte. Der extraskrobikuläre Bereich ist sowohl interrarial als auch adradial sehr schmal. Der adradiale Rand der Interambulakren ist deutlich dentikuliert. Apikal ist der Plattenverband der Interambulakren stärker aufgelöst; unter dem Ambitus scheint das Interambulakrum demnach festgefügt gewesen zu sein. Stacheln und Laternenreste entsprechen den Befunden bei adulten *Triadotiaris*.

Auch bei den beiden anderen Funden (MHI 338/1 und 1101) ist der extraskrobikuläre Bereich der Interambulakralia sehr schmal. Bei *Triadotiaris* scheinen demnach die Interambulakralia allometrisch verstärkt nach interrarial und adradial gewachsen zu sein.

**Maße** (in mm):

| Exemplar MHI                  | 1149 | 572/1 | 1186 |
|-------------------------------|------|-------|------|
| Gehäusedurchmesser            | 57,0 | –     | 15,0 |
| Gehäusehöhe                   | 26,0 | –     | –    |
| Durchmesser Apikalsystem      | 15,0 | –     | –    |
| Länge Genitalplatten          | 3,8  | –     | –    |
| Breite Genitalplatten         | 3,9  | –     | –    |
| Länge Okularplatten           | 1,8  | –     | –    |
| Breite Okularplatten          | 3,0  | –     | –    |
| Breite Ambulakrum apikal      | 1,8  | –     | –    |
| im Ambitus                    | 7,2  | –     | –    |
| adoral                        | 4,0  | 3,5   | –    |
| Breite Interambulakrum        |      |       |      |
| im Ambitus                    | 24,0 | –     | 6,0  |
| adoral                        | 12,0 | 10,0  | 3,0  |
| Höhe Interambulakralplatten   |      |       |      |
| im Ambitus                    | 3,6  | –     | 1,9  |
| Breite Interambulakralplatten |      |       |      |
| im Ambitus                    | 12,5 | –     | 3,6  |
| Durchmesser Peristom          | –    | 21,0  | –    |

**Vorkommen:** *Triadotiaris grandaeva* ist der häufigste und am weitesten verbreitete Seeigel des Muschelkalks. Die ältesten Belege stammen aus den Konglomeratbänken des basalen Unteren Muschelkalks und dem gleichalterigen Grès argileux des Oberen Buntsandsteins in den Vogesen (Unteranis). Im Oberen Muschelkalk

kommt *T. grandaeva* zusammen mit *Encrinus liliiformis* in den Haßmersheim-Schichten (*atavus*-Zone, Oberillyr) der Trochitenkalk-Formation vor, am häufigsten wo wie im Raum Crailsheim über mehrere Ceratitenzonen hindurch Crinoidenfazies bestand (HAGDORN & OCKERT, 1993). Im höheren Trochitenkalk Südwestdeutschlands, wo Crinoidenkalkbänke (Trochitenbänke) mit fossilarmen, mergeligen Mikriten (Blaukalke) wechsellagern, die allenfalls Weichbodenfaunen enthalten, ist *T. grandaeva* seltener. Das letzte gesicherte Vorkommen im Oberen Muschelkalk liegt in der *Spiriferina*-Bank (*evolutus*-Zone, unterstes Ladin (?)), wo auch *E. liliiformis* sein letztes Massenvorkommen hat (MHI 967). Aus der *Holocrinus*-Bank (*enodis*-Zone, Unterladin (?)) liegen wenige geriefte Sekundärstacheln vor, die zu *T. grandaeva* gehören könnten. Geographisch ist *T. grandaeva* zusammen mit *E. liliiformis* auf den westlichen und zentralen Beckenteil beschränkt (HAGDORN & GLUCHOWSKI, 1993).

*Triadotiaris* ist demnach stratigraphisch als streng stenohaline Form auf den unteren Bereich des Oberen Muschelkalks begrenzt, der dem „transgressive systems tract“ angehört, geographisch auf das Gebiet, in dem vollmarine Verhältnisse herrschten. Innerhalb der Parasequenzen (minor cycles) tritt sie mit anderen stenohalinen, oft exotischen Epibenthonten jeweils in ökostratigraphischen Leithorizonten auf (HAGDORN & SIMON, 1993) und verschwindet in den nachfolgenden „lowstands“ wieder.

Auf der seichten Karbonatrampe des südwestdeutschen Trochitenkalks, dem Crailsheimer Hochgebiet (AIGNER, 1985; HAGDORN & OCKERT, 1993), überschneidet sich das Vorkommen von *T. grandaeva* mit dem von *Serpianotiaris coeva*. Anders als dieser Seeigel ist *T. grandaeva* aber auch in den Trochitenbänken des Beckentiefs (Haßmersheim-Schichten) verbreitet, wo *Serpianotiaris* fehlt, war also wohl euryöker.

**Diskussion:** „*Cidaris grandaevus*“ ist der in Faunenlisten und stratigraphischen Arbeiten am häufigsten genannte Seeigel des Muschelkalks. Fraglich bleibt dabei, ob sich wirklich alle sol-

chen Zitate auch auf diese Art beziehen, denn die übrigen Muschelkalk-Seeigel sind weit weniger gut bekannt geworden.

FRENTZEN (1920) trennte *Cidaris microperlata* mit granuliertem extraskrobikulärem Bereich der Interambulakralplatten von *Cidaris grandaeva*, deren Platten glatt sein sollen, was aber nur auf mangelnde Erhaltung des Materials oder ungenügende Beschreibung durch frühere Autoren zurückgeführt werden kann. Der Lectotyp von *C. grandaeva* aus Sammlung von Alberti im SMNS zeigt jedenfalls, wenn auch ungünstig erhalten, deutliche Granulation (Abb. 2). Für *Cidaris microperlata* wurde weder ein Typus festgelegt, noch liegt FRENTZENS Belegmaterial vor, das vermutlich wie *Miocidaris (?) koenigi* im Krieg verlorengegangen ist. *Cidaris microperlata* ist deshalb ein jüngerer Synonym von *C. grandaeva*.

Aus der alpinen Mitteltrias liegt zu wenig Material zur Bearbeitung vor; deshalb läßt sich derzeit auch nicht entscheiden, ob die Belege von *Radiolus cf. Cidaris grandaeva* bei SCHAUROTH (1859) oder BENECKE (1868) aus dem Recoarokalk tatsächlich zu *T. grandaeva* gehören. BATHER (1909 b: 233) weist auf Exemplare von *C. lineola* mit bikarinatem und murikatem Schaft sowie einem Kragen hin, welche nicht zu *T. grandaeva* gehören können. Er hält deshalb *C. lineola* von *T. grandaeva* getrennt.

### Ordnung Serpianotiaroida n. ord.

**Diagnose:** Übermittelgroße Seeigel mit mäßig flexiblen Gehäuse. Apikalsystem monozyklisch. Ambulakrum schmal, über dem Ambitus einfach, unter dem Ambitus primitiv diadematoïd, adoral okkludierte Platten; Porenpaare uniserial, adoral biserial. Interambulakrum das Ambulakrum überlappend, adoral relativ fest gefügt. Primärtuberkel crenulat, perforat; adoral Reihen großer Sekundärtuberkel. Perignathischer Gürtel mit Promunturium. Laterne cidarid. Primärstacheln pfriemförmig, ohne Cortex; Skrobikularstacheln spatelförmig.

### Familie Serpianotiaridae n. fam.

**Diagnose:** Wie Ordnung.

**Vorkommen:** Trias (Anis bis Karn), Mitteleuropa.

### Gattung *Serpianotiaris* JEANNET, 1933

**Typusart:** *Serpianotiaris coaeva* (QUENSTEDT, 1873)

**Diagnose:** Wie Ordnung.

**Arten im Oberen Muschelkalk:** Nur *Serpianotiaris coaeva*.

**Weitere Arten:** *Serpianotiaris hescheleri* (JEANNET, 1933) (Untere Meridekalke, Ladin; Tesin, Schweiz); *S. subcoronata* (MÜNSTER, 1841) (Cassianer Schichten, Pachycardientuffe, Ladin/Karn; Italien, Südtirol; Ungarn, Balaton-Hochland).

**Vorkommen:** Muschelkalk, Deutschland, Frankreich, Polen. Formazione di Recoaro, Anis (Pelson), Italien. Meridekalke, Ladin, Schweiz; Cassianer Schichten, Ladin/Karn, Italien; Karn, Ungarn.

**Diskussion:** *Serpianotiaris* wurde von JEANNET (1933 a) wegen seiner flexiblen, über die Ambulakren verschobenen Interambulakren als Untergattung zu *Miocidaris* gestellt. Als diagnostisch für die Untergattung wurden die großen Sekundärtuberkel der adoralen Interambulakren gewertet. Das einzige Exemplar ist ein komplettes Gehäuse, von der Oralseite freigelegt, mit Bestachelung, aber ohne sichtbare Ambulakren (PIMUZ). MORTENSEN (1935) betont die nicht-cidaroiden Merkmale von *Serpianotiaris*, erhebt das Taxon zur Gattung und weist darauf hin, daß bei dem unzureichenden Kenntnisstand weder Familien- noch Ordnungszugehörigkeit bestimmt werden können. KIER (1977) erkennt an einem Abguß des Originals und am Foto an einigen Stacheln einen schwach entwickelten Kragen und eine dünne Rindenschicht. Unter Hinweis auf das Fehlen von Cortex und Kragen bei dem eindeutig cidaroiden *Lenticidaris* und die bei weiteren triassischen Cidaroiden gerundeten Adoralenden des Interambulakrums sieht KIER

in *Serpianotiaris* einen Miocidariden, der sich von *Miocidaris* nur durch die Sekundärtuberkel der Interambulakralplatten unterscheidet.

Am besten dokumentiert durch Funde vollständiger Stücke ist die Gattung im Germanischen Muschelkalk. Dieses Material erlaubt die sichere Zuordnung auch von weniger vollständigem Material, meist adoralen Resten des Interambulakrums aus dem alpinen Ladin/Karn. Die von KIER (1977: 26, Taf. 19, Fig. 4–5) als species 3 und (1984: 6, Taf. 6, Fig. 1–2) als species 5 bezeichneten Fragmente sowie die von ZARDINI (1976) als *Cidaris leonardi* benannten Interambulakralfragmente werden hier auf *Cidaris subcoronata* MÜNSTER, 1841 bezogen und mit diesem zu *Serpianotiaris* gestellt. Auf die Ähnlichkeit mit *Serpianotiaris* weist auch SMITH (1990) hin. Die durch (BATHER, 1909 b: 126, Taf. 9, Fig. 214–219) und KIER (1984: Taf. 7, Fig. 7–9 und Taf. 8, Fig. 1–2) beschriebenen diadematoïden Ambulakren gehören wohl gleichfalls zu *Serpianotiaris*.

