*Afb. 2. Sassolien of boorzuur is in Toscane een produkt van vulkanische activiteit.*

Dana 265 No.

SASSOLITE

Triclinic $B(OH)_3$

LAGOONS OF TUSCANY
SASSO VALLEY ITALY

Ward's Natural Science Establishm't, Rochester, N. Y.

hete bronnen van Sasso, Toscane (Italië) werd het het eerst gevonden als beige, zijdeglanzende en vettig aanvoelende plaatjes. Ook nu nog levert de vulkanische activiteit in Toscane warmte en boraten op.

### De natriumboraten

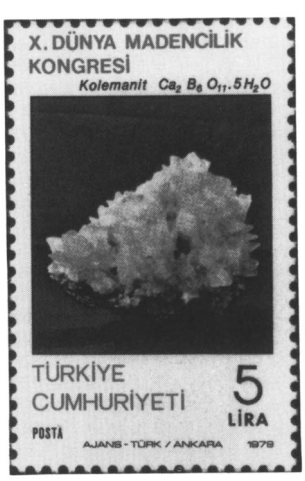
De mineralen Borax, Kerniet, Tincalconiet, Metaboriet, Larderelliet, Ulexiet zijn ontstaan in de boraatafzettingen van Californië, Italië, China, Egypte, Kazachstan, Turkije, Argentinië. Sommige ervan dienen ook heden ten dage als belangrijk boriumerts. Ulexiet vertoont, geprepareerd als "TV-steen", op natuurlijke basis enkele van de eigenaardige eigenschappen van vezeloptieken. Borax kan grote maar moeilijk te conserveren kristallen vormen. Het gezuiverde mineraal wordt of werd gebruikt in de befaamde boraxparel-test (zie ook hier Gea, maart 1986).

### De calciumboraten

Colemaniet, vaak in prachtige kristalgroepen, is genoemd naar W.T. Coleman, de stichter van de Californische boraatindustrie.
Afb. 3. Priceiet (vroeger Pandermiet geheten), Meyerhofferiet, Inyoiet, Probertiet, Hydroboraciet en Inderboriet zijn bekende calciumboraten van de typische boraatafzettingen. Er zijn er nog veel meer.
Weer andere calciumboraten, zoals Calciboriet en Uralboriet komen echter voornamelijk voor in skarngesteenten. Gaudefroyiet bevat ook mangaan en een carbonaatgroep.

### De magnesiumboraten

Boraciet, meestal in fraaie kristalletjes, Kaliboriet, Inderiet, Kurnakoviet en een tiental andere magnesiumboraten vindt men in zoutafzettingen als Stassfurt, Inder (USSR), Californië, etc.




*Afb. 3. De Colemaniet-voorkomens in Turkije zijn zeer bekend. Emet en Bigadic zijn enkele van de grote boraatvoorkomens in dat land. De afgebeelde postzegel is, voor zover valt te achterhalen, de enige met een boraatmineraal.*

*Afb. 4. Salitre (= zoutwinning, met name van nitraten) is voor Chili een van de belangrijkste bestaansmiddelen.*




In metamorfe gesteenten zoals skarnen komen een aantal zeer stabiele, onoplosbare en donkergekleurde magnesiumboraten voor, zoals Warwickiet, Ludwigiet, Fluoboriet, Vonseniet, Pinakioliet.

### Buitenbeentjes

Eveneens uit metamorfe gesteenten afkomstig zijn enkele beryliumboraten, zoals Hambergiet, Berboriet (what's in a name?). Aluminiumboraten zijn de edelsteen Sinhaliet en het ook uit de Eifel bekende Jeremejewiet. Een zevental mangaanboraten en zelfs een tin- en een tantaalboraat completeren dit geheel.
Weer wel uit zoutige milieus stammen een aantal strontiumboraten en zowaar twee koperboraten.

## NITRATEN

Op de hooggelegen pampa's in Chili vinden we over zo'n 700 km lengte de met nitraat geïmpregneerde afzettingen die *caliche* genoemd worden. Afb. 4. Waarvan precies al die stikstof voor de nitraten afkomstig is, is niet duidelijk. Biogene processen (waarschijnlijk), vulkanische activiteit of elektrische ontladingen (?!) zouden de twee meter dikke pakketten hebben doen ontstaan.
Het Chileense natriumnitraat (Nitratiet of Nitronatriet, Chilisalpeter, Natronsalpeter: $NaNO_3$) bevat af en toe jodaten en chromaten.
Veel zeldzamer dan Nitratiet zijn Niter (Nitrokaliet, Kalisalpeter) en de acht andere nitraten.
Het nog veel zeldzamer stel jodaten komt eveneens voornamelijk in Chili voor.

### LITERATUUR

H.J. Roessler: Lehrbuch der Mineralogie; 2e druk, 1981, VEB Verlag, Leipzig, DDR.
M. Fleischer: Glossary of mineral species; 5th ed., 1987, The Mineralogical Record, Tucson, Arizona.
R.A. Kühnel: Carbonaat-mineralen: hun determinatie via chemische analyse, I en II; in: Gea, vol. 19 (1986), nr. 1 en 2.

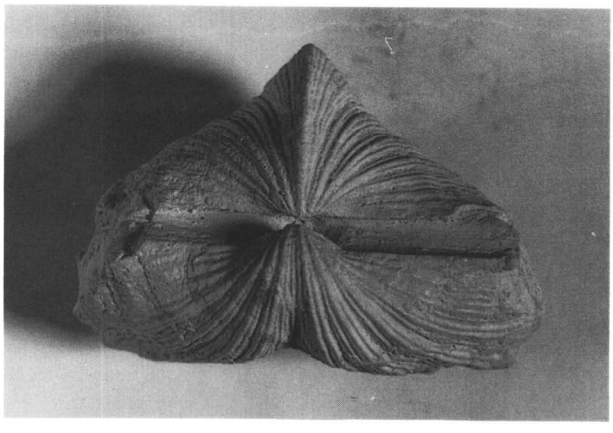
---

**BRACHIOPODEN, deel II,** door Dr. C.F. Winkler Prins (deel I van deze serie verscheen in Gea, vol. 22, nr. 3)

## Stekels

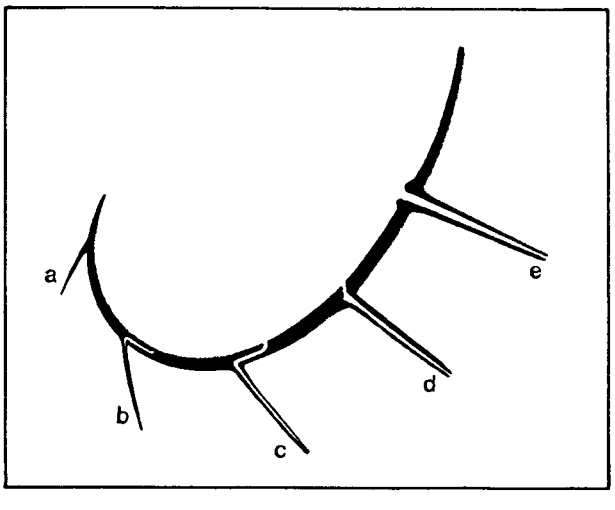
De stekels worden als een versieringskenmerk gezien, maar in feite hadden zij een belangrijke functie. Men kan verschillende vormen onderscheiden met verschillende functies. Bij los op de bodem levende brachiopoden hebben een beperkt aantal vrij grote stekels (afb. 35-36) veelal een stabiliserende functie, om te voorkomen, dat zij ondersteboven gekiept worden door golven b.v. Daar zij hol zijn, groeilijnen vertonen en een open verbinding met de mantelholte hebben, moeten zij door uitstulpingen van de mantel gevormd zijn. Een deel van de holle stekels is naderhand van binnenuit afgesloten, nadat de mantel zich uit de stekel teruggetrokken heeft. Het belang van hun functie wordt onderstreept door het feit, dat de costae vaak boven een stekel samensmelten en daaronder weer splitsen.

