

Afb. 11. De drie typen van structuren bij sponzen: A. ascon-type; B. sycon-type; C. rhagon-type.
k = kraagcel (sterk vergroot); os = osculum

Bij het eenvoudigste type sponzen (het ascon-type, afb. 11 A) is de binnenwand bekleed met zogenaamde **kraagcellen**. Deze kraagcellen met hun lange zweefhaar vormen als het ware de motor die de waterstroom binnen de spons in stand houdt. Via vele kleine instroomopeningen stroomt het water naar binnen en verlaat de spons weer door de grotere opening, het **osculum**, aan de bovenzijde. Sponzen van het ascon-type zijn meestal klein van afmetingen.

Bij het samengestelde type (het sycon-type, afb. 11 B) bevinden zich in de wand van de spons verscheidene eenheden, die elk de bouw van een ascon-type vertegenwoordigen. De binnenwand van de spons is nu niet meer bekleed met kraagcellen. De "motortjes" voor de waterstroom zijn in de wand ingebouwd.

Bij het dubbel-samengestelde type (het rhagon-type, afb. 11 C) bevat de wand van de spons als het ware verscheidene eenheden, elk van het sycon-type. De instroomopeningen voeren naar een doodlopend kanaaltje. De zijwanden hiervan leiden naar een ander kanaaltje via een stelsel van kleine "motortjes". Dit andere kanaaltje voert tenslotte naar een gemeenschappelijk kanaal, dat via de as van de spons naar het osculum leidt.

De meeste fossiele sponzen behoren tot het rhagon-type.

Het phylum Porifera wordt ingedeeld in drie klassen: de **Demospongea**, de **Hyalospongea** en de **Calcispongea**.

Klasse Demospongea Cambrium tot Recent

Bij deze klasse bestaat het skelet uit spongine met meestal daarin kiezelnaalden, soms uitsluitend kiezelnaalden, soms alleen spongine of geheel geen skelet. De naalden zijn gebouwd volgens het 120°-systeem ("kraaiepoten"). Voorbeelden van Demospongea:

Cliona sp., afb. 12 Siluur tot Recent

Dit is een boorspons, die veelal in kalk of schelpmateriaal voorkomt en daar onder de oppervlakte grote, blaasvormige holten boort, die hier en daar via een "schoorsteen" met de buitenwereld in verbinding staan.

Propachastrella sp., afb. 13 Boven-Krijt

Bij deze soort liggen de naalden los in de wand van de spons. De vierpuntige naalden, met onderlinge hoeken van 120°, vertonen vaak vervormingen aan de punten.

Jereopsis sp. (= *Jereica*), afb. 14 Krijt
Deze soort bezit grillig vergroeide, wrattige naalden, die sterk aangegroeien tot een stevig geheel. Deze naalden heten desma's. De spons zelf is langgerekt cilindervormig met vele uitstroomopeningen aan de top van de spons.

Klasse Hyalospongea Precambrium tot Recent

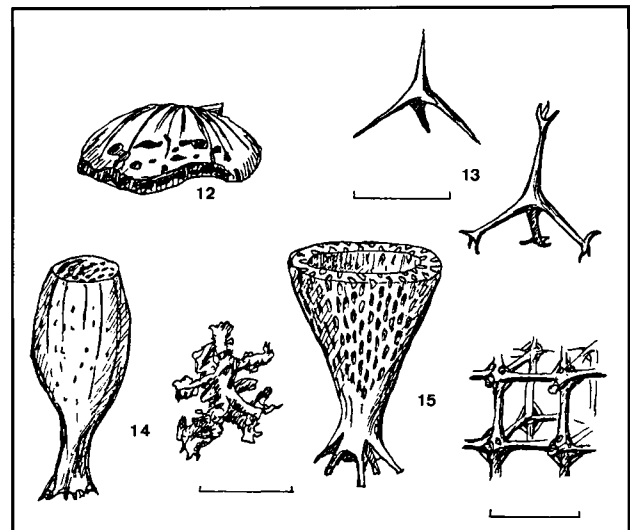
De soorten van deze klasse gebruiken uitsluitend kiezel als skeletmateriaal. De sponsnaalden zijn gevormd volgens een rechthoekig assenkruis. Indien de punten aan elkaar groeien, ontstaat een rechthoekig skeletnetwerk. Voorbeeld van Hyalospongea:

Ventriculites sp., afb. 15 Krijt

Deze soort is cilindrisch, vaas- of bekervormig, met lange spleetvormige openingen in de zijwand van de kelk en een gemeenschappelijke uitstroomopening. De smalle voet bezit zijwortels voor de aanhechting op de ondergrond. De naalden zijn geplaatst volgens een rechthoekig assenkruis en hebben onderlinge schuine dwarsstaafjes bij de knooppunten.

