

Cardiotaxis heberti (COTTEAU 1860) EN *Cardiaster granulosus* (GOLDFUSS 1829) UIT HET ONDERSTE DEEL VAN DE FORMATIE VAN GULPEN (BOVEN-KRIJGT): PALEOBIOLOGIE, VOORKOMEN EN SYSTEMATIEK

John W.M. Jagt* & Ger P.H. Michels**

INLEIDING

Aan de hand van *in situ*-verzamelde exemplaren van de holasteroïde echiniden *Cardiotaxis heberti* en *Cardiaster granulosus* wordt een reconstructie van de leefwijze van deze soorten uitgewerkt.

De exemplaren van *C. heberti* stammen, op twee na, allen uit de groeve Ciments Portland Liégeois (CPL, ontsluiting 61H-9) te Haccourt, Oupeye (Luik) uit het basale deel van de Kalksteen van Zeven Wegen (Formatie van Gulpen; litostratigrafie volgens W.M. FELDER 1975b). De bestudeerde corona's van *C. granulosus* zijn zonder uitzondering allen verzameld in dezelfde groeve, en wel in het onderste deel van de Kalksteen van Vijlen (Formatie van Gulpen); zie ook fig. 1. Daarnaast wordt kort aandacht besteed aan het voorkomen van genoemde soorten in het Luiks-Limburgse bekken en aan hun systematiek.

SYSTEMATIEK

Orde Holasteroïda DURHAM & MELVILLE 1957
 Familie Holasteridae PICTET 1857
 Genus *Cardiotaxis* LAMBERT 1917
 Generotype *Cardiaster peroni* LAMBERT 1887 (zie WAGNER & DURHAM 1966, p.U 528).

1. *Cardiotaxis heberti* (COTTEAU 1860)

- 1860 *Cardiaster Heberti* COTTEAU in COTTEAU & TRIGER, p. 240
- 1874 *Cardiaster Heberti* - COTTEAU, p. 655
- 1895 *Cardiaster maximus* SCHLÜTER, p. 59, pl. 3, fig. 1, la-c (vgl. SCHLÜTER 1900, p. 374)
- 1898 *Cardiaster Heberti* - LAMBERT, p. 176, pl. 2, fig. 11-12
- 1900 *Cardiaster maximus* - SCHLÜTER, p. 372, pl. 17, fig. 1, 2; pl. 18, fig. 1, 2.
- 1911 *Cardiaster Heberti* - LAMBERT, p. 19, pl. 1, fig. 7-9
- 1935 *Cardiotaxis heberti* - SMISER, p. 68

1978 *Cardiotaxis heberti* - KUTSCHER, p. 627, pl. 1, fig. 1-6

1984 *Cardiotaxis heberti* - JAGT, p. 152, fig. 7

diagnose

'Relatief grote, hartvormige corona's met uniseriala plastronbouw. Opvallend zijn de afgeronde kanten van de niet zeer diepe voorste groeve, de in beide gepaarde ambulacra optredende spleetvormige porien en de gelijkmatige tuberkulering van de bovenzijde' (naar KUTSCHER 1978, p. 627).

beschrijving

Onderstaande beschrijving is opgemaakt aan de hand van 16 exemplaren, waarvan de afmetingen in tabel I zijn opgenomen. Er dient wel rekening gehouden te worden met het feit dat bijna

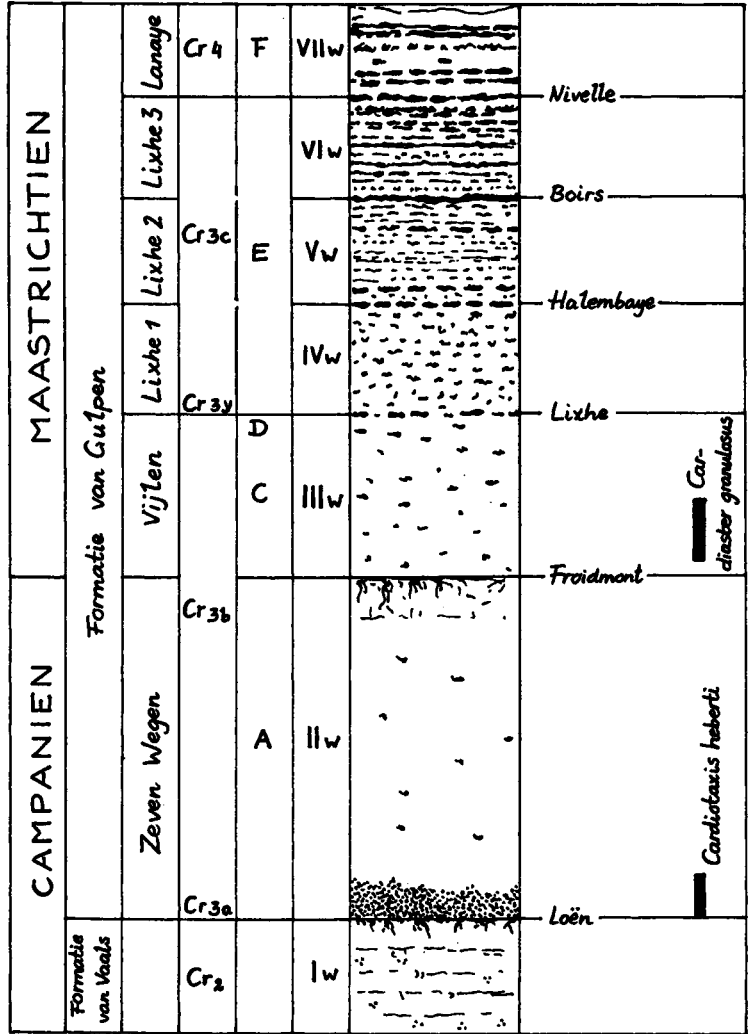
Tabel I: Afmetingen (in mm) van de door ons bestudeerde corona's van *Cardiotaxis heberti* uit het basale deel van de Kalksteen van Zeven Wegen. Met uitzondering van WFM 1870 en 1871 (Loën-Lixhe) zijn alle exemplaren afkomstig uit de groeve CPL (Haccourt). De gebruikte afkortingen staan voor: MLM - coll. M. Langeveld (Maarheeze), WFM - coll. W.M. Felder (Natuurhistorisch Museum Maastricht), LLE - coll. L. Linssen (Echt), RNS - coll. R. van Neer (Sittard), JJV - coll. J. Jagt (Venlo).

Kollektie	Lengte	Breedte	Hoogte
MLM 115	80.1	74.0	46.8
MLM 1880	ca.85.5	ca.80.9	49.6
WFM 1498	66.7	67.0	40.5
WFM 1499	68.3	69.6	32.0
WFM 1506	71.1	67.0	42.1
WFM 1846	68.8	64.3	43.0
WFM 1870	71.5	68.8	43.2
WFM 1871	73.6	69.2	39.2
WFM 2084	73.8	67.3	45.1
WFM 2101	73.1	66.2	41.0
LLE 173	71.5	67.0	42.1
RNS —	62.3	62.1	37.3
RNS —	62.8	58.9	35.4
RNS —	63.6	61.5	37.5
JJV 720	78.8	71.5	ca.47.0
JJV 751	72.4	64.5	ca.41.0

* Maasbreesestraat 55, 5921 EJ Venlo

** Da Costastraat 14, 5922 TB Venlo

Fig. 1: Lithostratigrafisch profiel van de groeve CPL, Haccourt (veranderd naar W.M. FELDER 1977). Ingetekend zijn de stratigrafische voorkomens van de door ons bestudeerde corona's van *Cardiotaxis heberti* en *Cardiaster granulosus*.



al deze exemplaren (licht) beschadigd en/of verdrukt zijn, zodat de afmetingen slechts een oriënterend karakter kunnen hebben.

Cardiotaxis heberti (fig. 3, 4 en 5) is een holasteroïde echinide met een middelgrote, hartvormige corona* (lengte van de door ons bestudeerde exemplaren 60-85 mm.; vgl. 80-100 mm. (KUTSCHER 1978, p. 628); 70-116 mm. (SCHLÜTER 1895, p. 60); tot ca. 123 mm. (SCHLÜTER 1900, p. 375)), die ongeveer even lang als breed is (zie tabel I).

De bovenzijde van de corona is regelmatig afgerond; de grootste hoogte ligt boven het apicale schild. De omtrek van de corona doet sterk denken aan die van *Cardiaster granulosus*. *Cardio-*

taxis heberti onderscheidt zich van de laatste vooral door de tuberculering van de bovenzijde, de relatief zwakker ontwikkelde voorste groeve (zie KUTSCHER 1978, p. 628) en door zijn typische plastronbouw. De voorste groeve is het diepst rond de ambitus* en vervlakt zienderogen naar het apicale schild toe. Het is zelfs zo, dat ze dit schild niet bereikt, zoals dat wél het geval is bij *C. granulosus*. De groeve loopt vloeiend, niet kantig, over in de twee begrenzende interambulacra*.

Het peristoom is relatief klein (5-7 mm.) ovaal van vorm en zonder duidelijk waarneembare lip. Het plastron is meridosternaal-uniserial* van bouw en bestaat uit trapeziumvormige platen die gescheiden zijn door nagenoeg horizontale suturen (zie MELVILLE & DURHAM 1966, p. U 237; SCHLÜTER 1900, p. 374-375).

* zie verklarende woordenlijst op pag. 203

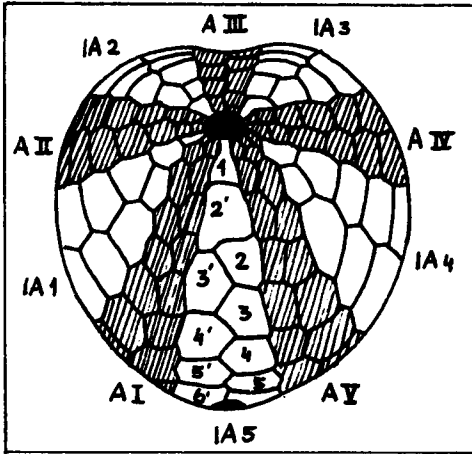


Fig. 2: Plaatverdeling en -nummering van de onderzijde van een holasteroïde echinide. De in de tekst gehanteerde symbolen voor de ambulacra en interambulacra zijn in deze figuur aangegeven. Veranderd naar ERNST (1972, fig. 5).

Het apicale schild is duidelijk holasteroïd, iets langgerekt en telt vier doorboorde genitaalplaten.

A III, dat de voorste groeve bevat, vertoont kleine onopvallende poriënparen die ronde poriën voeren en die scheef ten opzichte van de groeve staan. De gepaarde ambulacra* (A I, A II, A IV en A V) (zie fig. 2) zijn niet in de schaal verzonken en gelijk van bouw. De poriënrijen van de voorste en achterste gepaarde ambulacra zijn opgebouwd uit spleetvormige poriën die in elk paar een hoek met elkaar maken (zwak chevronachtig). De poriën uit de voorste rij van elk van deze ambulacra zijn iets kleiner dan die uit de achterste. Bij de apex staan de poriënparen zeer dicht op elkaar.

De poriënparen worden van elkaar gescheiden door interporifere* rijen van miliaire* tuberkels, die niet verhoogd zijn en dus geen 'rug' vormen. In A II en A IV zijn deze tuberkels tot het 26-28ste poriënpaar enkelrijig; in A I en A V tot het 16-18de paar (gemeten bij exemplaar JJV 720, zie fig. 3 en 4). Dit kan uiteraard van exemplaar tot exemplaar verschillen, maar is door de vrij slechte conserveringstoestand van de bestudeerde corona's niet altijd precies na te gaan.

De gepaarde ambulacra zijn licht gebogen en vertonen een zwakke neiging tot subpetaloïde* ontwikkeling. LAMBERT (1911, pl. 1, fig. 7-9; zie ook fig. 6 hier) beeldt een exemplaar af uit het Craie d'Obourg (Bovencampanien) van Harmignies (Hainaut, B.) met sterk petaloïde ambulacra (vooral A II en A IV). Waarschijnlijk gaat het hier om een pathologisch dan wel om een

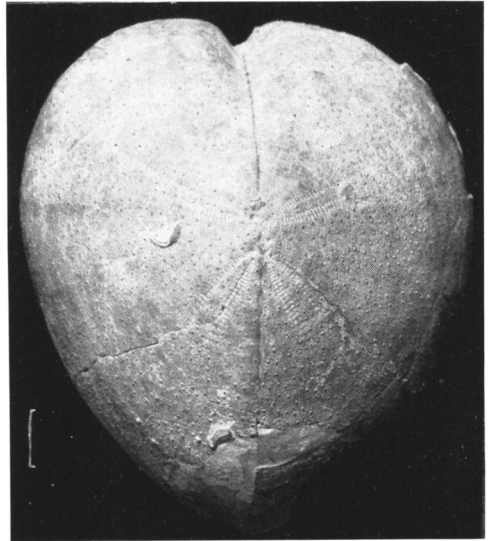


Fig. 3: *Cardiotaxis heberti* (COTTEAU 1860). Boven-aanzicht. Formatie van Gulpen, basis Kalksteen van Zeven Wegen. Groeve CPL, Haccourt. Koll. Jagt, no. 720. De maatstreek is 1 cm. Zie ook fig. 4. Foto J. Bellen.