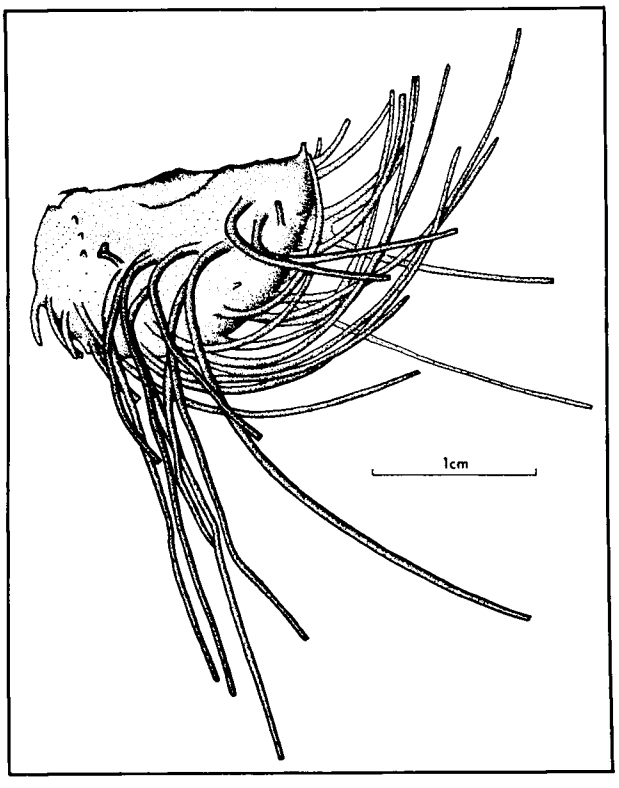
Een groot aantal dunne stekels langs de commissuur (afb. 37) heeft vooral een beschermende functie. Uit de opening aan het eind zal een seta gestoken hebben als tastorgaan. Vooral met zeer lange stekels zal het dier tijdig gewaarschuwd zijn voor gevaar. Tevens zullen stekels op de armklep bij concavo-convexe schelpen kunnen verhinderen, dat andere organismen zich aan de schaal vasthechten.



*Afb. 34. Duidelijke bundeling van de costae bij* Neospirifer timorensis *(Martin, 1881) uit het Perm van Timor (Indonesië); breedte 7 cm.*

*Afb. 35. Grote stekels ter stabilisering van de schaal, die los in het sediment ligt. De laatste stekels (c-e) zijn nog met het inwendige verbonden, terwijl de oudere stekels (a-b) al afgesloten zijn door schaalmateriaal.*




*Afb. 36. Zijaanzicht van* Marginifera *sp. met de stekels, waarmee hij in het sediment verankerd was, nog bewaard; Perm van Texas (USA); lengte schaal (zonder stekels) 17 mm.*

Een geheel andere groep stekels is niet hol maar massief en meer te vergelijken met knobbels, die soms optreden. Een speciaal geval vormen de platte stekels, die het verlengde vormen van groeilamellen (afb. 38). Zij zijn op dezelfde manier gegroeid als de lamellen, waarbij dus om de een of andere reden (setae?) sommige delen van een lamel veel verder uitgroeiden dan andere. Ook deze stekels hebben waarschijnlijk een beschermende functie gehad, evenals de randstekels bij rhynchonelliden met een duidelijke geniculatie (afb. 25-26). De randstekels zijn uitgroeisels van de zigzag-rand en liggen aan de binnenzijde van de andere klep, wanneer de schaal gesloten is.
Ook kunnen stekels optreden in het inwendige van de armklep, als een rand om het viscerale gedeelte (afb. 22), om zodoende de vitale organen te beschermen.
Ook op microscopische schaal kunnen stekeltjes voorkomen (zie afb. 39); het is niet duidelijk wat voor functie deze hadden.

## Kleur

De schaal van de meeste levende brachiopoden vertoont geen opvallend kleurpatroon. In het algemeen overheerst de bruine kleur van het periostracum. De fosfaatschalen zijn ook meestal bruin van kleur, vaak met concentrische donkere en lichtere banden (afb. 40). Ook fossiel vindt men dit. De kalkschalen zijn meest rose of crême-wit. Bij fossiele schalen is het moeilijk na te gaan of de bewaard gebleven kleuren primair ontstaan zijn of later door diagenese. Ook kunnen bepaalde patronen secundair ontstaan door selectieve opname van mineralen, vooral bij (pseudo)punctate schalen (afb. 39). Toch zijn er wel bepaalde bandpatronen in zigzag-vorm gevonden die waarschijnlijk origineel zijn, al weten we niet of de kleur oorspronkelijk ook donkergrijs was of uit organische kleurstoffen bestond, die omgezet zijn in koolstof.

# De levenswijze van brachiopoden

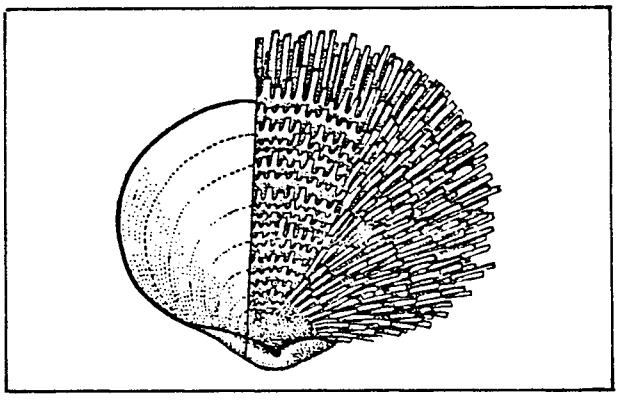
Vooral in het Paleozoïcum leefden de brachiopoden in praktisch alle milieus van de niet erg diepe zee. Feitelijk namen zij dezelfde plaatsen in die tegenwoordig door de in zee levende tweekleppige weekdieren worden ingenomen.
Brachiopoden beginnen hun leven als een larve, die vrij in zee zwemt, of liever: vooral passief door zeestromingen vervoerd wordt. Hierdoor kunnen deze sessiele dieren zich toch vrij snel verspreiden. Landmassa's en ongunstige zeestromingen vormen hierbij een belemmering, evenals temperatuursverschillen. Na enige tijd (enkele dagen tot weken) hecht de larve zich vast door middel van de "steel", die zich aan het achtereinde ontwikkelt. Op deze plaats blijft het dier voor de rest van zijn leven. De steel kan zich niet alleen aan harde voorwerpen hechten, zoals rotsen, schelpen, zeeleliestelen en dergelijke, maar ook aan zachte organismen (b.v. zeewier) en los sediment (door zich te vertakken, afb. 9). Bij een deel van de brachiopoden (b.v. veel strophomeniden) verdwijnt de steel en komt de schaal los op de bodem in het sediment te liggen. Hierbij is het van extra groot belang dat de schaal stabiel blijft liggen. Dit wordt bereikt door de umbo zwaar te maken (zoals bij duikelpoppetjes, vergelijk ook afb. 9), door extra kalkafscheiding, door de groei van stabiliserende stekels (afb. 36), of door een groot draagvlak te vormen, b.v. een zeer grote interarea (afb. 41). Een extreme vorm is die, waarbij een klep geheel of gedeeltelijk met het substraat vergroeit. Uiteraard moet het dier ervoor zorgen, dat de commissuur (voorrand), die normaal geopend is voor voedselopname en ademhaling, boven het sediment uitsteekt, omdat het dier anders zou stikken. De geniculate groeiwijze is hiervoor een geslaagde aanpassing, waarbij de "sleep" soms een aanzienlijke lengte kan bereiken (afb. 23), vooral in modderige sedimenten. Een speciaal geval zijn vormen zoals *Lingula*, die gedeeltelijk ingegraven leven in het zand en zich met behulp van hun steel in het gat terug kunnen trekken (afb. 8). Hierdoor kunnen zij zelfs in de getijdenzone leven.