Klasse Calcispongea Cambrium tot Recent

De soorten van deze klasse bezitten uitsluitend kalknaalden. Het zijn enkelvoudige naalden, vaak drie- of vierpuntig. De driepuntige vaak in de vorm van een stemvork en aaneengegroeid. Van deze klasse wordt hier geen voorbeeld gegeven.

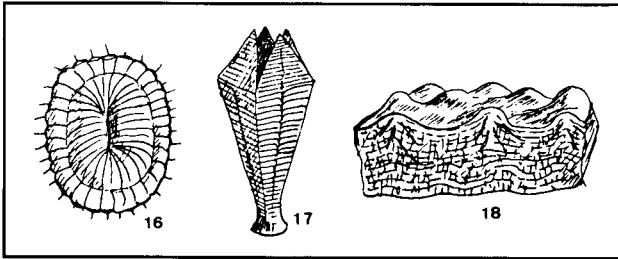


Afb. 12. *Cliona* sp. Siluur tot Recent.
Lamellibranchiaat aangeboord door *Cliona* sp. Breedte 4 cm.
Afb. 13. *Propachastrella* sp. Maatstreefje 1 mm. Boven-Krijt.
Afb. 14. *Jereopsis* sp. Hoogte ca. 5 cm. Maatstreefje bij detail: 1 mm. Krijt.
Afb. 15. *Ventriculites* sp. Hoogte ca. 5½ cm. Maatstreefje bij detail: 1 mm. Krijt.

Coelenterata (holtedieren)

Dit phylum omvat dieren met een eenvoudig, zakvormig lichaam. Ze bezitten slechts één enkele opening naar de verteringsholte, n.l. de mond.

Kenmerkend is de radiale, soms bilaterale symmetrie. Aquatisch, doch fossiel alleen marien bekend. Indeling in twee subphyla: de **Ctenophora** en de **Cnidaria**.



Afb. 16. *Dickinsonia* sp. Doorsnede tot 1 m! Laat-Proterozoïcum.
 Afb. 17. *Conularia* sp. Hoogte 45 mm. Devoon.
 Afb. 18. *Stromatopora* sp. Breedte 5 cm. Devoon.

Subphylum Ctenophora (kamkwallen)

Dit subphylum is alleen recent bekend. Kamkwallen bezitten geen skelet en worden hier verder niet behandeld.

Subphylum Cnidaria (neteldieren)

Laat-Proterozoïcum tot Recent

Opvallend binnen dit subphylum is de **polymorfie**, d.w.z. de generatiewisseling van vastlevende poliepen naar vrijzwemmende, klokvormige medusae. In sommige groepen overheerst één van de twee vormen. In het poliepenstadium geschiedt de voortplanting asexueel door knopvorming, in het medusa-stadium kennen de Cnidaria sexuele voortplanting. Het skelet bestaat uit hoornachtig of chitineus materiaal, uit calciet of uit aragoniet.

Het Subphylum Cnidaria wordt onderverdeeld in vijf klassen: de **Protomedusae**, de **Dipleurozoa**, de **Scyphozoa**, de **Hydrozoa** en de **Anthozoa**. Van deze vijf klassen zijn er twee uitsluitend fossiel bekend. De drie klassen met recente vertegenwoordigers worden ingedeeld op weke delen en op verschil in levenscyclus. De uitgestorven leden van deze klassen zijn daardoor moeilijk in te passen.

Klasse Protomedusae Laat-Proterozoïcum tot Ordovicium
 In deze klasse zijn kwalachtige afdrucken van uitgestorven dieren verenigd. Geen voorbeelden.

