

BRACHIOPODEN

door J.Stemvers-van Bemmel

Wie belangstelling heeft voor fossielen, zelfs hij die aan de overblijfsels van vroeger leven zijn hart verloren heeft, loopt doorgaans met een grote boog heen om een van de lastigste diergroepen: de brachiopoden. Zeeëgels, trilobieten, ammonieten, haaietanden, daar rijden we een eind voor om, maar vast niet voor brachiopoden. Velen kennen ze zelfs niet en wanneer zo iemand er eens een vindt dan wordt het schepsel uitgemaakt voor "schelp", waarmee dan de tweekleppige mollusk wordt bedoeld.

Grottere ontkenning van een eigen identiteit is niet mogelijk. Waar heeft het dier dat gebrek aan belangstelling toch aan verdiend. Eens was hij, te zamen met zijn uitgestorven tijdgenoten de trilobieten, de belangrijkste dierlijke bewoner van de wereldzeeën. Dat is overigens wel zo'n 500 miljoen jaar geleden, in het Cambrium, toen de overige skeletbouwende organismen nog maar een bescheiden plaatsje innamen. Toen al probeerden de brachiopoden met hun trilhaarkransen voedselrijk water binnen hun bereik te brengen, terwijl ze zich met hun steel in de modder of aan stenen verankerden. Een levensvervulling die weinig eisen stelt en zeker daarom zo lang kon worden volgehouden, want tot op heden gebeurt dat nog zo. Eén van de groepen brachiopoden, *Lingula*, is zelfs het schoolvoorbeeld van efficiënt konservatisme, omdat deze al 400 miljoen jaar lang praktisch zonder vormverandering bestaat. Waar hogere eisen aan milieu en voedsel worden gesteld treedt specialisatie op en dat is doorgaans geen trend die, met geologische maatstaven gemeten, lang stand houdt. Vallen de specifieke, voor het gespecialiseerde organisme gunstige omstandigheden weg, dan is het ook met de levenskansen doorgaans snel gedaan. Voor ons is de oorzaak van de teruggang of zelfs het uitsterven van een diergroep meestal niet na te gaan. Wat er de reden van is, dat de brachiopoden nu nog maar zo'n klein aandeel in de totale fauna hebben, is dan ook niet te zeggen.

Al is de geologische levensduur van sommige brachiopoden bijzonder lang, er zijn ook groepen geweest, die maar tijdelijk een grote bloei beleefden. Soms evolueerden de soorten zo snel, dat deze de gidsen zijn in het doolhof van afgezette gesteentepakketten. Elke soort voor zijn tijd, waarin het sediment dat hem als behuizing of steunpunt diende werd gedeponeerd. Gidsfossielen dus. Het is speciaal één groep brachiopoden, die als zodanig van grote waarde is: de Spiriferen. Deze maakten een fijne indeling mogelijk in de talrijke gesteentelagen van het Devoon en ook het Carboon, tenminste voor zover deze lagen in zee werden afgezet. Want brachiopoden zijn uitsluitend zeedieren, al is het weer de onverwoestbare *Lingula*, die het ook wel een tijdje in brak water kan uithouden. België heeft een groot deel van de sequentie van mariene Devonische en Carbonische afzettingen in zijn Ardennengebied voorhanden. De Ardennen zijn dan ook het klassieke gebied van de stratigrafie van het mariene Devoon, zoals Engeland (Devon!) dat voor het terrestrische Devoon is. Omdat de mariene Devoonlagen door brachiopoden worden gekarakteriseerd kunnen we deze gewoon niet uit de weg en moeten we ze in een aan

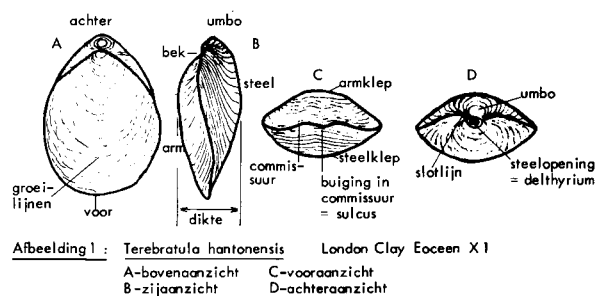
een vergeten groep

België gewijde uitgave wel aandacht geven.

