

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.

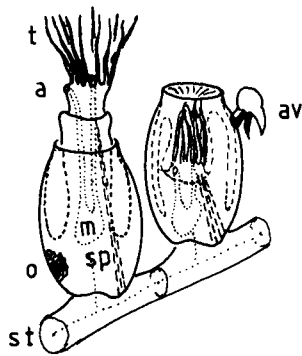
Bryozoa (mosdierpjes)

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.

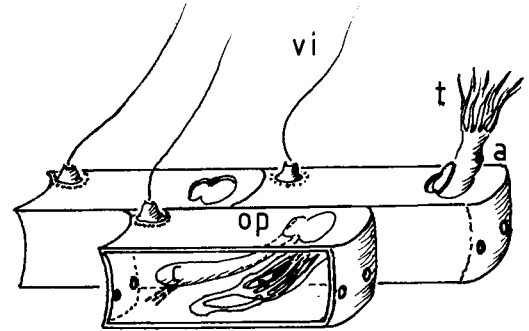
De Bryozoa bezitten achter de mond een echt darmsysteem, bestaande uit een soort korte slokdarm, die naar de maag leidt en vervolgens met een soort darm naar de anus voert, die buiten de tentakelkrans uitmond. Dit U-vormig darmsysteem hangt in een met vloeistof gevulde lichaamsholte, het **coeloom**, 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.



Afb. 25. Schematische tekeningen van gedeelten van twee Bryozooa-kolonies. Hoogte zooied: ca. 2 mm. Links: Twee "normale" individuen, waarvan er één met ingetrokken tentakelkrans. Deze laatste draagt een **avicularium**, een individu dat vervormd is tot een vogelbek-achtige gedaante, dienend ter verdediging. De verbinding tussen de normale individuen wordt in stand gehouden door **stolonen**, buisvormig gevormde individuen. Rechts: Drie tegen elkaar aan liggende doosvormige individuen, elk met een sleutelgatvormige opening,



die met een dekseltje (**operculum**) kan worden afgesloten als het zooied is teruggetrokken (voorste zooied). Wordt het operculum in een verticale stand gezet, dan ontstaan er twee verbindingsmogelijkheden met de buitenwereld: zeewater stroomt naar binnen in de compensatiezak, waardoor deze opzwellt en de lophophore met tentakelkrans, mond en anus naar buiten drukt (rechtsachter). Het operculum is weggelaten bij het individu

linksachter. Bij elke zooied staat een **vibraculum**, een omgevormd individu dat tot taak heeft vijanden en sedimentdeeltjes buiten de kolonie te houden.

a = anus; av = avicularium; c = compensatiezak; m = maag; o = ovarium; op = operculum; sp = spierbundel; st = stolon; t = tentakelkrans met mond in centrum; vi = vibraculum

Weer andere zooieden zijn de zgn. **vibracula**, die vaak regelmatig over de kolonie verdeeld staan. Hierbij draagt elk vibraculum een enkele lange zweefhaar, die met behulp van spieren steeds heen en weer slaat. De vibracula spelen een belangrijke rol bij het vrijhouden van de kolonie van neerdalende sedimentdeeltjes. Er zijn slechts weinig Bryozoa die in de getijdenzone kunnen leven. Ook verdragen ze geen modderige ondergrond. Hoewel er recente soorten zijn die in de diepzee leven, tot een diepte van 800 m, treffen we de meeste soorten aan tussen de 20 en 80 m, veelal op het continentale plat. Veel Bryozoa zijn incrustierend en overkorsten fragmenten van schelpen, zeewierren, kalkalgen of harde, rotsachtige ondergrond. Daarnaast zijn er veel Bryozoa, waarvan de kolonie struikvormig of waaivormig is. Ook hoedvormige Bryozoa komen voor. Bij deze laatste vindt groei, d.w.z. vorming van nieuwe zooieden, aan de buitenrand van de hoed plaats. Tenslotte zijn er ook halfbolvormige, tamelijk massieve kolonies.

De individuen van een kolonie staan altijd met elkaar in verbinding. Dit kan geschieden via zgn. **stolonen**, individuen van de kolonie die volkomen buisvormig zijn geworden, of via openingen in de zijwanden van doosvormige, tegen elkaar aanliggende zooieden. Vooral de incrusterende Bryozoa spelen een belangrijke rol bij het

vastleggen van losliggende sedimentkorrels, bijvoorbeeld op riffen, maar ook wel op losse zandgrond elders. Bryozoa komen voor van het Ordovicium tot Recent.

Het Phylum Bryozoa wordt wel ingedeeld in twee subphyla:

Subphylum Endoprocta

Dit omvat Bryozoa, waarbij de tentakelkrans zowel de mond als de anus omsluit. Van dit subphylum zijn geen fossiele vertegenwoordigers bekend.