Klasse Dipleurozoa

Deze klasse bestaat uit afdrucken van bilateraal symmetrische, kwalachtige, uitgestorven dieren. Hoewel er ook andere indelingen mogelijk zijn, zullen we hier binnen de Coelenterata de verschillende Laat-Precambrische vormen opnemen, die voor het eerst in Australië zijn gevonden, maar die tegenwoordig ook uit Laat-Precambrische afzettingen van Afrika, Amerika, Europa en Azië bekend zijn.

Voorbeeld van Dipleurozoa:

Dickinsonia sp., afb. 16 Laat-Proterozoïcum
 Dit is een ovale, vlakke vorm; radiaal onderverdeeld en in het bezit van een zoom van segmenten. Exemplaren van dit dier worden gevonden als afdrucken aan de onderzijde van zandsteenbanken. Het bezat een wereldwijde verspreiding en kon tot 1 meter groot worden.

Klasse Scyphozoa Cambrium tot Recent
 Deze klasse is alleen recent bekend en bezit een uitgesproken viertallige symmetrie. De recente vormen hebben geen skelet, de fossiele vormen waren soms in het bezit van een chitineus skelet. Er zijn twee subklassen: de **Scyphomedusa** en de **Conulata**.

Subklasse Scyphomedusa Cambrium tot Recent
 Vertegenwoordigers van deze subklasse bezitten geen skelet en worden zelden fossiel gevonden. Tot deze subklasse behoren alle recente kwallen.

Subklasse Conulata

Midden-Cambrium tot Perm (in Japan tot Onder-Trias)
 Dit is een uitgestorven groep met een chitineus skelet. Ze waren bekervormig en vierkant in dwarsdoorsnede. De mondopening was soms afsluitbaar met vier driehoekige plaatjes.

Voorbeeld:

Conularia sp., afb. 17

Devoon

Klasse Hydrozoa

Cambrium tot Recent

Een klasse bestaand uit overwegend kolonievormende, polymorfe diertjes. Ze bezaten soms een skelet van kalk of chitine en waren vier- of veeltalig symmetrisch. De Hydrozoa worden ingedeeld in zeven orden, waarvan de Stromatoporoidea paleontologisch belangrijk zijn.

Orde Stromatoporoidea

Cambrium tot Krijt

Een orde van kolonievormende diertjes met een kalkskelet. De kolonies treden op als massieve, plaatachtige groeivormen. Het skelet is gelamineerd met verticale pijlertjes en verhevenheden op het oppervlak. In de loop der evolutie nam het belang van de pijlertjes toe en dat van de laminae af.

Voorbeeld van Stromatoporoidea:

Stromatopora sp., afb. 18

Devoon

Opgebouwd uit parallelle lagen.

Klasse Anthozoa

Ordovicium tot Recent

Deze klasse kent geen medusae, alleen een vastzittend poliep-stadium. Vrijzwemmende of zwevende larvaalstadia zorgen voor de verspreiding over grote afstanden. Komen de larven tenslotte op een gunstige plaats op de bodem terecht, dan ontwikkelt zich hieruit het poliepstadium. Bij kolonievormende Anthozoa treedt in het poliepstadium asexuele knopvorming op met steeds nieuwe individuen binnen de kolonie. Rondom de mond van elk individu bevinden zich één of meer tentakelkransen. De verteringsholte is door schotten (septa) onderverdeeld. Anthozoa komen uitsluitend marien voor. Ze bezitten vaak een hoornachtig of kalkig skelet. De Anthozoa worden onderverdeeld in drie subklassen, waarvan de **Zoantharia** de belangrijkste is.

Subklasse Zoantharia

Deze subklasse omvat zowel solitaire als kolonievormende vertegenwoordigers. Er is vaak een kalkskelet aanwezig. Enkele orden (o.a. de zeeanemonen) bezitten geen skelet en zullen hier niet verder behandeld worden. De paleontologisch belangrijke orden zijn de **Rugosa** (Tetrakoralen), de **Tabulata** en de **Scleractinia** (Hexakoralen).