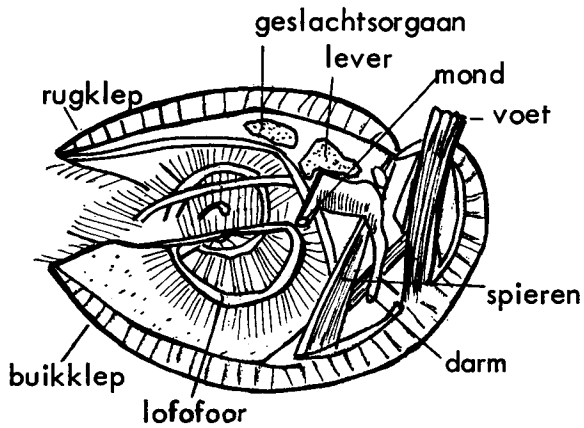
En waarom eigenlijk niet. Vele hebben bijzonder mooie vormen. Vaak komen ze los, dus vrijgemaakt uit het moedergesteente, voor. Verscheidene typen hebben flinke afmetingen, al is de 8 centimeter, die *Cyrtospirifer verneuili* gemakkelijk haalt, wel uitzonderlijk.

EEN BRACHIOPODE IS GEEN SCHELPI!

De gelijkvormigheid van brachiopoden en tweekleppige mollusken geldt alleen de schaal, en dan nog betrekkelijk. Bij de Lamellibranchiaten (in de wandeling "schelpen" genoemd) zijn beide kleppen doorgaans elkaars spiegelbeeld maar is elke klep op zich meestal asymmetrisch: er is een achterkant en een voorkant. Daarentegen zijn de kleppen van brachiopoden ongelijk, maar wel symmetrisch: er is een bovenklep en een onderklep, (fig. 1). Natuurlijk hangt dit samen met de inwendige bouw, die totaal anders is dan bij mollusken. Wel zijn beide groepen "filter feeders", d.w.z. zij voeden zich door voedselrijk water op te nemen, van nuttige bestanddelen te ontdoen, en weer uit te scheiden. Brachiopoden doen dit, zoals al gezegd, met behulp van een trilhaarkrans met tentakels die om de mondopening staat. Deze trilhaarkrans zit vaak vastgehecht aan uitsteeksels, haakjes, krullen of spiralen aan de bovenste klep. Deze skeletdeeltjes, "armpjes", worden het armskelet genoemd. In het Latijn: brachidium, vandaar: *brachiopoda* = armpotigen. De bovenste klep (rugklep), waar de armspiralen aan vast zitten, heet ook vaak armklep. De onderste



klep (buikklep) is doorgaans groter dan de armklep. Meestal heeft hij een opening, al of niet afgesloten, in het aan de voorkant over de armklep heen stekende deel. Door dit gat stak een steel, waarmee het dier zich aan bodem of steen vasthechtte. De buikklep wordt dan ook vaak steelklep genoemd. Voedseldeeltjes worden door de mondopening via een korte slokdarm in de maag gebracht, met verteringszappen uit een lever verder verteerd en via de darm opgenomen. De afvalproducten worden of naar een anus gevoerd, of via de mondopening geloosd en door de trilharen verspreid (fig. 2). Een bloedvatstelsel hebben brachiopoden niet, wel is er een vloeistof, die door een vertakt kanaalsysteem circuleert. Aan de binnenkant van de kleppen kunnen de afdrucken van dit