### *Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873)

(Taf. 4–6; Abb. 6–9)

- 1864 *Cidaris subnodosa* H. v. MEYER – ALBERTI, S. 55 (pars).
- ? 1865 *Radiolus subnodosus* – Eck, S. 89.
- \*V 1873 *Cidaris coeava* n. sp. – QUENSTEDT, S. 160, Taf. 67, Fig. 111 (S. 160 erschien in Lieferung 2 im März 1873).
- 1873 *Cidaris grandaevus* – QUENSTEDT, S. 158–160 (partim), Taf. 67, Fig. 103–108, 110.
- 1909 *Miocidaris coeava* (QUENSTEDT) – BATHER, S. 61 ff. (Bather 1909 a)
- V 1910 *Cidaris grandaevus* (QU.) – FRAAS, S. 134, Taf. 29, Fig. 8.
- ? 1910 *Cidarites grandaevus* GF. – LANGENHAN, Taf. 7, Fig. 19–20, 24.
- 1920 *Cidaris coeava* QUENST. – FRENTZEN, S. 44–46, Abb. 4.
- 1925 *Cidaris subnodosa* H. v. MEYER – ASSMANN, S. 519 f.
- 1928 *Cidaris coeava* QUENSTEDT – SCHMIDT, S. 135, Fig. 264.
- 1937 *Cidaris longispina* n. sp. – ASSMANN, S. 22 f. Taf. 5, Fig. 7–10.
- 1938 *Cidaris longispina* ASSMANN – SCHMIDT, S. 20, Fig. 270 a.
- 1955 *Miocidaris coeava* QUENSTEDT – LINCK, S. 110–113, Abb. 2 (1955 a).
- 1955 *Miocidaris coeava* QUENSTEDT – LINCK, S. 491–493 (1955 b).
- V 1978 *M. coeava* – HAGDORN, S. 80.
- 1979 *Cidaris longispina* (sic) ASSMANN – SENKOWICZOWA & KOTANSKI, S. 134 f., Taf. 36, Fig. 4 a-c.
- ? 1981 *Miocidaris grandaeva* GOLDFUSS, 1864 – MIHALY, S. 302, Taf. 1, Fig. 6.
- ? 1981 *Cidaris longispina* ASSMANN, 1937 – MIHALY, S. 303, Taf. 2, Fig. 3–4.
- ? 1983 *Cidaris longispina* ASSMANN, 1937 – MIHALY, S. 303, Taf. 2, Fig. 3–4.
- 1986 *Serpianotiaris* cf. *hescheleri* (JEANNET) – PATZELT, S. 77–82, Abb. 11–13.
- 1986 *Cidaris coeava* QUENSTEDT 1876 – PATZELT, S. 83.
- 1986 *Cidaris longispina* ASSMANN 1937 – PATZELT, S. 81, 83.
- V 1988 *Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1872–1875) – HAGDORN, S. 111–114, Abb. 3, 4 b.
- 1990 *Serpianotiaris* – SMITH, S. 82, 90.
- 1990 *Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1875) – SMITH, S. 90.

**Holotypus:** 2 zusammenhängende Interambulakralplatten aus dem Ambitus-Bereich; Trochitenkalk, Heizenmühle bei Crailsheim (Baden-Württemberg, Deutschland), Original zu QUENSTEDT (1873), S. 160, Taf. 67, Fig. 111; IGPT (Abb. 6 a).

BATHER (1909 a: 61) faßte das zusammenhängende, bestachelte Stück von Kirchberg an der Jagst (nicht Kirchheim, wie QUENSTEDT in der Tafellegende schreibt), das QUENSTEDT (1873) auf Tafel 67, Fig. 110 abgebildet hatte (Abb. 6 b), als Holotyp von *Cidaris coeava* auf und stellte diesen Seeigel zu *Miocidaris*. Obwohl das Stück mit Salzsäure stark verätzt wurde, läßt es sich noch eindeutig *S. coeava* zuordnen. Da QUEN-

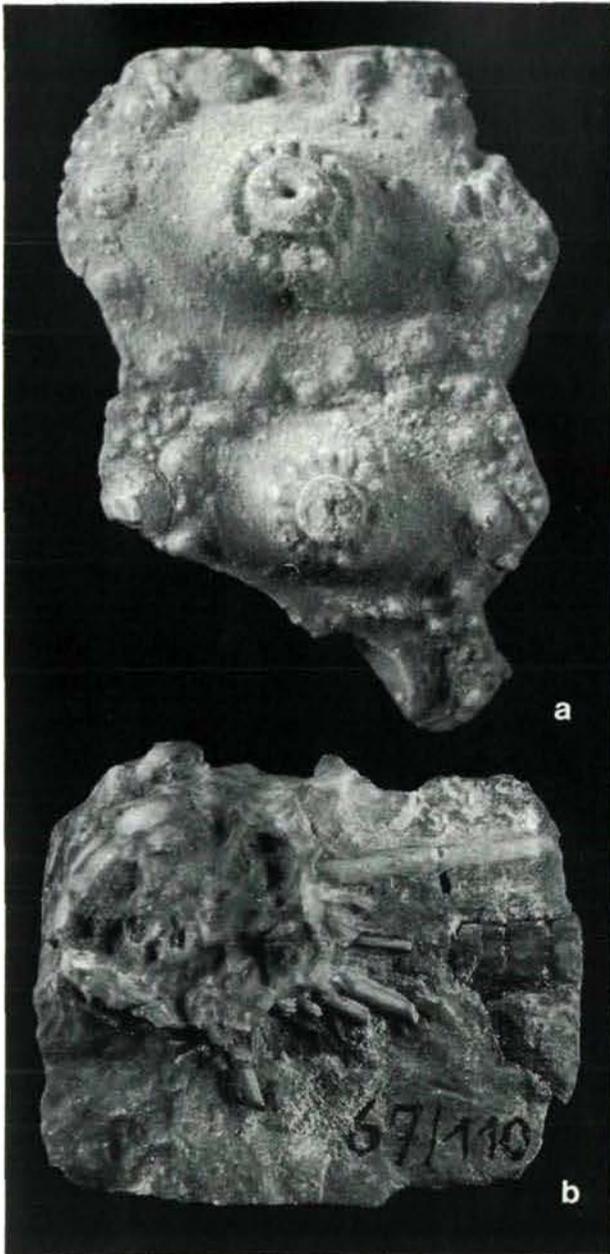


Abb. 6: *Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873). a Ambitabile Interambulakralplatten; Trochitenkalk, Heizenmühle bei Crailsheim, Baden-Württemberg. Original zu QUENSTEDT (1873, Taf. 67, Fig. 111). Holotypus, IGPT, x 10. b Zerdrücktes Gehäuse, stark angeätzt; Hauptmuschelkalk, Kirchberg an der Jagst. Original zu QUENSTEDT (1873; Taf. 67, Fig. 110); IGPT, x 1,5.

STEDT es jedoch – wie auch andere Reste von *S. coeava* – zu *Cidaris grandaevus* gestellt hatte, kann es nicht Holotypus von *S. coeava* sein. Holotyp ist vielmehr das Original zu Tafel 67, Fig. 111, das einzige Stück, das QUENSTEDT *Cidaris coeavus* benannte.

**Material:** Untersucht wurden aus dem Oberen Muschelkalk mehrere Gehäuse und zahlreiche isolierte Elemente. Es lagen vor: Die Originale zu QUENSTEDT (1873), Taf. 67, Fig. 111 sowie 103–108 und 110, die Originale zu PATZELT (1986) MM XVIIa/1 und HAGDORN (1988) SMNS 26963; mehr oder weniger zerdrückte Gehäuse MHI 571/1-571/2, 1148, 1190, 1191/1-1191/3, 1192/1 und NMK. Interambulakral- und Ambulakralfragmente MHI 423, 759/1-759/26, 795, 1192/2-1192/7, 1298/1-1298/3 sowie Stacheln MHI 71/1-71/80. Weitere Funde aus verschiedenen Privatsammlungen wurden eingesehen. Der größte Teil des Materials stammt aus dem Crailsheimer Trochitenkalk. Außerdem liegt ein Abguß des Holotyps von *Serpianotiaris hescheleri* (JEANNET, 1933) vor.

Das von LINCK (1955 a) beschriebene Gehäuse aus dem Trochitenkalk von Crailsheim (Sammlung Scholl, Neckarsulm 3330) ist nicht mit dem übrigen Material aus dieser Sammlung ins Naturhistorische Museum Heilbronn gelangt, sondern verschollen (briefliche Mitteilung Dr. R. Herrmann, Heilbronn, 17. 12. 1984).

**Diagnose:** Eine *Serpianotiaris* mit pfriemförmigen Stacheln ohne Längsfurchen.

**Vorkommen:** Oberer Muschelkalk, Trochitenkalk (Anis., Oberillyr, *atavus*-Zone), Deutschland: Nord-Württemberg (Crailsheim), Niedersachsen (Meißner), Thüringen (Mühlhausen), Niedersachsen (Leinetalgaben), Sachsen-Anhalt (Huy). Unterer Muschelkalk, Deutschland, Polen, Calcare di Recoaro (Anis, Pelson), Vicentinische Alpen, Italien.

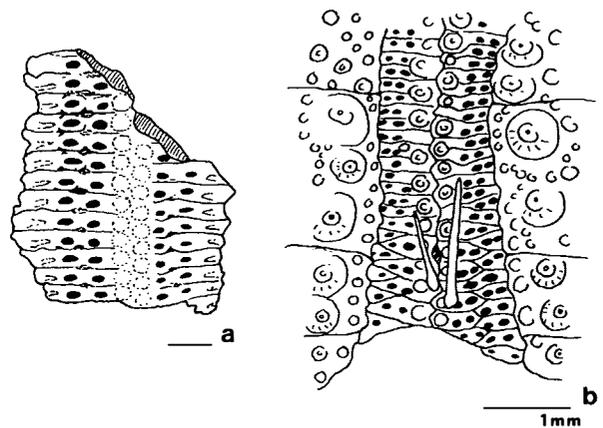
**Beschreibung:** Die folgenden Angaben beruhen auf dem Material aus dem Oberen Muschelkalk. Detailliertere Angaben über Apikalsystem, Peristom und Laterne aufgrund von Funden aus dem Unteren Muschelkalk erlaubt das Material aus dem Unteren Muschelkalk, das später beschrieben wird.