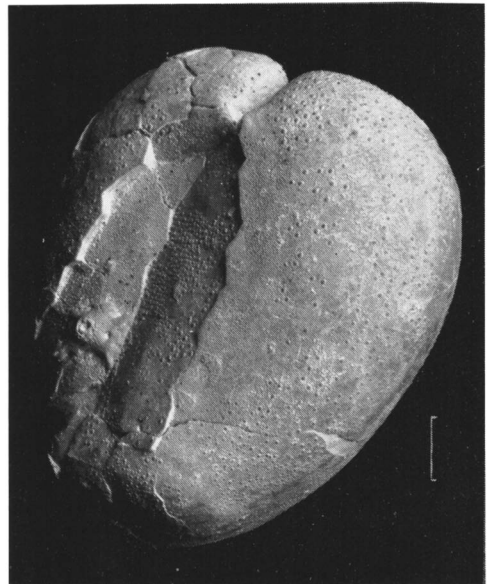


Fig. 4: Hetzelfde exemplaar als op fig. 3. Onderaanzicht. Het plastron (IA 5) en de rij periplastronale platen van A I zijn tijdens de diagenese ingedrukt. De maatstreek is 1 cm. Foto J. Bellen.

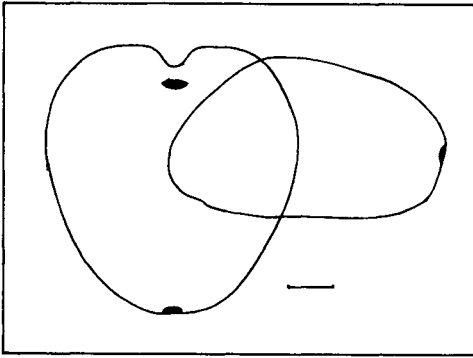


Fig. 5: *Cardiotaxis heberti* (COTTEAU 1860). Corona-omtrek (onder- en zijaanzicht) van een exemplaar dat typisch is voor de 'populatie' uit de basale meter van de Zeven Wegen Kalksteen in de groeve CPL. Koll. Van Neer. De maatstreek is 1 cm.

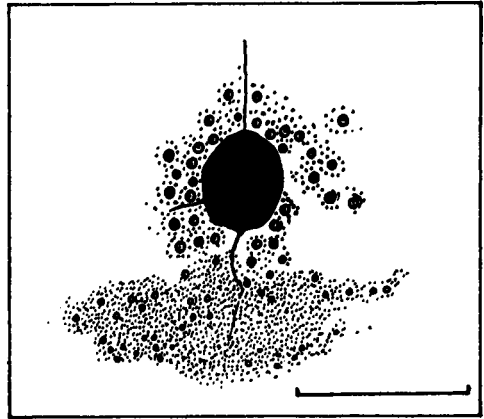


Fig. 7: Detail van de tuberkulering (marginaalfasciole) onder het periproct van het exemplaar van *Cardiotaxis heberti* uit fig. 5. De maatstreek is 1 cm.

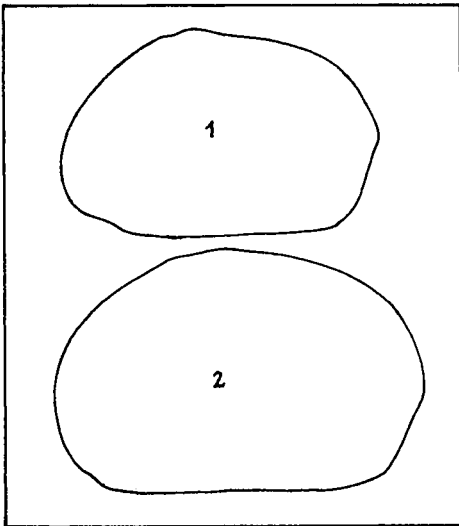


Fig. 6: Corona-omtrek van twee relatief hoge exemplaren van *Cardiotaxis heberti*. Individu 1 uit LAMBERT (1898, pl. 2, fig. 11, type-exemplaar van *Holaster cordiformis* SORIGNET, 1850 (non MORRIS, 1843)). Individu 2 uit LAMBERT (1911, pl. 1, fig. 8). Beide op ware grootte. Vergelijk fig. 5.

seniliteits-verschijnsel. Na bestudering van dit exemplaar in het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen (KBIN, Brussel) werd ons overigens duidelijk dat de door LAMBERT in pl. 1, fig. 8 in zijaanzicht aangegeven lijn vlak boven de basis (onder de ambitus) niet de marginaalfasciole* is; deze is bij dit individu zeer diffuus ontwikkeld.

De sculptuur aan de onderzijde van de corona

bestaat uit forse tuberkels op de rand van de plastronplaten en uit fijne miliaire tuberkels op de periplastronale* platen (A I en A V). Er bestaat een duidelijke toename in grootte van de tuberkels op de plastronplaten naar de randen toe. Rond de primaire tuberkels aan de onderzijde van de corona, die relatief klein (\varnothing 0.6 mm), doorboord en vrij fors gecrenuleerd zijn, liggen kransen van kleine miliaire tuberkels.

De bovenzijde van de corona vertoont een sculptuur uit onregelmatig geordende, relatief kleine primaire tuberkels waartussen talrijke kleine miliaire tuberkels staan. Een concentratie van vergrote tuberkels zoals die optreedt op IA 3, IA 2 en IA 5 en rond het apicale schild en die kenmerkend is voor *C. granulatus* (zie SCHLÜTER 1895, p. 65; LAMBERT 1898, p. 174) hebben we bij *C. heberti* niet vast kunnen stellen (zie ook KUTSCHER 1978, p. 628).

De marginaalfasciole verloopt regelmatig langs de ambitus en maakt op het anaalveld een zwakke bocht onder het periproct (fig. 7). Op de meeste exemplaren die we bestudeerd hebben is deze fasciole praktisch altijd vrij diffuus en dat niet alleen op het voorste deel van de corona. Aan de voorzijde, rond A III nemen primaire tuberkels de plaats van de fasciole grotendeels in (vgl. LAMBERT 1898, p. 177). Meer details over de tuberkulering zijn verderop in dit artikel te vinden.

geografische en stratigrafische verspreiding

Cardiotaxis heberti wordt in de literatuur vermeld uit het Bovencampanien van de BRD: Rheinland Westfalen ('Untere Schichten mit *Be-*

lemnitella mucronata, SCHLÜTER 1895, p. 60; 1900, p. 372), Hannover (ERNST 1975, p. 87), Lägerdorf (*basiplana/spiniger*-zone; SCHULZ, 1978, p. 80), Lüneburg (SCHLÜTER 1900, p. 378), Vöhrum-Peine (SCHLÜTER 1900, p. 379) en van Hainaut (België) (LAMBERT 1898, 1911; SMISER 1935; COTTEAU 1874). Bovendien treedt de soort op in het Ondermaastrichten van Rügen (DDR; KUTSCHER 1978) en het Bovenmaastrichten van Denemarken (ASGAARD 1979). Voor het voorkomen in Luik-Limburg zie verder.

fylogenie

Het genus *Cardiotaxis* LAMBERT 1917, dat zich hoofdzakelijk van *Cardiaster* FORBES 1850 onderscheidt door zijn uniseriale plastronbouw (WAGNER & DURHAM 1966, p. U 528) is bekend vanaf het Boven-turonien (ERNST 1972, p. 114, 119). Als oudste vertegenwoordiger in NW-Duitsland noemen ERNST & SCHULZ (1974, p. 39) *Cardiotaxis aequituberculatus* (COTTEAU, 1876) uit het Coniacien-Santonien (*involutus/bucaillei*- tot en met *rogalae*/*westfalica*-zone) (zie ook ERNST 1966). Zij zien in deze soort de fylogenetische voorloper van *C.heberti*. *C.aequituberculatus* onderscheidt zich van *C.heberti* door de geringere afmetingen, de minder dichte granulering van de bovenzijde en de periplastronale platen, de minder constante ontwikkeling van de marginaalfasciole en het minder regelmatig uniseriale plastron (ERNST & SCHULZ 1974, p. 41-42).

C.lehmanni (STOLLEY 1892), die in het Ondercampanien van Höver (BRD) voorkomt (ERNST 1975, p. 87), schijnt zich te onderscheiden van *C.heberti* door de goed ontwikkelde voorste groeve, de, vooral aan de voorzijde, brede corona en de relatief korte poriënparen in de gepaarde ambulacra (KUTSCHER 1978, p. 628). SCHLÜTER (1900, p. 379) echter beschouwt *C.lehmanni* als identiek aan zijn *Cardiaster maximus* (= *Cardiotaxis heberti*).

nomenclatuur

De naam *Cardiaster heberti* (= *Cardiotaxis heberti*) werd terloops door COTTEAU (in COTTEAU & TRIGER 1860, p. 240; zie ook 1874, p. 62) geïntroduceerd voor een holasteroïde echinide die tesamen voorkwamen met *Cardiaster 'ananchytis'* (= *C.granulosus*) in Meudon (dép. Seine-et-Oise, Fr.). LAMBERT (1898, p. 177) vermeldt dat 'le nom nouveau' *C.heberti* werd ingevoerd voor *Holaster cordiformis* SORIGNET, 1859 (non MORRIS 1843). *H.cordiformis* MORRIS 1843 is identiek aan *Spatangus cordiformis* WOODWARD 1833, een soort die tegenwoordig in het genus *Cardiaster* geplaatst wordt en die door veel auteurs (LAMBERT 1898; WAGNER & DUR-

HAM 1966 e.a.) synoniem geacht met *Cardiaster granulosus*. Zie voor wat dit betreft de opmerking bij *Cardiaster granulosus* hieronder.

LAMBERT (1898, p. 177, pl. 2, fig. 11-12) beeldt een vuursteen kern van het type van *Holaster cordiformis* SORIGNET, non MORRIS, uit het 'craie de Louviers' (Eure) af (zie fig. 6 hier). SCHLÜTER (1900) tenslotte geeft een afbeelding van 'einen Gypsabguss der dort (= Meudon) seltenen Art, und zwar des ersten aufgefundenen Exemplars...' onder zijn eigen naam *C.maximus* (ingevoerd in 1869). Tegenwoordig wordt deze laatste naam in de synonymie van *C.heberti* geplaatst.

Genus *Cardiaster* FORBES 1850

Generotype *Spatangus cordiformis* WOODWARD 1853 (sic!) = *Spatangus granulosus* GOLDFUSS 1826 (sic!) (WAGNER & DURHAM, 1966, p. U 528).

Cardiaster cordiformis (WOODWARD 1833) wordt nu opgevat als een aparte soort, die wellicht de fylogenetische voorloper van *C.granulosus* is en die voorkomt in het boven Bovencampanien van Engeland en NW-Duitsland (SCHULZ 1978, p. 81-82 en pers.komm.). Deze vorm verschilt van *C.granulosus* vooral in de plastronbouw (zie ERNST 1972, afb. 20 als *C.aff.granulosus*).

2. *Cardiaster granulosus* (GOLDFUSS 1829)

1829 *Spatangus granulosus* GOLDFUSS, p. 148, pl. 45, fig. 3

1874 *Cardiaster ananchytis* - COTTEAU, p. 655

1895 *Cardiaster granulosus* - SCHLÜTER, p. 65

1898 *Cardiaster granulosus* - LAMBERT, pl. 3, fig. 9-10

1911 *Cardiaster granulosus* - LAMBERT, p. 45, 55

1935 *Cardiaster granulosus* - SMISER, p. 68

1935 *Cardiotaxis ananchytes* (sic!) - SMISER, p. 68, pl. 7, fig. 5a-f

1971 *Cardiaster granulosus* - KUTSCHER, p. 1034, pl. 1-3

diagnose

Relatief kleine tot middelgrote corona met hartvormige omtrek. Plastron meridosternaal-alternerend* van bouw. Karakteristieke vergrote tuberkels langs het vrij kantig begrensde A III, rond het apicale schild en tussen dit en het periproct. Duidelijke marginaal-fasciole met bocht onder het periproct.

beschrijving

Voor de beschrijving waren talrijke exemplaren beschikbaar, waarbij echter moet worden opgemerkt dat géén van deze onverdrukt of on-

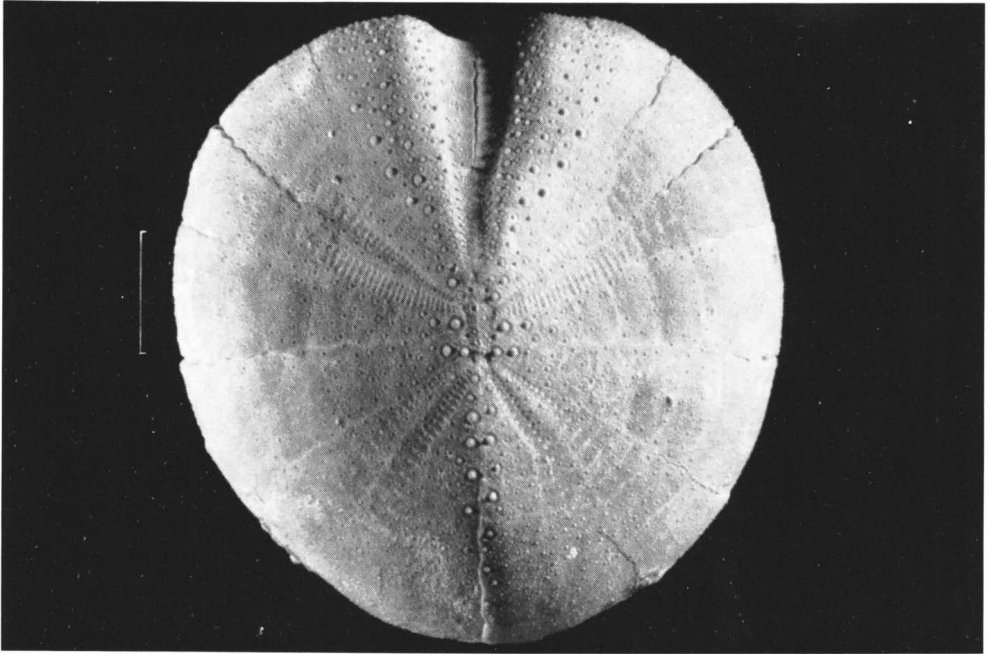


Fig. 8: *Cardiaster granulosis* (GOLDFUSS 1829). Bovenaanzicht met de voor deze soort typische Y-vormige ordening van vergrote tuberkels. Duidelijk is het apicale schild met de vier doorboorde genitaalplaten zichtbaar. Formatie van Gulpen, Kalksteen van Vijlen. Groeve CPL, Haccourt. Koll. Michels, no. 904. Foto H. Bongaerts. De maatstreep is 1 cm.

