

een puntig uitlopende staart of steel. De bedekking met calciëtblaatjes van de platte zijden was soms asymmetrisch: er was dan geen enkel symmetrievlak.

Aan het uiteinde tegenover de staart of steel bevonden zich geen, een, twee of drie uitsteeksels of armen.

Over de plaats van een mond, een eventuele anus of andere lichaamsopeningen heerst geen eenduidige mening.

Een onderzoeker heeft enkele jaren geleden de plaats van twee ogen menen te kunnen aangeven en beschouwt een aantal spleetvormige openingen als uitstroomopeningen, vergelijkbaar met de kieuwopeningen van vissen. Deze auteur meent dat de Homalozoa geen Echinodermata zijn, maar plaatst ze als het Subphylum **Calcichordata** binnen de **Chordata**, waartoe o.a. ook de gewervelden of Vertebrata behoren.

Voorbeelden Homalozoa:

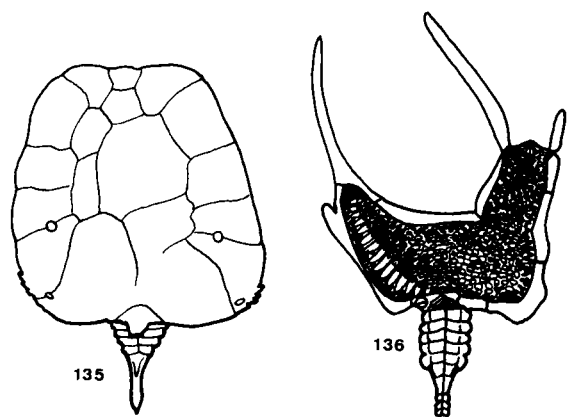
Cothurnocystis sp., afb. 135

Ordovicium

Een zijde van het afgeplatte lichaam vertoont een vijftiental spleetvormige openingen (links in afb. 135). De rest van deze oppervlakte is bedekt met zeer kleine kalkplaatjes, liggend tussen een aantal grotere platen langs de rand. Aan de voorzijde (bovenaan in de tekening) zitten drie uitsteeksels. Aan de achterzijde (onderaan in de tekening) bevindt zich een uit enkele rijen van plaatjes opgebouwde steel of staart.

De andere, niet afgebeelde platte zijde bezit tussen de kleine bedekkende plaatjes enkele versterkingsbalkjes. Er is in deze vorm geen symmetrievlak aan te wijzen.

De kleine opening tussen de in een piramide gerangschikte plaatjes, in afb. 135 rechtsboven tussen de twee uitsteeksels, zou volgens de ene auteur de anus zijn, volgens de andere auteur de mond! In het laatste geval zou de anus aan de basis van de steel of staart liggen.



Afb. 135. **Cothurnocystis sp.**, hoogte ca. 4 cm. Ordovicium.

Afb. 136. **Mitrocystella sp.**, lengte ca. 4 cm. Ordovicium.

Mitrocystella sp., afb. 136

Ordovicium

Deze vorm heeft aan een van de afgeplatte zijden een beperkt aantal vrij grote, maar niet symmetrisch gerangschikte platen. De andere platte zijde, hier niet afgebeeld, is bedekt met een groter aantal veel kleinere kalkplaatjes.

De steel of staart is hier vrij kort. Aan de voorrand (bovenaan in afb. 136) zou een spleetvormige (mond)opening hebben gelegen. Twee openingen, elk op de grens tussen twee van de grote randplaten, zouden ogen zijn geweest.

Chordata

Bij de inleiding van de Echinodermata werd erop gewezen, dat er een verwantschap bestaat tussen de stekelhuidigen en de Chordata.

De **Chordata** bezitten een aantal gemeenschappelijke eigenschappen, die niet voorkomen bij de hiervoor behandelde organismen. Deze gemeenschappelijke eigenschappen zijn:

1. Het bezit van **kieuwspleten**.
2. De aanwezigheid van een dorsaal (aan de rugzijde) gelegen, **holle zenuwbuis**.
3. De aanwezigheid van een **chorda**, een versterkingsstaaf, die ook dorsaal ligt, maar meer naar binnen, juist onder de holle zenuwbuis.
4. Het bezit van een bilaterale symmetrie, in principe een langwerpige vorm en in vrijwel alle gevallen een **staart**, d.w.z. een lichaamsgedeelte dat nog voorbij de anus naar achteren steekt en geen organen bevat.

Het phylum Chordata komt voor van Cambrium tot Recent.

De Chordata worden meestal in vier subphyla ingedeeld:

Cephalochordata; **Urochordata**; **Hemichordata**; **Vertebrata**.

Van deze subphyla bezitten de eerste drie geen enkele skeletstructuur, dus geen wervels, ribben of andere beenelementen en ook geen schedel. De Vertebrata of gewervelden daarentegen hebben, zoals hun naam al aangeeft, in het algemeen wel een skelet.

Enkele vertegenwoordigers van de drie subphyla van **ongewervelde Chordata** zullen hier kort behandeld worden. Dit is van belang, niet alleen omdat het ongewervelden zijn - en daarmee thuishoren in de bespreking van de ongewervelden - maar vooral

ook omdat zij enig inzicht verschaffen in de ontwikkeling van de meest primitieve Chordata. Deze meest primitieve Chordata zijn mogelijk vergelijkbaar met de allervroegste voorouderstadiën van de Vertebrata, de echte gewervelden, waartoe ook de Mens behoort. Een groep van fossiele **Hemichordata**, de graptolieten, krijgen een uitgebreidere behandeling, omdat ze geologisch gezien zeer belangrijk zijn als gidsfossiel.

Van de **Vertebrata** wordt nog de groep van conodonten, de **Euconodontia**, behandeld, alhoewel deze eigenlijk niet thuis hoort in een bespreking van ongewervelden. Het besef dat de conodonten bij de Vertebrata moeten worden ingedeeld is echter pas van vrij recente datum. In veel van de literatuur over ongewervelde fossielen komt men dan ook nog een bespreking van de conodonten tegen, een reden om ook hier enige aandacht aan die groep te besteden.