**Übersicht:** Das Gehäuse ist im Querschnitt annähernd rund: apikal und oral ist es abgeflacht. Mit 29 mm Durchmesser im Ambitus und ca. 13 mm Höhe (SMNS 26963) ist *Serpianotiaris coeava* ein übermittelgroßer Trias-Seeigel. Aus isolierten Skleriten geht hervor, daß er

wohl noch etwas größer wurde. Die Höhe des Gehäuses beträgt ca. 45% vom Gehäusedurchmesser. Die Interambulakren überlappen die Ambulakren. Die Interambulakralplatten imbrizieren untereinander adapikal, waren aber vom Ambitus adoral relativ fest gefügt. Das Gehäuse war demnach mäßig flexibel (Taf. 6 e–f, l). Am besten erhalten sind das vollständige, fast unverdrückte Gehäuse SMNS 26963 (Taf. 4 a–h) und MM XVIIa/1 (Taf. 5 b–f), auf denen die meisten Meßwerte beruhen.

**Apikalsystem:** Das Apikalsystem ist nur bei SMNS 26963 in situ erhalten, jedoch durch Bestachelung und Sedimentreste nicht detailliert studierbar. Sein Durchmesser schwankt zwischen ca. 22 und über 40% des Gehäusedurchmessers. Form und Größe der Genitalplatten ließen sich an dem Material aus dem Oberen Muschelkalk nicht ermitteln. Sie ragen mit ihrem schmalen, adoralen Ende zwischen die Interambulakralplatten. Die Okularplatten sind adoral stark eingebuchtet. Die Öffnung der Hydropore liegt dicht vor dem Adoralrand. Bei MM XVIIa/1 ist der Scheitelschild eingedrückt (Taf. 5 c, e).

**Ambulakrum:** Der Ambulakraltrakt ist leicht doppel-s-förmig geschwungen und schmal. Seine Breite beträgt im Ambitus ca. 20% von der Breite des Interambulakrums. Genaue Werte sind wegen der Überlappung durch das Interambulakrum kaum zu ermitteln. Das Ambulakrum liegt vertieft zwischen den Interambulakren. Die Zahl der Platten dürfte bei SMNS 26963 ca. 60 bis 65 pro Reihe betragen. Bis knapp unter dem Ambitus tragen die Ambulakralplatten je eine Marginaltuberkel und radiad davon unregelmäßig verteilte Interntuberkel (Taf. 4 d), die aber auch fehlen können (Taf. 5 e). Adoral werden die Marginaltuberkel größer und erreichen die perradiale Suture; Interntuberkel fehlen in diesem Bereich bei allen Exemplaren. Die meisten dieser Tuberkel erstrecken sich über zwei Ambulakralplatten (Abb. 7; Taf. 4 e–h, 5 f). Dazwischen schalten sich untuberkulierte Platten oder Platten mit sehr kleinen Tuberkeln ein. Dieser Bereich primitiv diadematoïd komponierter und pseudokomponierter Plattenanordnung umfaßt



**Abb. 7:** *Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873). **a** Ambulakrum, über dem Ambitus. Trochitenkalk, Crailsheim-Schichten, *Encrinus*-Platten (*atavus*-Zone), Wollmershausen bei Crailsheim, Steinbruch Leyh. MHI 1298/1. Vgl. Taf. 4 i–j. **b** Ambulakrum, adoral. Trochitenkalk, Gaismühle an der Jagst, Baden-Württemberg. SMNS 26963.

jeweils 13 bis 15 Platten pro Reihe, über die je 6 bis 7 größere Tuberkel verteilt sind (Taf. 4 e–h, l). Weiter adoral werden die Tuberkel wieder kleiner. Der Ambulakraltrakt verbreitert sich am Adoralrand, wo das Interambulakrum gerundet ist, rasch. Hier sind die Ambulakralplatten zu schräg gegeneinander versetzten Diaden angeordnet (Abb. 7; Taf. 4 f, h). Dabei trägt jeweils eine Platte nahe der perradialen Suture eine Tuberkel; diese Platte ist meist okkludiert. Die jeweils adoral folgende, schräg nach adradial verlagerte Platte erreicht die perradiale Suture nicht und trägt auch keine Tuberkel (Hemiplatte). Während bis in den Bereich der vergrößerten Marginaltuberkel die ungejochten Porenpaare streng uniserial angeordnet sind, bilden sich im diadischen Bereich beiderseits der perradialen Naht zwei alternierende Reihen von Porenpaaren aus; die okkludierte Platte trägt jeweils die näher zur perradialen Suture gelegene Porenreihe. Bis unter den Ambitus bleiben die Porenfelder schmäler als die Zwischenporenfelder: Im biserial-diadischen Bereich erreichen die Porenfelder dann fast die eineinhalbfache Breite der Zwischenporenfelder. Im deutlich abgesetzten Überlappungsbereich durch die Interambulakralplatten werden die Ambulakralplatten dün-

ner. Die Gruben der äußeren Poren sind tief und laufen als flache Rinnen zum unregelmäßig gelappten Adradialrand aus (Taf. 4 i). Auf der Innenseite des Ambulakraltrakts treten die Suturen zwischen den Platten kaum hervor. Die Ambulakralplatten imbrizieren adoral.

Interambulakrum: Das Interambulakrum besteht aus 2 Reihen von je 7 Platten. Ihr Umriß ist adapikal, wo die Genitalplatten inserieren, zunächst dreieckig und wird dann fünfeckig. Im Ambitus erreicht die Länge der Platten fast ihre Breite; adoral werden die Platten wieder kürzer. Am Oralrand ist das Interambulakrum gerundet (Taf. 6 c–d), abgestutzt oder sogar schwach eingezogen (Taf. 5 d, f, 6 e–f). An der Interradialsutur kann die jeweils adapikale Naht schwach konkav, die adorale schwach konvex sein. Der adradiale Rand ist schwach konvex und oft unregelmäßig gelappt. Auf der Innenseite ist er zugeschärft und gleichmäßig dentikuliert, soweit die Ambulakralplatten überlappt werden (Taf. 6 g–i). Die Platten imbrizieren mit abgeschrägten Nahtflächen apikal. Die adorale Suture kann eine schwache Nut tragen (Taf. 6 k). In der interradialen Suture greift die adorale Platte über die adapikale Nachbarplatte. Die Interambulakralplatten zeigen also auf der Innenseite adapikal Zuschärfungsflächen. Aus dem taphonomischen Befund geht hervor, daß die Interambulakralplatten bis über den Ambitus relativ fest zusammengefügt waren.

Die ersten adapikalen Interambulakralplatten jeder Reihe sind gleichmäßig, dicht granuliert, tragen aber keine Primärwarze. Die zweite Platte in einer Reihe – meist der linken – trägt eine sehr flache, meist perforierte Tuberkel mit schmalem Warzenhof ohne abgesetzten Skrobikularring, dessen Tuberkel sich in der Größe nicht von den Tuberkeln des extraskrobikulären Bereichs unterscheiden. Die adoral folgenden Platten tragen jeweils eine große Primärwarze mit rundem Foramen, unterschrittenem Hals, kräftig gekerbter Plattform (16 bis 19 keilförmige Leisten) und unvertieftem, unterrasiertem Warzenhof (Taf. 6 g, j–k). Der Skrobikularring ist knapp geschlossen und nur bei manchen Individuen adoral schwach konfluent. Er besteht aus

14 bis 18 weitständigen Tuberkeln mit undurchbohrter Warze. Die Skrobikularringe der ambitalen Warzen berühren sich an der Transversnaht; unter dem Ambitus setzt der Skrobikularring an der adoralen Transversnaht aus, und schließlich fließen adoral die Warzenhöfe ineinander. Allenfalls bei den großen ambitalen Platten liegen zwischen Skrobikularring und adapikaler Transversnaht einzelne kleine Granulae. An den adoralen Warzen wurde eine abgesetzte Terrasse beobachtet. Auf den letzten 3 bis 4 adoralen Platten jeder Reihe schalten sich zwischen Skrobikularring und Adradialrand zu Reihen geordnete, große perforate Sekundärwarzen mit schwach gekerbter Plattform und einem Warzenhof ein (Taf. 4 b–h, 5 d, f, 6 a–f, l). Auf jeder Platte kommen 2 bis 3 Sekundärwarzen zu liegen; insgesamt beträgt ihre Zahl beiderseits 6 bis 9. Ihre Skrobikulartuberkel können wiederum am Adradialrand vergrößert sein und eine weitere mehr oder weniger deutlich ausgebildete Reihe von kräftigen, aber imperforaten Warzen bilden. Diese tertiären Tuberkelreihen treten besonders ausgeprägt bei solchen Exemplaren auf, deren Interambulakrum sich schon am Adoralrand stark verbreitert (Taf. 6 a–b). Der extraskrobikuläre Bereich ist adradial sehr schmal, denn die Skrobikularringe erreichen im Ambitus fast den Adradialrand; interradiell ist er etwas breiter und dort dicht mit Tuberkeln und etwas feineren Granulen besetzt. Die Innenseite der Interambulakralplatten ist unter den Primärwarzen schwach eingedellt; die Suturen erscheinen wenig ausgeprägt. Untersuchungen zur Steurom-Mikrostruktur wurden nicht durchgeführt.

Perignathischer Gürtel: An NMK und an mehreren isoliert gesammelten Interambulakralfeldern liegt der adorale Innenrand mit den Strukturen frei, welche der Laternenaufhängung dienen. Bei dem Exemplar auf Taf. 6 c–d sind nur die adradialen Ränder der adoralen Interambulakralplatten schwach verdickt. Bei den meisten Stücken sitzen dagegen am Adradialrand mehr oder weniger kräftige, blasenartige Anschwellungen, die axial verlängert und verbreitert sein können (Abb. 8; Taf. 6 a–b, e–f). Sie verbreitern sich aber nie wie echte Apophysen

bis zur Interradialnaht, sondern bleiben auf den Adradialrand begrenzt. Zwischen ihnen liegt interradianal eine weitere, aber wesentlich schwächere, langgezogene, unpaarige Anschwellung, die jedoch den Adoralrand nicht erreicht. Ansätze der Laternenmuskulatur sind erhaltungsbedingt nicht zu erkennen.