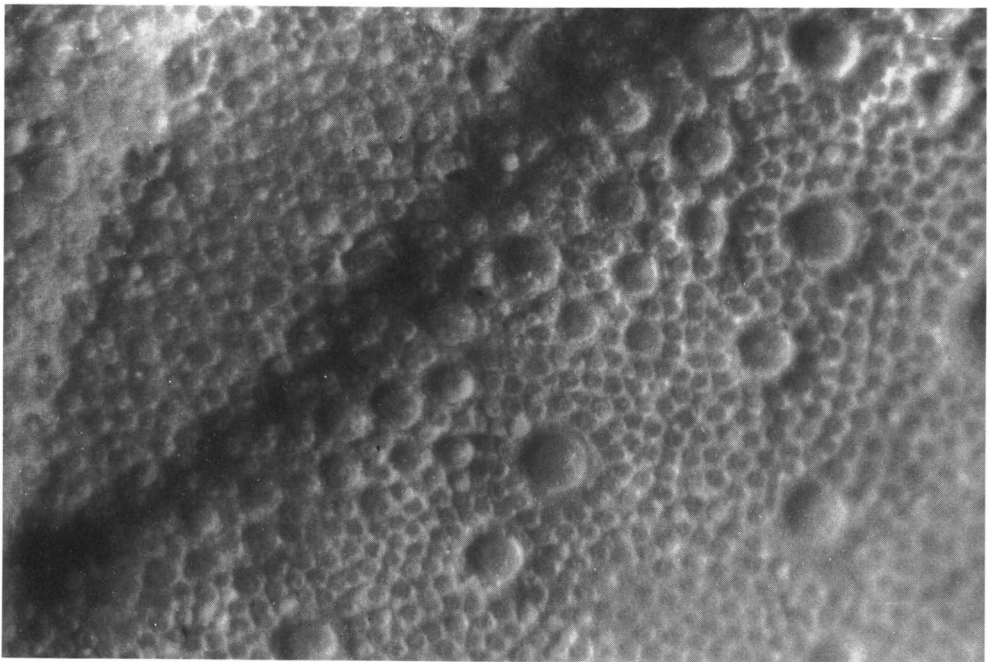


Fig. 8a: Detail van A III en IA 2 van *Cardiaster granulosis*. Let op de hoekige overgang van A III in het aangrenzende interambulacrum, de reeks vrij grote tuberkels langs de randen van A III, de areolen rond de primaire tuberkels en de dichte miliaire tuberkulering. Vergroting ca. 15 x. Foto H. Bongaerts.

beschadigd is. Daarom kunnen de afmetingen in onderstaande tabel slechts dienen voor een algemene indruk van de corona-afmetingen.

Tabel II: Afmetingen (in mm.) van tien exemplaren van *Cardiaster granulosis* uit het onderste deel van het Kalksteen van Vijlen in de groeve CPL (Haccourt) (koll. G. Michels en J. Jagt).

Lengte	Breedte	Hoogte
37.0	35.9	16.1
45.0	43.7	21.5
45.8	43.3	19.8
35.0	33.4	18.8
46.0	46.0	18.8
39.1	36.5	15.1
52.0	49.4	20.4
28.0	25.6	14.0
50.3	49.5	ca. 24.0
47.0	43.0	ca. 19.0

Cardiaster granulosis (fig. 8) is een holasteroïde echinide met een vrij kleine tot middelgrote corona die typisch breed-hartvormig is waarbij de lengte praktisch overeenkomt met de breedte. De lengte van de door ons bestudeerde corona's uit de Kalksteen van Vijlen is gemiddeld 35-50 mm., zeldzaam komen individuen tot ca. 65-70 mm. voor. Opmerkelijk is dat de soort in coronalengte aanmerkelijk achterblijft bij individuen uit de NW-Duitse schrijfkrijt-facies, waar lengtes rond de 90 mm. geen zeldzaamheid zijn.

De bovenzijde van de corona is regelmatig afgerond. De grootste hoogte ligt boven het apicale schild of iets ervoor, omdat de kanten van A III vrij vaak iets boven de rest van de corona uitsteken. De voorste groeve (A III) is het diepst rond de ambitus (en blijft diep tot in het peristoom), bereikt de apex en wordt daarbij langzaam vlakker. De groeve loopt afgerond-kantig over (vooral goed zichtbaar dicht bij de apex (fig. 8a)) in de aangrenzende IAs, en is begrensd door een vrij dichte tuberkulering, die naar de ambitus toe sterker wordt. Daarnaast, op IA 3 en IA 2 bevinden zich de voor deze soort kenmerkende vergrote primaire tuberkels (SCHLÜTER 1895, p. 65) in twee regelmatige rijen (vgl. LAMBERT 1898, p. 174).

Deze vergrote tuberkels worden naar de ambitus toe aanmerkelijk zwakker en zijn aan de voorzijde van de corona niet meer als zodanig te herkennen, omdat hier alle tuberkels vergroot zijn.

Het peristoom is relatief groot, ovaal van vorm en met een vrij duidelijk lip, die een typische vorm heeft (fig. 9). Het ligt, in vergelijking met dat van *C. heberti*, aanmerkelijk verder naar achteren. Het plastron is meridosternaal-

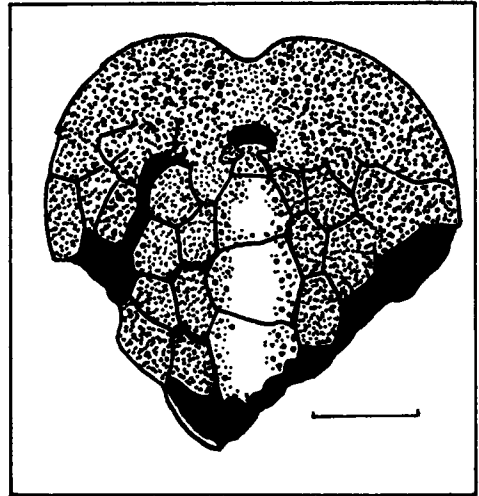


Fig. 9: Fragmentarische corona van *Cardiaster granulosis* met plaatverdeling. Let op de karakteristieke vorm van het labrum. Vergelijk fig. 10. De maatstreef is 1 cm.

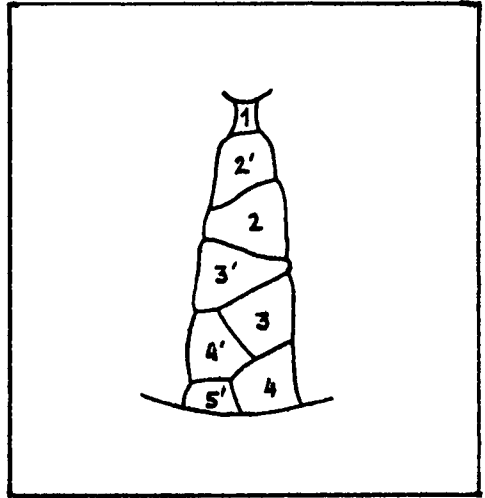


Fig. 10: Plaatverdeling van *Cardiaster granulosis* naar LAMBERT (1898, fig. 9). Vergelijk fig. 2 en fig. 9.

alternerend van bouw en bestaat uit 8 platen die gescheiden zijn door scheefstaande suturen (fig. 10). Het periproct bevindt zich op de steil afvallende achterzijde in een zwak concaaf anaalveld, is relatief groot en ovaal van vorm. Het apicale schild is duidelijk holasteroïd, iets langgerekt, met vier doorboorde genitaalplaten (fig. 11). A III dat de voorste groeve omvat, vertoont kleine onopvallende poriënparen, waarvan de bijna ronde poriën scheef ten opzichte van de groeve

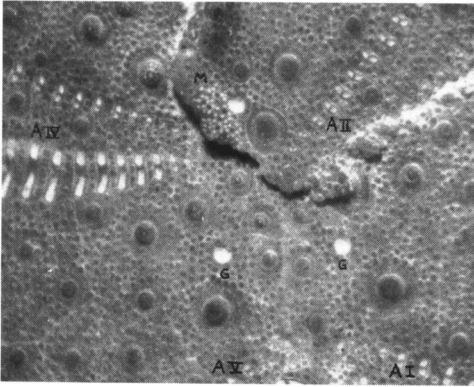


Fig. 11: Detail van het apicale schild en de adapicale poriënparen van *Cardiaaster granulosis*. De afkortingen staan voor: G-genitale porie, M-madreporenplaat (met genitale porie). A III is niet zichtbaar omdat een deel van de corona (rechtsboven) door verdrukking over het bovenste deel van het apicale schild is geschoven. Veel van de tuberkels zijn afgesleten. Vergroting 12x. Foto H. Bongaeerts.

staan en die gescheiden zijn door een duidelijke, forse granule.

De gepaarde ambulacra (A I, A II, A IV en A V) zijn niet in de schaal verzonken. De achterste rij poriënparen kan echter bij sommige exemplaren iets lager liggen dan de voorste; dit geldt vooral voor A II en A IV. De poriënparen bestaan in de gepaarde ambulacra uit spleetvormige poriën, die in elk paar een hoek met elkaar maken (en chevron), en ongeveer komma-vormig zijn. Ze worden omringd door een smalle, maar duidelijke 'wal'. De poriën uit de voorste rij in elk van de gepaarde ambulacra zijn slechts iets kleiner dan die uit de achterste. De poriënparen staan bij de apex zeer dicht op elkaar; naar de ambitus toe wordt de afstand tussen de onderlinge paren groter en de poriën steeds kleiner. Ter hoogte van de ambitus zijn ze nog nauwelijks zichtbaar. De paren worden gescheiden door interporifere rijen van miliaire tuberkels die nauwelijks verhoogd zijn en dus geen 'rug' vormen. Deze tuberkels worden in de voorste gepaarde ambulacra (A II en A IV) ongeveer bij het 20-23ste paar dubbelrijig, in de achterste (A I en A V) ongeveer bij het 10-14de paar. De gepaarde ambulacra zijn licht gebogen, maar niet subpetaloid.

De sculptuur aan de onderzijde van de corona bestaat uit vrij forse tuberkels op de plastronale platen, die een in de richting van het peristoom wijzende elliptische areole* hebben. De periplastronale platen zijn bezet met fijne miliaire tuberkels. De tuberkels op de randen van de

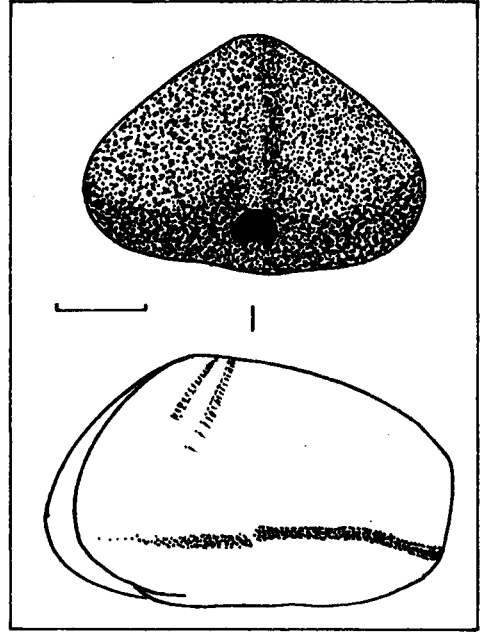


Fig. 12: Voor- en zijaanzicht van een pathologische corona van *Cardiaaster granulosis* (o.a. opgezwollen ambulacra). De marginaalfasciole is onderbroken; dit is bij verschillende van de bestudeerde corona's vastgesteld. De maatstreep is 1 cm.

plastronplaten (grenzend aan A I en A V) en rond het peristoom zijn, net als bij *C.heberti*, duidelijk het grootst. Rond de primaire tuberkels, die ca. 0.5 mm. in doorsnee meten, doorboord en fors gecrenuleerd zijn, liggen kransen van kleine miliaire tuberkels.

De bovenzijde van de corona vertoont een sculptuur uit onregelmatig verspreide, kleine primaire tuberkels (Ø 0.2-0.3 mm.) waartussen talrijke miliaire tuberkels staan, die rond elke tubercel een klein veld (areole) vrijlaten (zie fig. 11). Opmerkelijk, en kenmerkend voor deze soort, is de concentratie van vergrote primaire tuberkels (Ø 0.5-0.6 mm.) die optreedt op IA 3, IA 2 en IA 5 en rond het apicale schild.