Brachiopode, schematisch Afbeelding 2
(naar Moore)

kanaalsysteem zichtbaar zijn, die bij de diverse groepen verschillende patronen vormen. Verder bevat de lichaamsholte spieren die, vaak te zamen met slottanden, het openen en sluiten van de schelp regelen. Het fylum van de Brachiopoden wordt in twee klassen onderverdeeld: Inarticulata en Articulata. De eerstgenoemden zijn vaak klein (1/2 – 1 cm) en konservatief zodat ze voor de stratigrafie van beperkt belang zijn. Ze hebben een ingewikkelder spiersysteem en een open spijsverteringssysteem (anus), waardoor ze als iets hoger ontwikkeld worden beschouwd dan de Articulata, die een veel grotere vormenrijkdom hebben. Voorbeelden: *Lingula* (Ordovicium-recent) en *Isocrania* (vooral Maastrichtien). De Inarticulata zullen hier verder buiten beschouwing blijven, al gelden vele van de hoedanigheden van de Articulata ook voor hen.

LEVENSOMSTANDIGHEDEN

Brachiopoden zijn van gescheiden geslacht. Doorgaans zijn mannelijke en vrouwelijke exemplaren gelijk van vorm, maar sommige soorten komen in twee vormen voor. Daarom is er wel gedacht, dat er een sexueel dimorfisme zou kunnen bestaan.

De bevruchtungskansen bij brachiopoden en andere sessiele (vastzittende) organismen zijn het gunstigst, als veel individuen van een soort bij elkaar leven. Recente brachiopoden van een soort komen dan ook bijna altijd dicht bijeen voor. Is de bevruchting een feit, dan ontwikkelt zich een vrijzwemmende larve, die zich na een poosje vastzet. Bij de meeste recente brachiopoden is deze planktonische periode maar kort: enkele uren. De larven komen daarin niet zo ver.

De meeste recente brachiopoden — ze zijn overigens niet erg algemeen meer — leven in zeeën van koele en gematigde temperatuur, waar ze voorkomen tot diepten van een paar honderd meter. Sommige leven in de getijdzone. Degene die in subtropisch of tropisch water voorkomen worden hoofdzakelijk in vrij diep water gevonden. Er zijn zelfs brachiopoden gekonstateerd op 4000 m diepte. De meeste nog levende brachiopoden zitten vast op een harde ondergrond. Hun milieu is daarom beperkt tot streken waar geschikte rotsen, schelpen of koralen voorkomen. Sommige zijn verankerd in zacht sediment. Fossiele brachiopoden zullen wel niet anders geleefd hebben. De lange stekels, die bijvoorbeeld sommige *Productus*-soorten hadden, dienden zeker als verankering. Vaak kan worden opgemerkt, dat in een ouder stadium het steelgat door een of twee plaatjes werd afgesloten.

Kennelijk verdween in zulke gevallen de steel en lag het dier dan los op de bodem. Het is daarom aannemelijk, dat brachiopoden aan rustig water de voorkeur hebben gegeven. Krachtige stromingen konden door de steel niet worden weerstaan.

Veel Paleozoische brachiopoden waren rifbewoners, ze komen voor tussen rifkoralen, stromatoporen e.d. Recente brachiopoden vindt men zelden in riffen, terwijl deze toch goede aanhechtingsplaatsen geven. Het is mogelijk, dat door vraat van vissen de levenskansen daar te gering zijn.

Fossiele brachiopoden worden vooral gevonden in modderige of slibachtige afzettingen en in fijnkorrelige kalken. In de zeeën waarin zij leefden zal zeker troebeling en althans enige sedimentatie zijn opgetreden. Toch is juist sedimentatie bij deze vastzittende organismen de grote vijand, omdat ze dan bedolven raken. Recente brachiopoden klappen wel met hun schelpen of draaien om hun steel om weer vrij te komen. Ook fossiele brachiopoden zullen deze problemen gehad hebben. Naar de omstandigheden in de Devoonzee in het Ardennen- en Eifelgebied, waarin zulk een uitbundige en eindeloos vormenrijke brachiopodenfauna geleefd heeft, kunnen we alleen maar gissen.