Dieser weder als Apophyse noch Aurikel bestimmbare Laternenmuskel-Ansatz sei als Promunturium bezeichnet. An den beiden adradialen Vorsprüngen setzten die Retraktormuskeln, an dem interradianalen die Protraktormuskeln an. Die äußerst unterschiedliche Ausprägung der Vorsprünge zeigt, daß diese Struktur, der für die Verbesserung der Zugkräfte beim Grasen große Bedeutung zukam, noch nicht voll ausgeprägt war.

Peristom: An MHI 1192/1 sind Reste des Peristoms erhalten (Taf. 5 a), breite, unregelmäßig rechteckig geformte, stark imbrizierende ambulakrale Plättchen mit einem schief zur Längsachse stehenden Porenpaar. Interambulakrale Platten konnten nicht festgestellt werden.

Laterne: Von der Laterne liegen bei mehreren Exemplaren Reste in situ vor: MM XVIIa/1, MHI 1191/2. Isolierte Laternenteile aus dem Oberen Muschelkalk, die sicher zu *Serpianotiaris* gehören, fehlen bislang. Deshalb kann die Laterne bisher noch nicht in allen morphologischen Einzelheiten beschrieben werden.

Die Zähne haben flach wannenförmigen Querschnitt und sind ungekielt. Untersuchungen der Ultrastruktur liegen nicht vor. Die Pyramiden sind aufrecht, bei MHI 1192/2 9 mm lang und umfassen ein nur wenig vertieftes Foramen magnum (weniger als 20% von der Länge). Ihre Abaxialseite ist schlanker als die von *Triadotiaris* und zeigt adoral stark vertiefte Ansätze der Retraktormuskeln. Von den übrigen Elementen der Laterne liegt kein Material vor.

Bestachelung: Die Bestachelung ist bei MM XVIIa/1 besonders vollständig erhalten; Reste der Bestachelung zeigen auch MHI 571/1, 571/2, 1148, 1190, 1192/1. Außerdem liegen zahlreiche isolierte Primärstacheln vor (MHI 71/1-71/80). Die Primärstacheln sind bis 43 mm lang, dicker (bis 3 mm) als die von *Triadotiaris* und werden

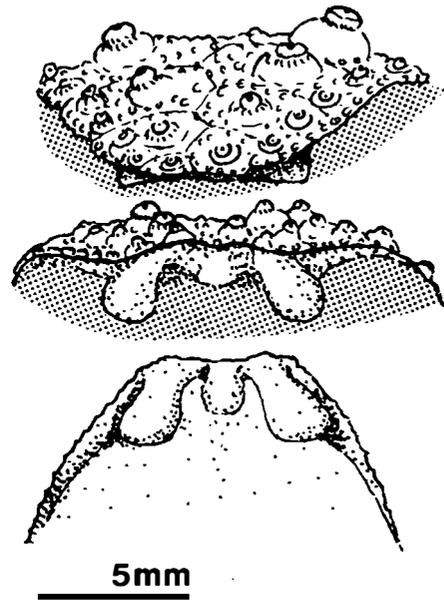


Abb. 8: *Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873). Perignathischer Gürtel mit kräftig ausgebildetem Promunturium. Oberer Muschelkalk, Meißner-Gebiet, Hessen, NMK, ex. coll. E. Busse. Vgl. Taf. 6 e-f.

von der Schaftmitte zur Spitze langsam dünner, haben also pfriemförmige Gestalt (Taf. 6 o-q). Der Stachelkopf ist deutlich abgesetzt, aber nur wenig dicker als der Schaft. Das Acetabulum ist von ca. 18 kurzen Leisten umgeben. Die Basis ist annähernd glatt und auch am Annulus nur schwach gerieft (Taf. 6 n). Der Schaft ist sehr schwach gerieft; ein glatter Hals wurde nicht beobachtet, ebensowenig Cortex, Ornamente, Stacheln oder Längsfurchen. Regeneration abgebrochener Spitzen tritt nicht selten auf (Taf. 6 p). Der Dünnschliff durch den Schaft zeigt eine grobmaschige Medulla, die knapp 50% des Durchmessers umfaßt (Abb. 9). Die Septen stehen deutlich enger als bei *Triadotiaris*. Ganz entsprechend, nur kleiner sind die Stacheln der adoralen Sekundärwarzen.

Die stumpfen, flach spatelförmigen Skrobikularstacheln werden bis ca. 4 mm lang und sind deutlich längsgerieft. Auch die Miliarstacheln auf den interradianalen Interambulakraltuberkeln und Granulen sind kurz und spatelförmig stumpf bis tropfenförmig (Taf. 4 a, d, 5 c). Die Ambulakralstacheln der Marginaltuberkel sind nadelförmig, spitz, haben einen deutlich abgesetzten

Kopf und erreichen ca. 4 mm Länge (Taf. 4 a, f, h, 5 c). Den besten Eindruck von der Bestachelung gibt MM XVIIa/1 (Taf. 5 b-d).

Pedzellarien wurden nicht identifiziert.

Ontogenie: Es liegen Gehäuse unterschiedlicher Größe vor, die jedoch keine Hinweise auf allometrisches Wachstum geben.

**Maße (in mm):**

| Exemplar                    | SMNS  | MM      | NMK  | MHI    |
|-----------------------------|-------|---------|------|--------|
|                             | 26963 | XVIIa/1 |      | 1191/1 |
| Gehäuse-<br>durchmesser     | 29.0  | 20,0    | 22.0 | 21.5   |
| Gehäusehöhe                 | 12,5  | 9.0     | —    | —      |
| Durchmesser                 | 6,5   | 6.2     | —    | —      |
| Apikalsystem                |       |         |      |        |
| Länge ●kular-<br>platten    | 1.4   | —       | —    | —      |
| Breite ●kular-<br>platten   | 2.8   | —       | —    | —      |
| Breite Ambulakrum<br>apikal | 1.2   | 0.9     | —    | —      |
| im Ambitus                  | 2.6   | —       | —    | —      |
| adoral                      | 3.1   | 1.2     | —    | —      |
| Breite Interambulakrum      |       |         |      |        |
| im Ambitus                  | 13.8  | 11,0    | 12.0 | 13.5   |
| Durchmesser                 |       |         |      |        |
| Peristom                    | 13.5  | 7.5     | —    | —      |

Die Verschiebung der Interambulakren über die Ambulakren erlaubt nicht in jedem Fall exakte Maße.

**Vorkommen:** Im Gegensatz zu *Triadotiaris grandaeva* ist *Serpianotiaris coeava* im Oberen Muschelkalk weniger weit verbreitet. Auf der genau untersuchten Karbonatrampe des süddeutschen Trochitenkalks während der *atavus*-Zone (HAGDORN & OCKERT, 1993) findet sich *S. coeava* nur im Bereich der seichten Rampe (Crailsheim-Schichten) und setzt gegen die tiefe Rampe aus, wo Trochitenbänke mit mächtigeren, von Weichgrundfaunen dominierten Tonmergelsteinschichten abwechseln (Haßmersheim-Schichten). Im höheren Trochitenkalk süddeutscher Prägung (*pulcher*- bis *evalutus*-Zone) konnte *Serpianotiaris* im Gegensatz zu *T. grandaeva* noch nicht nachgewiesen werden. Für den Trochitenkalk Mittel- und Norddeutsch-



**Abb. 9:** *Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873). Primärstachel. Dünnschliff. Von Exemplar MHI 1148/1, einem vollständigen Gehäuse von Wöllmershausen bei Crailsheim; Trochitenkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinurus*-Platten), *atavus*-Zone. MHI 1148/2. x 28.

lands fehlen für solche Angaben noch die Daten. Insgesamt bleibt auch *S. coeava* auf den „transgressive systems tract“ des Oberen Muschelkalks beschränkt und scheint auch innerhalb dieses durch vollmarine Verhältnisse gekennzeichneten Abschnitts regional begrenzt gewesen zu sein. Limitierende Faktoren könnten Substrat, z. B. die Dichte von Terquemien/Crinoiden-Biohermen oder Wassertiefe gewesen sein.

Im Unteren Muschelkalk treten beide Arten meist zusammen in ökostratigraphischen Leitbänken mit artikulaten Brachiopoden auf. Im Unteren Muschelkalk Oberschlesiens dominieren jedoch Vertreter der Gattung *Triadocidaris* (ASSMANN 1926, 1937, HAGDORN & GLUCHOWSKI, 1993).

**Diskussion:** *S. coeava* läßt sich aufgrund der Merkmale des Interambulakrums eindeutig zur Gattung *Serpianotiaris* stellen. Vom Typusexemplar von *S. hescheleri* (JEANNET, 1933), dem einzigen bisher aus der alpinen Trias bekannt gewordenen Stück (PIMUZ), unterscheidet sich die deutlich größere Muschelkalkform erkennbar nur in den Stacheln ohne Längsfurchen. Die

Ambulakren sind bei *S. hescheleri* durch die darüberschobenen Interambulakren nicht hinreichend sichtbar und wurden infolgedessen von JEANNET (1933 a, b) falsch gedeutet. Wegen der Unterschiede im Bau der Stacheln soll *S. hescheleri* als selbständige Art bestehen bleiben.

Im Material von *Cidaris longispina* ASMANN, 1937, einem gleichfalls sicher zu *Serpianotiaris* gehörigen Seeigel aus dem Unteren Muschelkalk Oberschlesiens, konnten keine konstanten diagnostischen Merkmale gefunden werden, welche die Selbständigkeit dieses Taxons rechtfertigen. Das Material wird später zusammen mit den übrigen Seeigeln des Unteren Muschelkalks behandelt.

## Diskussion

Eine detaillierte Darstellung des Stellenwerts, den die Muschelkalk-Seeigel für die Stammesgeschichte der Echinoidea haben, folgt zusammen mit der Bearbeitung der Formen aus dem Unteren Muschelkalk. Dabei werden die oberschlesischen Seeigel, die anderen Ordnungen angehören, in eine kladistische Analyse einbezogen.