De marginaalfasciole (fig. 12) verloopt regelmatig rond de ambitus en maakt op het anaalveld een zwakke bocht onder het periproct. In het voorste deel van de corona wordt ze diffuus en nemen primaire tuberkels haar plaats grotendeels in.

geografische en stratigrafische verspreiding

Cardiaaster granulosis is wijdverbreid in het gehele Maastrichtien en het allerbovenste Boven-

campanien van NW-Europa. De soort wordt o.a. vermeld uit de *grimmensis/granulosus*-zone (bovenste Bovencampanien) van Krons Moor (BRD; SCHULZ 1978), het Ondermaastrichtien van Rügen (DDR; KUTSCHER, 1971) en het Bovenmaastrichtien van Denemarken (ASGAARD 1979) en Hainaut (LAMBERT 1898, 1911; COTTEAU 1874; SMISER 1935). Voor het voorkomen in Luik-Limburg zie verder.

fylogenie

C. granulosus behoort volgens ERNST (1972, fig. 20) tot de fylogenetische reeks die van de turone *Cardiaster cotteauanus* D'ORBIGNY 1853 leidt via de santone *C. jugatus* SCHLÜTER 1869 en de bovencampane *C. cordiformis* (WOODWARD 1833) naar *C. granulosus*. We willen hier ook nog wijzen op het voorkomen van een aan *C. granulosus* zeer sterk verwante (zo niet identieke) soort, *C. deciper* COOKE 1953 (p. 27, pl. 10, fig. 3-6) in het Ondermaastrichtien (Saratoga Chalk) van Arkansas (VS). Deze soort vertoont een zelfde patroon van vergrote tuberkels in Y-vorm op de bovenzijde van de corona (COOKE 1953, pl. 10, fig. 4).

OPMERKINGEN BETREFFENDE HET VOORKOMEN VAN *Cardiotaxis heberti* EN *Cardiaster granulosus* IN LUIK-LIMBURG

Cardiotaxis heberti is tot nog toe alleen aange- toond in het basale deel van de Kalksteen van Zeven Wegen (Formatie van Gulpen) (MEIJER 1965; JAGT 1984/1985; JAGT & BONGAERTS 1986), waarin de soort deel uitmaakt van een rijke, maar weinig gevarieerde echinidenfauna. Hogerop in het profiel is deze soort nog nooit aangetroffen. Ons zijn alleen exemplaren uit de belgische provincie Luik (Loën-Lixhe en Haccourt) bekend.

Cardiaster granulosus heeft in Luik-Limburg een veel grotere verticale (= stratigrafische) en horizontale (= geografische) verspreiding dan *C. heberti*. De 'echte' *C. granulosus* doet hier zijn intrede in de Kalksteen van Vijlen, waarin de soort vrij algemeen voorkomt in het onderste deel. Hogerop, in het bovenste deel van deze eenheid en in de Kalksteen van Lixhe 1 wordt ze steeds zeldzamer (vgl. W.M. FELDER 1963, p. 184) en ze schijnt praktisch te ontbreken in de Kalkstenen van Lixhe 2 en 3 (eigen waarnemingen), die overigens gekenmerkt worden door hun verarmde macrofauna (W.M. FELDER 1963, 1975a). In de Kalksteen van Lanaye (Formatie van Gulpen) doet een nieuwe 'populatie', bestaande uit in corona-afmetingen en -tuberkulering van de typische *granulosus* afwijkende vormen (JAGT 1986), haar intrede. Deze

vorm blijkt door te lopen tot het bovenste deel van de Kalksteen van Meerssen (Formatie van Maastricht).

MEIJER (1965, p. 22) heeft er, door de term 'groep' (gr.) te gebruiken, al op gewezen dat er constante morfologische verschillen zijn die het mogelijk maken exemplaren van *C. granulosus* uit één nivo te onderscheiden van die uit een ander. Bij een vrijwel gelijkblijven van het merendeel van de corona-kenmerken, is een duidelijke afname in grootte van de vergrote primaire tuberkels langs A III en rond het apicale schild te constateren. Tot voor kort interpreteerden we deze verandering als een door een gewijzigde biotoop veroorzaakte aanpassing: van schrijfkrijtachtige sedimenten (Kalkstenen van Vijlen en Lixhe) vindt er in Luik-Limburg een langzame sedimentsverandering plaats naar biodetrituskalken. Deze tendens zet sterk door in de Kalksteen van Lanaye. De sedimenten werden langzamerhand grofkorreliger (korrelgrootten naar P.J. FELDER (1980, p. 7): Kalkstenen van Vijlen 45, Lixhe 1 - 36, Lanaye - 71 en Meerssen - 144), waardoor het volume tussen de sedimentkorrels groter werd, zodat een betere zuurstofvoorziening bereikt werd (vgl. SMITH 1984, p. 45). Ervan uitgaande dat de vergrote stekels bij *C. granulosus* dienden voor het sedimentvrijhouden van de vitale delen en/of het garanderen van een zuurstofrijke waterstroom (zie in dit artikel ook pag???) zou deze functie in dit geval aan belang inboeten. Als gevolg hiervan is ook een verandering van een semi-infaunale (of infaunale)(ingegraven) naar een semi-epifaunale (niet ingegraven) leefwijze aan te nemen (zie verder).

In navolging van MEIJER (1965) duiden we voorlopig de vorm van *C. granulosus* die optreedt vanaf de Kalksteen van Lanaye aan als *C. ex gr. granulosus*. Deze vorm komt eveneens voor in de Kunrader facies van de Formatie van Maastricht en zal in een later stadium aan de hand van stratigrafisch nauwkeurig verzameld materiaal bewerkt moeten worden. Onze interpretatie van het verschil in tuberkulering als zijnde een aanpassing aan veranderde faciële omstandigheden moeten we nu opgeven aangezien uit een schriftelijke mededeling van Dr. M.G. Schulz (Universiteit Kiel, BRD) (juni 1985) blijkt dat de 'populaties' van *C. granulosus* in de NW-Duitse schrijfkrijtfacies (Bovenmaastrichtien, *baltica/danica*-zone) (zie ook JAGT 1986) een zelfde verschijnsel vertonen. Hier vindt de bovenvermelde facies-verandering zoals die optreedt in Luik-Limburg niet plaats. Waarschijnlijk zijn de verschillen in tuberkulering tussen de opeenvolgende 'populaties' daarom fylogenetisch verankerd.

Tot slot moet nog opgemerkt worden dat in de Formatie van Vaals (Ondercampanien) van

Luik-Limburg ook kleine vormen van *Cardiaster* voorkomen. Deze zijn echter gezien de slechte conservatie-toestand (nog) niet nader te determineren. De verdeling van de plastronplaten die bij enkele exemplaren nog vrij goed zichtbaar is, maakt duidelijk dat deze vorm zeker tot het genus *Cardiaster* en niet tot *Cardiotaxis* behoort. Ook dit materiaal zal in een later stadium bewerkt moeten worden.

PALEOBIOLOGIE

Literatuurgegevens

In de paleontologische literatuur wordt slechts zeer summier aandacht aan paleobiologische aspecten van fossiele echiniden besteed. Publicaties die naast materiaal-beschrijvingen ook reconstructies van de leefwijze van de beschreven zeeëgels omvatten, zijn praktisch zonder uitzondering van recente datum.

De grote moeilijkheid bij de reconstructie van de leefwijze van fossiele echiniden ligt in het feit dat in bijna alle gevallen slechts de corona's zonder de stekels en pedicellariën* beschikbaar zijn. Juist deze skeletdelen, en dan voornamelijk de stekels, kunnen een belangrijke hulp zijn bij paleobiologische reconstructies. Daarnaast is het vaak zo, dat de lege corona's van gestorven dieren, sterk gebroken, verdrukt en/of versleten zijn zodat belangrijke details niet meer zichtbaar zijn. Daarbij komt nog dat veel fossiele echiniden niet zijn ingebed in hun oorspronkelijke leefpositie als gevolg van op- en samenspoelingen. Tot slot is de begeleidende fauna zeer zeker van belang bij de reconstructie van de leefwijze vooral als het hierbij gaat om incrusterende fauna.

Paleobiologische aspecten van fossiele zeeëgels sluiten natuurlijk direct aan bij onderzoeken van recent materiaal. De bestudering van recente fauna's kan namelijk belangrijke richtlijnen opleveren voor de interpretatie van fossiel materiaal. In SMITH's recente publicatie uit 1984 (een boek dat ongetwijfeld zal uitgroeien tot een standaardwerk op dit gebied), worden resultaten van onderzoek aan recente fauna's op voortreffelijke wijze gehanteerd bij de interpretatie van fossiel materiaal. SMITH besteedt vooral aandacht aan de corona-sculptuur (tuberkuleringspatronen en tuberkelmorfologie) en de opbouw van de poriën: kenmerken dus die bij fossiele zeeëgels naast de stekels, de enige houvast bieden bij de reconstructie van de leefwijze.

Hieronder zullen we enkele publicaties over paleobiologische aspecten van echiniden apart bekijken, vooral met het oog op mogelijke aanwijzingen voor de reconstructie van de leefwijze van *Cardiotaxis heberti* en *Cardiaster granulo-*

sus. Daarna zullen we onze eigen waarnemingen naar voren brengen, en zo mogelijk, combineren met de gevonden aanwijzingen.

NESTLER (1965, p. 94-97) gaat kort in op de morfologische karakteristieken van de corona's van oa. *Echinocorys* en *C. granulatus*. Bij de interpretatie van deze kenmerken maakt hij gedeeltelijk gebruik van de onderzoeksresultaten van HOFFMANN (1914). HOFFMANN concludeerde dat *C. granulatus* voorzien was van 'Schopfstachel' op de vergrote tuberkels aan de bovenzijde, die in hoofdzaak de madreporenplaat en de ambulacrale poriën voor verstopping moesten behoeden.

KUTSCHER (1971) besteedt aandacht aan de leefwijze van *C. granulatus* uit het Ondermaastrichtien van Rügen (DDR) en komt tot de volgende conclusie: de soort leefde, te oordelen naar de corona-morfologie, waarschijnlijk in het sediment en raakte na afsterven als gevolg van vroegdiagenetische sedimentbewegingen naar het oppervlak, waar dus postmortaal begroeiing door epizoën plaatsvond. Interessant is verder dat KUTSCHER (1971, p. 1036) aangeeft dat *C. granulatus* in sommige lagen relatief vaak gevonden wordt, terwijl de soort op andere plaatsen klaarblijkelijk geheel ontbreekt. Opvallend is ook de concentratie van meerdere individuen in de nabijheid van of ingesloten in knollige vuurstenen. Deze waarnemingen corresponderen met onze eigen onderzoeksresultaten (zie verder). Jammer genoeg had KUTSCHER geen *in situ*-exemplaren ter beschikking zodat hij geen 'definitieve' opmerkingen omtrent de leefwijze van *C. granulatus* kon geven.

ERNST (1973) bestudeerde recente mediterrane zeeëgels en komt op basis van dit onderzoek tot de conclusie dat fossiele in het sediment ingegraven levende irregulaire echiniden een zelfde reactie op bedreigende omstandigheden (bv. een afnemend zuurstofgehalte van het sediment) als recente soorten vertoond zouden kunnen hebben. Dit verklaart volgens hem dat soorten uit de fossiele genera *Cardiaster*, *Micraster* en *Sternotaxis* e.a. ondanks hun klaarblijkelijk endobentonische (= infaunale) leefwijze, begroeid, gekorrodeerd of niet in hun oorspronkelijk positie ingebed zijn.

BROMLEY & ASGAARD (1975) besteden uitgebreid aandacht aan de sporen van de graafactiviteiten van vooral de recente *Echinocardium cordatum* (PENNANT, 1777). Hoewel het hierbij gaat om een spatangoïde echinide is het interessant te zien dat de vergrote stekels op de coronabovenzijde betrokken kunnen zijn bij het aanleggen van een adembuis, maar ook op non-actief gezet kunnen worden (BROMLEY & ASGAARD, 1975, fig. 28 en 29).

De paleobiologie van de holasteroïde echini-

den *Infulaster* en *Hagenowia* wordt op een uitstekende manier behandeld door GALE & SMITH (1982). In de paragraaf 'Functional morphology' (p. 30-38) gaan zij uitvoerig in op de afmetingen van de corona, op A III en andere morfologische kenmerken van poriën, fylloden, tuberkels, stekels en fasciolen. De combinatie van deze karakteristieken is de basis voor een reconstructie van de leefwijze van deze echiniden.

Bij de interpretatie van onze eigen waarnemingen aan de corona's van *Cardiotaxis heberti* en *Cardiaster granulatus* zullen vooral de publicaties van ERNST (1973), GALE & SMITH (1982) en SMITH (1984) goede aanwijzingen kunnen geven (zie verder).

Corona-morfologie en leefwijze

- *Cardiaster granulatus*

C. granulatus is over het algemeen, wat details van de tuberkulering en de poriënbouw betreft, goed bewaard gebleven in de fijnkorrelige Kalksteen van Vijlen. Alle door ons bestudeerde exemplaren zijn min of meer verdukt en/of beschadigd. Dit is voor de beschrijving van de morfologische karakteristieken van de corona echter niet storend. Uit de tuberkuleringspatronen op de corona van *C. granulatus* valt af te leiden dat we te doen hebben met een ingegraven geleefd hebbende echinide.

onderzijde van de corona

De primaire tuberkels aan de onderzijde zijn op het plastron duidelijk in een regelmatig pa-

troon gerangschikt. Vanuit het midden van de afzonderlijke platen nemen de tuberkels zeer duidelijk in grootte toe; de grootste tuberkels treden op langs de randen van het plastron, grenzend aan A I en A V. De areolen van deze plastronale tuberkels zijn duidelijk asymmetrisch en vertonen een vergroting in de richting van de achterzijde van de corona (fig. 13) (vgl. SMITH, 1984, fig. 3.8). Bij zeer goed bewaard gebleven exemplaren is te zien dat de elliptische areole een zwak opstaande rand heeft aan de zijkant (in de richting van het peristoom) (zie ook fig. 16). Een vergelijkbare structuur treedt op bij de recente soort *Echinocardium cordatum* (zie SMITH, 1984).