Orde Rugosa (Tetrakoralen)

Ordovicium tot Perm

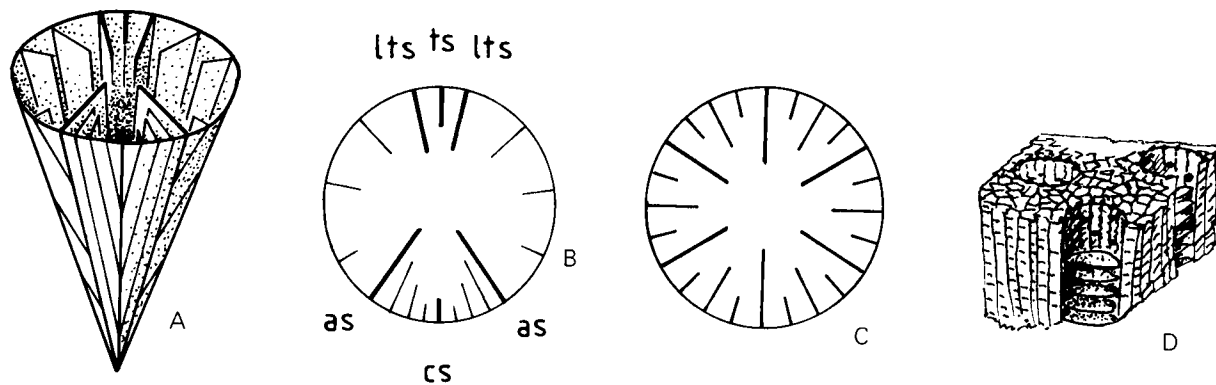
De kelk van deze dieren vertoont een bilateraal symmetrische bouw. Dit komt, omdat naast de zes primaire septa (t.w. het **cardinaalseptum**, twee **alare septa**, het **tegenseptum** en de twee **laterale tegensepta**, zie afb. 19) zich later slechts in vier van de zes tussenruimten secundaire septa ontwikkelen. Deze secundaire septa splitsen zich veervormig af aan weerskanten van het cardinaalseptum en enkelzijdig veervormig van de twee alare septa, in de richting van de laterale tegensepta. Er ontwikkelen zich nooit secundaire septa tussen de laterale tegensepta en het tegenseptum. Bij sommige vormen reiken de septa niet tot het midden van de kelk, bij andere kunnen de septa in het midden juist samengroeien tot een stevige, centrale pilaar, de **columella**. Basale delen van de kelk, ook bij de kolonievormende soorten, kunnen "buiten gebruik" worden gesteld door horizontale vloertjes, de zgn. **tabulae**, die weer met een blaasachtig weefsel tegen de kelkwand bevestigd kunnen zijn (de zgn. **dissepimenten**). Enkele voorbeelden van Rugosa:

Verbeekiella sp., afb. 20

Onder-Perm

Dit is een solitair koraal met massieve columella.

Vervolg op pag. 12



Afb. 19. Schematische tekeningen van de kelk-opbouw in de drie belangrijkste orden der Zoantharia.

A en B: *Rugosa* (Tetrakorallen). Bilaterate symmetrie met cardinaalseptum (cs) en tegenseptum (ts), twee alare septa (as) en twee laterale tegenseptum (lts). Deze septa kunnen soms tot het midden reiken, maar vaak blijft het cardinaalseptum van geringe ontwikkeling. Slechts bij vier van de primaire septa (dik getekend) splitsen zich veervormig secundaire septa af.

C: *Scleractinia* (Hexakorallen). Hier vanaf de basis een uitgesproken zestalige symmetrie met zes primaire septa. Vervolgens een

cyclus van zes daartussen, dan 12, dan 24, etc. Septa kunnen wel of niet tot het midden reiken en soms door dwarsbalkjes verstevigd zijn.

D: *Tabulata*. De septa, meestal twaalf, zijn hier gereduceerd tot lijstjes of rijen kleine doortjes aan de binnenwand van de kelk. Altijd kolonievormend. Individuele kelkjes via poriën in de wand met andere kelkjes verbonden, soms via buisjes of via blazig weefsel. Basale gedeelten van de vaak langgerekte kelkjes worden buiten gebruik gesteld door hier dwarsvloertjes (tabulae) aan te leggen.

Riffen en hun groeivoorwaarden

De Scleractinia kunnen ruwweg verdeeld worden in **hermatypische**, in rifgemeenschappen groeiende korallen en **ahermatypische** korallen, die geen uitgebreide rifgroei kennen.