KIER (1965, 1977) nahm an, daß alle postpaläozoischen Seeigel von *Miocidaris* abstammen, einer Gattung, die vom Oberperm bis zum Unterjura belegt ist (dazu zuletzt SMITH & HOLLINGWORTH, 1990). Nachdem er später (KIER, 1984) den perignathischen Gürtel obertriassischer Seeigel näher untersucht hatte, schloß er auf **zwei** eng verwandte Entwicklungslinien, welche die Perm/Trias-Grenze überschritten. Die Linie mit interambulakraler Laternenbefestigung an Apophysen führt zu den Cidaroida, die andere, ohne ausgeprägten perignathischen Gürtel zu den Euechinoidea. Nach SMITH & HOLLINGWORTH (1990) hat *Miocidaris keyserlingi* aus dem Zechstein gut ausgebildete Apophysen und kann damit als Vorfahre der Cidariden gelten, zumal Zähne und Pyramiden gleichfalls cidarid sind. Allerdings sind die Stacheln hohl und haben keinen Cortex, und das Stereom der Interambulakralplatten ist – wie bei *Archaeoci-*

*daris* und den Euechinoidea – überwiegend labyrinthisch.

Die hier beschriebenen Muschelkalk-Seeigel bestätigen die Ansicht von zwei getrennten Entwicklungslinien aus dem Perm. Allerdings sind die Merkmale von *Triadotiaris* und *Serpianotiaris* noch weniger durchgängig cidaroid oder euechinoid als die von *Miocidaris*.

Wie *Archaeocidaris* (vgl. LEWIS & ENSOM, 1982) hat *Triadotiaris* ein durchweg flexibles Gehäuse, jedoch nur zwei Interambulakralreihen und eine aufrechte Laterne. Cidaride Merkmale sind die großen Apophysen für die Laternenbefestigung, die Pyramiden mit kaum eingetieftem foramen magnum, die ambulakralen Peristomplatten und das Fehlen von Kiemenschlitzen. Nicht-cidaroida Merkmale sind die pseudokomponierten bi- bzw. triserialen Ambulakralplatten, die flach wannenförmigen, einfach diadematoiden Zähne ohne dicke laterale Prismenschicht, der monozyklische Scheitelschild und die hohlen Stacheln ohne Cortex.

*Serpianotiaris* ähnelt im Gesamthabitus mit seinen weitgehend fest suturierten Interambulakren stärker *Miocidaris*. Ihre cidariden Merkmale sind Pyramiden mit flachem foramen magnum und ambulakrale Platten im Peristom. Nicht-cidaride Merkmale sind: monozyklisches Apikalsystem, unter dem Ambitus pseudokomponierte und komponierte Ambulakralplatten, perignathischer Gürtel mit dem von anderen Seeigeln unbekanntem Promunturium und Stacheln ohne Cortex.

Auch der Vergleich von *Triadotiaris* und *Serpianotiaris* untereinander zeigt erhebliche Unterschiede in der Gehäuseflexibilität, in der Laternenaufhängung sowie im Bau des Ambulakrums, die eine gemeinsame Unterbringung in einer einzigen Ordnung nicht erlauben. Da bei beiden Formen die nicht-cidaroiden Merkmale zumeist apomorph sind, werden beide neue Ordnungen zu den Euechinoidea gestellt. Es scheint jedoch auch möglich, eine weitere Unterklasse zu begründen.

Die Merkmalskombinationen der Muschelkalk-Seeigel zeigen, daß mit der mitteltriassischen Diversifikation flachmariner Habitats (äl-

teste moderne Riffe in den Karchowitzer Schichten und im Trochitenkalk, vgl. BODZIOCH 1993, HAGDORN & OCKERT 1993) eine bemerkenswerte Radiation der Echinoidea bereits im Anis stattgefunden hat und nicht erst ab dem Oberladin/Unterkarn, wie bisher allgemein angenommen. Dabei waren es zunächst zwei Bereiche der Morphologie, welche sich besonders schnell entwickelten (vgl. KIER 1974):

1. Das **Ambulakrum**. Pseudokomposition, später auch Komposition der Ambulakralplatten erlaubt eine Vermehrung der Zahl von Ambulakralfüßchen sowie Vergrößerung der Ambulakralwarzen und damit der Ambulakralstacheln. Damit verbesserten sich Lokomotion und Schutz. In der adoral biserialen Anordnung der Ambulakralplatten bei *Serpianotiaris* kann man eine Phylloden-ähnliche Vermehrung der Füßchen um das Peristom sehen, was eine Verbesserung von Nahrungsaufnahme und Adhäsion am Substrat erlaubte.
2. Die **Laternenaufhängung**. Eine aufrechte Laterne, deren Pro- und Retraktormuskeln an Apophysen bzw. an einem Promunturium befestigt sind, ermöglicht verbesserte Beweglichkeit und Ausübung stärkerer Kräfte durch die Zähne. Damit verbunden war nach SMITH (1984) eine Umstellung der Ernährungsweise. Adradiale Vergrößerung der lateralen Elemente des Promunturiums ermöglicht die Bildung von Aurikeln.

Abstammung und Abkömmlinge von *Triadotiaris* und *Serpianotiaris* sollen hier nur kurz angesprochen werden. Eine ausführliche Darstellung folgt im Zusammenhang mit den hier nicht behandelten Seeigeln des Unteren Muschelkalks aus Oberschlesien.

*Triadotiaris* sehr ähnlich nach Gesamthabitus und Größe ist die untertriassische *Lenticidaris*, die jedoch durchweg einfache Ambulakren hat. *Triadotiaris* entwickelte sich durch Vergrößerung der ambulakralen Tuberkel und gleichzeitige Vermehrung der Ambulakralfüßchen aus *Lenticidaris*; die anderen Merkmale sind konstanter geblieben. Zu den Nachfahren von *Triadotiaris* dürften wohl die zu *Mesodiadema* gestellten breiten Interambulakralplatten mit Apo-

physen aus den Cassianer Schichten und vom Balaton gehören, die jedoch uncrenulierte Warzen haben. Bevor das Ambulakrum bekannt ist, muß eine Zuordnung dieser Fragmente zu den Triadotiaroidea jedoch unterbleiben. Trotz des flexiblen Gehäuses und der pseudokomponierten Ambulakren dürften die Echinothurien nicht zu den Nachfahren von *Triadotiaris* gehören, denn es wäre unwahrscheinlich, daß im perignathischen Gürtel aus Apophysen Aurikel werden.

*Serpianotiaris* teilt zwar mit *Miocidaris* die suturierten Interambulakren, hat aber keine Apophysen, sondern ein Promunturium als Ansatz der Laternenmuskulatur. Sie läßt sich also nicht auf *Miocidaris* zurückführen, sondern auf einen unbekanntes spätpaläozoischen Abkömmling von *Archaeocidaris* mit zwei Reihen von Interambulakralia, aber ohne Apophysen. Wann in dieser Linie komponierte Ambulakren und sekundäre Tuberkelreihen auf den Interambulakren entstanden sind, ist ungewiß. Ohne Kenntnis der Zahn-Ultrastruktur von *Serpianotiaris* läßt sich über ihre Nachfahren vorerst nur spekulieren. Vergrößerung der adoralen Ambulakraltuberkel und komponierte Ambulakralia sowie die Stacheln lassen an Pseudodiadematen oder Hemicidariden denken. Dann stünde *Serpianotiaris* am Anfang der Entwicklung zu den Stirodonten.

## Literatur

- AIGNER, T. (1985): Storm depositional systems. Dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow-marine sequences. – Lecture Notes in Earth Sci. 3, 174 S., 83 Abb., Berlin.
- ALBERTI, F. v. (1834): Beitrag zu einer Monographie des Bunten Sandsteins, Muschelkalks und Keupers, und die Verbindung dieser Gebilde zu einer Formation. – 366 S., 2 Taf., Stuttgart (Cotta).
- ALBERTI, F. v. (1864): Ueberblick über die Trias mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. – XV + 353 S., 7 Taf., Stuttgart (Cotta).
- ASSMANN, P. (1925): Die Fauna der Wirbellosen und die Diploporen der oberschlesischen Trias mit Ausnahme