Subphylum Cephalochordata

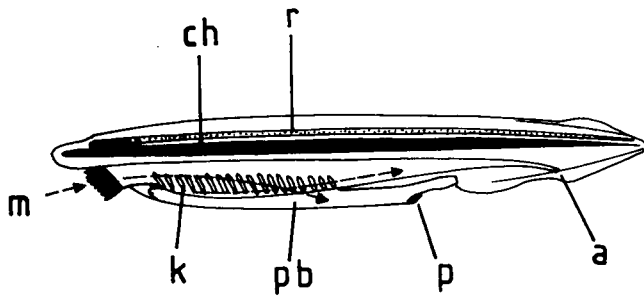
Recent

Bij vertegenwoordigers van dit subphylum zijn een goed ontwikkelde chorda en een holle zenuwbuis aanwezig. In dit subphylum zijn enkele nauw verwante vormen samengebracht, die meestal de genusnaam *Branchiostoma* (vroeger *Amphioxus*) dragen. Voorbeeld Cephalochordata:

Branchiostoma sp. (vroeger **Amphioxus**), afb. 137

Recent

Een vorm van *Branchiostoma*, het lancetvisje, wordt in afb. 137 in een verticale lengtesnede afgebeeld. *Branchiostoma* leeft langs ondiepe kusten. Het is géén vis, heeft geen borst- of



Afb. 137. *Branchiostoma* sp. (vroeger *Amphioxus*), lancetvisje. Afm. 5 cm. Recent.
a = anus; *ch* = chorda; *k* = kieuwkorf met kieuwspleten;
m = mond; *p* = opening van de peribranchiale ruimte naar buiten;
pb = peribranchiale ruimte; *r* = holle zenuwbuis.

buikvinnen en kan slecht zwemmen. Het leeft grotendeels ingegraven in het sediment met het "kopgedeelte" net daarbovenuit stekend.

Ook in het volwassen stadium is er een **chorda** van de punt bij de mond tot de punt van het staartgedeelte. Daarboven ligt een holle zenuwbuis.

Opvallend is de wijze van voedselopname. Rondom de mond staan een aantal stijve borsteltjes en de ingaande waterstroom wordt door trilharen in stand gehouden. Verder naar binnen bevindt zich een kieuwkorf met vele paren kieuwopeningen. Aan de onderzijde van deze kieuwkorf is een geul, de **endostyl**, bezet met trilharen en een slijm laag, die de uit het zeewater gefilterde voedseldeeltjes verder naar achteren in de recht verlopende darm en zo naar de anus voert. Het water, waar de voedseldeeltjes dus uitgezeefd zijn, stroomt via een groot aantal kieuwspleten naar een aparte ruimte, de **peribranchiale ruimte**, ook wel **atrium** ("ontvangzaal") genoemd. Van hieruit is er dan één opening, nog voor de anus gelegen, waar het water uit de peribranchiale ruimte naar buiten stroomt. Het hele kieuwstelsel van *Branchiostoma*, met de endostyl als een soort "lopende band" voor het voedseltransport naar de darm en anus, fungeert uitsluitend als voedselzeef. De zuurstofopname vindt namelijk bij dit kleine, tot ongeveer 5 cm grote organisme, plaats via de zeer dunne huid.

Toch is een vergelijking met de recente vissen mogelijk: bij vele vissen is er ook een soort endostyl, een "lopende band", aan de onderzijde van de kieuwbogen, voedsel transporterend naar de darm. Ook hebben veel huidige vissen nog een doorlopende chorda zonder wervels daaromheen. Maar bij de huidige vissen van dit type heeft het kieuwstelsel een dubbele functie en vindt hier tevens zuurstofopname plaats.

Subphylum Urochordata

(= **Tunicata** of manteldieren)

Recent

Dit subphylum omvat dieren, waarbij de vrijzwemmende larve een goed ontwikkelde chorda en holle zenuwbuis bezit, doch deze kunnen bij volwassen, sessiele individuen verdwenen zijn.

De Tunicata worden ook wel manteldieren genoemd, omdat ze een stevige, soepel beweeglijke mantel hebben, de **tunica**. Deze mantel bestaat uit tunicine, een materiaal dat nauw verwant is aan cellulose.

Manteldieren zijn meestal kleine mariene dieren. Ze leven soms vrijzwemmend in zee, soms zijn ze kolonievormend en sommigen hechten zich vast aan de bodem. Deze laatste vormen kunnen tot wel 30 cm groot worden. Het lijken dan soms vormloze klompen. In afb. 138 C is een dergelijke vastzittende tunicaat schematisch afgebeeld. De mond ligt bovenaan en hierin wordt zeewater aangezogen door trilharen, die zich in grote aantallen op de kieuwkorf bevinden. Ook hier is er weer een endostyl, die het uit de kieuwkorf gezeefde organische materiaal naar de maag en verder naar de anus stuwt. Deze anus mondt niet zelf naar buiten uit, maar

mondt uit in een verzamelruimte, het atrium, waar ook het gefilterde water van de kieuwkorf een eigen opening heeft aan de zijwand van de tunicaat.

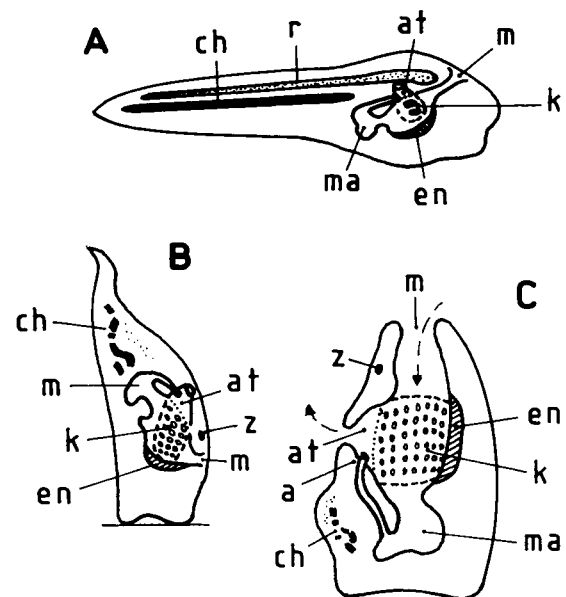
Geheel links onder in de tekening zien we enkele resten (zwart) van een oorspronkelijke chorda. Linksboven, tussen mond en atrium, bevindt zich een zenuwknop.