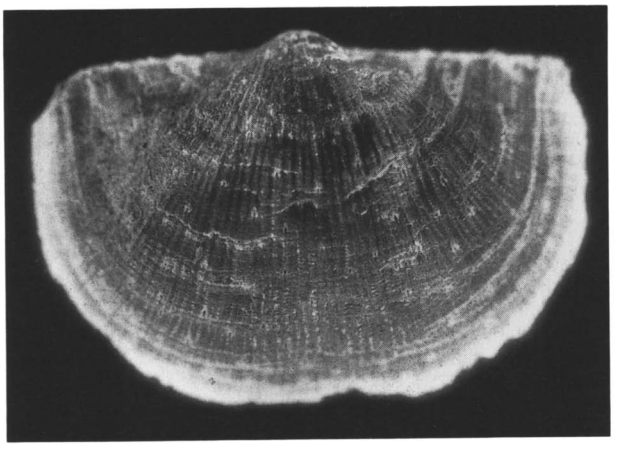
In de loop van de tijd hebben de brachiopoden zich telkens op verschillende wijze aan de verschillende milieus aangepast. Vooral in tropische rif-milieus ontstonden spectaculaire aanpas-



*Afb. 37. Steenkern en afdruk van* Karavankina *cf.* rakuszi *Winkler Prins, 1968 uit het Boven-Carboon van Spanje, waarbij de talrijke dunne stekels langs de commissuur goed te zien zijn, die langer zijn dan de schaal zelf; lengte schaal (zonder stekels) 1 cm.*

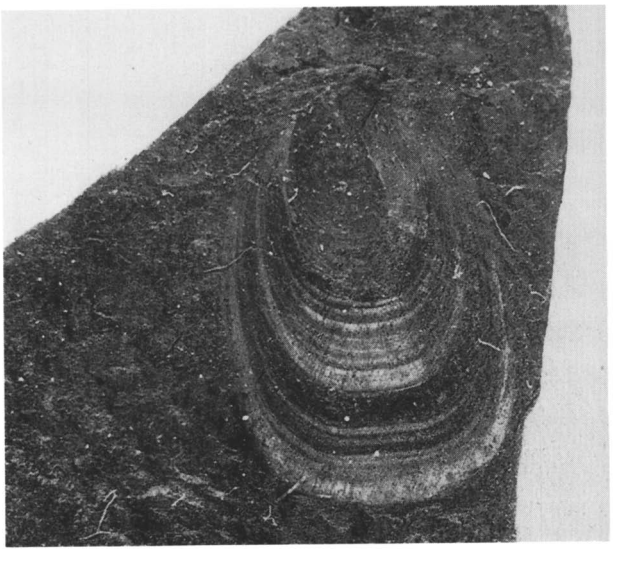
*Afb. 38. Schematische tekening van de Permische* Cleiothyridina pectinifera *Sowerby, 1840 met groeilamellen, die eindigen in stekels, in verschillende conserveringstoestand. Als de groeilamellen geheel weggeërodeerd zijn, is er van deze stekels geen spoor over; breedte schaal 1 cm.*





*Afb. 39. Ornamentatie van* Neochonetes acanthophorus *(Girty, 1934), vermoedelijk ontstaan door selectieve verwering; Boven-Carboon van Spanje; breedte 1½ cm. De lichte puntjes zijn de plaatsen waar kleine oppervlaktestekels gezeten hebben.*

*Afb. 40.* Lingula squamiformis *(Phillips, 1836) uit het Onder-Carboon van Spanje met duidelijke (bruine) kleurbanden; lengte 1½ cm.*



singen, zoals de op koralen lijkende richthofeniden (afb. 42). Doordat de brachiopoden zich aan andere organismen, zoals wieren, kunnen vasthechten en daarom boven de bodem konden leven, worden ze zelfs gevonden in zwarte schalies, die wijzen op een zeer zuurstofarm bodemwater. Het is daarbij ook mogelijk, dat zij met het wier in een dergelijk gebied binnengedreven zijn en er niet echt geleefd hebben. De verschillende associaties geven een goed beeld van de (veranderende) levensomstandigheden in een bepaald gebied. Uiteraard veranderen deze associaties in de loop van de tijd. Gedurende het Mesozoïcum en vooral in het Kenozoïcum werden de brachiopoden echter langzaam maar zeker uit de verschillende milieus verdrongen door de tweekleppige weekdieren.

# De systematiek van brachiopoden

Er kan uiteraard slechts in vogelvlucht een overzicht gegeven worden van de brachiopoden. Het brachiopoden-gedeelte van de "Treatise on Invertebrate Paleontology", waarin alle genera summier beschreven worden, besloeg in 1965 al twee dikke delen en intussen is het aantal genera ongeveer verdubbeld. Zie voor voorbeelden van de diverse groepen brachiopoden ook het nog volgende hoofdstuk "Vindplaatsen".

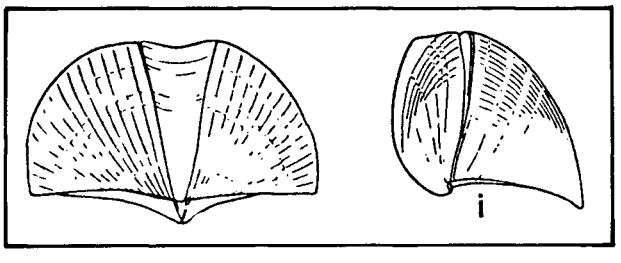
## INARTICULATA

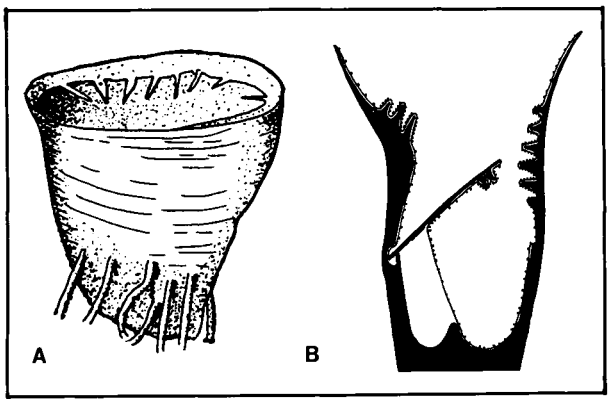
Het belangrijkste kenmerk van de inarticulaten is, dat zij geen duidelijke slotstructuur hebben om de twee kleppen bij elkaar te houden, maar dit doen door middel van spieren. Een deel van de inarticulaten is makkelijk te herkennen, omdat hun schaal is opgebouwd uit fosfaat en organisch, chitineus materiaal. Sommigen vinden dit kenmerk zo belangrijk, dat kort geleden voorgesteld is deze brachiopoden als een aparte klasse, de Lingulata, af te splitsen, waarbij aangenomen wordt, dat zij apart ontstaan zijn. Dit is echter niet algemeen aanvaard. De overeenkomsten zijn m.i. belangrijker dan dit verschil.