- der Brachiopoden, Lamellibranchiaten, Gastropoden und Korallen. – Jb. preuß. geol. Landesanst. **46**, 504–527, Taf. 8–9, 1 Abb., Berlin.
- ASSMANN, P. (1937): Revision der Fauna der Wirbelloren der oberschlesischen Trias. – Abh. preuß. geol. Landesanst. N. F. **170**, 5–134, 22 Taf., Tab., Berlin.
- ASSMANN, P. (1944): Die Stratigraphie der oberschlesischen Trias. Teil 2. Muschelkalk. – Abh. Reichsanst. Bodenforsch. N. F. **208**, 1–124, 8 Taf., 1 Tab., Berlin.
- BACHMANN, G.H. (1973): Die karbonatischen Bestandteile des Oberen Muschelkalkes (Mittlere Trias) in Südwestdeutschland und ihre Diagenese. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart N. F. **68**, 1–99, 67 Abb., Stuttgart.
- BATHER, F. A. (1909 a): *Eocidaris* and some species referred to it. – Ann. and Magaz. Nat. Hist., Ser. **8**, vol. III, 43–663 3 figs., 1 pl., London.
- BATHER, F.A. (1909 b): Triassic echinoderms of Bakony. – Resultate wiss. Erforsch. Balatonsee. **I. Bd.**, 1.Tl., Paläont. Anh., 268 S., 18 Taf., 63 Abb., Budapest.
- BENECKE, E.W. (1868): Ueber einige Muschelkalk-Ablagerungen der Alpen. – Geognost.-paläont. Beitr. **2/1**, 1–67, Taf. 1–12, München.
- BODZIOCH, A. (1991): Stop B14 Tarnów Opolski (Poland, Upper Silesia). – In: H. HAGDORN (Hrsg.), Muschelkalk. A Field Guide. 69–71, Abb. 66–71, Korb (Goldschneck).
- BONI, A. (1939): Fauna anisica pigmea scoperta nelle Prealpi Bresciane. – Boll. della Soc. Geol. Ital. **58**, 321–428, Tav. 17–22, Roma.
- DESOR, E. (1855–1858): Synopsis des échinides fossiles. – 490 S., 44 Taf. Genf, Paris, Wiesbaden.
- ECK, H. (1865): Ueber die Formationen des bunten Sandsteins und des Muschelkalks in Oberschlesien und ihre Versteinerungen. – 149 S., 2 Taf., Berlin (R. Friedländer u. Sohn).
- FRAAS, E. (1910): Der Petrefaktensammler. – 280 S., 72 Taf., 139 Abb., Stuttgart (Lutz).
- FRENTZEN, K. (1920): Über einige Versteinerungen aus dem Muschelkalk des Kraichgaus. – Jber. u. Mitt. oberrhein. geol. Ver. N. F. **9**, 42–56, 7 Abb., Stuttgart.
- GALL, J.-Cl. (1971): Faunes et paysages du grès à Voltzia du Nord des Vosges. Essai paléocéologique sur le Buntsandstein supérieur. – Mém. Serv. Carte géol. Alsace-Lorraine **34**, 1–318, 36 Taf., 39 Abb., 20 Tab., Strasbourg.
- GÜMBEL, W. v. (1888): Geologie von Bayern. Erster Theil: Grundzüge der Geologie. – Kassel (Th. Fischer).
- HAGDORN, H. (1978): Muschel/Krinoiden-Bioherme im Oberen Muschelkalk (mol, Anis) von Crailsheim und Schwäbisch Hall (Südwestdeutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **156**, 31–86, 25 Abb., 2 Tab., Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1988): Neue Seeigelfunde aus dem Trochitenkalk von Crailsheim. – In: HAGDORN, H. (Hrsg.), Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim. Zur Erinnerung an Hofrat Richard Blezinger (= Sonderbde. Ges. f. Naturk. in Württemberg **1**), 105–115, 4 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. & GLUCHOWSKI, E. (1993): Palaeobiogeography and Stratigraphy of Muschelkalk Echinoderms (Crinoidea, Echinoidea) in Upper Silesia. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.), Muschelkalk. Schöntaler Tagung 1991 (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 165–176, 12 figs., 1 tab., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. & OCKERT, W. (1993): *Encrinus liliiformis* im Trochitenkalk Süddeutschlands. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.), Muschelkalk. Schöntaler Tagung 1991 (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 245–260, 10 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. & SIMON, T. (1993): Ökostratigraphische Leitbänke im Oberen Muschelkalk. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.), Muschelkalk. Schöntaler Tagung 1991 (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 193–208, 15 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HESSE, E. (1900): Die Mikrostruktur der fossilen Echinoidenstacheln und deren systematische Bedeutung. – N. Jb. Min. etc., Beil.-Bd. **13**, 185–264, 8 Abb., Taf. 12–13, Stuttgart.
- JEANNET, A. (1933 a): Note sur un *Miocidaris* nouveau. – Abh. Schweiz. Palaeont. Ges. **53**, 1–7, 2 fig., 1 pl., Basel.
- JEANNET, A. (1933 b): Sur la disposition des plaques porifères et la forme de la suture perradiale chez quelques Echinides mésozoïques. – Vierteljahresschrift Naturforsch. Ges. Zürich **78**, 34–40, 6 Abb., Zürich.
- KIER, P. M. (1965): Evolutionary trends in Paleozoic echinoids. – J. Paleont. **39**, 436–465, 26 Abb., Taf. 55–60.
- KIER, P. M. (1968): The Triassic echinoids of North America. – J. Paleont. **42** 1000–1006, 1 fig., pls. 121–123.

- KIER, P. M. (1974): Evolutionary trends and their functional significance in the post-Paleozoic echinoids. – *J. Paleont.* **48** (Memoir 5), 95 S., 78 Abb.
- KIER, P. M. (1977): Triassic echinoids. – *Smiths. Contr. to Paleobiology* **30**, 1–88, 15 figs., 21 pls., Washington.
- KIER, P. M. (1984): Echinoids from the Triassic (St. Cassian) of Italy, their lantern supports, and a revised phylogeny of Triassic echinoids. – *Smiths. Contr. to Paleobiology* **56**, 1–41, 4 figs., 14 pls., Washington.
- KIRCHNER, H. (1924): Die Fossilien der Würzburger Trias, Teil I. Foraminiferen und Echinodermen. – 50 S., 2 Taf., Würzburg, Stuttgart.
- KIRCHNER, H. (1928): Die wichtigsten Versteinerungen Frankens aus dem Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper. – 44 S., 6 Taf., 1 Kt., 1 Abb., 9 Prof., 1 Tab., Stuttgart (Schweizerbart).
- KLIPSTEIN, A.V. (1843): Beiträge zur geologischen Kenntnis der östlichen Alpen. – 312 S., 20 Taf., Gießen (G. F. Heyer).
- LABECHE, H. T. (1832): Handbuch der Geognosie. Nach der zweiten Auflage des Engl. Originals bearbeitet von H. v. DECHEN. – 612 S., 23 Abb., Berlin (Duncker u. Humblot).
- LAMBERT, J. & THIERY, P. (1909–1925): Essai de nomenclature raisonnée des échinides. – 607 S., 15 pls. Chaumont (Libr. Ferrière).
- LANGENHAN, A. (1903): Versteinerungen der deutschen Trias (des Buntsandsteins, Muschelkalks und Keupers) aufgrund vierzigjähriger Sammeltaetigkeit zusammengestellt und nach den Naturobjekten autographiert. – 22 S., 17 Taf., 3 Abb., Liegnitz (Scholz'sche Kunsthandlung).
- LANGENHAN, A. (1911): Versteinerungen der deutschen Trias (des Buntsandsteins, Muschelkalks und Keupers) aufgrund eigener Erfahrungen zusammengestellt und auf Stein gezeichnet. – 2. Aufl., 10 S., 28 Taf. Friedrichroda (Selbstverlag). [Dazu: Ergänzungen zur Trias, 1915, 4 Taf.]
- LAUBE, G.C. (1865): Die Fauna der Schichten von St. Cassian. Ein Beitrag zur Paläontologie der alpinen Trias. I. Abth. Spongitarier, Corallen, Echiniden und Crinoiden. – 76 S., 10 Taf., Wien (K. Gerolds Sohn).
- LEWIS, D. N. & ENSOM, P. C. (1982): *Archaeocidaris whatleyensis* sp. nov. (Echinoidea) from the Carboniferous Limestone of Somerset, and notes on echinoid phylogeny. – *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.)* **36**, 77–104, 23 Abb., London.
- LINCK, O. (1955 a): Ein Seeigel (*Miocidaris coeava* QU.) mit anhaftenden Stacheln aus dem Trochitenkalk von Crailsheim und seine Bedeutung. – *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg* **110**, 107–113, 2 Abb., Stuttgart.
- LINCK, O. (1955 b): Ein bemerkenswerter Seeigel-Rest (*Miocidaris pakistanensis* n. sp.) aus der Unter-Trias der Salt Range (Pakistan). – *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* **1955**, 489–495, 4 Abb., Stuttgart.
- MÄRKEL, K. (1979): Structure and growth of the cidaroid socket-joint lantern of Aristotle compared to the hinge-joint lantern of non-cidaroid regular echinoids (Echinodermata, Echinoidea). – *Zoomorphologie* **94**, 1–32, 15 Abb., Berlin.
- MEYER, H. v. (1847): Mitteilungen an Prof. Bronn gerichtet. Frankfurt a. M., 18. Juni 1847. – *N. Jb. Min. etc.* **1847**, 572–580.
- MEYER, H. von (1849): Fische, Crustaceen, Echinodermen und andere Versteinerungen aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. – *Palaeontographica* **1**, 216–279, Taf. 28–32, Cassel.
- MIHALY, S. (1981): Az Aggteleki-Karsz Középső-Triasz Echinoideái. – *Magyar Allami Földtani Intezet Evi Jelentése* **1979**, 297–331, 4 Abb., 6 Taf., Budapest.
- MORTENSEN, T. (1935): A monograph of the Echinoidea. II Bothriocidaroida, Melonechinoidea, Lepidocentroida, and Stirodonta. – 645 S., 377 figs., 89 pls., Copenhagen, London.
- MOSTLER, H. (1972): Die stratigraphische Bedeutung von Crinoiden-, Echiniden- und Ophiuren-Skelettelementen in triassischen Karbonatgesteinen. – *Mitt. Ges. Geol.- u. Bergbaustud. Österr.* **21**, 711–728, 3 Taf., 3 Abb., Innsbruck.
- MÜNSTER, G. von (1841): Beschreibung und Abbildung der in den Kalkmergelschichten von St. Cassian gefundenen Versteinerungen. – *Beitr. zur Petrefaktenkunde* **4**, 152 S., 16 Taf., Bayreuth.
- PATZELT, G. (1986): Ein bemerkenswerter fossiler Seeigel – *Serpianotiaris* cf. *hescheleri* (JEANNET) – aus der Hauptmuschelkalk-Folge im Mühlhäuser Heimatmuseum. – *Mühlhäuser Beitr.* **9**, 77–84, 5 Abb., Mühlhausen.
- QUENSTEDT, F.A. (1852): Handbuch der Petrefaktenkunde. – 1. Aufl., 792 S., 62 Taf., Tübingen (Laupp).
- QUENSTEDT, F.A. (1867): Handbuch der Petrefaktenkunde. – 2. umgearb. u. verm. Aufl, 982 S., 86 Taf., Tübingen (Laupp).