Opvallend is nu, dat bij veel tunicaten een larvaalstadium voorkomt dat vrijzwemmend is en sterk in bouw afwijkt van de volwassen, vastzittende vorm. In afb. 138 A is een dergelijk larvaalstadium, sterk vergroot, weergegeven. De vorm hiervan lijkt enigszins op het larvaalstadium van de kikker, een kikkervisje: een dik, opgezwollen kopgedeelte en een dunnere staart. Juist in dit staartgedeelte zien we bij deze larvaalstadia een chorda en daarboven een holle zenuwbuis. De Tunicata behoren dus duidelijk tot de Chordata!

Vervolgen we de ontwikkeling, de metamorfose van het larvaalstadium, dan blijkt dat de vrijzwemmende vorm een geschikte plek op de bodem zoekt en zich daar vastzet met het voorste deel van het kopgedeelte (afb. B). De kieuwkorf wordt nu groter en krijgt steeds meer kleine doorstromopeningen. De mond, de uitstroomopening van het atrium en de daartussen liggende zenuwknop liggen in dit stadium nog aan de rechterkant, de oorspronkelijk dorsale zijde. De hele staart, met daarin de chorda en de holle zenuwbuis, degenereert.

Bij de overgang van stadium B naar C verplaatst de mond zich naar de bovenkant, de kieuwkorf wordt nog groter en het atrium verschuift naar links.

Als we de volwassen vorm van de Tunicata bekijken, dan zouden we niet gauw geneigd zijn deze dieren onder de verwanten van de vertebraten, de gewervelde dieren, te rangschikken. Het is echter van belang er hier op te wijzen, dat de primitiefste vertebraten: de vissen, en daarvan vooral de **Ostracodermen**, een zeer groot kieuwstelsel bezaten en dat de voorouders daarvan hoogst waarschijnlijk voedselzevers waren, al of niet vastzittend of vrijzwemmend.



Afb. 138. Schematische tekening van een **tunicaat**.

A. Het vrijzwemmende larvaalstadium met chorda (*ch*) en holle zenuwbuis (*r*); sterk vergroot.

B. Het larvaalstadium heeft zich met de voorzijde vastgezet op de bodem. Chorda en holle zenuwbuis verdwijnen.

C. De volwassen, vastzittende gedaante met de mond bovenaan en de uitstroomopening van de kieuwkorf links.

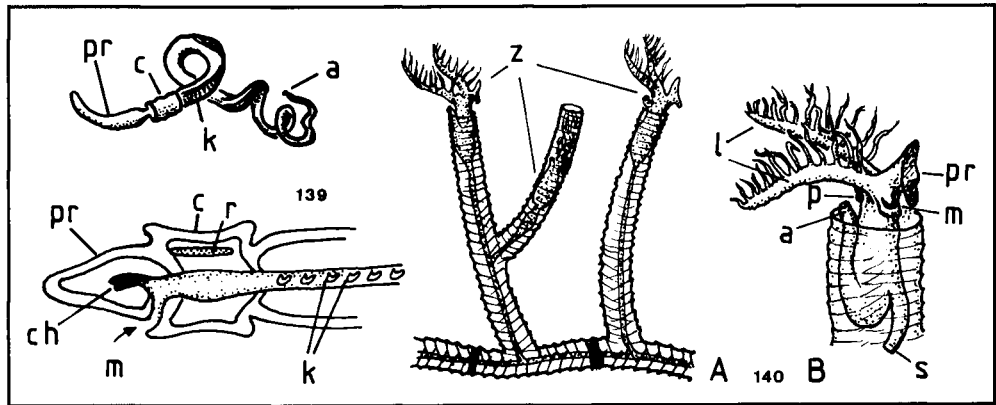
a = anus; *at* = atrium; *ch* = chorda; *en* = endostyl; *k* = kieuwkorf; *m* = mond; *ma* = maag; *r* = holle zenuwbuis; *z* = zenuwknop.

Afb. 139. *Balanoglossus sp.*, een eikelworm; lengte zoals afgebeeld: ca. 8 cm. Recent. a = anus; c = kraaggedeelte; ch = chorda; k = kieuwspleten; m = mond; pr = proboscis; r = holle zenuwbuis.

Afb. 140. *Rhabdopleura sp.*

A. deel van een kolonie; hoogte buisje ca. 2 mm. B. een zoolied, sterk vergroot. Recent.

a = anus; l = lophophore; m = mond; p = opening geslachtsklier; pr = proboscis; s = steel; z = zoolied.



Subphylum Hemichordata

Boven-Cambrium tot Recent

Dit zijn Chordata, waarbij geen staart, geen atrium en geen beenstructuren aanwezig zijn. Een chorda is niet of nauwelijks ontwikkeld. Het coeloom, de met vloeistof gevulde lichaamsholte, is in drie gedeelten verdeeld, die samenvallen met de driedeling van het lichaam.

Het subphylum wordt ingedeeld in drie klassen, waarvan er één uitsluitend recent bekend is.

Klasse Enteropneusta

Recent

Deze klasse wordt ook wel die van de **eikelwormen** genoemd.

Het zijn echter beslist geen wormen. Het zijn vrijlevende vormen die grotendeels een ingegraven levenswijze hebben.

Het lichaam is langgerekt van vorm met aan de voorzijde een **proboscis**, een graafinstrument. Daarachter volgt een kraaggedeelte, dat zich kan verbreden tot een houvast bij graafactiviteiten. Achter de kraag is een lange, smalle romp met een dubbele rij van talrijke, achter elkaar geplaatste kieuwspleten.

De mondopening bevindt zich tussen de proboscis en de kraag, de anus aan het uiteinde van de romp. De chorda is beperkt tot een klein gedeelte van de basis van de proboscis. Een holle zenuwbuis is alleen in het kraaggedeelte aanwezig.

Ook eikelwormen zijn voedselzever: het overtollige water stroomt via de vele kieuwspleten naar buiten, het organisch materiaal gaat naar de lange, rechte darm.