Tussen de tuberkels op het plastron bevindt zich een vrij dichte miliaire tuberkulering. De tuberkels zelf zijn zeer fors gecrenuleerd en dooroord. Er zijn twee grofgecrenuleerde kranen te onderscheiden: de onderste is normaal gesproken grover en vertoont een asymmetrische bouw, de crenulatie is sterker ontwikkeld in de richting van de vergroting van de areole. De tweede krans is kleiner in diameter en iets minder fors gecrenuleerd. Bij sommige tuberkels is een zeer zwakke versterking van de zijde die naar het peristoom wijst zichtbaar. Het foramen* in de doorboorde mamelon* is vrij groot. Uit het feit dat twee gecrenuleerde kranen de tuberkels omgeven kan afgeleid worden dat er een stevige spierverbinding tussen tuberkels en stekels geweest moet zijn.

Omdat de tuberkels een duidelijke oriëntatie (in de richting van het peristoom) vertonen (vgl. NESTLER 1965, p. 97) en de areolen dientengevolge vergroot zijn in de tegengestelde richting (naar het periproct toe) is een beweging in één richting van de stekels aannemelijk. De plastronale stekels hadden het afzetten tegen en het naar achteren transporteren van het sediment tot functie (vgl. SMITH 1984, p. 36, 43). Uitgaande van deze functie is aan te nemen dat de plastronale stekels distaal lepelvorming verbreed zijn geweest, zoals dit het geval is bij *Echinocorys* (vgl. NESTLER 1965, p. 94 en eigen waarnemingen bij *E.gr.limburgica/duPonti*). Ook de stekels van *Hemiasper aquigranensis* vertonen een dergelijk beeld (VAN DER HAM, 1985). Des te merkwaardiger is het te constateren dat deze stekels distaal niét duidelijk verbreed zijn; op exemplaar 2482 (koll. Jagt) zijn meerdere stekels in hun oorspronkelijke positie bewaard gebleven. De lengte van deze plastronale stekels varieert van 0.4 mm. (miliaire stekels) tot 5.0 mm. (primaire stekels). De stekelbasis is asymmetrisch (fig. 14); de stekel zelf is fijn gestreept en distaal iets afgeplat en uitgehold. Vlak vóór het distale stekeleinde treden op enkele stekels 'weerhaak-

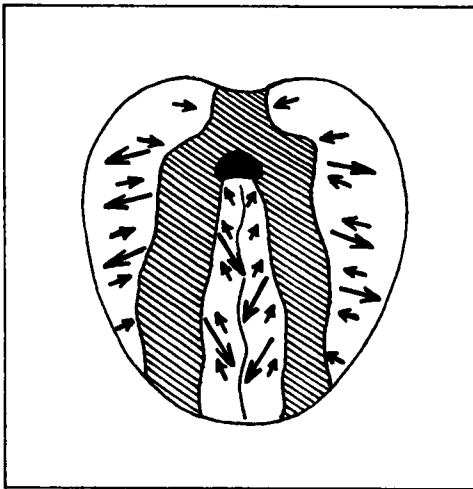


Fig. 13: Schematische voorstelling van de oriëntatie van de tuberkels aan de onderzijde van de corona van *Cardiaster granulatus*. Kleine pijlen = oriëntatie van de mamelons, grote pijlen = richting van de vergroting van de areolen. A III, A I en A V zijn gearceerd.



Fig. 14: Stekels op de onderzijde van een fragmentarische corona van *C.granulosus*. Het omrande vierkant is in fig. 15 vergroot weergegeven. Vergroting ca. 7.5x. Foto H. Bongaerts.

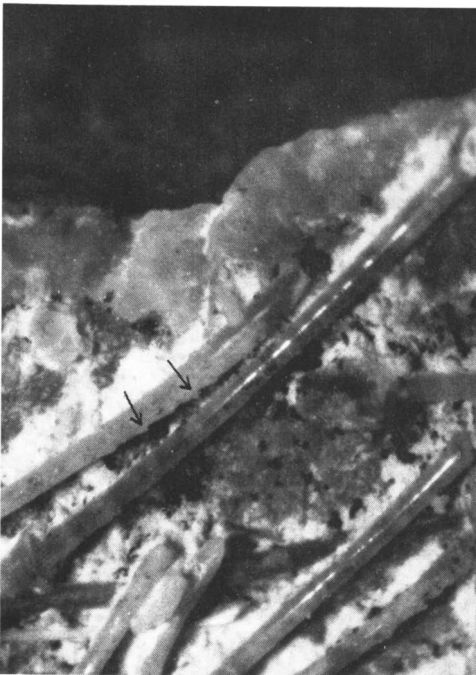


Fig. 15: Detail van fig. 14. Zichtbaar zijn de fijn-gestreepte, distaal iets afgeplatte stekels, met haakjes (pijlen) aan de buitenkant. Vergroting 25x. Foto H. Bongaerts.

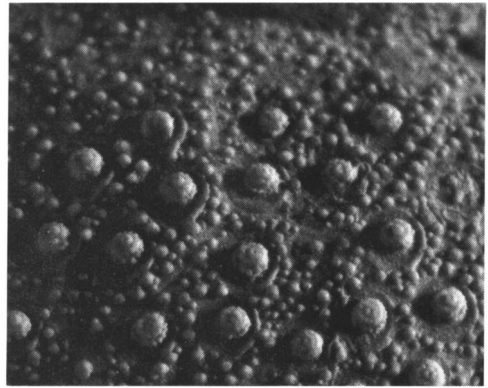


Fig. 16: Detailopname van de tuberkels op IA 4 van een individu van *C.granulosus*. Zichtbaar zijn de opstaande randen van de areolen, de dubbelgecrenuleerde tuberkels en de doorboorde mamelons. Tussen de primaire tuberkels bevinden zich de miliaire tuberkels met daartussen de nog kleinere granulen. Vergroting ca. 15x. Foto H. Bongaerts.

jes' op (fig. 15). Alle stekels zijn in meer of mindere mate sterk gebogen, hetgeen in overeenstemming is met hun primaire functie: het transporteren van het sediment en het op deze wijze 'lopen' door het sediment (locomotory spines, SMITH 1984, fig. 3.14).

De periplastronale platen zijn bezet met een dichte granulering bestaande uit kleine miliaire tuberkels en nog kleinere granulen daartussen. De periplastronale stekels zijn zeer klein (gemiddelde lengte 0.4 mm.). Op IA 1 en IA 4, die grenzen aan de periplastronale platen bevinden zich tuberkels die in structuur en vorm identiek zijn aan de plastronale tuberkels. Qua grootte zijn deze te vergelijken met die, welke optreden op de randen van de plastronplaten. Naar de ambitus toe worden ze echter kleiner. De tuberkels staan in vergelijking met het plastron verder uit elkaar, waardoor nog meer ruimte ontstaat voor de miliaire tuberkulering. De opbouw van de tubercel en de areole is identiek aan die van de plastronale tuberkels. Ook hier is dus weer een duidelijke oriëntatie te constateren (fig. 16). De bijbehorende stekels zullen primair een sediment-vervrachtende functie gehad hebben (digging spines, SMITH, 1984, fig. 3.14). Helaas hebben we géén corona ter beschikking met bewaard gebleven stekels op dit deel van de schaal.

Op het voorste deel van de corona, met uitzondering van A III, nabij het peristoom bevinden zich identieke tuberkels. In de directe omgeving van het peristoom is een dichte bedekking door miliaire tuberkels zichtbaar. De fyllogen* direkt onder en boven het peristoom zijn bij veel individuen goed te zien.

Direct onder de marginaalfasciole, die de ambitus omgeeft, treedt een verkleining van de tuberkels op. Boven de fasciole (bovenzijde van de corona) is de tuberculering compleet afwijkend, waarover later meer. Samenvattend kunnen we, concluderend uit de morfologie van de tuberkels van de onderzijde, stellen dat de plastronale stekels een 'lopende' functie hadden (primaair geschikt voor de voortbeweging van het dier), terwijl de stekels op IA 1 en IA 4 een sediment-vervrachtende taak hadden.

De marginaalfasciole, die niet meer is dan een bandsgewijze concentratie van miliare tuberkels (WAGNER & DURHAM 1966, p. U 240) die bezet zijn met gespecialiseerde stekels (clavulae) die de functie hebben een waterstroom op te wekken, is bij alle exemplaren duidelijk zichtbaar en goed ontwikkeld. Ze is in het voorste deel van de corona altijd diffuus; hier nemen primaire tuberkels haar plaats in. Dit is begrijpelijk gezien het feit dat de stekels die zich op de voorzijde bevinden, direct nodig zijn voor het sedimenttransport door het dier (excavating spines, SMITH 1984, fig. 3.14).

bovenzijde van de corona

Opvallend is de afwijkende tuberculering direct boven de ambitus (en de fasciole): de bezetting met miliare tuberkels wordt dichter, terwijl de primaire tuberkels sterk in grootte afnemen en verspreid komen te staan. Het geheel van de tuberculering van de bovenzijde maakt een uniforme indruk.

De miliare tuberkels laten in alle gevallen een areole rond de primaire tuberkels vrij. Deze areole is het duidelijkst bij de typische vergrote tuberkels. Deze voor *C. granulosus* kenmerkende vergrote tuberkels bevinden zich direct langs A III (op IA 2 en IA 3), langs het apicale schild en langs de sutuur die van dit schild naar het periprokt loopt (op IA 5). Ze zijn fors gecrenuleerd; de positie van de mamelons is neutraal, dat wil zeggen, ze wijzen niet in een bepaalde richting, waardoor aangenomen kan worden dat de bijbehorende stekels naar boven gericht waren. Een 'platliggen' (vgl. BROMLEY & ASGAARD 1975, fig. 29) van deze stekels op de schaal moet daarom echter nog niet uitgesloten worden: de spierverbindingen van deze stekels zullen dusdanig geweest zijn dat ook deze positie mogelijk geweest moet zijn. Deze primaire stekels zullen dus primair een gravende en verzorgende functie gehad hebben, secundair kunnen ze ook een beschermende taak gehad hebben. (vgl. GALE & SMITH 1982, p. 38 en HOFFMANN 1914 in NESTLER 1965). Op exemplaar 753 (koll. Jagt) zijn op de bovenzijde op enkele plaatsen stekels bewaard gebleven. Deze zijn vergelijkbaar met die

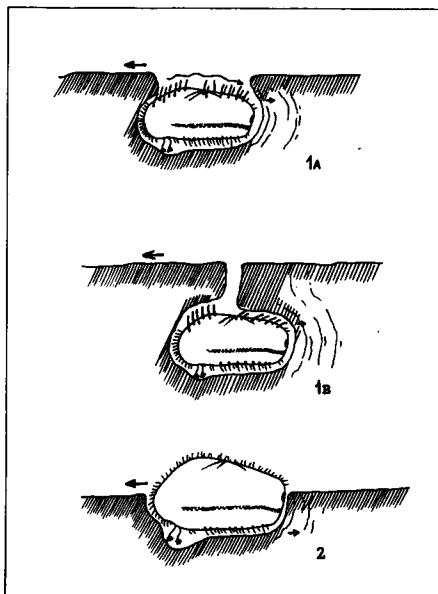


Fig. 17: Schematische reconstructie van de leefwijze van *Cardiaaster granulosus* (1A en 1B) en *Cardiotaxis heberti* (2). De grote pijl (naar links) wijst in de richting van de voortbeweging van het dier, de kleine pijl (naar rechts) in de richting van het sedimenttransport. In fig. 1A is de leefwijze semi-infaunaal, in 1B infaunaal en in 2 semi-epifaunaal. Voor verdere toelichting zie tekst

van de onderzijde; de lengte varieert van 0.4-0.5 mm. (miliare) tot 1-2.5 mm. (primaire). De kromming is echter veel minder dan de stekels van de onderzijde. Op dit exemplaar zijn ook twee stekels die bij de vergrote primaire tuberkels horen, geconserveerd. Deze zijn ca. twee maal zo fors als de andere primaire stekels; de totale lengte is helaas niet vast te stellen.

Hieronder stellen we twee mogelijke reconstructies van de leefwijze van *Cardiaaster granulosus* voor. Ons inziens hoeft de ene reconstructie de ander niet uit te sluiten (zie verder). Het fijnkorrelige sediment van de Kalksteen van Vijlen stelde uiteraard bijzondere eisen aan de (deels) ingegraven levende echiniden. Zoals al eerder vermeld biedt de typische tuberculering van de bovenzijde goede aanknopingspunten bij de reconstructie van de leefwijze van *C. granulosus*. Deze tuberculering wijst er volgens ons op dat twee verschillende leefposities voor deze soort mogelijk waren:

A : In fig. 17, 1A is de leefwijze semi-infaunaal, dat wil zeggen oppervlakkig ingegraven. Er bestaat een constant contact met het water. De vergrote stekels op de bovenzijde zullen

in dit geval voornamelijk gefunctioneerd hebben als scheppen, die een waterstroom op gang hielden die een goede zuurstof/koolzuur-uitwisseling in de ambulacra garanderen kon.

B - In fig. 17, 1B is de leefwijze infaunaal, dat wil zeggen, geheel ingegraven. Er bestaat nog contact met het sedimentoppervlak middels een korte adembuis. Hoewel *C. granulatus* géén gespecialiseerde, tunnelbouwende ambulacraalvoetjes bezit, kan toch worden aangenomen dat de adapicale* poriënparen van alle ambulacra (vooral A III, A IV en A II) betrokken konden worden bij het aanleggen en openhouden van een korte adembuis, die een constante toevoer van zuurstofrijk water kon garanderen. Een dergelijke toevoer is in fijnzandige en modderige bodems, gezien de korrelgrootte, praktisch nauwelijks te verwezenlijken. De typische Y-vormige ordening van de vergrote stekels zal in dit verband een bijzondere functie gehad hebben. Deze stekels aan weerszijden van A III zullen bij een compleet infaunale leefwijze gediend kunnen hebben voor het graven, daarbij de stekels aan de voorzijde ondersteunend. Een deel van het op die manier weggegraven sediment zal via A III naar de mond vervoerd zijn. De rest zal via de stekels op de bovenzijde naar achteren getransporteerd zijn. De slijmlaag die over de vitale delen ligt voorkwam een verstopping van de ambulacrale poriën en de genitale poriën. Het slijm werd vermoedelijk door de miliaire stekels, die op de corona-bovenzijde een dichte granuleringsvormen, uitgescheiden.