- QUENSTEDT, F. A. (1872–1874): Petrefaktenkunde Deutschlands. Der 1. Abth. 3. Bd.: Echinodermen. Die Echiniden. – VIII, 720 S., nebst einem Atlas von 28 Taf., Leipzig (Fues).
- QUENSTEDT, F.A. (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. – 3. umgearb. u. verm. Aufl., 1239 S., 100 Taf., 443 Abb., Tübingen (Laupp).
- RIECH, V. (1978): Zur Coelestinbildung im germanischen Muschelkalk Süddeutschlands. – Geol. Jb. (D) **29**, 3–77, 21. Abb., 4 Tab., 6 Taf., Hannover.
- SCHAUROTH, K.F. v.(1855): Übersicht der geognostischen Verhältnisse der Gegend von Recoaro im Vicentinischen. – Sber. Akad. Wiss. **17**, 481–562, 3 Taf., 1 Kte., Wien.
- SCHAUROTH, K. v. (1859): Kritisches Verzeichnis der Versteinerungen der Trias im Vicentinischen. – Sitz-Ber. k.k. Akad. Wiss. Wien (mathem.-naturw. Cl.) **34**, 283–356, 3 Taf., Wien.
- SCHMID, E. E. & SCHLEIDEN, M. J. (1846): Die geognostischen Verhältnisse des Saalthales bei Jena. – 76 S., 5 Taf., Leipzig (Engelmann).
- SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. – 461 S., 1220 Abb., Öhringen (Rau).
- SCHMIDT, M. (1938): Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag. – 144 S., zahlr. Abb., Öhringen (Rau).
- SENKOWICZOWA, H. & KOTANSKI, Z. (1979): Gromada Echinoidea Leske 1778. – In: MALINOWSKA, L. (Ed.): Budowa geologiczna Polski 3/2a (Trias), 133–136, Taf. 36, Warszawa (Wydawnictwa Geologiczne).
- SMITH, A. B. (1981): Implications of lantern morphology for the phylogeny of post-Palaeozoic echinoids. – Palaeontology **24**, 779–801, 10 figs., London.
- SMITH, A. B. (1984): Echinoid Palaeobiology. – Special Topics in Palaeontology **1**. 190 S., zahlr. Abb. u. Tab., London (G. Allen & Unwin).
- SMITH, A. B. (1990): Echinoid evolution from the Triassic to Lower Liassic. – Cahiers Univ. Cathol. Lyon, sér. sci. **3**, 79–117, 5 figs. 3 pls., Lyon.
- SMITH, A. B. & HOLLINGWORTH, N. T. J. (1990): Tooth structure and phylogeny of the Upper Permian echinoid *Miocidaris keyserlingi*. – Proc. Yorkshire Geol. Soc. **48**, 47–60, 12 Abb.
- STAHL, K. F. (1825): Der thüringer Muschel-Flötz-Kalkstein und der ältere Kalkstein Württembergs hinsichtlich ihrer Versteinerungen. – Korrespondenzbl. württ. landwirtsch. Ver. **8**, 150–166, Stuttgart.
- WILCZEWSKI, N. (1967): Mikropaläontologische Untersuchungen im Muschelkalk Unterfrankens. – Diss. Univ. Würzburg, 111, XIV S., 2 Beil., 14 Taf., Würzburg.
- ZARDINI, R. (1976): Atlante degli echinodermi cassiani (Trias mediosuperiore) della regione dolomitica attorno a Cortina d'Ampezzo. – 29 S., 22 Taf., 18 Abb., Cortina d'Ampezzo.

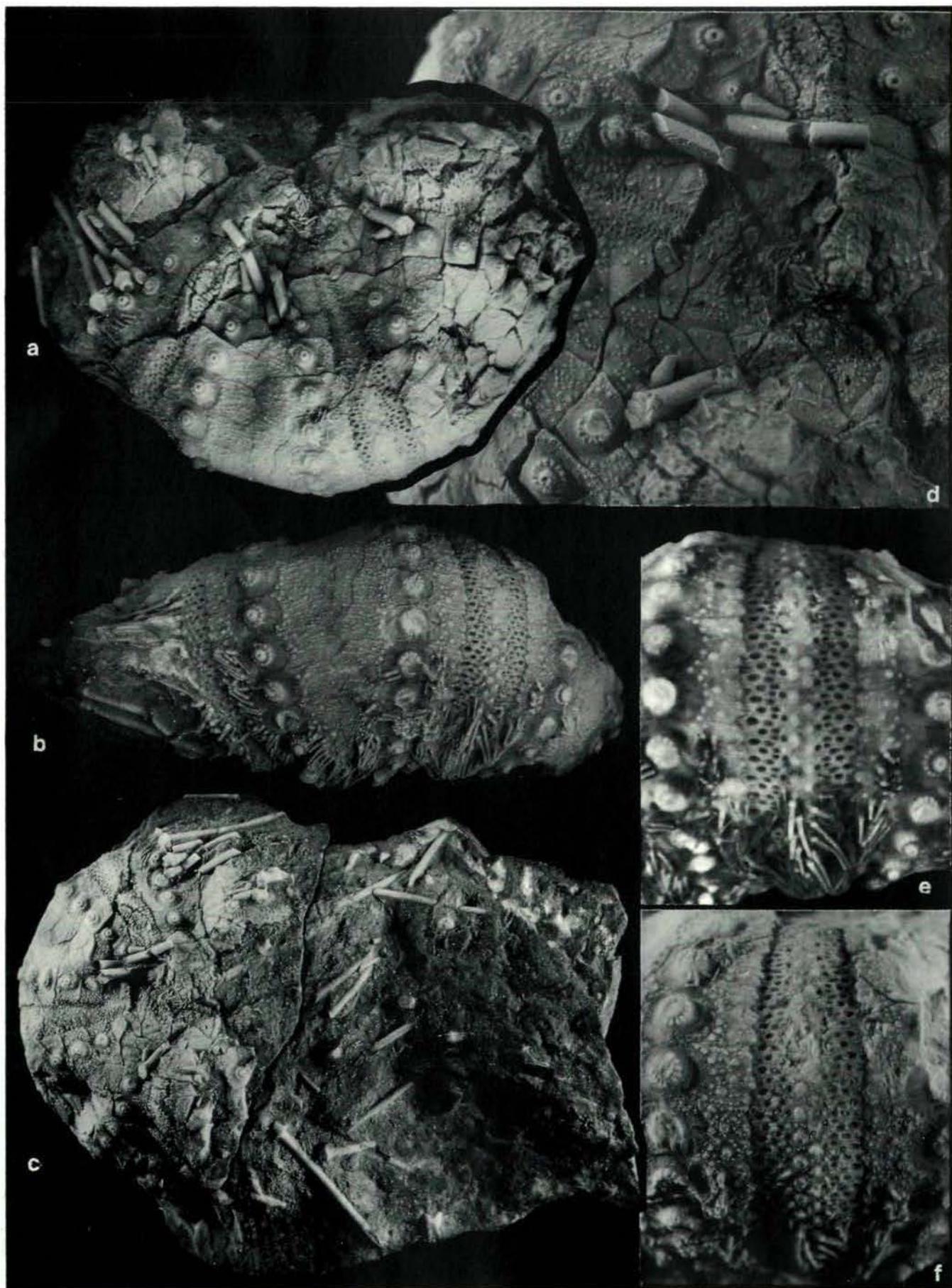
*Anschrift des Verfassers:*

*Dr. h. c. Hans Hagdorn, Muschelkalkmuseum, Schloßstraße 11, D-74653 Ingelfingen.*

revidiertes Manuskript eingegangen: 9. Februar 1995

## Tafel 1

*Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834). Gehäuse; Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (Bereich Trochitenbank 6), *pulcher*-Zone (Oberillyr), Neidenfels bei Crailsheim, Steinbruch Schön + Hippelein; K. Eisenbarth leg. et ded.; MHI 1149. **a** Apikal. x 1,6. **b** lateral. **c** Gesamtansicht apikal. **d** Apikalsystem. x 3,5. **e** Ambulakrum im Ambitus, in Wasser eingetaucht. x 3. **f** Ambulakrum im Ambitus, mit Ammoniumchlorid geweißt. x 3.