Voorbeeld Enteropneusta:

Balanoglossus sp., afb. 139

Recent

Een eikelworm. In afb. 139 is bovenaan een compleet exemplaar weergegeven; onderaan een schematische doorsnede door het voorste gedeelte.

Klasse Pterobranchiata

?Ordovicium, Krijt tot Recent

Dit zijn kleine vormen, waarvan slechts enkele genera bekend zijn geworden. Het zijn kolonievormende organismen, waarvan elk individu, een **zoolied** genaamd, aan het uiteinde van een buisje leeft. Afb. 140 A.

Het spijsverteringskanaal is U-vormig, waardoor de anus dichtbij de mond ligt. Een chorda en een holle zenuwbuis ontbreken. Wel is er een **proboscis**, nauw verwant in bouw met die van de eikelwormen. Ook is er een kraaggedeelte achter deze proboscis.

Daartussen ligt de mond. Bij sommige soorten is er nog één paar kieuwspleten, bij andere (zoals in afb. 140 B) nog slechts één opening, waar de geslachtsklier uitmondt.

Aan de onderzijde van het lichaam bevindt zich de steel, waarmee de zoolieden met elkaar in verbinding staan. Deze kan door knopvorming aanleiding geven tot de vorming van nieuwe buisjes in de kolonie. Opvallend is de bouw van deze buisjes: ze zijn grotendeels opgebouwd uit halve ringen die tegen elkaar aansluiten.

Een kieuwstelsel bezet met trilharen ontbreekt vrijwel volledig. In plaats daarvan bezitten de Pterobranchiata een stelsel van twee of meer armen met daarop beweeglijke uitsteekselletjes. Deze tentakelachtige structuren, de **lophophore**, brengen fijn verdeeld organisch voedsel naar de mond.

Voorbeeld Pterobranchiata:

Rhabdopleura sp., afb. 140

Recent

GRAPTOLIETEN

Klasse Graptolithina

Midden-Cambrium tot Onder-Carboon

De graptolieten zijn een zeer belangrijke groep van uitgestorven Hemichordata. Zowel wat betreft de bouw van de buisvormige kolonies, als wat betreft de manier van knopvorming lijken de graptolieten sterk op de hiervoor behandelde Pterobranchiata. Graptolieten worden meestal en vaak in grote aantallen aangetroffen in zwarte schalies. De kolonies zijn dan veelal platgedrukt tot zwarte, op een figuurzaagje lijkende, rechte, spiralig gekrulde of waaivormige tot struikvormige gedaante. Bestudering van de ruimtelijk bewaarde exemplaren, die met zuren uit zandsteen of zandige kalken konden worden vrijgemaakt, heeft een goed inzicht verschaft in de fijne bouw van de graptolieten.

Geologisch zijn de graptolieten uiterst belangrijk als gidsfossielen, vooral in het Ordovicium en het Siluur. Ze hadden vaak een wereldwijde verspreiding, samenhangend met een pelagische of epi-pelagische levenswijze; ze maakten een snelle evolutie door, waardoor steeds andere, nieuwe vormen ontstonden en kunnen in grote aantallen worden aangetroffen in zeer uiteenlopende mariene sedimenten. Zo kan het Ordovicium in een groot aantal graptolieten-zones worden onderverdeeld en kunnen ook gesteenteseries die geen andere fossielen bevatten op grond van dergelijke zones gedateerd worden.

Graptolieten kunnen in een vijftal orden worden ingedeeld. Twee van deze orden zijn zeer belangrijk en zullen hier behandeld worden.

Orde Dendroidea

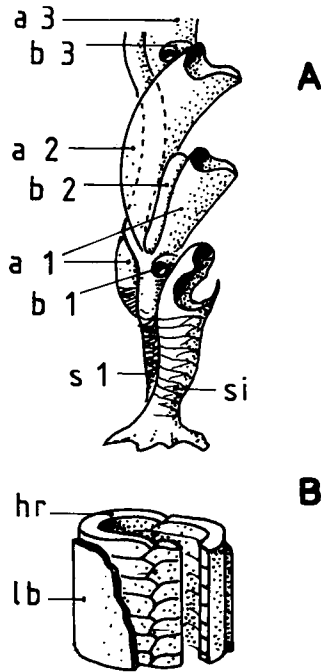
Midden-Cambrium tot Onder-Carboon

De kolonies hebben een struikvorm of waaivorm, soms ook een schijfvorm. Ze waren meestal vastgehecht aan de bodem, maar er zijn ook pelagische soorten. De struikvorm ontstaat, doordat er uit een eerste deel van de kolonie verscheidene takken ontspringen, waarbij de takken door septa onderling verbonden kunnen zijn. Langs de takken staan de individuele bekertjes, waarin de zoolieden hun plaats hadden. Er zijn drie soorten van dergelijke bekertjes: een **stolotheca**, die de buisvormige delen van de kolonie vormt door knopvorming en, zetelend op de stolotheca, steeds groepjes van twee verschillend gebouwde bekertjes, de **autotheca** en de **bitheca**. Uit deze autotheca en bitheca staken twee verschillende zoolieden naar buiten, waarschijnlijk voorzien van lophophoren, zoals die beschreven werden bij de Pterobranchiata. Mogelijk waren de zoolieden bij de Dendroidea van gescheiden sekse en bevatte de autotheca een van de twee seksen en de bitheca de andere.

Voorbeelden van Dendroidea:

Dendrograptus sp., afb. 141

Ordovicium



Bij de soorten die tot dit genus behoren had de kolonie een vastzittende levenswijze. De veelal struikvormige kolonies ontsprongen aan een allereerste bekertje, de **sicula**, dat zelf stevig vastgehecht was aan de bodem. Uit deze sicula ontsprong dan de eerste **stolotheca**, een buisvormig deel van de kolonie. Op regelmatige afstanden ontstonden uit de stolotheca paren bekertjes: een **autothecca**, een iets groter bekertje, en gelijktijdig een **bithecca**, een wat kleiner bekertje. In afb. 141 A zijn drie opeenvolgende paren van autothecae en bithecae aangegeven. Ze vormen gezamenlijk een tak van de kolonie. Door vorking van de stolotheca konden verscheidene takken naast elkaar ontstaan. Opvallend is, dat de bithecae afwisselend links en rechts om de autothecca heen buigen, zoals in afb. 141 A te zien is.