### Lingulida

Dit is de meest conservatieve groep brachiopoden, die bijna onveranderd van het Cambrium tot Recent geleefd heeft. Hun schaal is biconvex; hij bestaat meestal uit fosfaat en doet denken aan een vingernagel (afb. 40). Dat zij zo lang overleefd hebben, is waarschijnlijk te danken aan het feit, dat zij onder zeer ongunstige omstandigheden kunnen leven en daardoor weinig competitie van andere organismen hebben, en bovendien niet gespecialiseerd zijn. Het geslacht *Lingula* verdient een ereplaats in het "Guinness Book of Records", daar het zo'n 450 miljoen jaar bestaat - sinds het einde van het Ordovicium - en heden ten dage een van de meest voorkomende brachiopoden is. Het is echter mogelijk dat

*Afb. 41.* Syringothyris, *een Carboon-brachiopode met een zeer grote interarea (i), waarop hij rustte; breedte 4½ cm.*




*Afb. 42. De rifbewonende richthofeniden vertonen een grote gelijkenis met koralen. De armklep zit binnenin de kegelvormige steelklep. A: Uitwendige van* Prorichthofenia *sp. uit het Boven-Carboon; hoogte 2 cm. B: Dwarsdoorsnede van een* Richthofenia *uit het Perm van Sicilië (Italië); hoogte 4 cm.*

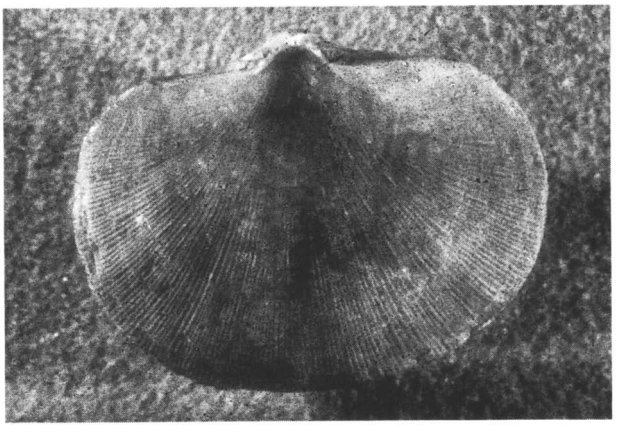
dit record ten dele op schijn berust, omdat het zeer eenvoudige vormen zijn met weinig kenmerken, voornamelijk de spierindrukken. Bij de meeste Paleozoïsche vormen zijn die spierindrukken slecht of niet bekend, zodat het zeer wel mogelijk is, dat deze eigenlijk tot een ander geslacht behoren. Niettemin zijn de constante uiterlijke vorm en levenswijze een opmerkelijk feit.

De **Trimerellacea** vormen een aparte groep met een kalkschaal en een vrij gecompliceerde inwendige bouw; het is daarom niet zeker of zij wel tot de Lingulida gerekend moeten worden.

### Acrotretida

Ook deze groep omvat zowel brachiopoden met een fosfaat- als met een kalkschaal. Zij zijn min of meer cirkelvormig in omtrek, waarbij de ene klep conisch is en de andere bijna vlak. De steelopening ligt meestal centraal. Evenals de vorige orde komen zij van het Onder-Cambrium tot Recent voor.

De **Acrotretidina** (afb. 16) hebben een fosfaatschaal, terwijl de **Craniidina** een kalkschaal hebben. Beide groepen hebben ook zeer lang levende geslachten: *Discinisca* van de Jura tot Recent b.v. en *Crania* van het Krijt tot Recent, waarbij ook Carboon-Perm-vormen tot dit laatste geslacht gerekend worden, maar m.i. ten onrechte. Een gebrek aan gedetailleerde kennis van de inwendige structuur (spierindrukken) speelt ons ook hierbij parten.



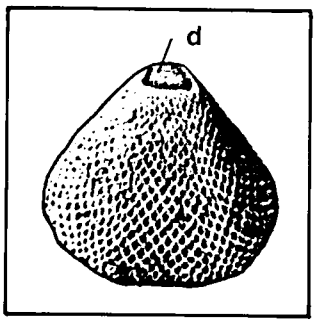
*Afb. 43.* Schizophoria resupinata *(Martin, 1809) uit het Onder-Carboon van België; breedte 2½ cm.*

## Obolellida

Deze groep heeft cirkelvormige tot ovale kalkschalen met een goed ontwikkelde pseudo-interarea. Zij kwamen alleen in het Cambrium voor.

## Paterinida

Dit is een vergaarbak voor fosfatische brachiopoden met een pseudo-interarea. Hun inwendige structuur is ten dele slecht bekend. Zij leefden in het Cambrium en Ordovicium.




*Afb. 44.* Dictyonella *uit het Siluur van Engeland met driehoekige "steelplaat" (d) en een schaaloppervlak bestaande uit putjes, een soort honingraat-structuur vormend; hoogte 9 mm.*

# ARTICULATA

De articulate brachiopoden hebben een kalkschaal bestaande uit een primaire en een secundaire laag. Zij hebben een slotstructuur om de twee kleppen op hun plaats te houden, bestaande uit tanden en tandkassen en/of een uitsteeksel midden op de slotrand, het zogenaamde "cardinale proces".

## Kutorginida

Deze groep heeft een kalkschaal met een interarea met delthyriale opening. De area in de armklep is verschillend ontwikkeld, waarbij simpele tanden en tandkassen optreden, die nog niet volledig ontwikkeld zijn. Al met al vormt deze groep een overgang tussen de inarticulate en de articulate brachiopoden. Zij komen in het Onder- en Midden-Cambrium voor.

## Orthida

Deze groep primitieve articulaten hebben gedurende het hele Paleozoïcum geleefd en hebben zich waarschijnlijk uit de Kutorginida ontwikkeld. Zij hebben een dubbelbolle (biconvexe) schaal en goed ontwikkelde interarea's met een delthyrium, dat gedeeltelijk gesloten kan zijn door delthyriale platen. Hun vorm is afgerond vier- of vijfhoekig (afb. 43). De schaalstructuur is meestal impunctaat, maar kan ook punctaat of pseudopunctaat zijn. De versiering bestaat voornamelijk uit costae, maar soms zijn ook rugae of groeilamellen ontwikkeld. De Enteletidae hebben een plicate schaal.

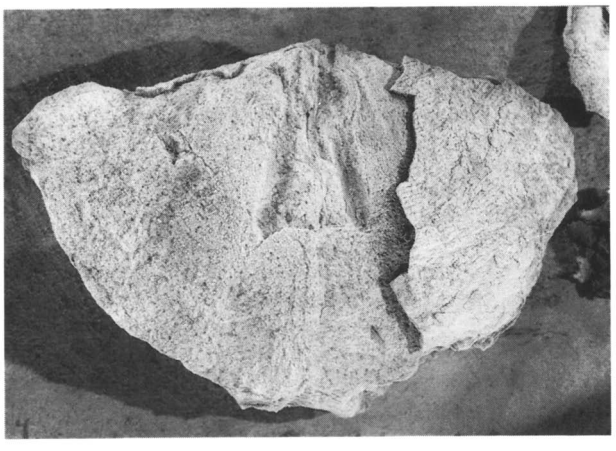
De **Clitambonitidina** onderscheiden zich van de Orthidina, doordat de tandplaten met het septum vergroeid zijn tot een spondylium en doordat één van beide kleppen concaaf kan zijn. Zij komen alleen tijdens het Ordovicium voor.

De **Triplesiidina** zijn impunctaat en onderscheiden zich van de Orthidina door een gevorkt cardinaal proces en de afwezigheid van een interarea in de armklep. Zij zijn zeer variabel van vorm en leefden gedurende het Ordovicium en Siluur.