De hermatypische korallen leven in ingewikkelde symbiose met algen, zgn. zooxanthellae, die zich in het weefsel van de korallen bevinden. Deze algen zijn van groot belang voor het metabolisme van de korallen en voorzien deze van voedingsstoffen en zuurstof. Hierdoor zijn hermatypische korallen tamelijk beperkt wat betreft hun levensvoorwaarden. Ze floreren slechts op diepten van minder dan 50 m, hebben een watertemperatuur nodig die niet al te veel schommelt en niet buiten de 25 tot 29 °C komt, moeten een constante aanvoer van zuurstofrijk zeewater hebben en verdragen geen modderige ondergrond of troebel, modderig water. Licht is misschien wel de belangrijkste factor voor de groei van hermatypische korallen.

Als gevolg hiervan komen uitgebreide riffen niet veel voor langs de kusten van grote continenten, waar veel fijn detritus in zee terecht komt. Een forse rifgroei doet zich dan ook alleen maar voor langs kusten van kleine, tropische eilanden die ver van de continenten af liggen, langs oceanische vulkaaneilanden en dergelijke.

Is een dergelijk oceanisch eiland in een langzaam dalende beweging, dan zal een oorspronkelijk tegen het eiland groeiend **franjerif** zich steeds kunnen handhaven, groeiend op zijn oudere onderlaag en over de onderzeese puinhellingen van het levende rif.

Het eiland, bijvoorbeeld een uitgedoofde vulkaan, zakt echter langzaam weg, waardoor eerst een **barrière-rif** ontstaat met ergens in het midden van het min of

meer cirkelvormige rif een klein puntje van de dalende vulkaankegel. Tenslotte blijft er een **atol** over, soms cirkelvormig, vaak echter hoefijzervormig met de open zijde aan de lijzijde (de beste groeivoorwaarden zijn immers aan de loefzijde en aan de flanken van de hoefijzervorm).

Als we spreken over koraalriffen dienen we ons te bedenken, dat korallen, wat hun volume in het rif betreft, niet eens de hoofdrol hoeven te spelen. Korallen vormen echter door hun snelle groei (soms tot 10 cm per jaar) het "framework" van het rif, terwijl de kalkafscheidende algen en vele andere kalkorganismen als het ware de gaten opvullen.

Een speciaal geval is het Great Barrier Rif langs de oostzijde van Australië. Dit enorme, langgerekte rif is gebonden aan een lange breukzone, die de oostelijke begrenzing vormt van het Australische continent.

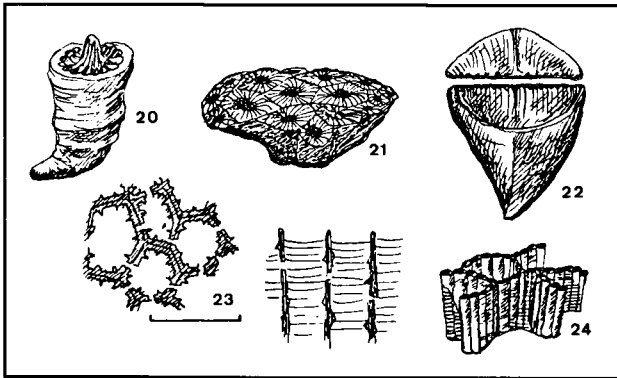
Individuele, hermatypische koraalkolonies van Scleractinia kunnen soms zeer oud worden, vele duizenden jaren, en dan de afmetingen van een forse iepenboom bereiken. Zo is er de geschiedenis van een zeilschip dat bescherming zocht voor een zware storm en daartoe aan de lijzijde van een hoefijzervormig atol de ondiepe, rustiger wateren van de lagune opzocht. Tot grote schrik van de bemanning liep het schip binnen de lagune echter op iets van een harde ondergrond, iets dat kennelijk onder het gewicht van het schip afbrak, want even later dreef het schip weer vrij en zagen de bemanningsleden hoe aan één zijde van het schip een enorme koraalkolonie met een grote draaikolk naar de diepte verdween.

De ahermatypische, niet aan riffen gebonden Scleractinia verschenen, later dan de hermatypische, pas aan het begin van de Jura ten tonele.