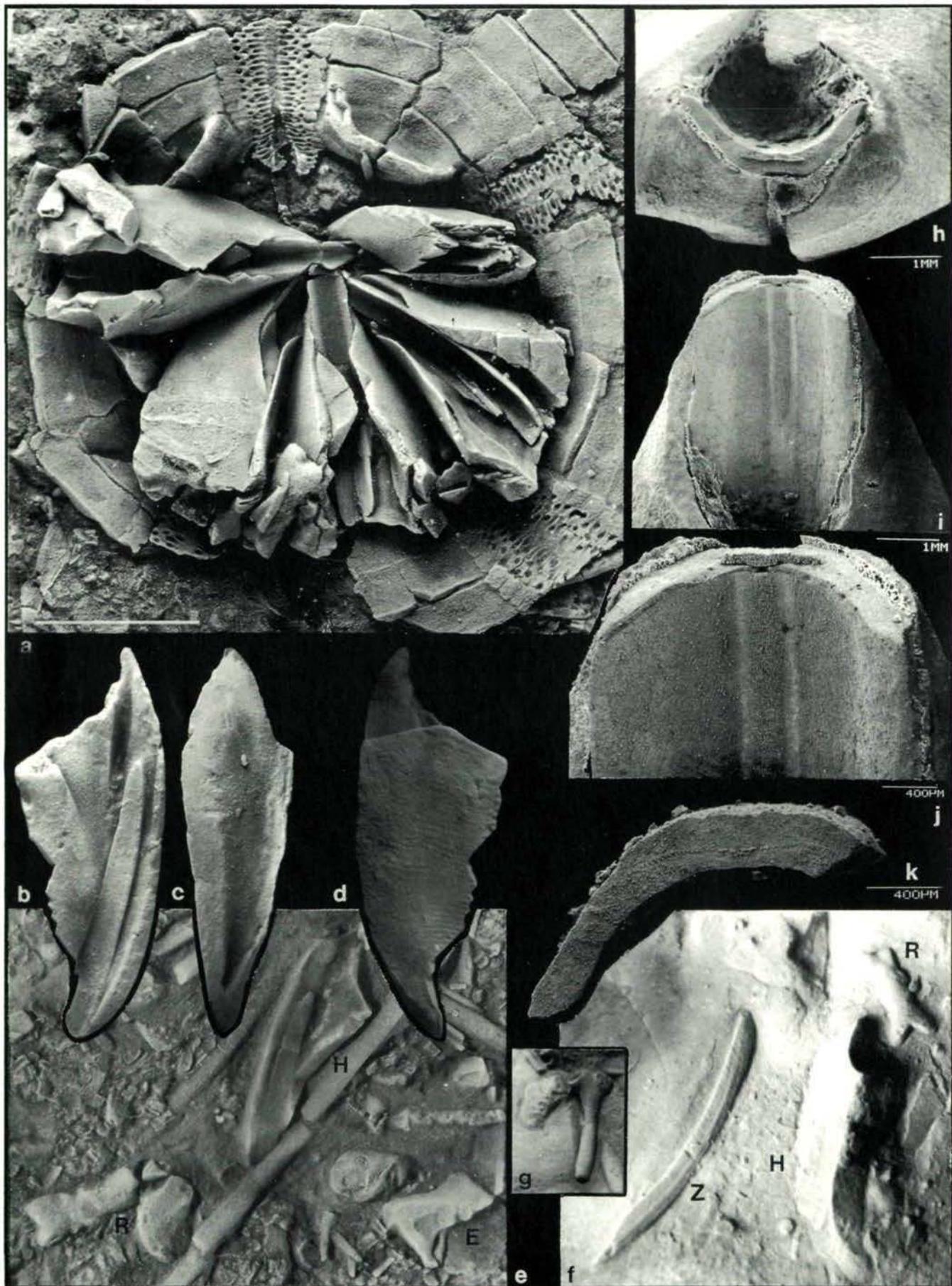
## Tafel 2

*Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834). **a–b** Gehäuse eines juvenilen Individuums mit Bestachelung; apikal (a), adoral (b); Oberer Muschelkalk, Haßmersheim-Schichten (Trochitenbank 3), *atavus*-Zone; Künzelsau-Garnberg, Steinbruch Hohenloher Schotterwerke. MHI 1186. x 4. **c** Siebplatte. Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone; Wollmershausen bei Crailsheim, Steinbruch Leyh. MHI 572/3. x 4,5. **d** Bestacheltes Gehäusefragment; Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone; Wollmershausen bei Crailsheim, Steinbruch Leyh. MHI 572/2. x 1, 9. **e** Reste eines stark zerfallenen Gehäuses mit Ambulakralplatten, Porenpaare umwallt; okkludierte Platte mit Marginaltuberkel (Pfeil); Oberer Muschelkalk, Trochitenkalk, Wellenkalkbank 2, *robustus*-Zone; Künzelsau-Garnberg, Steinbruch Hohenloher Schotterwerke. MHI 1296/1. x 2,5. **f–g** Interambulakralplatte, von außen (f), von innen (g); Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone; Mistlau bei Kirchberg/Jagst, Baden-Württemberg. MHI 338/1. x 10. **h–j** Interambulakralplatte, adoral (h), von außen (i–j); wie f. MHI 338/2. x 5. **k** Primärstachel. Wie f. MHI 1297. x 1,7. **l–n** Primärstacheln. Trochitenkalk, Haßmersheim-Schichten (Trochitenbank 2), *atavus*-Zone; Tullau bei Schwäbisch Hall, Baden-Württemberg. MHI 1188/1–1188/3. x 11.



### Tafel 3

*Triadotiaris grandaeva* (v. ALBERTI, 1834). **a** Gehäuse von innen, oral, mit Laterne in situ. Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone; Wollmershausen bei Crailsheim, Steinbruch Leyh. MHI 572/1. x 3,5. **b–d** Halbpypamide von innen (b), abaxial (c) und außen (d); Oberer Muschelkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone; Mistlau bei Kirchberg/Jagst, Baden-Württemberg. MHI 644/1. x 4. **e** Laternenelemente eines zerfallenen Individuums mit Halbpypamide (H), Rotula (R) und Epiphyse (E). Wie a. MHI 572/4. x 3,7. **f** Laternenelemente eines zerfallenen Individuums mit Halbpypamide (H), Rotula (R) und Zahn (Z); Oberer Muschelkalk, Trochitenkalk, Wellenkalkbank 2, *robustus*-Zone; Künzelsau-Garnberg, Steinbruch Hohenloher Schotterwerke. MHI 1296/2. x 3. **g** Kompaß, abaxialer Teil; wie f. MHI 1296/1. x 4. **h–j** Pyramide mit Zahn, mit HCl angeätzt, adoral (h), axial, adoral (i–j); wie a. MHI 644/2. **k** Zahn, Querbruch, mit HCl angeätzt, von Individuum 572/4; wie a; MHI 572/5.



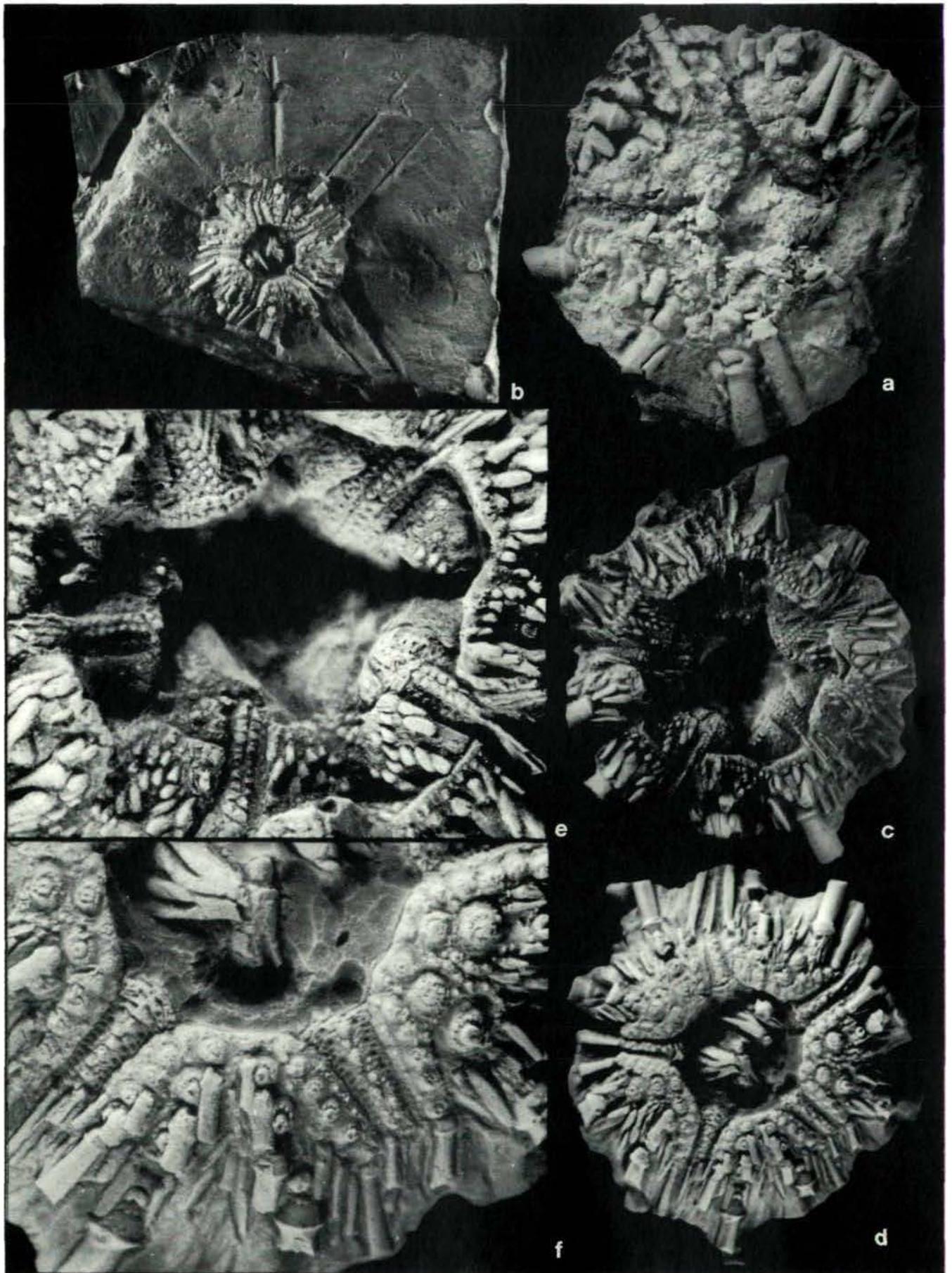
## Tafel 4

*Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873). **a–h** Vollständiges Gehäuse mit Resten der Bestachelung; Oberer Muschelkalk, Trochitenkalk, Gaismühle an der Jagst, Baden-Württemberg; SMNS 26963. a apikal, b von der Seite, c adoral, d adapikales Ambulakrum, e-h adorale Ambulakren. a–c: x 2,5; d-h: x 4,8. **i–j** Uniseriales, einfaches Ambulakrum, über dem Ambitus; i von außen, j von innen; Trochitenkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone, Wollmershausen bei Crailsheim, Steinbruch Leyh, Baden-Württemberg. MHI 1298/1. x 8. **k** wie i; MHI 1298/2. x 8. **l** Uniseriales Ambulakrum mit vergrößerten Marginaltuberkeln über zwei Platten, unter dem Ambitus. Wie i. MHI 1298/3. x 10.



## Tafel 5

*Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873). **a** Oralseite eines verdrückten Gehäuses, mit Peristom-Täfelchen. Trochitenkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone, Neidenfels bei Crailsheim, Steinbruch Schön + Hippelein, Baden-Württemberg; MHI 1192/1. x 3,5. **b–f** Vollständiges, unverdrücktes Gehäuse mit Bestachelung und Laterne in situ. **b** Übersicht, **c** Apikalseite mit eingedrücktem Scheitelschild, **d** Oralseite mit Halbpyramiden, **e** einfache adapikale Ambulakren, **f** komponierte adorale Ambulakren. Oberer Muschelkalk, Mühlhausen/Thüringen. MM XVIIa/1. **b** x 1,2. **c–d** x 2,5. **e–f** x 5.



## Tafel 6

*Serpianotiaris coeava* (QUENSTEDT, 1873). **a-b** Interambulakrum, adoral, mit tertiärer Warzenreihe. Trochitenkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone, Wollmershausen bei Crailsheim, Steinbruch Leyh, Baden-Württemberg. MHI 759/1. x 4,5. **c-d** Interambulakrum, adoral, Promunturium schwach ausgebildet. Wie a. MHI 759/2. x 4,5. **e-f** Unvollständiges Gehäuse, Oralseite, mit kräftig ausgebildetem Promunturium. Oberer Muschelkalk, Trochitenkalk, Meißner-Gebiet, Hessen; NMK, ex. coll. E. Busse. x 2,5. **g-h** Interambulakralplatten, adradiale Denticulierung. Wie a. MHI 759/3. x 5. **i** Interambulakralplatte, Adradialrand von innen mit Resten des überlappten Ambulakrums (Bruch entlang den Ambulakralporen. Wie a. MHI 759/4. x 10. **j-k** Interambulakralplatte aus dem Ambitusbereich; j von außen, k Adoralseite. Wie a. MHI 759/5. x 6. **l** Zerdrücktes Gehäuse, Oralseite, Interambulakren über Ambulakren geschoben; Ambulakrum links sichtbar, wo ein Interambulakrum fehlt. Trochitenkalk, Crailsheim-Schichten (*Encrinus*-Platten), *atavus*-Zone, Neidenfels bei Crailsheim, Steinbruch Schön + Hippelein, Baden-Württemberg. MHI 1191/1. x 1,7. **m** Zerdrücktes Gehäuse, Apikalseite, Laterne freigelegt. Wie l. MHI 1191/2. x 2,5. **n** Primärstachel, zu Gehäuse 1148/1 gehörig. Wie a. MHI 1148/3. x 6. **o-q** Primärstacheln, Spitzen z. T. regeneriert. Wie a. MHI 71/1-71/3. x 4.