In afb. 141 B is de opbouw van de buisvormige delen van de kolonie weergegeven. Deze buisvormige delen worden opgebouwd uit halve ringen die wigvormig tegen elkaar sluiten, een bouwwijze identiek aan die bij de Pterobranchiata. Tegen deze

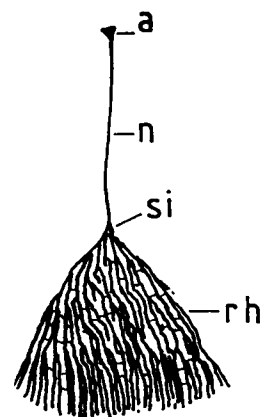
Afb. 141. *Dendrograptus* sp. A. deel van een kolonie, hoogte ca. 2 mm; B. fragment, sterk vergroot. Ordovicium. a1, a2, a3 = autothecae; b1, b2, b3 = bithecae; hr = halve ringen; lb = lamellaire buitenlaag; s1 = stolothecca; si = sicula.

ringen aan bevindt zich een dunne, lamellaire buitenlaag. Vroeger meende men dat het materiaal van de halve ringen en lamellaire laag uit chitine bestond, thans is bekend dat dit geen chitine was, maar vezelig collageen, een eiwit dat bij vele dieren een buigzaam bindweefsel vormt.

Het zal duidelijk zijn, dat door de op de bodem vastzittende levenswijze het genus *Dendrograptus* geen goede gidsfossielen kon leveren.

Dictyonema flabelliforme, afb. 142

Vroeg Onder-Ordovicium (Tremadoc)



Bij deze vertegenwoordiger van de Dendroidea ontsprong de kolonie (=rhabdosoom) ook weer uit een sicula, het allereerste bekertje. Deze sicula bezat aan de punt een lange draad, de **nema**, die ten slotte uitmondde in een **aanhechtingsschijfje**. Met dit schijfje zat de hele kolonie vastgehecht aan een drijvend object of aan een soort zwemblaas. *Dictyonema* had hierdoor een pelagische of epipelagische levenswijze en is daardoor een uitstekend gidsfossiel met een wereldwijde verspreiding.

Afb. 142. *Dictyonema flabelliforme*, rhabdosoom ca. 10 cm. Vroeg Onder-Ordovicium (Tremadoc). a = aanhechtingsschijfje; n = nema; rh = rhabdosoom; si = sicula.

Orde Graptoloidea

Ordovicium tot Onder-Devoon

Elke kolonie (rhabdosoom) bestaat uit een beperkt aantal takken. Acht takken komen voor bij de vroeg-Ordovicische vormen, maar dit aantal reduceerde tot twee in latere genera en tot slechts één tak in de jongste vormen.

Er is slechts een enkel soort bekertjes (**thecae**) voor de individuele zoolieden, vergelijkbaar met de autothecae van de Dendroidea. De takken kunnen één rij thecae dragen (**uniseriaal**), bij andere soorten twee rijen (**biseriaal**) of zelfs vier rijen (**quadriseriaal**). Er is meestal een duidelijke **sicula** (het eerste bekertje) met aan de gesloten punt daarvan een dunne draad, de **nema** of **virgula** genoemd.

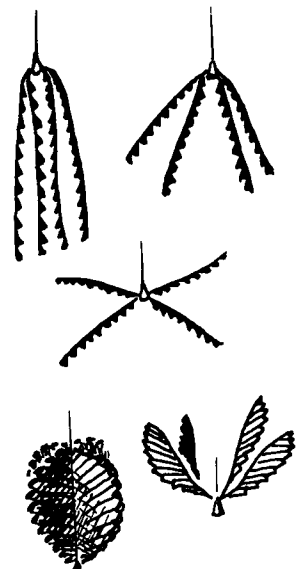
Bij sommige soorten is er een drijfblaas aangetoond. De Graptoloidea leefden pelagisch of epi-pelagisch in open zee, onafhankelijk van kusten of bodem. Ze komen in het Ordovicium en in het Siluur veelvuldig voor met zeer uiteenlopende vormen. Hierdoor zijn het goede gidsfossielen.

Voorbeelden Graptoloidea:

Tetragraptus sp. en *Phyllograptus* sp., afb. 143

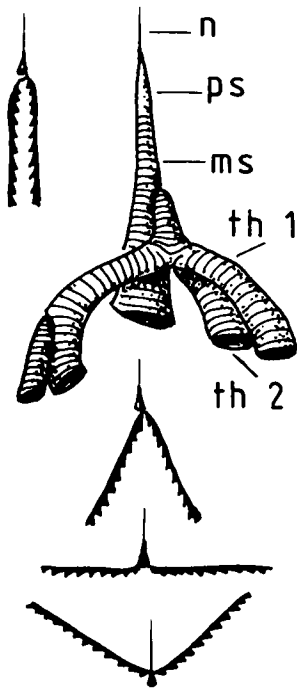
Onder-Ordovicium

In afb. 143 zijn drie soorten van *Tetragraptus* en twee soorten van *Phyllograptus* weergegeven. Ze vormen een goed voorbeeld van de evolutietendenzen binnen de Graptoloidea. De oudste vorm, linksboven, bezit vier takken die "hangend" zijn. Elke tak heeft slechts één rij thecae en zowel deze thecae als de sicula hebben hun opening naar beneden gericht. In de iets jongere vorm, rechtsboven, zijn de takken meer schuin omlaag gericht. Nog wat jonger is de soort daaronder: de vier takken lopen vanaf de sicula in een horizontaal vlak. Schuin rechts daaronder is een vrij oude soort van *Phyllograptus* afgebeeld. De thecae hebben een tamelijk lange buisvorm en de vier takken staan schuin omhoog gericht. Bij de geologisch jongste soort, linksonder, staan de vier takken verticaal tegen elkaar omhoog. De vier rijen thecae "klimmen" als het ware langs de nema (= virgula) omhoog. Van deze laatste soort van *Phyllograptus* vinden we meestal twee van de "bladen" goed gefossiliseerd, vlak liggend in de gelaagdheid van het gesteente. De andere twee bladen staken verticaal in het sediment eronder en erboven en zijn dan veelal sterk samengedrukt.