Ahermatypische korallen, zowel solitaire als kolonievormende, bezitten geen zooxanthellae in hun weefsel. Ze zijn niet meer van licht afhankelijk en kunnen tot diepten van 6.000 m voorkomen. De meeste leven echter op zo'n 500 m diepte, kunnen temperaturen tot onder 0 °C verdragen, maar leven optimaal tussen 5 en 10 °C, vaak in totale duisternis. Meer dan tweederde van de diepzee-korallen behoort tot de solitaire vormen, maar kolonievormende, ahermatypische korallen kunnen uitgestrekte banken vormen, bijvoorbeeld langs de diepere randen van het Westeuropese continentale plat.

Korallen, vooral de rifbouwers, hebben niet alleen gezorgd voor het ontstaan van grote rifgemeenschappen met een zeer eigen karakter, ze hebben tevens gezorgd voor afname van CO₂ in de atmosfeer door dit vast te leggen in carbonaat, CaCO₃.

Ook op een geheel andere manier zijn korallen van belang. Zo vormen groeilijnen op korallen een bevestiging van astronomische berekeningen. De astronomische berekening, dat een jaar in het Devoon 399 dagen zou tellen, dus dat de aarde in vroegere tijden sneller om haar as draaide, kon exact bevestigd worden door de groeilijnen op solitaire, Devonische korallen nauwkeurig te tellen. Uit deze telling bleek namelijk, dat jaarringen van elkaar gescheiden werden door dertien bandjes, elk weer met gemiddeld 30,6 dagelijkse groeilijntjes. Korallen kunnen dus gebruikt worden als **geochronometer!**



Afb. 20. *Verbeekiella* sp. Hoogte ca. 3½ cm. Onder-Perm.

Afb. 21. *Hexagonaria* sp. Breedte 4½ cm. Devoon.

Afb. 22. *Calceola sandalina* Lam. Hoogte koraal: 3 cm. Devoon.

Afb. 23. *Favosites* sp. Maatstreepje: 2 mm. Devoon.

Afb. 24. *Halysites* sp., een kettingkoraal. Breedte 33 mm. Siluur.

Enkele voorbeelden van Tabulata:

Favosites sp., afb. 23

Siluur tot Onder-Devoon

Deze soort vormt massieve kolonies. De septa zijn gereduceerd tot enkele rijen stekeltjes. Er zijn veel tabulae.

Halysites sp., afb. 24

Ordovicium tot Siluur

Bij deze soort is elke kelk vaak ovaal in dwarsdoorsnede. De kelkjes zijn in slingerende rijen aaneengegroeid tot een "kettingkoraal". Wordt soms als zwerfsteen uit Scandinavië in Nederland gevonden.

Hexagonaria sp., afb. 21

Devoon tot Onder-Carboon

Dit is een kolonievormend koraal, waarbij elke aparte kelk veelzijdig begrensd wordt door andere kelken. De individuen bezitten geen columella, maar een diep deel in het centrum van elke kelk; er zijn centrale tabulae.

Calceola sandalina Lam., afb. 22

Onder- en Midden-Devoon

Dit is een solitair dekselkoraal, waarbij de septa gereduceerd zijn.

Orde Tabulata

Ordovicium tot Perm

Deze orde omvat uitsluitend kolonievormende koralen, waarbij de tabulae overheersen, terwijl de septa gereduceerd zijn tot verticale lijstjes of rijen van doortjes tegen de binnenwand van de kelk. Vaak twaalf gereduceerde septa per kelk. De kelkwanden zijn poreus, zodat verbinding met de naastliggende kelken uit de kolonie mogelijk is. Soms is er een duidelijk tussenweefsel (**coenenchym**).

Orde Scleractinia (Hexakoralen)

Midden-Trias tot Recent

In deze orde komen zowel kolonievormende als solitaire soorten voor. Deze orde omvat vrijwel alle post-paleozoïsche en recente koralen. Vertegenwoordigers van deze orde bezitten een kalkskelet, waarbij de septa volgens een zeer strak zestalig patroon gerangschikt zijn. Eerst een cyclus van zes septa, daartussen weer een cyclus van zes septa, vervolgens twaalf septa in de volgende tussengeschakelde cyclus, dan 24, dan 48, etc.