IETS OVER DE INDELING EN NAAMGEVING

Een van de meest recente handboeken over ongewervelde dieren, tevens wel het meest uitgebreide, is "Treatise on Invertebrate Paleontology", editor R.C. Moore, in 24 delen. De brachiopoden zijn hierin opgenomen als deel H (2 banden). Hierin komen 1700 geslachten aan de orde! Het fylum (de stam) van de Brachiopoda, met zijn klasse Inarticulata, klasse Articulata en nog een onzekere klasse, wordt verder onderverdeeld in 11 orden. Hiervan zijn er 4 voorbehouden aan de Inarticulata, 1 aan een onzekere groep en 6 aan de Articulata. Het zijn:

(orde)	Orthida	O.-Cambr.-B.-Perm
	Strophomenida	O.-Ordov.-O.-Jura
	Pentamerida	M.-Cambr.-B.-Devoon
	Rhynchonellida	M.-Ordov.-recent
	Spiriferida	M.-Ordov.-Jura
	Terebratulida	O.-Devoon-recent.

De Rhynchonellida en Terebratulida, die recent nog voorkomen, waren in het Mesozoicum zeer algemeen. De andere groepen waren hoofdzakelijk of alleen Paleozoïsch. Het zijn vooral de Orthida en Spiriferida geweest, die in de Devoonzee van het Ardennengebied gedomineerd hebben. In de Carboonzee waren daar naast de Spiriferida ook de *Productidae* (orde Strophomenida) van belang.

De indeling van brachiopoden wijkt in de Treatise in veel opzichten af van de voorheen geldende systematiek. Veel geslachten zijn tot families of subfamilies verheven, veel soorten tot genera. De nieuwe genusnamen hebben vaak een voorvoegsel, b.v. *Cyrtospirifer verneuili* in plaats van *Spirifer verneuili*. De vergelijking met oudere literatuur wordt hierdoor wel bemoeilijkt, vooral omdat veel van de literatuur over de Ardennen van vroegere datum is. In dit artikel zijn de nieuwe namen opgenomen. Inkonsequentie in de naamgeving is zo veel mogelijk vermeden.

ENKELE GROEPEN

Orthida zijn biconvex (beide kleppen zijn bol). Er is vaak een lange, rechte slotlijn en doorgaans een open delthyrium en notothyrium (opening voor de steel in resp. steel-

klep en armklep). De schelpen zijn meestal geribd.

Strophomenida hebben over het algemeen één convexe en één concave (holle) klep. Ze hebben een lange slotlijn. De leden van de familie der Productacea hebben geen steel, maar vaak holle stekels op de rand of op het hele schelpoppervlak. Deze dienden tot verankering. Cementatie van de steelklep aan de ondergrond kwam ook voor. Sommige soorten konden zeer lang worden.

Spiriferida hebben een armskelet, dat uit twee lange, spiraalvormig opgerolde kalkbanden bestaat. Naar de uiteinden toe worden de windingen van de spiralen kleiner, zodat een kegelvorm ontstaat. Deze vorm van het brachiidium noemt men spiralia. Overigens kunnen de diverse families uiterlijk zeer veel van elkaar verschillen. Bij de Atrypacea (superfamilie) zijn de kegelpunten van de spiralia naar het midden of naar het midden van de armklep gericht. Deze armklep is daardoor tamelijk groot. Er is een korte slotlijn, de kleppen zijn meestal beribd. (Atrypa, afb. 25, vorig artikel).

De Spiriferacea hebben vaak juist een heel lange slotlijn, wat samenhangt met de positie van de spiralia. De kegelpunten daarvan wijzen zijwaarts. De kleppen kunnen dan ook zeer breed worden. De meeste leden van deze groep zijn beribd en hebben een sulcus (radiale inbochtung in het midden van de steelklep) en een plooi (overeenkomstige uitstulping van de armklep).

Van de Spiriferacea zijn er verscheidene soorten gidsfossiel voor een Devonische of Carbonische etage.