Subphylum Ectoprocta

De Bryozoa met de anus buiten de tentakelkrans worden in dit subphylum ondergebracht. Het skeletmateriaal is vaak kalkig, soms chitineus (hoornachtig). De Ectoprocta worden onderverdeeld in twee klassen: de **Phylactolaemata** en de **Gymnolaemata**.

Klasse Phylactolaemata

Krijt tot Recent

Een groep waarvan de vertegenwoordigers in het bezit zijn van een hoefijzervormige tentakelkrans en een soort lip, die de mond kan overdekken. Ze bezitten geen harde skeletdelen en komen uitsluitend in zoetwater voor.

Klasse Gymnolaemata

Ordovicium tot Recent

De soorten in deze groep hebben een cirkelvormige tentakelkrans. De naam betekent letterlijk "naakte slokdarm". In deze klasse zijn vrijwel alle fossiele en recente vertegenwoordigers van het phylum ondergebracht. Het skeletmateriaal is meestal kalkig en er komen vrijwel uitsluitend mariene vormen voor. De onderhavige klasse wordt ingedeeld in vijf orden, die hier niet afzonderlijk behandeld worden.

Voorbeelden Gymnolaemata:

Retecava sp., afb. 26

Krijt

Netwerkvormige kolonie. De zooieden monden aan één zijde van het netwerk naar boven uit.

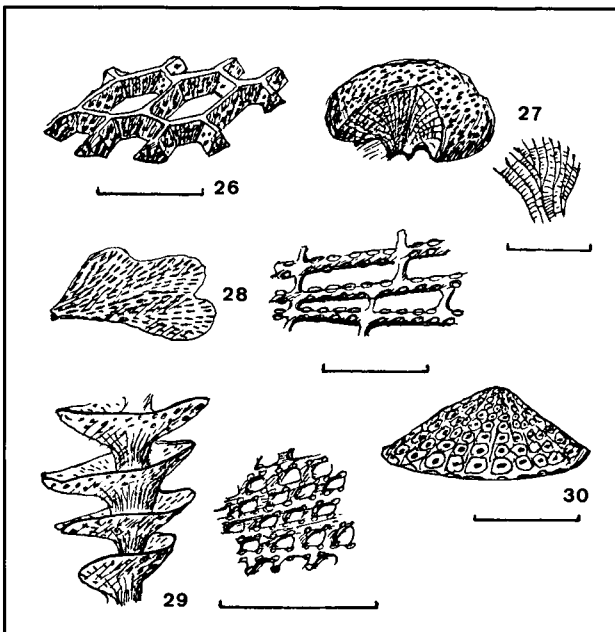
Afb. 26. **Retecava sp.** Maatstreefje 4 mm. Krijt.

Afb. 27. **Monotrypa sp.** Breedte 35 mm, maatstreefje 2 mm. Ordovicium tot Devon.

Afb. 28. **Fenestella sp.** Breedte 3 cm, maatstreefje 2 mm. Ordovicium tot Perm.

Afb. 29. **Archimedes sp.** Hoogte 4 cm, maatstreefje 2 mm. Carboon tot Perm.

Afb. 30. **Lunulites sp.** Maatstreefje 3 mm. Krijt tot Eoceen.



Monotrypa sp., afb. 27 Ordovicium tot Devoon
Massieve, halfbolvormige kolonies. *Monotrypa* is in het bezit van **acanthophoren**, d.w.z. stekelachtig vervormde zooiden voor defensiedoeleinden.

Fenestella sp., afb. 28 Ordovicium tot Perm
Waaier- of trechervormige kolonies met radiale takken en dwarsverbindingen. Op de radiale takgedeelten zitten twee rijen zooiden.

Archimedes sp., afb. 29 Carboon tot Perm
Als voorgaande, doch spiraalvormige kolonie. De as van de winding ziet eruit als een houtschroef en juist deze zgn. columella's fossiliseren goed. Zowel *Archimedes* als *Fenestella* zijn vaak gesteentevormend.

Lunulites sp., afb. 30 Krijt tot Eoceen
Hoedvormige kolonie met zooiden aan de convexe bovenzijde van de losliggende kolonies.

Brachiopoda

Brachiopoda zijn solitaire, uitsluitend in zee levende ongewervelden. Sommige soorten zitten met een vlezige steel vastgegroeid aan de bodem, andere leven los op of half in het sediment. Ze zijn bilateraal symmetrisch van vorm, waarbij de weke delen ingesloten liggen tussen twee kleppen, die duidelijk verschillend van vorm zijn. Het symmetrievlak deelt elk van de kleppen middendoor, heel anders dan bij de Lamellibranchiaten, de gewone schelpen, die later behandeld worden. Bij deze laatste valt het symmetrievlak juist tussen de twee kleppen.

Karakteristiek voor de Brachiopoda is het bezit van een **lophophore**, een vaak lintvormig orgaan, dat ondersteund wordt door een skelet en dat bij geopende kleppen met behulp van cilia een waterstroom in stand houdt naar de vrij ver achterin gelegen mondopening.