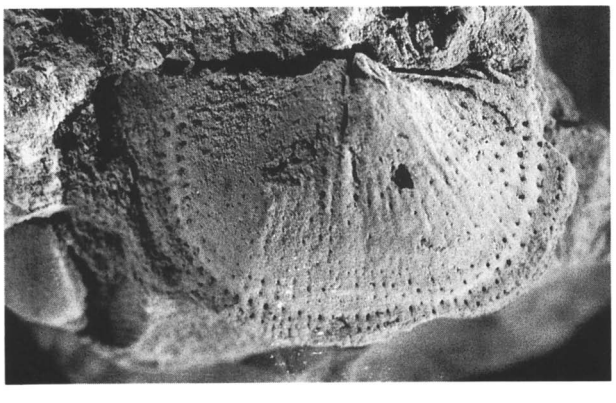
## Strophomenida

De strophomeniden zijn meestal concavo-convex, soms resupinaat of geniculaat, met variabel ontwikkelde interarea's (soms afwezig). Steelopening in volwassen dieren vaak afwezig, zodat de schaal los in het sediment lag of vastgegroeid was, soms door middel van stekels. Schaalstructuur pseudopunctaat, soms impunctaat of punctaat. Tot deze groep reken ik ook enige aberrante vormen, waarvan het niet geheel zeker is tot welke orde ze behoren, n.l. de Dictyonellidina en Thecideidina. Zonder deze groepen erbij hebben de Strophomenida van het Ordovicium tot de Jura geleefd. Met de Thecideidina erbij leven ze heden ten dage nog.

De **Dictyonellidina** zijn punctaat en hebben ventraal van de umbo (dus niet in de interarea) een grote steelopening, die praktisch geheel afgesloten is door een driehoekige plaat. Zij bestaan uit twee families, die weinig met elkaar te maken lijken te hebben en ook in de tijd duidelijk gescheiden zijn. Mijn verwachting is, dat zal blijken dat zij niets met elkaar te maken hebben en mogelijk zelfs tot verschillende orden zullen behoren. De onderbrenging bij de Strophomenida is arbitrair, vooral wat betreft de Eichwaldiidae.
De Eichwaldiidae zijn biconvex en hebben lange tandkassen. Sommige soorten hebben een schaaloppervlak bestaande uit putjes (afb. 44). De Isogrammatidae (afb. 45) zijn gewoonlijk



*Afb. 45. Steenkern met schaalrest van steelklep van* Isogramma davidsoni *Barrois, 1882, waarbij de inwendige afdruk van de driehoekige "steelplaat" te zien is; Boven-Carboon van Spanje; breedte 8 cm.*

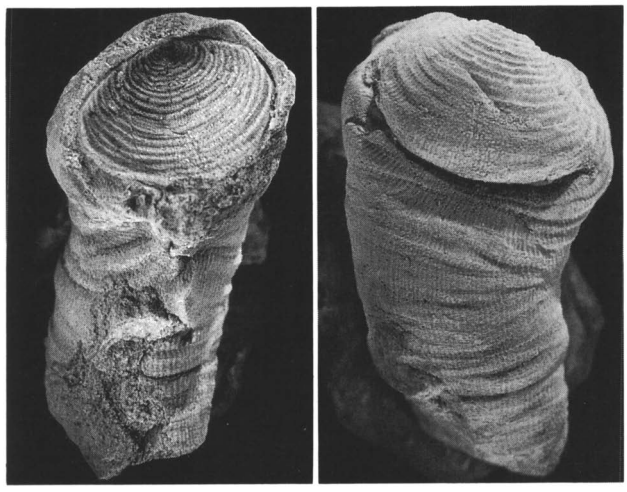


*Afb. 46. Steenkern van* Neochonetes granulifer *(von Keyserling, 1846) uit het Boven-Carboon van Spanje, waarbij duidelijk de (opgevulde) kanalen in de interarea te zien zijn, die overgaan in de afdrukken van de stekels in het gesteente; breedte 14 mm.*

concavo-convex, hebben een rugose versiering en soms een plicate schaal, een goed ontwikkeld cardinaal proces en kleine tandkassen.

De **Chonetidina** zijn kleine concavo-convexe brachiopoden (behalve de grote Daviesiellidae, die tijdens het Onder-Carboon in een rifmilieu leefden) en worden gekenmerkt door een rij stekels langs de achterste rand van de interarea van de steelklep, die via kanalen in de interarea met het inwendige verbonden zijn (afb. 46). De schaal is versierd met costae of glad en bezaaid met microscopische stekeltjes (afb. 39). De Mesozoïsche vormen (Koninckinacea) hebben geen stekels, maar worden toch op grond van hun schaalstructuur tot deze suborde gerekend, hoewel sommigen ze tot de Athyrididina rekenen. Deze groep komt voor van het einde van het Ordovicium tot in de Jura, waarbij de typische chonetiden (met stekels) aan het einde van het Paleozoïcum uitsterven.

De **Productidina** zijn een zeer gevarieerde groep brachiopoden, die stekels hadden op de steelklep en soms ook op de armklep. Vooral in een rifmilieu treden soms bizarre vormen op, zoals *Proboscidella* met zijn buisvormige steelklep (afb. 47) en de op koralen lijkende Richthofeniacea (afb. 42). Ook kwamen er de grootste brachiopoden voor, die ooit geleefd hebben, de Gigantoproductidae (afb. 48). De stekels dienden om de losse kleppen te stabiliseren, ter aanhechting (b.v. aan zeeleliestelen, zie afb. 30) en ter bescherming. Sommige vormen hechtten zich niet alleen met stekels vast maar ook met het umbonale gedeelte van de schaal (afb. 49). De versiering bestaat uit costae en/of rugae en stekels, terwijl ook groeilamellen kunnen optreden