BARVAUX: Gevleugelde Spiriferen langs de "ijzeren weg"

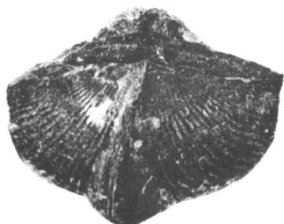
Als er één groep Spiriferen is die veel voorkomt dan is dat wel het geslacht *Cyrtospirifer*. De soorten van dit genus komen voor van het Frasnien (B.-Devoon) tot in het Viséen (O.-Carboon). De afbeeldingen die bij het artikel over de stratigrafie van het Devoon en Carboon gevoegd zijn geven al een indruk van hen. Deze tekeningen betreffen vooral de soorten uit de F2-lagen (Midden-Frasnien).

We zagen eerder, dat er in de buurt van Boussu-en-Fagne en Frasnes een fossielarme laag voorkomt, die de fossielrijke F2-lagen bedekt: de F3-afzetting van het Boven-Frasnien. Deze F3-laag is evenwel niet overal fossielarm. In de buurt van Barvaux-sur-Ourthe bevat hij juist bijzonder mooie en grote brachiopoden-exemplaren van het genus *Cyrtospirifer*. De F3-afzetting bij Barvaux is door het voorkomen van deze Spirifers dan ook terecht bekend.

Cyrtospirifer verneuili



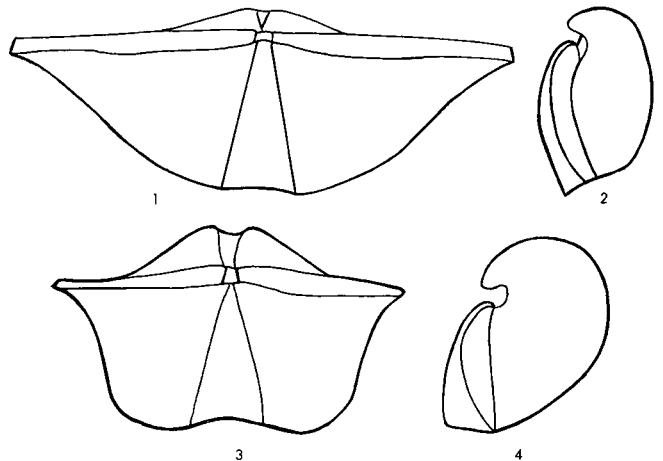
armklep



steelklep

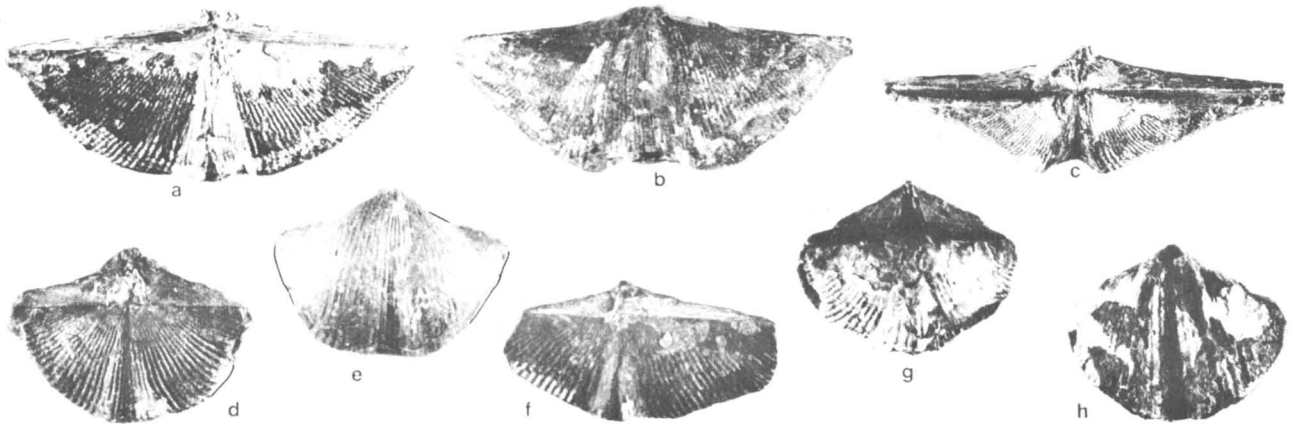
CYRTOSPIRIFERIDAE (familie)