C. granulatus heeft géén subanale podia* zodat het bouwen van een gang achter het dier niet mogelijk geweest is. Het sediment dat via de anale opening naar achteren werd vervoerd, werd daarom direct achter het dier gedeponeerd.

- *Cardiotaxis heberti*

Alle bestudeerde exemplaren van deze soort zijn afkomstig uit het basale deel van de Kalksteen van Zeven Wegen, dat gekenmerkt wordt door het hoge glaukonietgehalte en de (plaatselijk) grote rijkdom aan echiniden en andere makrofossielen. Dit basale deel kan, gezien het optreden van glaukoniet, gefosforitiseerde fossielfragmenten en geremanieerde rostra van *Goniot euthis quadrata quadrata* en *Belemnitella* ex. gr. *praecursor*, geïnterpreteerd worden als een transgressie-'horizont', die bovendien een nogal gecondenseerde indruk maakt. De echinidenfauna is duidelijk op sekundaire ligplaats ingebed. Dit is af te leiden uit:

— De samenstelling ervan; epi- (*Echinocorys*, *Galeola* en phymosomatoiden) komen door elkaar voor met endobionten als *Micraster*, *Cardiotaxis* en *Echinogalerus* (?). Het gaat hier dus zeker om postmortale samenspoelingen.

— het feit dat bovengenoemde echiniden in alle mogelijke posities zijn ingebed, hetgeen impliceert dat ze verspoeld zijn uit hun oorspronkelijke positie.

— het feit dat de tuberkulering van de corona's in praktisch alle gevallen afslijtingssporen vertoont. Bovendien zijn relatief veel corona's beschadigd (nog vóór de diagenese).

Door dit alles is het in vergelijking met *C. granulatus* bijzonder moeilijk om voor *C. heberti* een gedetailleerde reconstructie aan de hand van de corona-morfologie uit te werken. Exemplaar 720 (zie fig. 3 en 4) is relatief goed bewaard gebleven wat betreft tuberkulering en poriënbouw, en zal daarom hier dienen als basis voor de reconstructie van de leefwijze.

onderzijde van de corona

De plastronale tuberkels komen grotendeels met die van *C. granulatus* overeen maar zijn relatief zwakker gecrenuleerd. Bovendien is de tussen de primaire tuberkels optredende miliaire tuberkulering minder dicht. De grootste tuberkels vinden we ook hier langs de randen van de plastronplaten en in de buurt van het peristoom. De areolen zijn asymmetrisch, maar veel minder duidelijk dan bij *C. granulatus*. Hetzelfde geldt voor de tuberkels. Geconcludeerd kan worden dat de verbinding tubercel-stekel veel minder sterk geweest moet zijn dan bij *C. granulatus*. Helaas werden bij geen enkel individu van *C. heberti* stekels aangetroffen.

De periplastronale platen vertonen een dichte tuberkulering. Op IA 1 en IA 4 bevinden zich tuberkels die identiek zijn aan de plastronale tuberkels. Naar de ambitus toe worden deze kleiner en gaan dichter op elkaar staan. Deze tuberkels zullen de gravende stekels gedragen hebben, terwijl de plastronale stekels primair dienden voor de voortbeweging door het sediment. De fylloden onder en boven het peristoom zijn niet zichtbaar. Rond het peristoom (op A III) is een dichte miliaire tuberkulering zichtbaar en een duidelijke groepering van iets grotere tuberkels langs de randen van A III en direct onder de ambitus. De marginaalfasciole is bij alle bestudeerde exemplaren nogal diffuus: gedeeltelijk is dit toe te schrijven aan de conservatie-toestand. Bij exemplaar 720 is ze praktisch tot in A III te volgen. Net als bij *C. granulatus* maakt ze op het anaalveld onder het periproct een zwakke bocht.

bovenzijde van de corona

Direct boven de ambitus treedt bij *C. heberti* (net als bij *C. granulatus*) een afwijkende tuberkulering op, bestaande uit verspreid staande kleine primaire tuberkels. De uniformiteit van de tuberkulering van de bovenzijde is vergelijkbaar met *C. granulatus*. Areolen die rond de pri-

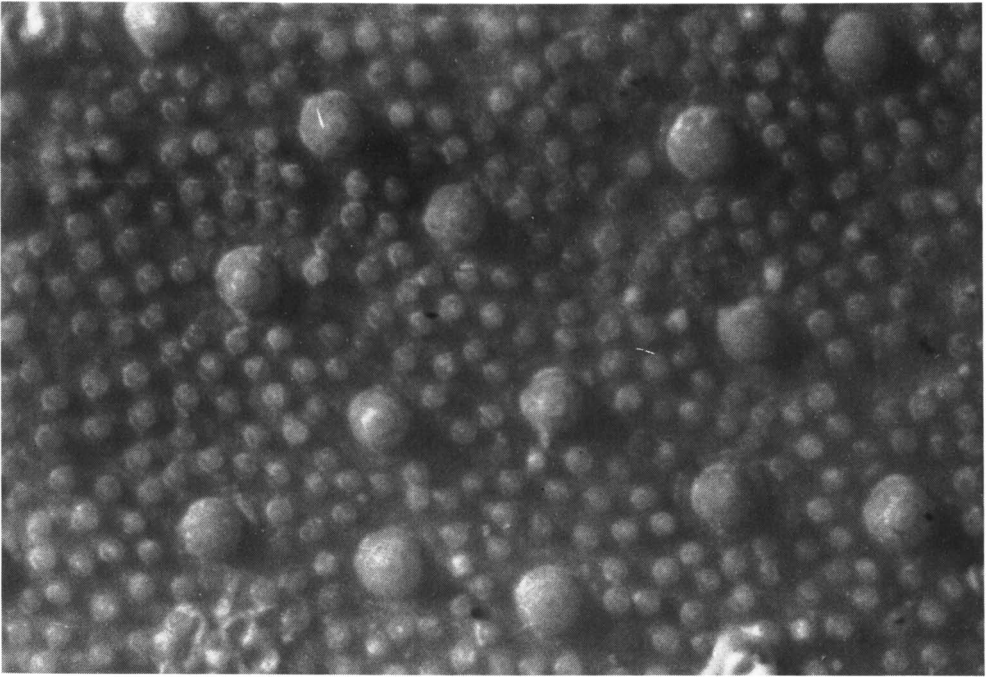


Fig. 18: Detail van de tuberculering op interambulacrum 1 van *Cardiotaxis heberti*. De tuberkels zijn afgesleten. De miliaire tuberculering is minder dicht dan bij *C. granulatus*. Bovendien is er nauwelijks sprake van enige areolen rond de primaire tuberkels. Vergroting ca. 30x. Foto H. Bongaerts.

maire tuberkels vrijblijven zijn bij *C. heberti* veel minder duidelijk (fig. 18). De bij *C. granulatus* optredende vergroting van enkele primaire tuberkels ontbreekt bij *C. heberti*. Er is zelfs géén concentratie van tuberkels langs de randen van A III te herkennen; A III loopt vloeiend over in de aangrenzende interambulacra. Tussen de uniforme tuberculering op A III komen hier en daar iets grotere tuberkels voor.

Gespecialiseerde ambulacraalvoetjes kunnen voor *C. heberti* uitgesloten worden. De soort moet desondanks (gezien de fasciole en de verdiepte voorste groeve) als een (deels) ingegraven levende echinide geïnterpreteerd worden. Bij een vergelijking met *C. granulatus* wordt duidelijk dat *C. heberti* veel minder sterk gespecialiseerd was voor een infaunale leefwijze. Het totaal ontbreken van 'aangepaste' tuberculering (en dus stekels) op de bovenzijde suggereert dat de soort in vergelijking met *C. granulatus* veel minder diep, dat wil zeggen met praktisch de gehele bovenkant uit het sediment stekend (semi-epifaunaal, zie fig. 17, 2) gegraven heeft.

Biotoop en begeleidende fauna

Cardiaster granulatus

Het bestudeerde materiaal aan de hand waarvan de beschrijving werd opgemaakt, stamt in

zijn geheel uit het onderste deel van de Kalksteen van Vijlen uit de groeve CPL. Deze lithostratigrafische eenheid omvat een pakket geelgrijze, fijnkorrelige kalkstenen met een CaCO_3 -gehalte van 95% (ALBERS & W.M. FELDER 1979). DEROO (1966, p. 18) karakteriseert deze eenheid als volgt: mergelachtige kalksteen met een nauwelijks waarneembare gelaagdheid en vrij kleine verspreide vuurstenen, die soms laagsgewijs gerangschikt zijn. CaCO_3 -gehalte in het onderste deel 82-84% (9-14% aan kleilig materiaal). Biostratigrafisch behoort de Kalksteen van Vijlen tot de *Belemnitella junior* Partial-range-zone sensu VAN DER TUUK & BOR (1980) en VAN DER TUUK in ROBASYNSKI *et al.* (1985b). Chronostratigrafisch is deze eenheid dus te plaatsen in het onder Bovenmaastrichtien (zie ook JAGT 1986).

In de groeve CPL komt *C. granulatus* in het onderste deel van de Kalksteen van Vijlen regelmatig voor, vaak in concentraties en/of praktisch laagsgewijs. In dergelijke concentraties hebben we tot nu toe géén selectie naar grootte kunnen constateren. In 'lagen' waarin de soort regelmatig voorkomt, ontbreekt *Echinocorys gr. limburgica/duponti* of is zeldzaam.

In het onderste deel van deze eenheid hebben we het volgende in de groeve CPL waargenomen:

a - Direct boven de Horizont van Froidmont (= grensvlak tussen de Kalkstenen van Zeven Wegen en Vijlen, zie fig. 1) treden veelvuldig oranjebruine vegen en strepen op en wordt de kalksteen gekenmerkt door roestbruine verkleuringen en fosforietinsluitels. Er is vrijwel geen vuursteen aanwezig in dit deel van het pakket; bovendien maakt de kalksteen een meer compacte en 'vastere' indruk dan de daaropvolgende meters. Daarnaast is het veelvuldige optreden van *Pentaditrupe subtorquata* karakteristiek voor dit deel van deze eenheid. Deze serpulide schijnt beperkt te zijn tot het onderste deel van deze kalksteen. Het optreden van deze soort is vooral paleo-ecologisch interessant: het is mogelijk een aanwijzing voor een redelijk stevige modderbodem, waarbij de sedimentatie vrij langzaam geweest moet zijn (vgl. NESTLER 1965, p. 79). Misschien kan het (grotendeels) ontbreken van *C. granulatus* in dit deel verklaard worden door de habitus van de modderbodem: de biotoop was waarschijnlijk ongunstig voor deze soort. Opmerkelijk is in het onderste deel ook het voorkomen van graafgangen die bekleed zijn met visresten (schubben, schedeldelen ed.): we hebben hier in enkele gevallen een relatie tussen deze gangen en het optreden van *Diplodetus* spp. en *Hemiaster aquisgranensis* kunnen vaststellen. Mogelijk zijn enkele van door deze echiniden gegraven gangen na het afsterven opgevuld met bovengenoemde visresten. Deels zal het ook gaan om postmortale inspoelingen van deze zeeëgels in door kreeften aangelegde gangsystemen.

b - Hogerop in het profiel (ca. 2-4 m. boven de Horizont van Froidmont) wordt *C. granulatus* vrij talrijk aangetroffen en vaak in concentraties. Opvallend is dat de soort vaak geassocieerd is met knollige vuurstenen (vgl. KUTSCHER, 1971). Deze vuurstenen getuigen van een uitgebreide bioturbatie van het sediment (P.J. FELDER *et al.* 1980). Mogelijk is een deel van deze vuurstenen op te vatten als verkiezingen van de graaffectiviteiten van *Cardiaster*, *Hemiaster* en *Diplodetus* (zie ook BIRKELUND & BROMLEY 1980, p. 18).

c - Over de snelheid van de sedimentatie kan het volgende opgemerkt worden. Het overgrote deel van de corona's van *Echinocorys* vertoont begroeiing door allerlei incrusterende organismen. De oester *Pycnodonte vesiculare* kan uitstekend als graadmeter gehanteerd worden. Van deze soort komen incrusterende alle groeistadia voor, waarbij opvalt dat veel individuen het (half-) volwassen stadium bereikt hebben. Aangezien de incrustatie op echiniden post-mortaal is, verandert de positie van de vastgegroeide oester tijdens de groei. Twee *in situ* aangetroffen exemplaren van *P. vesiculare*, één op *Echinocorys*, het ander op *Cardiaster granulatus*, tonen aan dat

de oester op een gegeven moment te zwaar werd en omklapte waardoor de corona waarop de oester groeide, aan alle kanten vrij kwam te liggen en daardoor weer kan dienen als substraat voor incrusterende fauna (epizoën, zie voor terminologie WEST 1977). Het definitieve volgroeid-zijn van *P. vesiculare* is niet zonder meer vast te stellen, omdat de soort na de 'lengte-groei' een dikte-groei die tijdens het leven doorgaat, vertoont.