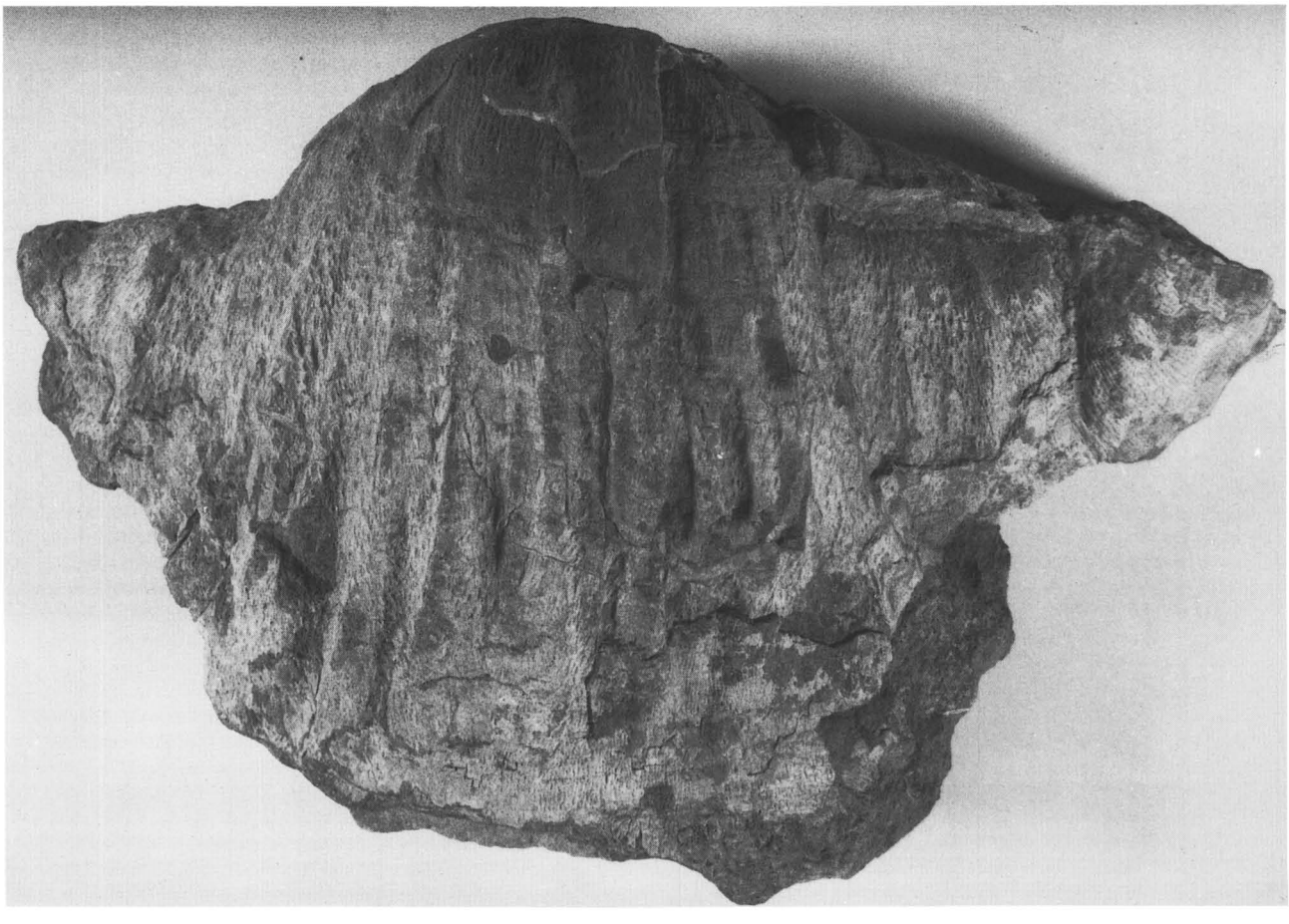


*Afb. 47.* Proboscidella proboscidea *(de Verneuil, 1840) uit het Onder-Carboon van België, met buisvormig verlengde steelklep en dekselvormige armklep; lengte 2 cm.*

(afb. 31). De groep ontstond in het Devoon en domineerde de fauna's gedurende het Carboon en Perm, waarbij ze aan het eind van het Perm uitstierven (enkele soorten zijn nog bekend van het basale gedeelte van de Trias).

De Oldhaminidina vormen een zeer aberrante groep brachiopoden zonder versiering, met de steelklep veelal vastgehecht aan andere organismen (direct of door middel van stekels) en de armklep grotendeels bestaande uit een interne plaat met diepe insnijdingen, die voor ondersteuning van de lofofoor diende (afb. 50). Daar zij, evenals de Chonetidina en Productidina, een

*Afb. 48.* Gigantoproductus giganteus *(Sowerby, 1822) uit het Onder-Carboon, de grootste en zwaarste brachiopode die ooit geleefd heeft; breedte 25 cm.*





*Afb. 49.*"Alexenia" adhaerescens *(Ivanov, 1935), vastgehecht door middel van het umbonale deel van de steelklep, de zogenaamde cicatrix; Boven-Carboon van Spanje; breedte 1½ cm.*

pseudopunctate schaalstructuur hebben en aan andere organismen vastgehecht kunnen zijn, neemt men aan, dat zij van de productiden afstammen. Zij leefden van het Boven-Carboon tot de Onder-Trias.

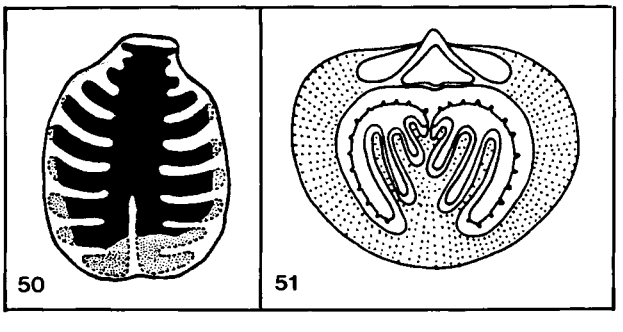
De positie van de Thecideidina is onzeker. Hun punctate schaalstructuur maakt, dat men deze groep niet tot de Strophomenida rekende, maar de sterke overeenkomst in vorm van het ondersteuningsapparaat voor de lofofoor (afb. 51) met dat van de Oldhaminidina maakt, dat sommigen een verwantschap tussen deze subordes aannemen, wat mij heel aannemenlijk lijkt. Hun voorkomen van de Trias tot Recent maakt dit heel wel mogelijk, evenals bepaalde overeenkomsten in de schaalstructuur.

## Pentamerida

Deze groep is in het algemeen biconvex met een impunctate schaalstructuur. In de steelklep zijn de tandplaten vergroeid tot een spondylium. De schaal is glad of costaat, waarbij de ribben vaak alleen op het voorste deel van de schaal voorkomen. De vaak optredende verdikking van de schaal in het umbonale gedeelte maakte, dat zij stabiel op of in het sediment lagen, ook

*Afb. 50. Armklep (zwart, gereconstrueerde gedeelte grijs) van de oldhaminide* Lyttonia catenata *Wanner & Sieverts, 1935 uit het Perm; lengte 3 cm.*

*Afb. 51. Afbeelding van het inwendige van de armklep van* Thecidea papillata *(von Schlotheim, 1813) met armskelet; Boven-Krijt bij Maastricht; breedte 7 mm.*

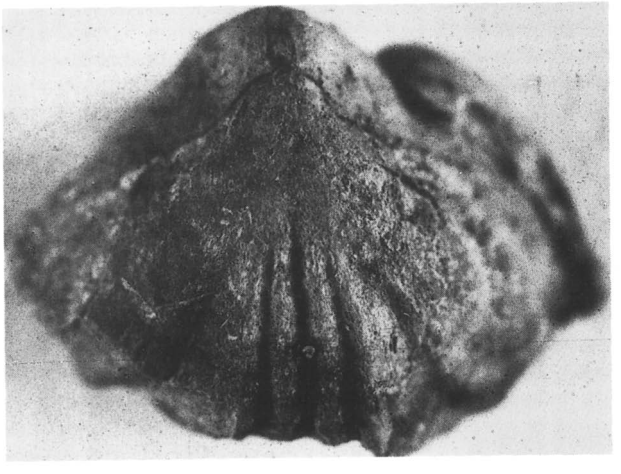



als de steel niet meer functioneel was. Zij komen voor van het Cambrium tot het Boven-Devoon; als men de Stenoscismatacea tot de Pentamerida rekent tot het einde van het Perm.

## Rhynchonellida

Schaal meestal biconvex en impunctaat, soms punctaat (Rhynchoporacea). Hun vorm is karakteristiek: driehoekig tot bijna kogelvormig met een kleine spitse umbo. De tandplaten vormen normaliter geen spondylium. Volwassen Uncinulidae hebben een geniculate schaal, waarbij inwendig randstekels kunnen optreden (zie afb. 24-26). De Rhynchonellida komen van het Ordovicium tot Recent voor, waarbij de Rhynchoporacea alleen uit het Carboon en Perm bekend zijn. Merkwaardig is, dat de rhynchonelliden twee bloeiperioden hebben gekend, n.l. in het Devoon en in de Jura/Krijt.
De Stenoscismatacea (Devoon-Perm) worden meestal tot de Rhynchonellida gerekend, ondanks de aanwezigheid van een spondylium in de steelklep (afb. 52).

*Afb. 52. Steelklep van* Stenoscisma winkleri *Martínez Chacon, 1977; Boven-Carboon van Spanje; breedte 2 cm.*



## Atrypida

Punctate of impunctate, meest biconvexe brachiopoden met een vrij grote lichaamsholte, waarin zich twee spiraalgewonden armskeletten bevinden, die naar het midden of zijwaarts gericht zijn. Zij worden ook wel als onderdeel van de Spiriferida beschouwd.