De *Cyrtospiriferen* zijn breder dan lang, de grootste breedte ligt bij de slotlijn, de kleppen zijn bol en hebben vele ribben. De sulcus en plooi zijn sterk ontwikkeld. Mikroornamentering met zeer fijne, concentrische groeilijntjes. Een zeer algemene soort is *Cyrtospirifer verneuili*, die alleen voorkomt in het Frasnien. Deze heeft een vrij grote variatiebreedte, d.w.z. de afmetingen binnen de soort kunnen tamelijk veel verschillen. Deze variatiebreedte komt bij verscheidene *Cyrtospirifers* voor. De Belgische Treatise-medewerker A. Vandercammen, die aan het genus *Cyrtospirifer* in België een studie heeft gewijd, wijst erop, dat er van verscheidene soorten twee hoofdvormen bestaan. Bij de ene vorm wordt de zijkant naar de slotlijn toe veel breder, zodat er een "geveugelde" schaal ontstaat. Bij de andere vorm is de zijkant naar de slotlijn toe niet zo sterk ontwikkeld maar nemen de lengte en hoogte toe, waardoor de schaal een gedrongener indruk geeft. Deze verschillen zouden misschien wijzen op seksueel dimorfisme. Welke vorm bij een mannelijk, welk bij een vrouwelijk exemplaar hoort is niet duidelijk. (Zie afb. 1-4).



1 - 2 : vorm I
3 - 4 : vorm II gerontisch stadium *Cyrtospirifer grabaui*

Verder kunnen er bij enkele soorten *Cyrtospirifera* bij elk van de twee vormen nog drie fasen onderscheiden worden: een jeugd stadium, een volwassen fase en een gerontisch stadium, die behalve grootte- verschillen ook nog vormverschillen vertonen. In het gerontisch stadium zouden de individuen, onder bijzonder gunstige omstandigheden levend, extreme grootte (en ouderdom?) hebben bereikt. De grootte van de twee gerontische vormen is voor een brachiopode bijzonder flink. Ik mat aan exemplaren uit mijn kollektie van de soort *C. grabaui* respectievelijk $8 \times 3 \times 2,5$ en $\pm 8 \times 4,5 \times 3,1$. Binnen één soort zijn er dus 6 variaties in de vorm mogelijk. Voorheen zijn verschillende van zulke varianten wel als aparte soorten aangemerkt. Iets dergelijks is ook bij ammonieten wel voorgekomen. Ook bij deze groep leidden bepaalde grootte-verschillen tot onderscheiding in twee soorten. Huidige onderzoekers nemen nu aan, dat deze verschillen alleen aan verschil van sekse zijn toe te schrijven. Hoe dan ook, een gezelschap *Cyrtospiriferen* uit de omgeving van Barvaux is een heterogene groep. Men zou ze maar allemaal *Cyrtospirifer verneuili* kunnen noemen, als ze niet nog meer kenmerken hadden, waardoor vele (het net niet helemaal zijn. Het gaat om de microornamentering op de buitenzijde van de kleppen en om de



Cyrtospirifer grabau, armklep, x 3/4 **a**
C. grabau, steelklep, x 3/4 **b**
C. grabau, vooraanzicht, x 3/4 **c**

d *C. monticolaformis*, armklep (ware grootte,
e *C. monticolaformis*, steelklep tenzij anders vermeld)
f *C. syringothyriiformis*, armklep
g *C. brodi*, armklep
h *C. brodi*, steelklep