De qua leefwijze identieke tweekleppige *Atreta nilssoni* komt eveneens in alle groeistadia voor op corona's, het meest op *Echinocorys*. De rechter klep van deze soort groeit in zijn geheel vast op het substraat, echter afhankelijk van de voorhanden zijnde ruimte. Veel van de aangetroffen individuen hebben het vrije groeistadium, waarbij de onderste schaalrand opgericht wordt, bereikt. Aangezien van beide genoemde bivalen relatief veel 'volwassen' exemplaren voorkomen op de corona's van *Echinocorys* en *Cardiaster* kan aangenomen worden dat deze individuen zich zonder bedreiging voor bedekking door sediment konden ontwikkelen. Een *in situ* gevonden rostrum van *Belemnitella ex gr. junior* met uitgegroeide *Atreta* wijst ook in deze richting. Het rostrum dat op de bodem lag heeft een veel geringer oppervlak en wordt dus relatief eerder bedreigd door bedekking dan de hogere echiniden-corona's. Toch werd het gekozen als substraat. Bovendien werd hetzelfde rostrum nog eens uitgezocht door de bryozo *Herpetopora dispersa* na het afsterven van de *Atreta*-individuen. Als incrustaties hebben we op de corona's van *Echinocorys* en *Cardiaster* onder andere aangetroffen:

- op *Cardiaster granulatus*:

Pycnodonte (Phygraea) vesiculare (LAMARCK 1806)

Atreta nilssoni (VON HAGENOW 1842)

Sclerostyla ? basisculpta JÄGER 1983 serpuliden indet.

Anomiidae sp.

Herpetopora dispersa (VON HAGENOW 1839)

- op *Echinocorys gr. limburgica/duponti*:

P. (Ph.) vesiculare

A. nilssoni

Gryphaeostrea sp.

Ancistrocrania parisiensis (DEFRANCE 1818)

Crania (Crania) aff. antiqua DEFRANCE 1818

Filogramula cincta (GOLDFUSS 1831) serpuliden indet.

basis oktokoraal

'*Semieschara*' *labiata* BRYDONE 1913

Herpetopora dispersa

'*Aechmella*' *anglica* (BRYDONE 1909)

Lichenopora irregularis D'ORBIGNY

Berenicea sp.
cyclostome bryozoa

De weinige exemplaren van *Diplodetus* spp. en *Hemiasiter aquisgranensis* die we ter beschikking hebben vertonen geen enkele begroeiing; hierbij moet wel opgemerkt worden dat van genoemde soorten praktisch alleen fragmenten bekend zijn. De epizoën op *C.granulosus* zijn, zoals uit bovenstaand lijstje blijkt, veel minder gevarieerd dan op *Echinocorys*. Typische soorten als *P. vesiculare* en *H. nilssoni* komen op beiden voor, zij het meer op *Echinocorys*. Bryozoenkolonies, en dan vooral van *H. dispersa*, zijn vrij zeldzaam op *Cardiaster*, terwijl ze hele corona's van *Echinocorys* kunnen incrusteren.

d - Over de toestand van de bodem kan het volgende geconcludeerd worden. Vanaf ca. 2-3 m. boven de Horizont van Froidmont wordt *C.granulosus* talrijker, het biotoop moet dus gunstiger geworden zijn voor deze soort. Aangenomen kan worden dat de bodem zachter was geworden (waarop het ontbreken van *Pentaditrupe* lijkt te wijzen), waardoor betere omstandigheden voor *C.granulosus* verondersteld kunnen worden. Ook het veelvuldig optreden van knollige vuurstenen kan hierop duiden: toegenomen graafactiviteiten van echiniden en andere organismen. Opvallend is ook het relatief veelvuldige voorkomen van regulaire echiniden (*Gauthieria*, *Phymosoma*, Cidaroida). Regulaire zeeëgels zijn over het algemeen indicatief voor verharde bodems. Waarschijnlijk leefden deze dieren op de 'vastere' partijen van de bodem. Hun stekelkleed zal aan een dergelijke leefwijze aangepast geweest zijn. Interessant is tot slot dat regulaire zeeëgels in de Kalksteen van Vijlen vaak in twee of meer exemplaren bij elkaar voorkomen (postmortale samenspoelingen), waarbij géén selectie naar grootte vast te stellen is.

e - Uitgaande van de hierboven voorgestelde reconstructie van de leefwijze van *C.granulosus* kunnen we enkele opmerkingen plaatsen over de pre- en postmortale geschiedenis van de corona's van deze soort. ERNST (1973) en SMITH (1984) geven aan dat ingegraven levende irregulaire zeeëgels naar het sedimentoppervlak komen als ze op enigerlei wijze bedreigd worden (bv. door een afnemend zuurstofgehalte van het sediment). Dit hoeft natuurlijk niet zonder meer in te houden dat de dieren direct stierven; ze kunnen op een andere plaats weer een positie in het sediment ingenomen hebben.

Een deel van de individuen zal dus premortaal naar het oppervlak gekomen zijn. Een ander, kleiner deel zal in zijn oorspronkelijke positie afgestorven zijn. De aangetroffen exemplaren van *C.granulosus* met bewaard gebleven stekels zullen op de laatste manier ingebed zijn, aangezien

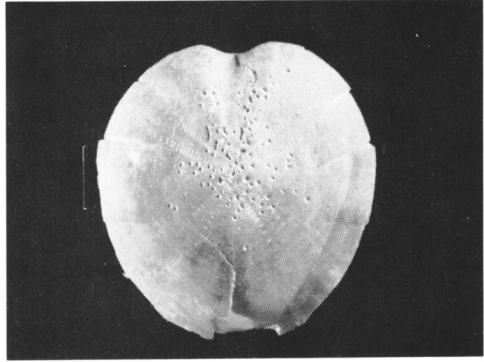


Fig. 19: Rond het apicaal schild aangeboorde (? *Entobia*) corona van *Cardiaster granulosus*. Groeve CPL, Kalksteen van Vijlen. De maatstreek is 1 cm. Foto H. Bongaerts. Koll. Michels, no. 896.

alleen een snelle bedekking door sediment een dergelijke conserveringstoestand waarborgt.

Na afsterven van de dieren kunnen we dus twee manieren van inbedding onderscheiden:

1 - dieren die afsterven op het sedimentoppervlak (nadat ze hun ingegraven positie hebben opgegeven) staan natuurlijk onder directe invloed van de golfbewegingen en zeegang. Bovendien vormen de van hun stekels ontdane corona's uitstekende substraten voor epizoën. Daarnaast moeten beschadigingen aan corona's door aaseters niet uitgesloten worden. *In situ* aangetroffen gebroken corona's van zowel *C.granulosus* als *Echinocorys* wijzen erop dat een klein deel van de individuen ten prooi is gevallen aan deze aaseters. Daarnaast zijn ook enkele corona's van *C.granulosus* rond het apicale schild aangeboord (? *Entobia*, zie fig. 19).

De uiteindelijke ligplaats van de corona's is uiteraard sterk afhankelijk van de waterbewegingen. Corona's van *C.granulosus* die *in situ* worden aangetroffen, zijn vaak in 'nesten' samengespoeld; mogelijk zijn ze bijeengespoeld in ondiepe gaten in de zeebodem (bv. ingezakte graafgangen ed.) (vgl. ERNST 1967).

2 - dieren die in hun oorspronkelijke leefpositie afsterven zijn veel minder sterk onderhevig aan postmortaal transport. Een deel van deze dieren zal toch aan het oppervlak gekomen zijn door de graafactiviteiten van bv. kreeften, die de bovenste sedimentlaag doorwoelen. De waterbewegingen tijdens de afzetting van de Kalksteen van Vijlen zijn waarschijnlijk niet sterk genoeg geweest om deze dieren uit te spoelen. We hebben daarvan ook géén sporen kunnen vinden in de groeve CPL.

Waarop duiden nu de *in situ* aangetroffen exemplaren van *C.granulosus*? Gezien het feit dat de

meeste corona's in samenspoelingen gevonden zijn en worden en ook zwakke slijtage-sporen aan de tuberculering vertonen, kunnen we aannemen dat de meeste individuen premortaal naar het sedimentoppervlak gekomen zijn. Opvallend is dat de begroeiing door epizoën veel minder sterk en ook minder gevarieerd is op *C. granulatus* dan op *Echinocorys*. De tijd die de inkrustende fauna ter beschikking had om de corona's van *C. granulatus* als geschikt substraat uit te zoeken moet dus wel korter geweest zijn dan bij *Echinocorys*. Dit is begrijpelijk aangezien de corona's van *Echinocorys* een stabielere ligging hebben (grotere en vlakke basis) en een groter begroeibaar oppervlak. Bovendien is de leefwijze van deze echinide semi-epifaunaal, dat wil zeggen, met het grootste deel van de corona uitstekend. De lege corona's lagen dus relatief langer vrij op de bodem.

Het postmortale transport is natuurlijk zeer gevarieerd. Lege corona's kunnen over vrij grote afstand getransporteerd worden en daarbij relatief sterk afslijten, terwijl ook individuen bekend zijn die weliswaar in samenspoelingen werden gevonden, maar waarbij de tuberculering tot in de details bewaard gebleven is. Dit, en het feit dat er geen grootte-selectie in de samenspoelingen is te constateren, pleit ervoor dat de lege corona's over (zeer) korte afstanden getransporteerd zijn.

Ter afsluiting van bovenstaande gegevens volgt hier nog een korte faunalijst van makrofossielen die tezamen met *Cardiaster granulatus* in het onderste deel van de Kalksteen van Vijlen in de groeve CPL voorkomen:

- *Diplodetus* spp. (tenminste twee verschillende soorten)
- *Hemiasiter aquisgranensis* SCHLÜTER 1899 (zie VAN DER HAM 1985)
- *Echinocorys* gr. *limburgica/duponti*
- *Gauthieria radiata broeckii* LAMBERT 1898 (sensu GEYS 1980)
- *Gauthieria pseudoradiata* (SCHLÜTER 1883) (sensu GEYS 1980)
- *Phymosoma* sp.
- Cidaroida indet.
- *Bourgueticrinus* sp. (zie JAGT in voorber.)
- *Magas chitoniformis* (VON SCHLOTTHEIM 1813)
- *Cretirhynchia limbata* (VON SCHLOTTHEIM 1813)
- *Terebratulina gracilis* (VON SCHLOTTHEIM 1813)
- *Carneithyris* sp.
- *Belemnitella* ex gr. *junior* NOWAK 1913
- *Hoploscaphites tenuistriatus* (KNER 1850)
- *Hoploscaphites constrictus* (J. SOWERBY 1817)

- *Graphularia* sp.
- *Parasmilia* aff. *excavata* (VON HAGENOW 1839)
- ostreiden, limiden, pectiniden en andere bivalven
- *Lispodesthes* ?n.sp.aff. *megaloptera* (REUSS 1845)
- Decapoda indet.
- *Pentaditrupe subtorquata* (MÜNSTER in GOLDFUSS 1831)

Rachiosoma gigasei GEYS 1983 behoort waarschijnlijk niet tot de fauna-associatie uit de Kalksteen van Vijlen. Een vertegenwoordiger van het echiniden-genus *Cyclaster* zal binnenkort door ons op een andere plaats uitvoerig beschreven worden (JAGT & MICHELS in voorber.).

Cardiotaxis heberti

De zestien bestudeerde corona's van deze soort zijn allen afkomstig uit het basale deel van de Kalksteen van Zeven Wegen. Deze litostratigrafische eenheid omvat een pakket witte, fijnkorrelige kalksteen (CaCO₃-gehalte 93-95%, ALBERS & W.M. FELDER 1979, p. 53; DEROO 1966, p. 17). Voor een biozonering van deze eenheid wordt verwezen naar JAGT (in JAGT & BONGAERTS 1986). Chronostratigrafisch is ze te plaatsen in het onder Bovencampanien.

Zoals reeds eerder opgemerkt is de echinidenfauna in het basale deel van de Kalksteen van Zeven Wegen op secundaire ligplaats ingebed. Opmerkingen over de biotoop zijn daarom moeilijk, zo niet onmogelijk. Uit het feit dat veel van de corona's incrustaties vertonen kan afgeleid worden dat de lege corona's vrij lang op de bodem hebben gelegen. Aangenomen kan worden dat de sedimentatie in vergelijking met de Kalksteen van Vijlen, sneller geweest moet zijn, aangezien de incrusterende organismen in grootte ver achter blijven vergeleken bij die op *Cardiaster granulatus* en *Echinocorys* gr. *limburgica/duponti* uit de Kalksteen van Vijlen. Ook de samen met *C. heberti* voorkomende *Echinocorys*-soorten vertonen relatief weinig incrustaties. Aangetroffen hebben we op *C. heberti* naast sterk afgesleten cheilostomate bryozoën o.a.:

- *Pycnodonte* (Ph.) *vesiculare*
- *Gyropleura cipliana* (DE RYCKHOLT 1835) bases van oktokoralen
- *Vepreculina* sp.
- Spirorbinae sp.

Tot slot volgt ook hier een korte faunalijst van karakteristieke makrofossielen die aangetroffen kunnen worden in het basale deel van de Kalksteen van Zeven Wegen (* = geremaneerde):

- *Micraster* gr. *schoederi/glyphus*

- *Echinocorys gr.conica/lamberti*
- *Echinocorys gr.subglobosa/ovata*
- Phymosomatoida indet.
- *Galeola papillosa basiplana* ERNST 1971
- *Echinogalerus (?) hemisphaericus* (DESOR 1842) (zie SCHULZ, 1985)
- *Terebratulina* sp.
- *Kingena* sp.
- *Cretirhynchia* sp.
- *Porosphaera globularis* PHILLIPS 1835
- *Parasmilia* sp.
- *Pycnodonte (Phygraea) vesiculare* (LAMARCK 1806)
- *Belemnitella* ex *gr.mucronata* (VON SCHLOTTHEIM 1813)
- *Belemnitella* ex *gr.praecursor* STOLLEY 1897*
- *Goniot euthis quadrata quadrata* (DE BLAINVILLE 1827)*
- *Vultogryphaea (?) laciniata* (NILSSON 1827)*

DANKWOORD

Vanaf deze plaats willen we de volgende personen die geholpen hebben bij het totstandkomen van dit artikel hartelijk danken voor hun medewerking: M. Langeveld (Maarheeze), L. Linssen (Echt) en R. van Neer (Sittard) leenden of toonden ons materiaal van *Cardiotaxis heberti* uit hun collecties. Ing. W.M. Felder (Geologisch Buro Heerlen) gaf ons toestemming materiaal uit zijn collectie in het Natuurhistorisch Museum Maastricht te bestuderen; toegang tot deze collectie werd verkregen van Drs. A.W.F. Meijer en J. Peeters was ons hier behulpzaam.