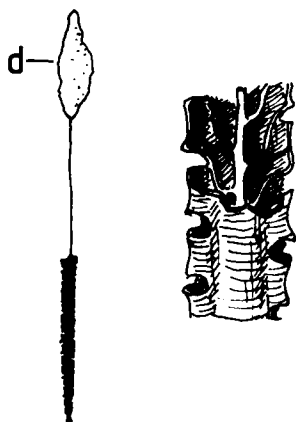
Afb. 143. *Tetragraptus* sp. en *Phyllograptus* sp. Onder-Ordovicium.

Didymograptus sp. (Onder- en Midden-Ordovicium) en *Dicellograptus* sp. (Midden- en Boven-Ordovicium), afb. 144 Ook hier weer een voorbeeld van een evolutiereeks van opeenvolgende soorten, waarbij de takken, in dit geval twee, steeds meer naar boven gericht staan. De sicula blijft daarentegen steeds met de opening naar beneden gericht. Bovenaan in afb. 144 de oudste soort van *Didymograptus*. Rechtsboven de sterk vergrote sicula met de eerste twee autothecae van de twee omlaag hangende takken. De sicula kan hier nog worden onderscheiden in de **prosicula** en een later gedeelte, de **metasicula**. Meer naar onderen in afb. 144 twee soorten van *Didymograptus*, waarbij in de jongste vorm de takken horizontaal staan. Geheel onderaan *Dicellograptus*, de nog jongere vorm, met takken die nu schuin omhoog staan.



Afb. 144. *Didymograptus* sp. (boven, 4 ex.) Onder- en Midden-Ordovicium, en *Dichellograptus* sp. (onderste ex.) Midden- en Boven-Ordovicium. ms = metasicula; n = nema; ps = pro-sicula; th1, th2 = autothecae

***Climacograptus* sp.**, afb. 145
Midden- en Boven-Ordovicium
In het Midden- en Boven-Ordovicium zijn de soorten met vier takken reeds uitgestorven. Er ontstond een grote variëteit aan vormen met omhoog gerichte takken. Bovendien ontstonden er soorten met nogal sterk afwijkende vormen van de thecae, zoals stekels aan de thecae of S-vormig gebogen thecae. *Climacograptus* is een van deze soorten met een duidelijke knik in de thecae. Deze staan in twee rijen, alternerend, langs de nema omhoog gericht.

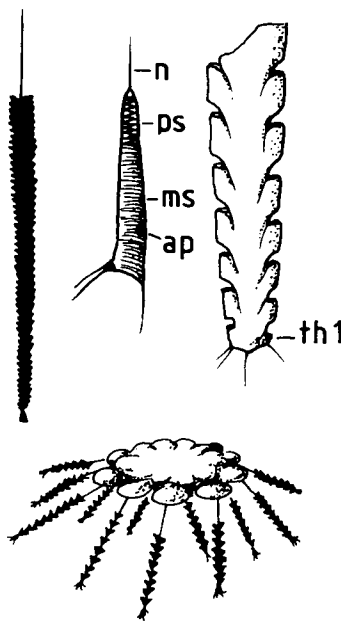


Afb. 145. *Climacograptus* sp. Hoogte rhabdosoom ca. 1½ cm; hoogte fragment ca. 3 mm. Midden- en Boven-Ordovicium. d = drijfblaas.

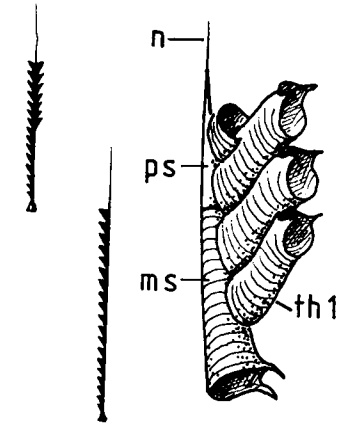
Climacograptus is een van de weinige genera, waarbij men een drijfblaas bovenaan de nema heeft aangetoond.

***Diplograptus* sp.**, afb. 146
Boven-Ordovicium

Ook bij deze vorm bestaat elk rhabdosoom (kolonie) uit een lange nema met twee rijen thecae daarlangs gerangschikt, dus biseriaal. Zij ontspringen bij de apertuur, een kleine, door oplossing ontstane perforatie van de wand van de naar beneden gerichte sicula. De allereerste theca uit de sicula is eerst nog naar beneden gericht, maar buigt dan haaks omhoog. Deze eerste theca draagt een stekel. Daar de sicula ook al drie stekels heeft, toont een volwassen exemplaar vier stekels aan de onderzijde. In zeldzame gevallen heeft men verscheidene exemplaren van *Diplograptus* gevonden, die allen met hun nema in één richting lagen, wijzend naar een donkere vlek die geduid wordt als een gemeenschappelijke drijfblaas. Men spreekt dan van een superkolonie of synrhabdosoom (afb. 146, onderaan).



Afb. 146. *Diplograptus* sp. Hoogte rhabdosoom 3½ cm (links boven); onderaan: synrhabdosoom. Boven-Ordovicium. ap = apertuur (perforatie van de sicula); ms = metasicula; n = nema; ps = pro-sicula; th1 = eerste bekertje uit de sicula.



Afb. 147. *Monograptus* sp. Siluur. ms = metasicula; n = nema; ps = pro-sicula; th1 = eerste bekertje uit de sicula.

***Monograptus* sp.**, afb. 147 Siluur

De verschillende soorten van dit genus zijn zeer algemeen in het Siluur. Zij zijn ontstaan uit een vorm als *Diplograptus* door het gedeeltelijk en tenslotte volledig wegvallen van een van de twee rijen thecae (linksboven in afb. 147). Er ontstaat daardoor een kolonievorm, waarbij nog slechts één rij van bekertjes langs de nema omhoog klimt: *Monograptus*, uniserial. Van de verschillende vormen uit de familie **Monograptidae** worden er hierna drie getoond.