area van de steelklep. Dit is het platte of iets gebogen vlak tussen de bek en de slotlijn, waarin centraal het driehoekige vlakje van het delthyrium zit. Bij *C. verneuili* is dit vlak driehoekig, bij de meeste andere *Cyrtospirifer*-soorten ook; bij de ene soort is de hoogte van de driehoek groter dan bij de andere. De vorm van de area is dan ook een belangrijk determinatiekenmerk. Maar bij de meest voorkomende *Cyrtospirifer* uit Barvaux, en vooral bij de grote exemplaren, (de gerontische vormen) is de area een lang, in de breedte uitgerekt, recht vlak: de begrenzingen van arm- en steelklep lopen parallel (zie afb.). Dit was voor onderzoekers (Paeckelmann, Vandercammen) aanleiding, de *Cyrtospirifer* met o.a. deze hoedanigheid onder te brengen in een aparte soort: *Cyrtospirifer grabau*. Deze *C. grabau* is zeer algemeen in de F3-leien van Barvaux en overheerst er alle andere soorten. Ernaast komt ook *Cyrtospirifer verneuili* voor, maar deze soort, met z'n toch echt afwijkende, driehoekige area, is veel minder algemeen. Nog andere *Cyrtospirifers* kunnen in F3 bij Barvaux gevonden worden.

Het zijn: *C. monticolaformis*, een nieuwe, door Vandercammen geïntroduceerde soort, die evenals *C. verneuili* en *C. grabau* twee vormen, ieder met diverse stadia heeft. Micro-ornamentering en vorm van de area zijn anders dan bij *C. verneuili*. Ook bij *C. syringothyriiformis* zijn er alle vormen en stadia mogelijk. Deze is vrij zeldzaam. Typisch is de asymmetrie: de steeds langvleugelige schaal is aan de ene "vleugel" langer dan aan de andere. De area is hoog, de bek spits. Plooi in armklep nauw en scherp begrensd, grote, tamelijk diepe sinus. Evenmin erg algemeen is *C. brodi*, in twee vormen voorkomend. Deze heeft geen vleugels en is tamelijk rond. De area is bijzonder hoog, de bek spits, de kleppen zijn zeer ongelijk. De plooi is weinig geprononceerd en niet scherp begrensd, de sulcus is wel duidelijk en diep.

DE IJZEREN WEG

Tijdens de aanleg van de spoorlijn Barvaux-Hotton moest er veel grond worden verzet om de baan redelijk horizontaal te doen verlopen. De ene plaats moest worden doorgraven, even verderop moest door ophoging van het terrein een horizontaal vlak worden bereikt. Zo ontstonden er respectievelijk taluds naar beneden en naar boven, van het omringende terrein af gezien. De overtollige grond werd vaak bezijden het talud geworpen. Dit materiaal behoort tot de zg. violette leien van Barvaux (F3). Het is leilig tot kleilig, brokkelig materiaal, waarin de hier-

boven beschreven brachiopoden los voorkomen. Op vele plaatsen langs de spoorweg tussen Barvaux en Hotton zijn deze kunstmatige heuveltjes te vinden, o.a. bij de overwegen Les Mignéés (foto) en Biron. De weg loopt ofwel vlak langs het talud of op enige afstand ervan. Wie mocht gaan zoeken moet wel bedenken, dat grondverplaatsing, vooral boven de weg Barvaux-Hotton, door de beheerders van weg en spoorlijn bepaald niet op prijs gesteld wordt. Wie zich op de taluds waagt, loopt kans beboet te worden. Er zijn trouwens genoeg plaatsen om te zoeken. Op de paden liggen de Spirifers al. Grote, gave exemplaren zijn wel zeldzaam, maar wat wilt u, na zo'n 350 miljoen jaar?

NOG EEN ONTSLUITING (ER ZIJN ER MEER)

Ten zuiden van Barvaux, waar de bebouwing ophoudt ongeveer, loopt linksaf een weg die onder een spoorviaduct door gaat. Daarna rechts aanhouden, langs de spoorlijn. Bij een oud, verlaten huis ligt een eveneens verlaten groeve, waar lagen uit de F2i-afzetting te vinden zijn. Dit materiaal is kalkig en vrij hard. Er liggen daar veel mooie brachiopoden, o.a. veel exemplaren van *Warrenella maureri* (glad, met sulcus en plooi, de zijkan-

slot onderaan op pagina 27