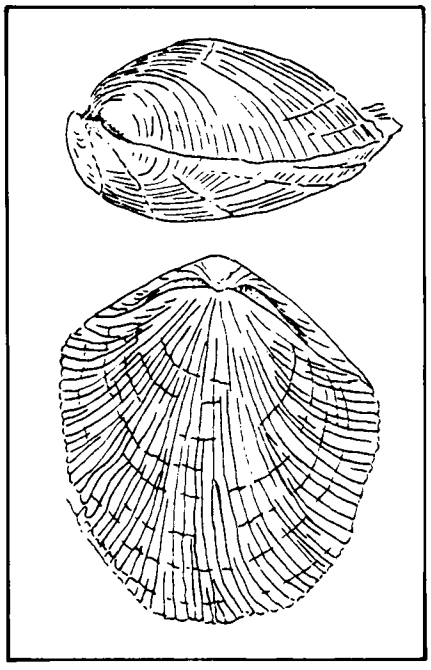
De **Atrypidina** zijn impunctaat, terwijl de versiering uit costae of plicae, soms met groeilamellen, bestaat of afwezig is; de interarea's zijn klein, soms afwezig. Zij zijn meestal ovaal van vorm (afb. 53), soms resupinaat. Vooral in het Devoon zijn zij een belangrijke groep, maar ze komen al vanaf het Ordovicium voor.

De **Retziidina** zijn eveneens plicaat of costaat (afb. 54), ten dele punctaat (Retziacea), ten dele impunctaat (Athyrisinacea). De spiralia zijn zijwaarts gericht. De Retziidina komen van Boven-Siluur tot en met Trias voor.

De **Athyrididina** zijn impunctaat met gladde of plicate schaal, waarbij groeilamellen kunnen optreden, die soms in stekels uitlopen (afb. 38). De interarea in de steelklep is rudimentair of afwezig, de steelopening is een rond gat in de umbo. Zij komen van het Boven-Ordovicium tot in de Trias voor.

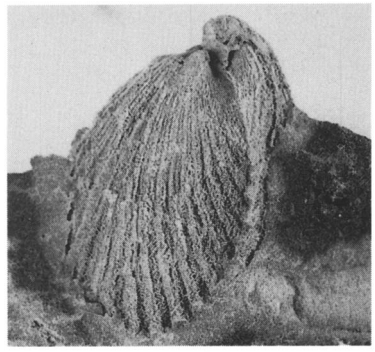
## Spiriferida

De spiriferen (afb. 55) hebben veelal een karakteristieke breed-driehoekige vorm door het zijwaarts gerichte, spiraalgewonden

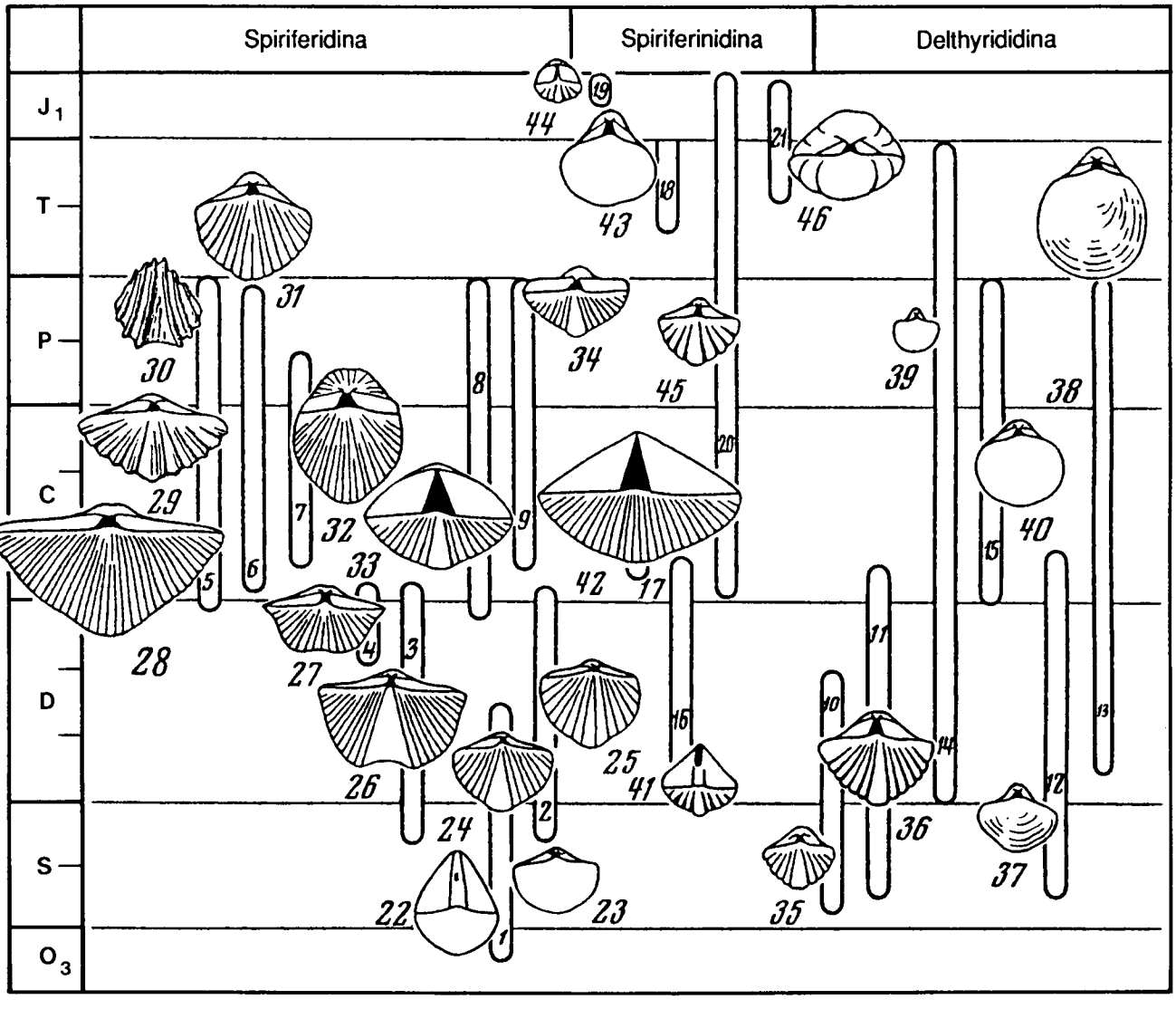


*Afb. 53. Tekening van een atrypide,* Desquamatia prisca gladbachensis *Jux, 1965 uit het Devoon van Duitsland; lengte 2 cm.*

*Afb. 54. Steenkern van* Hustedia *sp. uit het Boven-Carboon van Spanje; lengte 1½ cm.*



*Afb. 55. Overzicht van de Spiriferida:*
*1 = Cyrtiidae, 2 = Costispiriferidae, 3 = Spinocyrtiidae,*
*4 = Cyrtospiriferidae, 5 = Spiriferidae, 6 = Brachythyrididae,*
*7 = Choristitidae, 8 = Syringothyrididae, 9 = Paeckelmanellidae,*
*10 = Guerichellidae, 11 = Delthyrididae, 12 = Reticulariidae,*
*13 = Elythidae, 14 = Ambocoeliidae, 15 = Martiniidae,*
*16 = Cyrtinidae, 17 = Davidsoniidae, 18 = Laballidae,*
*19 = Suessiidae, 20 = Spiriferellinidae, 21 = Spiriferinidae;*
*22* = Cyrtia, *23* = Eospirifer, *24* = Striispirifer, *25* = Costispirifer,
*26* = Spinocyrtia, *27* = Cyrtospirifer, *28* = Spirifer, *29* = Neospirifer,
*30* = Spiriferella, *31* = Brachythyris, *32* = Choristites,
*33* = Syringothyris, *34* = Pterospirifer, *35* = Howellella,
*36* = Delthyris, *37* = Eoreticularia, *38* = Permophricodothyris,
*39* = Ambocoelia, *40* = Martinia, *41* = Cyrtina, *42* = Davidsonina,
*43* = Laballa, *44* = Suessia, *45* = Spiriferellina, *46* = Spiriferina.