De twee aanwezige kleppen zijn meestal ongelijk van grootte, waarbij de grootste klep aan de achterzijde een opening bevat om de steel door te laten. Afb. 31. Deze klep heet daarom dan ook **steelklep** (pedicle valve). De andere klep heet de **armklep** (brachial valve) en draagt achterin aan de binnenzijde het ondersteuningsskelet van de lophophore.

De naam Brachiopoda betekent letterlijk **armpotigen** en is eigenlijk geheel foutief. Vroeger meende men, dat het ondersteuningsskelet van de lophophore, nu bekend als armskelet (eigenlijk óók weer een foute benaming!), tot buiten de kleppen kon bewegen, vandaar de naam arm-potigen. Niets is echter minder waar, Brachiopoda kunnen wel *enige* bewegingen uitvoeren met behulp van de zgn. steelspijeren, maar verder kunnen ze niets buiten de kleppen uitsteken.

Dit maakt ook dat Brachiopoda, of ze nu met een steel aan de ondergrond verankerd zijn, of dat ze, zoals ook veel voorkomt, gewoon los op of half in het sediment liggen, absoluut geen sterke sedimentaanvoer of sedimentwisselingen kunnen verdragen. Het gevolg is, dat we fossiele Brachiopoda niet hoeven te zoeken in zandsteen die in ondiep, woelig water is afgezet. Ook recent

komen bijvoorbeeld in de ondiepere delen van de Noordzee dan ook geen Brachiopoda voor, wel echter vanaf een diepte van zo'n 200 m, waar de sedimentatiesnelheid gering is. Brachiopoda zullen we dus eerder moeten zoeken in sedimenten die ver uit de kust op grotere diepten zijn afgezet, dus in gesteenten als kalken en schalies.

De kleppen van de Brachiopoda openen en sluiten met behulp van spieren. Bij de Klasse **Articulata** zijn slottanden aanwezig en wel twee tanden in de steelklep en twee daarbij passende holten in de armklep, tesamen vormt dit geheel een soort scharnier, waarlangs de kleppen kunnen openen en sluiten. Spieren die aangrijpen achter de lijn die de slottanden verbindt kunnen de kleppen dus openen, spieren die vóór de slotlijn aangrijpen kunnen de kleppen sluiten.

De kleppen kunnen ook zonder zgn. slottanden tegen elkaar liggen. In dit geval is een vrij ingewikkeld spierstelsel aanwezig, dat de twee kleppen als het ware van elkaar afschroeft. De Brachiopoda die zo hun kleppen openen en sluiten worden samengebracht in de Klasse **Inarticulata**.

De lijn, waarlangs de twee kleppen tegen elkaar aansluiten, wordt de **commissuur** genoemd. Deze commissuur kan in een plat vlak liggen, maar vooral bij de Articulata is veelal de commissuur verplooid, d.w.z. in een van de kleppen kan zich een opplooiing bevinden, hetgeen automatisch resulteert in een diep omlaag duikend gedeelte in de andere klep. Zo'n opplooi heet **plica**, de tegenover liggende geul heet **sulcus**. Daarnaast kan de commissuur nog fijn vertand zijn, als zich op de kleppen kleinere ribben bevinden. Deze vertanding maakt dat het binnenstromende water, meestal aan de flanken van de brachiopode, geen grove sedimentkorrels kan meevoeren. De uitgaande waterstroom treedt meestal in het midden van de voorrand van de kleppen naar buiten. Bevindt zich hier juist de plica en de sulcus, dan vindt de zeewater-instroom op een ander niveau plaats dan de uitstroom, zodat geen vermenging van beide stromen plaats kan vinden.

Afb. 31. Schematische tekening van een recente, articulate brachiopode.

A. Buitenaanzicht van de armklep en het deel van de steelklep dat de steelopening toont. Deze steelopening is oorspronkelijk een driehoekige inkeping in de steelklep, maar wordt later door een zgn. **delthyrium** tot een rond gat afgesloten. De armklep heeft een **plica**, een opplooiing.

B. Buitenaanzicht van de steelklep. De kleinere armklep is niet zichtbaar. De steelklep heeft in het midden een **sulcus**, een groef, die samenhangt met de aanwezigheid van een plica in de armklep.

C. Binnenaanzicht van de armklep. Links en rechts langs de slotlijn twee holten voor de slottanden van de steelklep. Het armskelet, de ondersteuning van de lophophore, bestaat uit een eenvoudige lus, vastzittend aan de slotplaat achterin.

D. Vooraanzicht van de brachiopode. Armklep met plica boven, de steelklep met sulcus onder. Bij geopende stand van de kleppen stroomt het water naar binnen via de zijanten en op een hoger niveau, in het midden van de opening tussen plica en sulcus, weer naar buiten.