Monograptus turriculatus, afb. 148 Siluur

Deze merkwaardige soort is uniserial alle Monograptidae, maar de kolonie, het rhabdosoom, is hier in een ruimtespiraal gewonden.

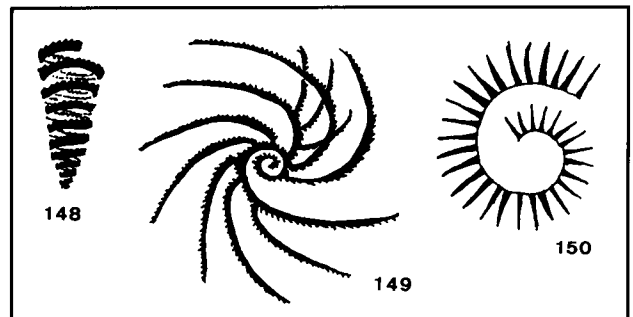
***Cyrtograptus* sp.**, afb. 149 Siluur

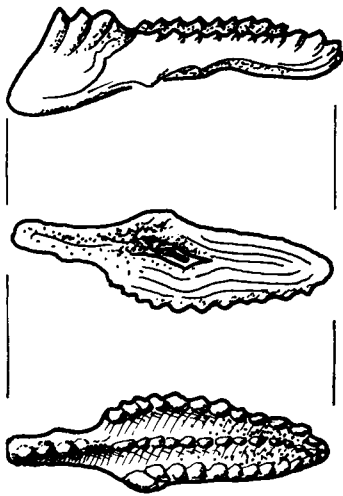
Uniserial vorm, ook weer in een spiraal gewonden, doch nu in één vlak en met zijtakken ontspringend uit de spiraal.

Rastrites linnei, afb. 150 Siluur

Opnieuw een spiraalvorm in één vlak, doch nu zonder zijtakken. De thecae zijn vrij lang.

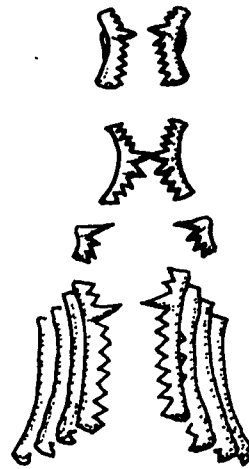
Afb. 148. ***Monograptus turriculatus***, afm. 28 mm. Siluur.
Afb. 149. ***Cyrtograptus* sp.**, afm. 10 mm. Siluur.
Afb. 150. ***Rastrites linnei***, afm. 12 mm. Onder-Siluur.





Afb. 151. (Links) *Polygnathus sp.*, afm. ca. 1 mm. Boven-Devoon tot Onder-Carboon.

Afb. 152. (Rechts) Conodonten-assemblage, $\pm 20 \times$. Onder-Carboon.



Meer dan 130 jaar heeft er onzekerheid bestaan over de aard van de organismen die conodonten-drager waren. Men meende dat het wormen, mollusken, arthropoden of zelfs planten geweest waren. Tegenwoordig is bekend dat conodonten been met beencellen en ook kraakbeen kunnen bevatten, typische bouwstenen van de Vertebrata. Ook heeft men afdraken gevonden van weke delen van deze organismen, waaruit blijkt dat het oorspronkelijke organisme enigszins leek op een lancetvisje: een zijdelings afgeplatte, lang-gerekte vorm met V-vormige spieren langs de flanken en aan de voorzijde mogelijk twee ogen.

Conodonten worden daarom tegenwoordig dan ook ingedeeld bij de primitieve vissen! Hierdoor horen de conodonten dus eigenlijk niet thuis in een bespreking van de ongewervelden. Gezien echter het feit dat ze lang als resten van ongewervelden zijn beschouwd en bovendien van enorm groot belang zijn als gidsfossielen voor een groot deel van het Paleozoïcum en de Trias, zullen we hier kort toch enkele voorbeelden geven.

Voorbeelden Euconodonta:

Polygnathus sp., afb. 151 Boven-Devoon tot Onder-Carboon
Dit is een typische platform-conodont. Bovenaan afb. 151 een zij-aanzicht en geheel onderaan een bovenaanzicht. In het bovenaanzicht zien we een middenrug met tandjes over de gehele lengte. In het bredere bladgedeelte staan ook tandjes langs de buitenranden. In het centrale deel van de onderzijde (afb. 151, midden) bevindt zich een langgerekte, verdiepte geul, het zgn. **escutcheon**.

Conodonten-assemblage, afb. 152
Vondsten van een dergelijke "assemblage" zijn zeldzaam. Ze tonen dat zich binnen een enkel bilateraal organisme een stelsel van verschillende vormen heeft bevonden. De juiste functie is nog steeds onbekend. De conodonten lagen in een weefsel ingebed en hebben dus niet als echte tanden kunnen fungeren. De verschillende elementen van dergelijke assemblages hebben oorspronkelijk ieder een eigen genusnaam gekregen. Nu blijkt dat verschillende genera tot één diersoort hebben behoord, geeft dit moeilijkheden met de naamgeving.

Cordylodus sp., afb. 153 B.-Cambrium tot O.-Ordovicium
Dit genus heeft enkele gebogen tandjes op een zijdelings samengedrukte basis. Het is bij dit genus dat de aanwezigheid van been met daarin beenvormende cellen is aangetoond.

Paltodus unicastatus, afb. 154 Siluur
Eén enkelvoudige, gebogen kegelvormige tand met een scherpe rug aan de concave zijde.

GEWERVELDEN

Subphylum Vertebrata

Bij vertegenwoordigers van dit subphylum is de chorda meestal vervangen door een wervelkolom. Het subphylum omvat dieren met een inwendig skelet, dat uit been of kraakbeen bestaat.

CONODONTEN

Euconodonta

Conodonten zijn kleine tandachtige structuren, vaak een soort tandplaatjes, bestaande uit calciumfosfaat. De afmetingen variëren van ongeveer 0,2 tot 2 mm. Ze worden uitsluitend in mariene sedimenten aangetroffen. Conodonten zijn resistent tegen zuren en kunnen daardoor vrij gemakkelijk uit sedimenten worden uitgezuurd.