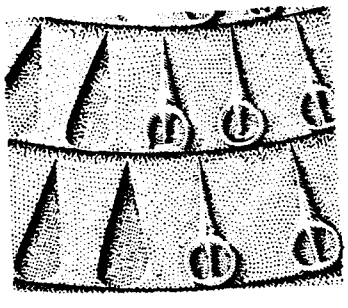


armskelet. Zij zijn biconvex met gladde, plicate of costate schaal, waarbij soms stekels kunnen optreden. De interarea's zijn goed ontwikkeld. De schaalstructuur is punctaat of impunctaat.

**Spiriferidina.** Schaal impunctaat met typische spiriferen-vorm (afb. 5, 34). Zij komen vanaf het Boven-Ordovicium tot einde Perm voor.

**Delthyrididina.** Deze eveneens impunctate groep spiriferen omvat veel "gladde", kogelronde vormen, vooral in de superfamilie Reticulariacea. De microversiering bestaat veelal uit lamellen en stekels, die niet met het inwendige van de schaal verbonden zijn en vertakt kunnen zijn. Merkwaardig zijn de "dubbelloops" stekels van *Phricodothyris* (afb. 56). De Delthyrididina komen van het Onder-Siluur tot eind Trias voor, waarbij de meeste families tot het Paleozoicum beperkt zijn.

**Spiriferinidina.** De schaal is punctaat en heeft oorspronkelijk de typische spiriferen-vorm en -versiering. In het Mesozoicum komen ook gladde vormen voor, die op de (impunctate) Reticulariacea lijken. De Spiriferinidina komen van het Onder-Devoon tot de Onder-Jura voor; toen stierven de spiriferen uit.



*Afb. 56. Resten van "dubbelloops" stekels op het schaaloppervlak van* Phricodothyris *sp. (sterk vergroot) uit het Carboon.*

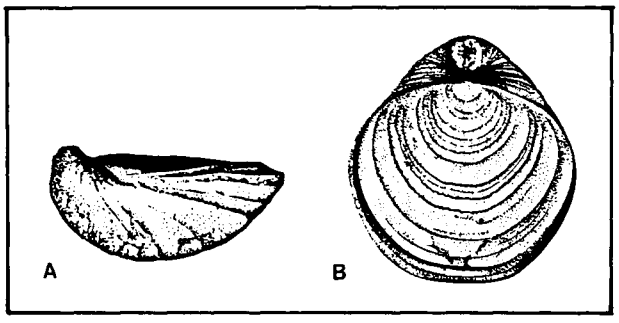
## Terebratulida

Punctate, meest ovale schalen, die glad zijn, costaat of plicaat, waarbij in het laatste geval de plooien veelal tot het voorste deel van de schaal beperkt zijn. De steel is meestal goed ontwikkeld. Het armskelet bestaat uit een meer of minder gecompliceerd juk (dus geen spiralen).

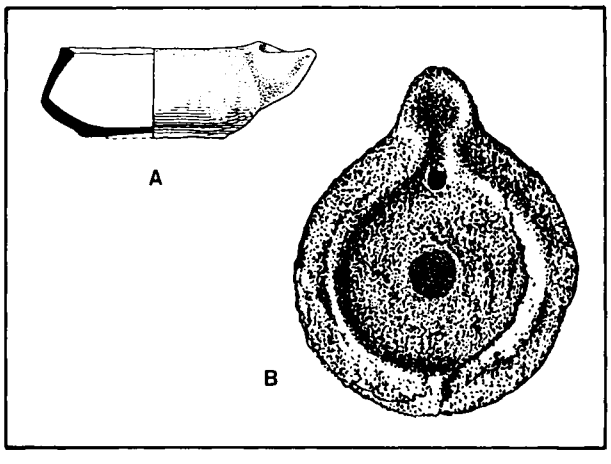
De **Centronellidina** zijn de meest primitieve terebratuliden en zij komen alleen in het Paleozoïcum voor. Het armskelet is simpel.

De **Terebratulidina** hebben een kort armskelet. Zij hebben meestal een ovaal-ronde vorm en een goed ontwikkelde umbo met een forse steelopening, waardoor zij sterk op een Romeinse olielamp lijken (afb. 57-58). De populaire Engelse benaming voor brachiopoden is daarom "lamp shells". Deze vorm is zeer lang constant gebleven en men vindt soorten uit het Onder-Carboon, die uitwendig als twee druppels water lijken op recente vormen. Dit heeft er zelfs toe geleid, dat een serie exemplaren van een Tertiaire terebratulide [*Pliothyrina sowerbyana* (Nyst, 1843)], die o.a. soms op het strand van Domburg-Westkapelle aanspoelt, beschreven is onder een hele serie soortnamen, variërend in ouderdom van Onder-Carboon tot Kwartair en behorend tot verschillende genera en zelfs families! Het armskelet is bij dit materiaal niet bewaard gebleven en de betreffende auteur heeft het materiaal vooral vergeleken met afbeeldingen uit een brachiopoden-handboek van meer dan een eeuw oud en niet met (type-)materiaal van deze soorten. Dit is uiteraard een werkwijze, die geen navolging verdient.
De Terebratulidina komen van het Onder-Devoon tot Recent voor. Een zeer bijzondere groep vormen de Pygopidae, waarbij de linker en rechter helft van de schaal eerst uit elkaar groeien en vervolgens weer naar elkaar toe, zodat er een opening ontstaat dwars door de schaal heen; de kleppen blijven hierbij wel gesloten (afb. 59).

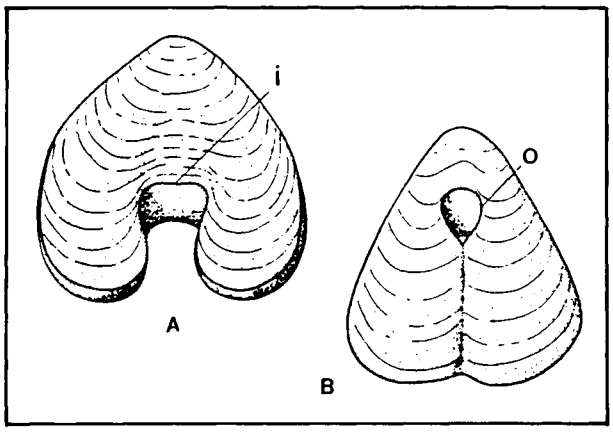
De **Terebratellidina** hebben juist een lang armskelet. De steelopening varieert van zeer klein tot extreem groot. Zij komen eveneens van het Onder-Devoon tot Recent voor, maar zijn in het Paleozoïcum slechts schaars vertegenwoordigd.




*Afb. 57.* Rugithyris subomalogaster *(Buckman, 1901); A: van opzij gezien; B: van rugzijde gezien; Jura; lengte 18 mm.*




*Afb. 58. Een Romeinse olielamp, A: van opzij gezien; B: van boven gezien.*




*Afb. 59. A:* Pygope *sp. met insnoering (i); B:* Pygope *sp. met de daaruit ontstane ronde opening dwars door de schaal (o), waarbij de schaal zelf gesloten is; lengte 6 cm.*