Dr. A.V. Dhondt verleende ons toestemming om materiaal uit het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen (Brussel) te bekijken; Dr. M.G. Schulz (Universiteit Kiel) verstrekke ons informatie over *Cardiaster granulosis* uit het NW-Duitse schrijfkrijt; Prof. Dr. E. Voigt (Universiteit Hamburg) was zo vriendelijk de op de corona's incrusterende bryozoën te determineren; R.W.J.M. van der Ham (Delft) plaatste nuttige opmerkingen bij het manuscript;

H. Bongaerts verzorgde enkele microscoopopnames en J. Bellen maakte ook enkele foto's bij dit artikel.

VERKLARENDE WOORDENLIJST

Corona: het geheel van alle interambulacra en ambulacra. Wij rekenen het apicale schild hier ook toe.

Ambitus: grootste horizontale omtrek van corona.

Interambulacra: vijf corona-segmenten, die géén poriën voeren en alterneren met de ambulacra. **Meridosternaal-uniseriaal:** plastrontype waarbij het labrum (lip) gevolgd wordt door een enkelrijige reeks platen, die door nagenoeg horizontale suturen gescheiden worden (ook wel metasternaal genoemd).

Ambulacra: vijf corona-segmenten, die poriën voeren en alterneren met de interambulacra. Het adapicale deel van de ambulacra wordt meestal petaal genoemd.

Interporifeer: tussen de poriënparen.

Miliaire: niet primaire.

(Sub)petaloid: (zwak) bloemblad-vormig

Marginaalfasciole: fasciole rond de ambitus.

Periplastronale: ter weerszijden van het plastron.

Meridosternaal-alternerend: als meridosternaal-uniseriaal, maar de afzonderlijke plastronplaten zijn gescheiden door scheefstaande suturen.

Areole: rond tuberkel vrijblijvend veld voor de aanhechting van de spieren.

Pedicellariën: zeer kleine, gespecialiseerde grijporganen, die ook een beschermende functie hebben.

Foramen: perforatie in mamelon.

Mamelon: tuberkelkop, waarop de stekel artikuleert.

Fylloden: vergrote ambulacrale poriën rond het peristoom.

Adapicaal: naar het apicale schild toe.

Subanale podia: gespecialiseerde poriën direct onder de anale opening (periproct).

SUMMARY

Cardiotaxis heberti (COTTEAU 1860) and *Cardiaster granulosis* (GOLDFUSS 1829) from the lower part of the Gulpen Formation (Upper Cretaceous; province of Liège): palaeobiology, occurrence and systematics.

On the basis of specimens of the holasteroid echinoids *Cardiotaxis heberti* and *Cardiaster granulosis* collected *in situ* in the CPL-quarry at Haccourt, municipality of Oupeye (Liège, Belgium) a rather extensive description of their skeletal morphology is given. Up to now, *C.heberti* has become known only from the basal part of the Zeven Wegen Member of the Gulpen Formation which is of early Late Campanian age. *C.granulosus* in its typical white chalk form is restricted to the Vijlen and Lixhe Members of this formation. Mention is made of related forms (probably from the same phylogenetic lineage) in the uppermost part of the Gulpen Formation (Lanaye Member) and the entire Maastricht Formation and the Vaals Formation (Lower Campanian). For both *C.heberti* and *C.granulosus* a palaeobiological reconstruction, based on the skeletal morphology, is worked out. The accompanying macrofaunal assemblages are also given particular attention, especially in the case of *C.granulosus*. It is concluded that *C.granulosus* was better adapted to an infaunal mode of life than *C.heberti*.

LITERATUUR

- ALBERS, H.J. & FELDER, W.M., 1979: Litho-, Biostratigraphie und Palökologie der Oberkreide und des Alttertiärs (Präobersanton-Dan/Paläozän) von Aachen-Südlimburg (Niederlande, Deutschland, Belgien). In: J. WIEDMANN (red.) Aspekte der Kreide Europas, IUGS Series A, no. 6, 47-84.
- ASGAARD, U., 1979: The irregular echinoids and the boundary in Denmark. In: T. BIRKELUND & R.G. BROMLEY (reds.) Cretaceous-Tertiary Boundary Events Symposium. I. The Maastrichtian and Danian of Denmark, 74-77.
- BIRKELUND, T. & BROMLEY, R.G., 1980: The Upper Maastrichtian and Danian of NW Europe. In: T. BIRKELUND & R.G. BROMLEY (reds.) The Upper Maastrichtian and Danian of NW Europe. Guide to excursion A-69, 26th Int. Geol. Congr., Paris 1980, 5-26.
- BROMLEY, R.G. & ASGAARD, U., 1975: Sediment structures produced by a spatangoid echinoid: a problem of preservation. Bull. geol. Soc. Denmark 24, 261-281.
- COOKE, C.W., 1953: American Upper Cretaceous Echinoidea. Prof. Pap. U.S. geol. Surv. 254-A, 1-44.
- COTTEAU, G.H., 1874: Note sur les Echinides créacés de la province du Hainaut. Bull. Soc. géol. France 3, 2, 638-660.
- DEROO, G., 1966: Cytheracea (Ostracoda) du Maastrichtien de Maastricht (Pays-Bas) et des régions voisines; résultats stratigraphiques et paléontologiques de leur étude. Meded. Geol. Sticht. C-V-2, 2, 1-197.
- ERNST, G., 1966: Fauna, Ökologie und Stratigraphie der mittelsantonen Schreibkreide von Lägerdorf (SW-Holstein). Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 35, 115-150.
- ERNST, G., 1967: Über Fossilnester in *Pachydiscus*-Gehäusen und das Lagenvorkommen von Echiniden in der Oberkreide NW-Deutschlands. Paläont. Z. 41, 3/4, 211-229.
- ERNST, G., 1972: Grundfragen der Stammesgeschichte bei irregulären Echiniden der nordwesteuropäischen Oberkreide. Geol. Jb. A 4, 63-175.
- ERNST, G., 1973: Aktuopaläontologie und Merkmalsvariabilität bei mediterranen Echiniden und Rückschlüsse auf die Ökologie und Artumgrenzung fossiler Formen. Paläont. Z. 47, 3/4, 188-216.
- ERNST, G., 1975: Stratigraphie, Fauna und Sedimentologie der Oberkreide von Misburg und Höver bei Hannover (Exkursionsführer). Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg 44, 69-97.
- ERNST, G. & SCHULZ, M.G., 1974: Stratigraphie und Fauna des Coniac und Santon im Schreibkreide-Richtprofil von Lägerdorf (Holstein). Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg 43, 5-60.
- FELDER, P.J., 1980: Vuursteen. Info 1, Natuurhistorisch Museum Maastricht, 15 pp.
- FELDER, P.J., FELDER, W.M. & BROMLEY, R.G., 1980: The type area of the Maastrichtian stage. In: T. BIRKELUND & R.G. BROMLEY (reds.) The Upper Maastrichtian and Danian of NW Europe. Guide to excursion A-69, 26th Int. Geol. Congr., Paris 1980, 118-137.
- FELDER, W.M., 1963: Krijtontsluitingen ten zuiden van Maastricht. Grondboor en Hamer 7, 162-190.
- FELDER, W.M., 1975a: Lithostratigraphische Gliederung der Oberen Kreide in Süd-Limburg (Niederlande) und den Nachbargebieten. Erster Teil: Der Raum westlich der Maas, Typusgebiet des 'Maastricht'. Publ. Natuurhist. Gen. Limb. 24, 3/4, 1-43.
- FELDER, W.M., 1975b: Lithostratigrafie van het Boven-Krijt en het Dano-Montien van Zuid-Limburg en het aangrenzende gebied. In: W.H. ZAGWIJN & C.J. VAN STAALDUINEN (reds.) Toelichting bij geologische overzichtskaarten van Nederland, Rijks Geol. Dienst, 63-75.
- GALE, A.S. & SMITH, A.B., 1982: The palaeobiology of the Cretaceous irregular echinoids *Infulaster* and *Hagenowia*. Palaeontology 25, 1, 11-42.
- GEYS, J.F., 1980: Phymosomatoid echinoids from the Campanian and Maastrichtian of Belgium and the Netherlands. Paläont. Z. 54, 3/4, 199-224.
- GEYS, J.F., 1983: *Rachiosoma gigasei* nov. spec. An addition to the echinoderm fauna of the Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Belgium. Bull. Soc. belge Géol. 92, 4, 255-259.
- HAM, R.W.J.M. VAN DER, 1985: De zeeëgel *Hemiaster aquisgranensis* Schlüter, 1899 in het Campanien en het Maastrichtien van Zuid-Limburg en aangrenzende delen van België en Nederland. Natuurhist. Maandbl. 74, 9, 147-156.
- JAGT, J.W.M., 1984: Nogmaals de groeve Ciments Portland Liegeois bij Hallembaye: biostratigrafische aantekeningen. Grondboor en Hamer 38, 149-158.
- JAGT, J., 1985: Litho-, Biostratigraphie und Fauna des Lüttich-Limburger Campan en Maastricht (Belgien, Nederlande): eine Kurzübersicht. I. Teil: Das Unter- und Obercampan. Arb. Krs. Paläont. Hannover 13, 4, 103-118.
- JAGT, J.W.M., 1986: *Sphenodiscus binckhorsti* J. BÖHM, 1898 (Ammonoidea) in de Kalksteen van Nekum en de biostratigrafie van de Formatie van Maastricht. Grondboor en Hamer 40, 1-17.
- JAGT, J.W.M., in voorber.: Over enkele laat-kretaceïsche Bourgueticrinidae (Crinoidea, Articulata) uit Luik-Limburg.
- JAGT, J.W.M. & BONGAERTS, H.L., 1986: Opmerkingen over enkele echiniden uit het Onder- en Boven-campanien in de groeve CPL (Haccourt, B.). Grondboor en Hamer 40, 45-61.
- KUTSCHER, M., 1971: Häufigkeit und Lebensweise von *Cardiaster granulatus* (GOLDFUSS) aus dem Unter-Maastricht der Insel Rügen. Geologie 20, 1, 1034-1043.
- KUTSCHER, M., 1978: Neue Echiniden aus dem Unter-Maastricht der Insel Rügen. I. Holasteridae DURHAM & MELVILLE (sic!). Z. geol. Wiss. 6, 5, 627-639.
- LAMBERT, J., 1898: Notes sur les échinides de la craie de Ciplu. Bull. Soc. belge Géol., Paléont., Hydrol. 11, 141-190.
- LAMBERT, J., 1911: Description des échinides créacés de la Belgique principalement de ceux conservés au Musée royal de Bruxelles. II. Echinides de l'étage Sénomien. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 4, 1-81.
- MELVILLE, R.V. & DURHAM, J.W., 1966: Skeletal

- morphology. In: R.C. MOORE (red.) Treatise on Invertebrate Paleontology, part U, Echinodermata 3, vol. 1, U 220-U 257.
- MEIJER, M., 1965: The stratigraphical distribution of Echinoids in the Chalk and Tuffaceous Chalk in the neighbourhood of Maastricht (Netherlands). Meded. Geol. Sticht., n.s. 17, 21-25.
- NESTLER, H., 1965: Die Rekonstruktion des Lebensraumes der Rügener Schreibkreide-Fauna (Unter-Maastricht) mit Hilfe der Paläoökologie und Paläobiologie. Geologie 14, Beiheft 49, 1-147.
- ROBASZYNSKI, F., BLESS, M.J.M., FELDER, P.J. FOUCHER, J.C., LEGOUX, O., MANIVIT, H., MEESEN, J.P.M.Th. & VAN DER TUUK, L.A., 1985: The Campanian-Maastrichtian boundary in the chalky facies close to the type-Maastrichtian area. Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine 9, 1, 1-113.
- SCHLÜTER, C., 1895: Echinodermes fossiles de l'Allemagne du Nord. Bull. Soc. géol. Normandie, 16 (1892-3), 47-67 (Franse vertaling van: SCHLÜTER, C., 1896: Fossile Echinodermen des nördlichen Deutschlands. Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. u. Westfalens 26, 225-253).
- SCHLÜTER, C., 1900: Ueber einige Kreide-Echiniden. Z. dt. geol. Ges. 52, 360-379.
- SCHULZ, M.G., 1978: Zur Litho- und Biostratigraphie des Obercampan-Untermaastricht von Lägerdorf und Kronsmoor (SW-Holstein). Newsl. Stratigr. 7, 73-89.
- SCHULZ, M.G., 1985: Die Evolution der Echiniden-Gattung *Galerites* im Campan und Maastricht Norddeutschlands. Geol. Jb., A 80, 3-93.
- SMISSER, J.S., 1935: A monograph of the Belgian Cretaceous Echinoids. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 68, 1-98.
- SMITH, A.B., 1984: Echinoid Palaeobiology, 190 pp., Allen & Unwin (London).
- WAGNER, C.D. & DURHAM, J.W., 1966: Holasterids. In: R.C. MOORE (red.) Treatise on Invertebrate paleontology, part U, Echinodermata 3, vol. 2, U 523-U 543.
- WEST, R.R., 1977: Organism-substrate relations: terminology for ecology and palaeoecology. Lethaia 10, 71-82.