Bij kolonievormende soorten bevindt zich vaak een tussenweefsel tussen de aparte kelkjes van de kolonie. De vorm van de kolonie kan zeer uiteenlopend zijn: plat schotelvormig, halfbolvormig, cilindrisch, roostervormig, struikvormig, boomvormig, etc. Ook solitaire vormen vertonen grote verschillen: vlak plaatvormig, waarbij alleen de septa omhoogsteken, bekervormig, zuilvormig, etc. Van deze orde worden geen voorbeelden gegeven.

Bryozoa (mosdierjes)

Dit phylum wordt ook wel Phylum **Polyzoa** (veel-diertjes) genoemd. Alle Bryozoa zijn kolonievormend, meestal marien en in het algemeen bezitten de individuen die de kolonie opbouwen een kalkig (soms hoornachtig) skelet in de vorm van een bekertje of buisje, soms van een doosje. Deze individuen, de **zooïeden** genaamd, hebben een krans van tentakels, de **lophophore**, rondom de mondopening. Hierdoor lijken ze enigszins op kleine poliepen van de Cnidaria.

De Bryozoa bezitten achter de mond een echt darmsysteem, bestaande uit een soort korte slokdarm, die naar de maag leidt en vervolgens met een soort darm naar de anus voert, die buiten de tentakelkrans uitmond. Dit U-vormig darmsysteem hangt in een met vloeistof gevulde lichaamsholte, het **coeloom**, dat omgeven is met twee lagen cellen. De buitenste laag cellen, het ectoderm, vormt het skelet. Door het bezit van dit darmsysteem en een echte, met vloeistof gevulde lichaamsholte staan de Bryozoa op een hogere trap van ontwikkeling dan de poliepen van de Cnidaria, die binnen de tentakels slechts één opening bezitten die zowel als mond alsook als anus fungeert.

Bryozoa kunnen de gehele lophophore, samen met de mond en de anus intrekken of uitstulpen binnen het harde skelet en soms zelfs met een dekseltje afsluiten. De tentakels zijn bezet met rijen kleine trilhaartjes, de **cilia**, die, als de tentakelkrans staat uitgespreid, een constante waterstroom naar de centraal gelegen mond voeren. Bryozoa zeven hun voedsel uit het water. Hierbij spelen de cilia, vooral die aan de basis van de tentakels, een belangrijke rol. Het voedsel zelf bestaat voornamelijk uit phytoplankton (kleine in zee

drijvende plantaardige organismen). Door de wijze van voedselopname, de met cilia bedekte lophophore en het U-vormige spijsverteringsstelsel lijken Bryozoa veel op de hierna te behandelen Brachiopoda, waarmee ze dan ook verwant worden geacht. Bryozoa bezitten geen hart, maar er is wel een zenuwknop tussen mond en anus gelegen, met zenuwuitlopers in de tentakels. Bryozoa zijn hermafrodiet, d.w.z. binnen een enkel individu ontwikkelen zich zowel ovaria, waarin eicellen worden geproduceerd, als testis, waar zaadcellen worden gevormd. Meestal worden deze twee organen echter niet gelijktijdig aangelegd. Steeds wordt maar één eicel uit het ovarium gestoten en binnen het coeloom bevrucht. De bevruchte eicellen rijpen binnen de kolonie tot een vrijzwevend larvaalstadium is bereikt. De larvaalstadia worden daarna via stromingen verspreid en kunnen, indien ze op een gunstige plek terecht komen, meestal een hardere ondergrond, uitgroeien via asexuele knopvorming tot een kolonie.

Bryozoa zijn uitgesproken **polymorf**, veelvormig. Afb. 25. Dit betekent, dat binnen een kolonie bepaalde individuen zich kunnen omvormen tot een heel andere gedaante met een specifieke functie die van nut is voor de hele kolonie. Zo kunnen bepaalde zooïeden bolvormig worden, waarbij binnen de bol bevruchte eicellen tot ontwikkeling komen. Dergelijke "broedkamers" worden **ovicellen** genoemd. Heel andere zooïeden zijn de **avicularia**, die erg veel lijken op vogelbekjes en waarvan de twee kaakjes met sterke openingen en sluitspieren een snappende beweging kunnen maken. Deze avicularia hebben een verdedigingsfunctie en kunnen vijanden buiten de kolonie houden.