Naast de Euconodonta, de echte conodonten, kent men nog twee groepen van conodont-achtige, holle, kegelvormige tandjes, n.l. de **Protoconodonta** (Boven-Precambrium tot Onder-Ordovicium) en de **Paraconodonta** (Midden-Cambrium tot Ordovicium).

Bij deze laatste twee groepen vond de groei van de tandjes plaats doordat in de holle kegel fosfaatlamellen werden afgezet. De groei was dus van de punt af gericht, de holle basis werd steeds groter. De punt van de kegel stak buiten het weefsel van de oorspronkelijke organismen uit. De opbouw van de tandjes vertoonde sterke gelijkenis met die van de huidige pijlwormen. Ze zullen hier verder niet behandeld worden.

Veel belangrijker zijn de **Euconodonta**. Hier hadden de tandjes en de tandplaatjes een concentrische bouw. Fosfaatlamellen werden rondom een klein begin afgezet. Aangenomen wordt dat deze tandstructuren volledig in een weefsel ingebed lagen. Van conodonten is bekend dat er steeds linker- en rechter-exemplaren zijn. Een enkele conodont heeft meestal geen eigen symmetrievlak, ongeveer zoals bijvoorbeeld bij onze linkerhand. Maar er is dan wel een ruimtelijk spiegelbeeld: de rechterhand. Hieruit werd in het verleden reeds geconcludeerd, dat het organisme van de conodonten bilateraal symmetrisch moest zijn geweest. Dit werd nog eens extra duidelijk, toen men conodonten-assemblages vond, d.w.z. dat een aantal conodonten in een symmetrische positie ten opzichte van elkaar werd aangetroffen, soms tot acht linker-exemplaren, en acht rechter-exemplaren daartegenover. Afb. 152.

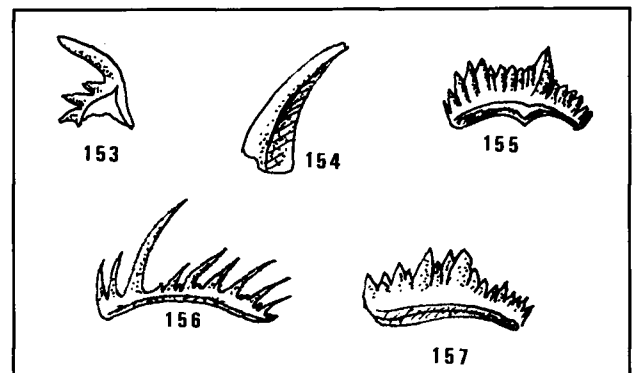
Afb. 153. *Cordylodus sp.*, $\pm 20 \times$, Boven-Cambrium tot Onder-Ordovicium.

Afb. 154. *Paltodus unicastatus*, $\pm 20 \times$, Siluur.

Afb. 155. *Bryantodus nitens*, $\pm 20 \times$, Devoon.

Afb. 156. *Hindeodella curvidens*, $\pm 20 \times$, Onder-Carboon.

Afb. 157. *Ozarkodina campbelli*, $\pm 20 \times$, Boven-Carboon.



Bryantodus nitens, afb. 155 Devoon
Deze conodont heeft een gebogen kamvorm met ongeveer in het midden één tand die groter is dan de overige.

Hindeodella curvidens, afb. 156 Onder-Carboon
Een aanal tanden staat hier gerangschikt op een gebogen staafje. Aan een van de uiteinden bevindt zich een opvallend grotere tand.

Ozarkodina campbelli, afb. 157 Boven-Carboon
Dit is een conodont met een gebogen kamvorm en zijdelings afgeplatte tandjes.

Een keuze uit de literatuur

Borrodale, L.A. & Potts, F.A., 1961: *The Invertebrata. A Manual for the use of Students*; 4th ed., revised by G.A. Kerkut; Cambridge at the University Press.

Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R., 1990: *Palaeobiology, a Synthesis*. On behalf of the Palaeontological Association; Blackwell Scientific Publications.

Briggs, D.E.G., 1992: *Conodonts: A Major Extinct Group Added to the Vertebrates*; *Science*, Vol. 256, 1285-1286.

British Fossils: Caenozoic, 1975; Mesozoic, 1983; Palaeozoic, 1975. Uitgave British Museum (Natural History).

Buchsbaum, R., 1951: *Animals without Backbones, An Introduction to the Invertebrates*, Vol. 1 and 2. Pelican Books 1951, reprinted 1953, 1955.

Clarkson, E.N.K., 1979: *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. George Allen & Unwin Ltd., London.

Fischer, J.-C., 1980: *Fossiles de France et des régions limitrophes*; Masson, Paris.

Geys, J.F., 1985: *De Geschiedenis van het Leven. Deel 1: Precambrium en Cambrium*; Belgische Vereniging voor Paleontologie, no. 6.

Geys, J.F., 1987: *De Geschiedenis van het Leven. Deel 2: Ordovicium*; Belg. Ver. v. Paleont., no. 7.

Geys, J.F., 1989: *De Geschiedenis van het Leven. Deel 3: Siluur*; Belg. Ver. v. Paleont., no. 9.

Geys, J.F., 1991: *De Geschiedenis van het Leven. Deel 4: Devoon*; Belg. Ver. v. Paleont., no. 11.

Moore, R.C., Lalicker, C.G. & Fischer, A.G., 1952: *Invertebrate Fossils*. 1st ed. McGraw-Hill Book Company, Inc.

Raup, D.M. & Stanley, S.M., 1978: *Principles of Paleontology*. W.H. Freeman and Company.

Sansom, I.J., Smith, M.P., Armstrong, H.A. & Smith, M.M., 1992: *Presence of the Earliest Vertebrate Hard Tissues in Conodonts*; *Science*, Vol. 256, 1308-1311.

Ziegler, B., 1975: *Einführung in die Paläobiologie, Teil 1: Allgemeine Paläontologie*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Ziegler, B., 1983: *Einführung in die Paläobiologie, Teil 2: Spezielle Paläontologie - Protisten, Spongien und Coelenteraten, Mollusken*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung,