

Paleontologie in het kort

Deel II: Ongewervelde dieren 1

door Trudi Buntsma

Inleiding

We vervolgen ons overzicht van het vijfrijken-systeem.

1. Moneren, 2. Protista (eencelligen), en 3. het Plantenrijk zijn in de vorige aflevering van dit artikel (juni 2000) aan bod gekomen. De Schimmels zijn overgeslagen bij gebrek aan macro-fossielen. Nu zijn de dierlijke fossielen aan de beurt, d.w.z. de fossielen van organismen die alleen van organisch materiaal kunnen leven. In dit Gea-nummer wordt een begin gemaakt met de galerij der dieren, en wel met de Ongewervelden (= Invertebraten)

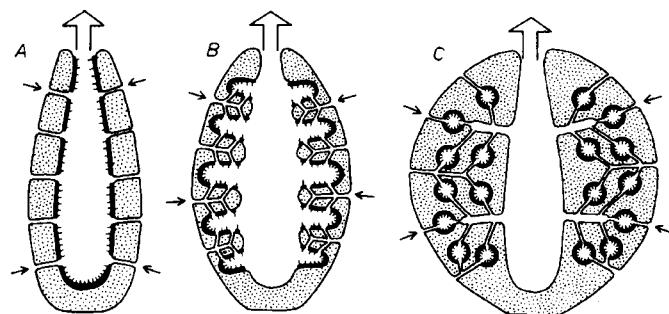
5. Het Dierenrijk

Porifera: sponzen

Sponzen bestaan vanaf het Cambrium en leefden waarschijnlijk al in het Precambrium. Ze leven vooral in zee, sommige soorten komen in zoet water voor.

Sponzen zijn de eenvoudigste meercellige dieren. Ze bezitten geen zenuw-, spier- of ander type weefsel. Uit een brokje spons groeit spontaan weer een hele spons.

De bouw van een spons hangt nauw samen met zijn wijze van eten. Voedselhoudend water stroomt door poriën, ofwel *ostia*, naar binnen. Via kanaaltjes komt het water in zweephaarkamers terecht. Een zweephaarkamer is een holte, waarvan de wanden zijn afgezet met kraagcellen, die elk een zweephaar bezitten. De zweepharen zorgen voor de waterstroming. In de zweephaarkamer worden het voedsel en de zuurstof uit het water gehaald. Via uitstroombaanaltjes gaat het afgewerkte water naar de centrale holte en verlaat deze via het *osculum* (= uitstroombgat). Er zijn drie types in de bouw van de spons (afb. 1). Het asconiede type is een eenvoudig zakje met een dubbele celwand met gaatjes. Het syconiede type heeft allemaal uitstulpingen, waardoor het oppervlak vergroot wordt. Door dit grotere oppervlak



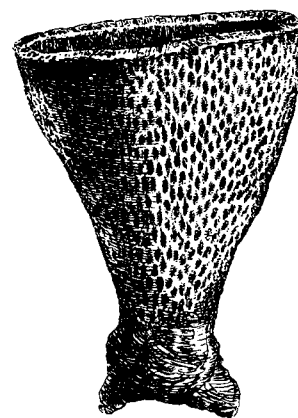
Afb. 1. Schematische doorsneden van sponzen. A. het asconiede type; B. het syconiede type; C. het leukoniede type.

kan deze spons meer voedsel en zuurstof uit het water halen. Het leukoniede type heeft op de uitstulpingen ook nog eens uitstulpingen (afb. 1) en heeft dus een nog groter oppervlak. Wel 98 % van alle sponzen behoort tot het leukoniede type.

Bij het syconiede en het leukoniede type bevindt zich tussen de buitenste en binnenste cellenlaag een geleachtige stof. In deze geleachtige stof zitten sponsnaalden (*spicula*) om het lichaam te ondersteunen. Zij kunnen zowel los in het weefsel liggen als aaneen gegroeid zijn tot een skelet, dat een stevig geheel kan vormen. Dit is vaak het enige wat van een spons overblijft en fossiliseert.

De voortplanting geschiedt zowel geslachtelijk als ongeslachtelijk, door knopvorming. Knopvorming wil zeggen, dat een groepje cellen samenklontert, zich afzondert en voor zichzelf begint. Bij de geslachtelijke voortplanting maken gespecialiseerde cellen ei- en zaadcellen. Uit de bevruchte eicel ontstaat een vrijzwemmende larve, die zich binnen 24 uur moet vestigen op een nieuwe standplaats.

Aan de buitenkant zijn sponzen van een en dezelfde soort zeer variabel van vorm, daarom zijn ze moeilijk te determineren. De indeling geschiedt dan ook op grond van de inwendige bouw. De gebruikelijke indeling is als volgt:



Demospongea: sponzen met een skelet van spongine, een hoornachtige stof, waarin meestal kiezelnaalden zitten, ook wel alleen spongine (badkamerspons!).

Hexactinellida: kiezelsponzen. Hiertoe behoren de recente glassponzen, met glasachtige skeletten, en vele fossiele sponzen, b.v. *Ventriculites*, afb. 2.

Afb. 2. De kiezelspons *Ventriculites*; hoogte 10 cm. Laat-Krijt.

Calcarea: kalksponzen, met een skelet van kalknaaldjes.

Sclerospongia: koraalsponzen met een kalkskelet dat lijkt op koraal.

De Sclerospongia vormen een klasse van sponzen, die vroeger tot de koralen gerekend werd. Door vondsten van levende exemplaren op verborgen plekken rekent men ze nu tot de sponzen. Ze zijn te onderscheiden van koralen (zie aldaar), omdat de "corallieten" geen septen hebben.

Coelenterata: holtedieren

De holtedieren leven vooral in zee, een klein aantal soorten leeft in zoet water. Ze vormen een heel gevarieerde groep, waaronder o.a. kwallen, zeeanemonen en koralen vallen.

Holtedieren zijn eigenlijk een soort zak van twee cellagen, die een centrale holte omsluiten, die naar believen kan worden afgesloten.

Bij zeeanemonen en koralen staat rond de opening van de centrale holte een krans van tentakels voor het vangen van prooi. Eerst worden netelcellen afgeschoten, die de prooi verlammen, daarna werken de tentakels de prooi naar binnen. De prooi wordt in de centrale holte door maagsappen verteerd.

Onverteerbare resten worden via de mondopening weer naar buiten gewerkt. Het oppervlak van de wand van de centrale holte is vergroot door plooien. De meeste holtedieren bevatten geen harde delen en zijn maar zelden fossiel bewaard.

Omdat de **koralen** een skelet hebben ontwikkeld komen deze fossiel verreweg het meest voor. Korallen kunnen solitair of kolonievormend zijn. Het skelet van één individuele koraalopoliep heet een **coralliet**.

Het skelet bestaat uit een holle buis in de vorm van de lichaamszak, tussen de twee cellagen in: de *theca*. Er zijn radiale (van de rand naar het midden gerichte) schotten ter ondersteuning van bovengenoemde plooien. Deze radiale schotten worden *septen* genoemd. Deze vormen bovenin de kelk of *calyx*, waarop de poliep zit. Vaak zijn er horizontale tussenbodems in het binnenste van de coralliet, de *tabulae*, voor de stevigheid. Eventueel wordt ook nog een *pilaar* gevormd in het midden van de coralliet, waar de septen op uit komen.

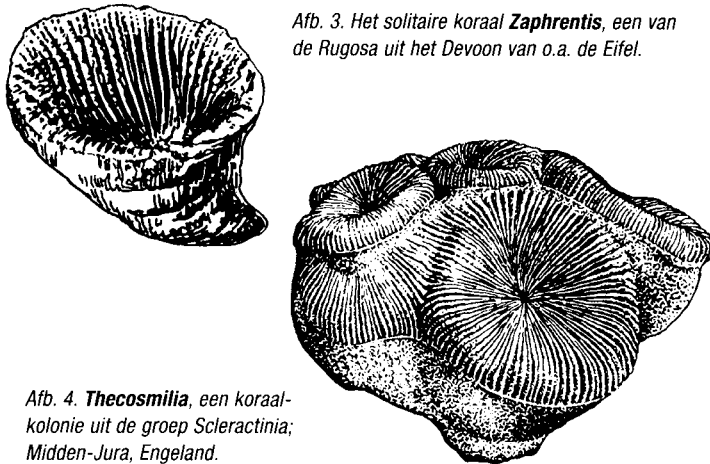
De voortplanting kan zowel geslachtelijk als ongeslachtelijk zijn. Door knopvorming (de ongeslachtelijke methode) kunnen nieuwe korallen ontstaan. Bij geslachtelijke voortplanting ontstaan vrijzwemmende larven, die zich elders vestigen.

Korallen kunnen hele riffen bouwen in warme zeeën. Zo'n rif bestaat uit vele soorten korallen en andere dieren en zeewieren en vormen een specifieke gemeenschap.

De indeling van de fossiele korallen is als volgt:

Rugosa (vroeger Tetrakoralen)

Deze Paleozoïsche korallen leefden van Ordovicium tot Perm. De jonge exemplaren hadden zes hoofdsepten, maar in slechts vier van de zes tussenruimten ontwikkelden zich secundaire septen. Afb. 3, *Zaphrentis*.



Afb. 3. Het solitaire koraal *Zaphrentis*, een van de *Rugosa* uit het Devoon van o.a. de Eifel.

Afb. 4. *Thecosmilia*, een koraal-kolonie uit de groep *Scleractinia*; Midden-Jura, Engeland.

Scleractinia (vroeger Hexakoralen)

Deze Mesozoïsch – Cenozoïsche korallen zijn bekend van Midden-Trias tot Recent.

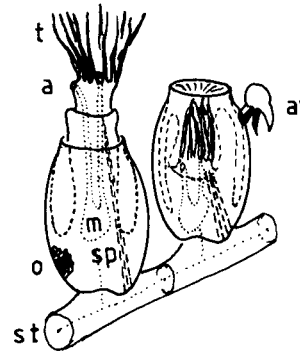
Ze hebben zes hoofdsepten, ook in hun volwassen stadium. Tussen alle zes groeien secundaire septen, en zo verder. Afb. 4, *Thecosmilia*.

De twee groepen zijn op het oog slecht te onderscheiden. De ouderdom van het gesteente is de beste leidraad.

Bryozoa: mosdierpjes

Bryozoën leven vanaf het Ordovicium tot het heden. Ze komen vooral in zeewater voor.

Net als de holtedieren bestaan ze uit een zakje, dat een centrale holte omsluit. Ze hebben een tentakelkrans (*lophophoor*) rond de mondopening, een maag, een soort darm en een anus, die bij de grootste groep, de **Ectoprocta**, buiten de krans van tentakels ligt.



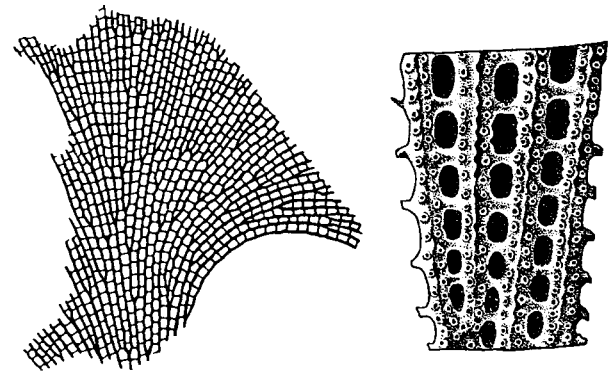
Afb. 5. Schematische tekening van een fragment uit een bryozoën-kolonie. Hoogte ca. 2 mm. Links: individu met uitgespreide tentakelkrans; rechts: tentakelkrans ingetrokken.

Bryozoën vormen koloniën.

De kolonie heet **zoarium** en het individuele diertje een **zooid**.

De zooid leeft in een kokertje of hokje met een gat. Afb. 5.

Door het gat kan hij zijn tentakeltjes met een deel van zijn lichaam naar buiten steken. Hij kan zich ook helemaal terugtrekken en het gat afsluiten met een klepje, het *operculum*. Het dier kan zijn hokje niet verlaten. De zoaria (kolonies) groeien als een soort korst of mos op een harde ondergrond, zoals stenen, schelpen.



Afb. 6. *Fenestella* (Ordovicium – Perm), breedte 3 cm; rechts: sterk vergroot.

Bij sommige soorten zien niet alle individuen in een kolonie er hetzelfde uit. Hun verschijningsvorm hangt van hun taak binnen de kolonie af. Zo onderscheidt men vogelbekachtige *avicularia*, die een defensieve rol hebben (afb. 5), *vibracularia* voor schoonmaakwerkzaamheden, *ovicellae*, die geschikt zijn om te broeden, en *kenozoiden*, die de tussenruimten opvullen.

Voedselopname en geslachtelijke voortplanting gebeuren net als bij de korallen.

De bryozoën zijn door hun enorme vormenrijkdom een moeilijke groep om te determineren. Bekend is *Fenestella*, afb. 6.

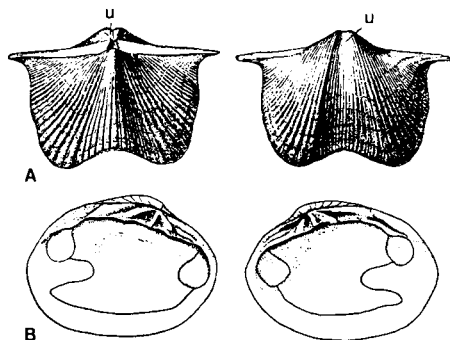
Brachiopoda

Brachiopoden leven vooral in ondiepe zee. Tegenwoordig zijn er nog maar enkele honderden soorten. Fossiel zijn er echter 4000 geslachten en tienduizenden soorten. Ze komen vanaf het Cambrium voor.

Ze hebben een schaal van calciet of fosfaat, die bestaat uit twee kleppen. Er is dus verwarring mogelijk met tweekleppige schelpen (*Bivalvia*) en ostracoden, maar er zijn duidelijke verschillen:

- Er zijn twee verschillende kleppen, die niet elkaars spiegelbeeld zijn (afb. 7).
- In de grootste klep, de steel- of buikklep, zit een gat voor de steel.
- Aan de kleinste klep, de arm- of rugklep, zit een ondersteuningsskelet voor de *lophophoor*, ook wel *brachia* genoemd (afb. 8a).
- Elke klep is symmetrisch, d.w.z. de linker en rechterkant zijn elkaars spiegelbeeld.

Ook de inwendige bouw wijkt af van die van de tweekleppige schelpen (afb. 7), maar dat is aan fossielen niet zo erg te zien. Het opvallendste verschil is wel de *lophophoor*, die in de schelp een waterstroom doet bewegen, waardoor voedseldeeltjes



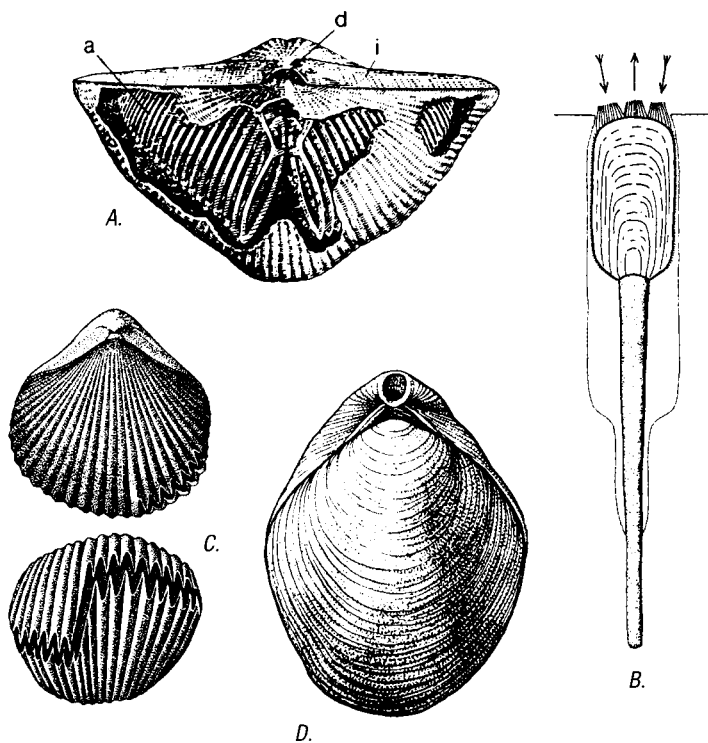
Afb. 7. Brachiopode (A) versus tweekleppige (B). A. *Cyrtospirifer* sp., Devoon. Links: rugklep of armklep, met overstekende umbo van de steelklep (de umbo is het oudste deel van de schelp). Rechts: buikklep of steelklep. B. Binnenkant van linker- en rechterklep van een tweekleppige, deze zijn elkaars spiegelbeeld.

worden aangevoerd. Voor de stofwisseling moet de schelp trouwens een eindje open staan.

Brachiopoden leven op of in de grond. Ze zitten vast met een steel; deze kan later verdwijnen, als de schaal op een andere manier is vastgehecht (b.v. door middel van stekels, zoals bij de Productiden) of los in het sediment ligt. De steel is meestal kort; bij *Lingula*, die in de grond leeft, is hij vrij lang (afb. 8b). Soms is de steel opgesplitst in draden. Het dier kan draaien om de steel.

Er zijn twee hoofdgroepen binnen de brachiopoden.

De ene groep bevat de inarticulate brachiopoden, de **Inarticulata**. Hierbij worden de twee kleppen door spieren op de plaats gehouden. Ze hebben meestal een chitineus-fosfatische schaal. Voorbeelden van inarticulate brachiopoden zijn *Lingula* (afb. 8b), (Lingulacea bestaan al vanaf het Cambrium), *Crania* en *Isocrania* (ofwel doodshoofdschelpjes, omdat de binnenkant op een doodshoofdje ofwel cranium lijkt).



Afb. 8. a. *Spirifer*; breedte 8,5 cm, Vroeg-Carboon; met spiralia = spiraalgewonden armskelet.

b. *Lingula*; Ordovicium – Recent, ingegraven in de modder. Het dier kan zich in de bodem terugtrekken; de steel wordt dan kort en dik. De schaal meet ca. 3 cm.

c. *Torquirhynchia inconstans*, een Rhynchonellide met asymmetrische commissuur (lijn waarlangs de kleppen tegen elkaar aan liggen). 3,5 cm; Laat-Jura, Dorset, GB.

d. *Terebratula maxima*, een zeer grote soort: 9 cm, Tertiair, Engeland.

De tweede groep bevat de articulate brachiopoden: de **Articulata**. Deze hebben een kalkige schaal. Ze hebben een *slotrand*, die als een scharnier tussen de kleppen werkt. De spieren zorgen alleen voor het openen en sluiten van de kleppen.

Tot de articulate brachiopoden behoort *Gigantoproductus giganteus*. Dit is de grootste brachiopode, die ooit geleefd heeft (ca. 35 cm). *Gigantoproductus* en zijn verwanten zaten met stekels aan de bodem vast in plaats van met een steel. De familieleden *Richthofenia* en *Proboscidea* lijken op een koraal, doordat de steelklep sterk is uitgroeid en aan de bodem vastzit.

Thecidea leeft in los sediment en daarom heeft een steel geen zin. Bij volwassen individuen is het gat in de steelklep dan ook dichtgegroeid.

De Spiriferida hebben vaak een karakteristieke, zijwaarts verlengde vorm (afb. 8a).

De Rhynchonellida zijn geribbelde brachiopoden, die nog steeds voorkomen. *Torquirhynchia inconstans* is asymmetrisch. Afb. 8c.

Let op bij de Terebratulida: **Terebratulidae** en **Terebratellidae** zijn twee verschillende families. De Terebratulida komen ook nu nog voor. Ze zijn vaak glad, maar ook wel beribd. Afb. 8d.

Hun bloeiperiode hadden ze in het Mesozoïcum, evenals de Rhynchonellida.

Mollusca: weekdieren

Tot de Mollusca behoren verschillende klassen: de Aplacophora (die geen schelp hebben en dus zeer slecht fossiliseren), de Amphineura (met de keverslakken of chitons, deze komen fossiel ook niet zo veel voor), de Scaphopoda, de Gastropoda, de Cephalopoda, de Bivalvia. Alleen de klassen die fossiel veel voorkomen worden achtereenvolgens besproken.

Scaphopoda

Scaphopoda worden vanwege hun vorm ook wel stoottanden genoemd. Ze leven sinds het Ordovicium. Tegenwoordig zijn er zo'n 300 à 400 soorten, fossiel zijn er ook zo'n 300 à 400 bekend. Het is dus een kleine groep. De Scaphopoda kennen weinig evolutie.

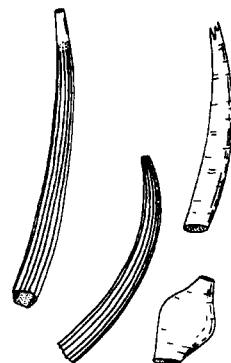
De naam betekent graafvoet. Ze leven dan ook ingegraven in de zeebodem in rustig, ondiep water, met de grote opening naar beneden. Daaruit steken de graafvoet en de kop. De smalle opening komt boven het sediment uit. Hierdoor loopt de aanvoer van water voor de zuurstofvoorziening (ze hebben geen kieuwen) en de afvoer van afvalstoffen. Ze eten organische restjes en kleine diertjes, die in het sediment leven. Deze worden door tentakeltjes gepakt en naar de mond gebracht. Daar maken radula de skeletjes van de foraminiferen fijn.

Er zijn mannetjes- en vrouwtjesdieren. De zaad- en eicellen worden via de nier in de mantelholte geloosd. Via de nauwe opening aan de bovenkant komen ze in zee, waar de bevruchting plaatsvindt. Evenals Bivalvia en Gastropoda hebben Scaphopoda geen hersenen, maar vier zenuwknopen: *ganglia*. Er zitten er twee bij de slokdarm, een bij de anus en een in de voet.

De schelp is een gebogen, enigszins kegelvormig buisje, dat aan

weerszijden open is. De doorsnede is meestal rond, ook wel elliptisch, driehoekig of veelhoekig. Soms zit er bovenaan (dus aan de smalle kant) een spleetje. Meestal is de schelp glad, maar sommige soorten hebben ter versiering lengtestrepen.

Eén familie is dikbuikig: nadat aanvankelijk de breedte van de schelp gestaag toeneemt, neemt hij aan het eind weer af. Afb. 9.

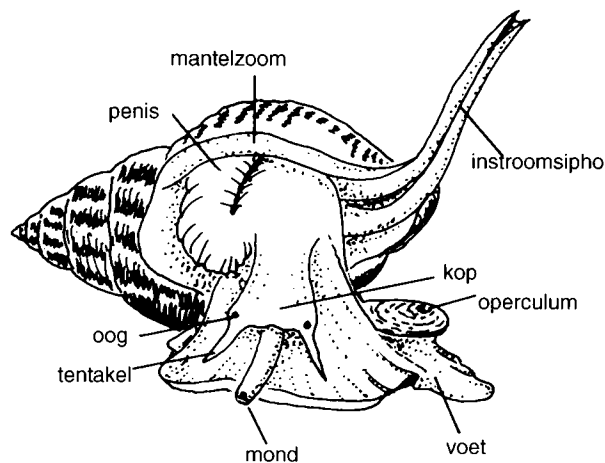


Afb. 9. Enkele fossiele scaphopoden.

De schelp groeit aan de onderkant, de wijde kant, door afscheiding van de mantel (net als bij Bivalvia en Gastropoda). De schelp is gemaakt van calciëet en bezit geen parelmoerlaag. Aan de nauwe kant lost hij steeds weer een beetje op, omdat hij in het volwassen stadium anders te nauw zou zijn. De Scaphopoda lijken wel wat op wormkokers. Ze zijn echter dunwandiger en regelmatig van vorm. Ze hebben wel groeiringen, maar dit zijn niet van die ruwe concentrische ringen als bij wormkokers. Het onderscheid hiermee blijft moeilijk. Troost u: zelfs wetenschappers hebben zich weleens vergist. Denk aan de wormkoker *Sclerostyla mosae* uit Zuid-Limburg, die vroeger door het fossiele leven ging als de Scaphopode *Dentalium mosae*. De laag waarin ze veelvuldig voorkomen heet nog steeds Dentaliumlaag.

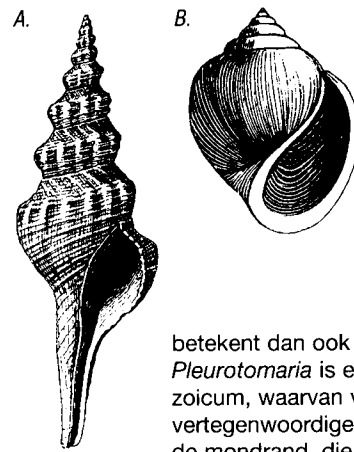
Gastropoda: slakken

Slakken leven zowel in zoet als in zout water en op het land. Ze bestaan sinds het Vroeg-Cambrium. Een slak bestaat uit een voet met een kop, waarin een mond en twee ogen en waarop twee of vier beweeglijke voelsprietten. Zie afb. 10. Op zijn rug torst hij een schelp, het slakkenhuis, mee. Achter de schelp zit op zijn rug het *operculum* ofwel het afsluitplaatje, zijn huisdeur dus. De rughuid stulpt in de schelp uit. Daar bevinden zich de organen en ingewanden. Rondom de ingewanden zit een huidplooi, de *mantel*. Vooraan is de plooi het wijdst; hier liggen de ademhalingsorganen (kieuwen of longen). Anus en nieren komen ook uit in deze ruimte, die *mantelholte* genoemd wordt. Zeeslakken hebben een siffo voor de ademhaling. Deze siffo ligt in een holte van de schelpmond. Soms is deze holte erg lang, zoals bij *Fusus*, afb. 11a.



Afb. 10. Schematische tekening van een recente gastropode: *Buccinum undatum*, de wulk van het Nederlandse Noordzeestrand, die ingegraven leeft.

De schelp is opgebouwd uit aragoniet en groeit door afscheiding van de ringvormige mantel. Een uitzondering is *Nerita rugosa* uit het krijt van Zuid-Limburg, waar de buitenkant van calciëet was. De aragoniet is in de Limburgse mergel opgelost, de calciëet niet. Vandaar dat de afdruk van het inwendige van *Nerita* los ligt in de buitenkant van de schelp. De meeste slakkensoorten zijn rechts gewonden, een enkele soort is links gewonden. In de mond liggen *radula* (= tandjes van chitine) in vliezen en spieren en vormen zo een rasptong. Hiermee kan de slak b.v. algen van rotsen grazen of ander voedsel nuttigen. Roofslakken, zoals de Naticidae en de Muricidae, boren er gaten mee in andere schelpdieren en slobberen die schelpen leeg. *Natica*, afb. 11b. Slakken paren en leggen eieren. Bij zeeslakken leven de larven als plankton. De zoetwaterslak *Viviparus* houdt de eieren bij zich totdat er kleine slakjes uit gekropen zijn. De naam *Viviparus*



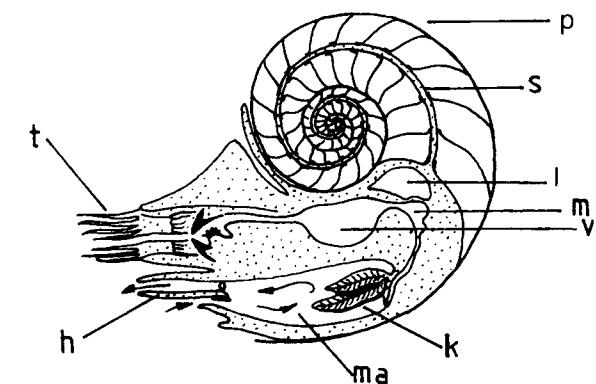
Afb. 11. a. *Fusus*, Mioceen, hoogte 57 mm; b. *Natica*, Eoceen, hoogte ca. 2,5 cm.

betekent dan ook levendbarend. *Pleurotomaria* is een "oude" slak uit het Paleozoïcum, waarvan vandaag de dag ook nog vertegenwoordigers zijn. Hij heeft een spleet in de mondrand, die mee verplaatst met de groei van de mondrand. Hij groeit dus aan een zijde dicht. De plaats van de spleet is zichtbaar als een band over de schelp.

Cephalopoda: koppotigen

De Cephalopoda ontstonden aan het einde van het Cambrium. Tot de cephalopoden behoren o.a. nautiloiden, ammonieten en belemnieten. Recente vormen zijn b.v. de inktvis en de octopus. Ze leven in zee en hebben grijpparmen met zuignappen of tentakels om hun voedsel te vangen. Dat voedsel bestaat uit krabben en kreeften, vissen en aas. De ademhaling gaat via kieuwen. De verplaatsing gebeurt voornamelijk door middel van een *hypo-noom*, een trechtervormige buis die met zijn nauwe einde naar buiten steekt. Hierin kan een soort stuwkracht worden opgewekt, die in een (achterwaartse) beweging wordt omgezet. Afb. 12.

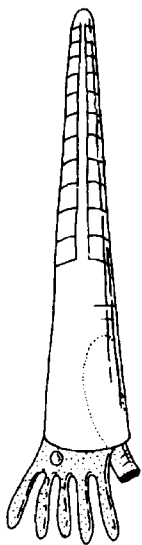
Wat wij fossiel van cephalopoden aantreffen is, net als bij de andere weekdieren, hun schelp. Van sommige Coleoidea, waartoe de belemnieten behoren, vinden we echter een deel van het inwendig skelet: het *rostrum*. Bij grote uitzondering worden wel eens zachte delen van een belemniet of ammoniet gevonden. De schelp is kegelvormig. Deze kegel kan recht zijn (*Orthoceras*, afb. 13, *Endoceras*), opgerold zijn (ammonieten, *Nautilus*, afb. 12), kort (*Ascoceras*) of lang zijn (*Orthoceras*). De enorme vormenrijk-



Afb. 12. Schematische doorsnede van recente *Nautilus*. h: hypo-noom; k: kieuwen; l: lichaamsholte; m: maag; ma: mantelholte; p: phragmocoen; s: siphobuis; t: tentakelkrans; v: voormaag. Hart, nieren en geslachtsklier zijn niet afgebeeld.

dom houdt verband met een grote verscheidenheid van levenswijzen. De lange, rechte vormen zullen mogelijk trage bodembewoners zijn geweest. Opgerolde vormen waren wellicht beweeglijker.

In de schelp bevinden zich kamertjes, die gescheiden zijn door holle of bolle wandjes. Het dier leeft in de laatste en voorste kamer, die het grootst is. Vanaf deze laatste kamer loopt een vlezige streng, de *siffo*, door alle kamers heen. Met behulp van



Afb. 13. *Orthoceras*. Hypothetische reconstructie en mogelijke oriëntatie in het leefmilieu. Lengte ca. 35 cm. Naar Ziegler, 1983.

deze sipho kan de druk in de kamertjes geregeld worden.

In doorsnede zijn in fossiele cephalopoden vaak de tussenschotjes tussen de kamers, de *septen*, te zien. Een belangrijk determinatiekenmerk zijn de *sutuurlijnen*. Dit zijn de lijnen waarlangs de tussenschotten vastgehecht zitten aan de schaal. Deze lijnen kunnen te zien zijn als de buitenschale ontbreekt.

De Actinoceratoidea (Ordovicium – Carboon) hebben schalen die recht of zwak gekromd zijn. *Actinoceras* heeft ringvormige kalkafzettingen op kraagjes in het siphokanaal, naar de punt toe worden deze kalkafzettingen steeds dikker. Dit is een van de oplossingen van de cephalopoden om hun probleem: onbalans door de relatief lichte inhoud van hun kamers, op te heffen. Afzettingen van kalk in de oude kamers wijst op herstel (of zinvolle verstoring) van evenwicht in verband met de levenswijze. Ook het afwerpen van een aantal oude kamers, zoals bij de Nautiloide *Ascoceras* werd toegepast, wijst hierop.

In het Cambrium ontstonden de Nautiloidea, een groep waarin veel uiteenlopende vormen zijn ondergebracht. Het merendeel daarvan is uitgestorven; alleen *Nautilus* is nog een recente vertegenwoordiger (afb. 12). De schelp van *Nautilus* is van die van ammonieten te onderscheiden door de hoedanigheid van zijn sutuurlijnen: bij *Nautilus* zijn deze zeer eenvoudig, bij ammonieten ingewikkeld tot zeer ingewikkeld.

De ammonieten ontstonden iets later, in het Devoon. Aan het einde van het Mesozoïcum stierven ze uit. Er zijn Paleozoïsche en Mesozoïsche vormen. De Paleozoïsche groep bevat meest kleine en gladde soorten. Na een sterke terugval aan het einde

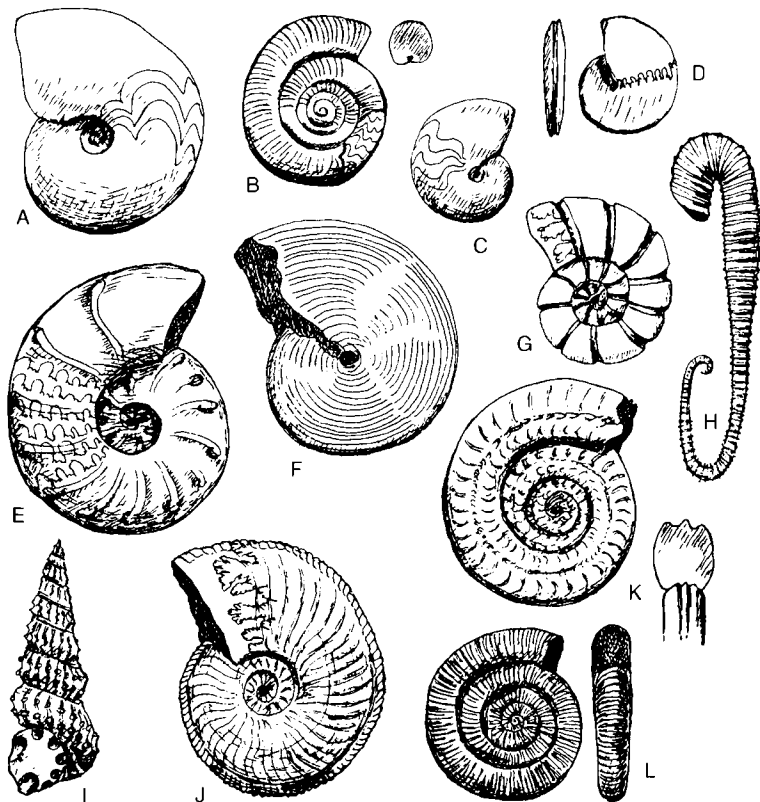


Afb. 15. Ammoniet *Kosmoceras* cf. *duncani*, afm. 2,5 cm, Callovien (M.-Jura); vindplaats Crook Hill Brickyard, Dorset, UK.

van het Perm ontwikkelden ze in het Mesozoïcum zeer veel nieuwe vormen, waarvan er vele als gidsfossiel gebruikt kunnen worden. Ammonieten vormen een van de belangrijkste fossiele diergroepen. Afb. 14 en 15.

De meeste ammonieten zijn *planispiraal* (opgerold in een plat vlak), maar er zitten ook heel afwijkende vormen bij: gedeeltelijk ontrolde of zelfs rechte, zoals *Baculites*, of op slakken lijkende (*Turritiles*), of die, zoals *Nipponites*, net wormkokers zijn. Ze zijn als ammoniet te herkennen door hun sutuurlijnen.

De Coleoidea (Carboon – Recent) hebben als belangrijkste fossielen de **belemnieten** opgeleverd; aan het begin van het Tertiair stierven ze uit. In tegenstelling tot de schelpen van de overige cephalopoden vormen het *phragmocoon* en het *rostrum* van een belemniet een inwendig skelet. Het rostrum is een kalken pen of kegel, die gemakkelijk fossiliseert en dan ook veel wordt gevonden. Afb. 16. Het *phragmocoon* is het gekamerde deel, dat in de *alveole* (holte in de voorzijde) van het rostrum steekt, maar dat veel zeldzamer is.



Afb. 14. Enkele ammonieten. Tekening: P.H. de Buissonjé.

- A. *Manticoceras* sp., afm. ca. 3 cm, Laat-Devoon;
- B. *Clymenia* sp., afm. ca. 4 cm, Laat-Devoon;
- C. *Tornoceras* sp., afm. 4? cm, Midden- en Laat-Devoon;
- D. *Medlicottia* sp., afm. 8 cm, Perm;
- E. *Ceratites* sp., afm. 6 cm, Midden-Trias;
- F. *Cladiscites* sp., afm. ca. 6 cm, Laat-Trias;
- G. *Lytoceras* sp., afm. ca. 4 cm, Jura tot Krijt;
- H. *Hamites* sp., afm. ca. 8 cm, Vroeg-Krijt;
- I. *Turritiles* sp., afm. ca. 12 cm, Laat-Krijt;
- J. *Amaltheus margaritatus*, afm. ca. 6 cm, Midden-Lias (Jura);
- K. *Hildoceras* sp., afm. ca. 8 cm, Lias;
- L. *Dactylioceras* sp., afm. ca. 4 cm, Lias.

Tot de Coleoidea horen ook de overige recente koppotigen, zoals *Sepia* (die het meerschuurm vormt), *Loligo* (de pijlinktvis), de achtarmige *Octopus* en *Argonaut*, die een dunne, kalkige broedschaal maakt.



Afb. 16. Exemplaren van de belemniet *Hibolites semihastatus*, een kleine soort. Afm. 1- 3 cm, Callovien; vindplaats Tidmoor Point, Dorset, UK.

Bivalvia: tweekleppige schelpen

De Bivalvia worden ook wel Lamellibranchiata of Pelecypoda genoemd.

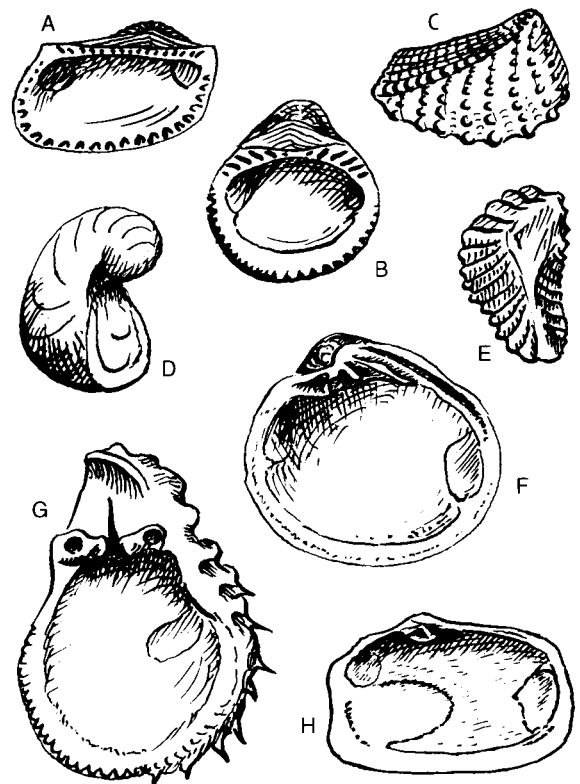
Tweekleppige schelpen leven in zoet- en in zeewater, in of op de bodem. Zij komen met zekerheid sinds het Ordovicium voor. Uit het Cambrium zijn schelpachtige structuren bekend, waarvan het niet zeker is of het inderdaad Bivalvia betreft. Schelpen komen nog steeds in groten getale voor.

De schelp van een bivalve bestaat voornamelijk uit calciumcarbonaat. Aan de buitenkant zit een hoornachtig vlies, het *periostracum*. Daaronder zit een prismalaag van calciet. Aan de binnenkant zit de parelmoerlaag, die uit aragoniet bestaat. De Bivalvia, letterlijk vertaald tweekleppigen, hebben twee schelpkleppen, die asymmetrisch zijn. Er is een linker en een rechter klep, die gewoonlijk elkaars spiegelbeeld zijn (maar niet altijd, b.v. oesters). Zie afb. 7. De schelpen worden bij elkaar gehouden door een slotband, het *ligament*, dat de kleppen open-trekt. Door twee sluitspijeren kan de schelp gesloten worden. Aan de binnenkant van de schelp zijn de aanhechtplaatsen van deze sterke spieren als verdiepte spierindrukken te zien. Aan de rugzijde scharnieren de kleppen met elkaar door het *slot*, dat meestal bestaat uit tanden en holten, die in elkaar passen. Het slot is een determinatiekenmerk. Rond de top van de schelp, die de *umbo* heet, lopen concentrische groeilijnen. Veilig binnen de twee kleppen liggen de zachte delen van het dier. Allereerst de *mantel*, die tegen de binnenkant van de schelp ligt en voor de groei van de harde schaal zorgt. De voet is skelet-

loos en gespierd en zorgt voor de verplaatsing en (eventueel) voor graafwerkzaamheden. Er zijn twee *sipho*'s: buizen, die in normale positie buiten de schelp steken. Ze zorgen voor de ingaande en uitgaande waterstroom via de kieuwen. Bij gevaar worden ze ingetrokken. Aan de mantelbocht in de mantellijn is de plaats van de sipho's te herkennen.

Schelpen die in de bodem leven hebben extra lange en stevige sipho's en dus een extra diepe en/of wijde mantelbocht. Vaak "gapen" deze schelpen, d.w.z. dat er altijd een opening is op de plaats van de sipho's, ook al is de schelp gesloten. Er zijn tril-haarvelden, die voor de stroming van het voedselrijke water in de schelp zorgen, en er zijn organen voor de opname van het voedsel. Wat de voortplanting betreft: ei- en zaadcellen komen via de sipho in het water terecht. Daar vindt bevruchting plaats. De larve leeft eerst als plankton. Bij sommige soorten blijven de eicellen binnen de schelp van het moederdier. De zaadcellen worden via de sipho aangevoerd. De bevruchting vindt dan binnen het moederdier plaats.

Enkele voorbeelden staan in afb. 17.



Afb. 17. Enkele tweekleppige schelpen. Tekening: P.H. de Buissonjé.

- A. *Arca* sp., binnenaanzicht linkerklep, afm. 4 cm, Trias – Recent;
- B. *Glycymeris* sp., binnenaanzicht linkerklep, afm. 4 cm, Krijt – Recent;
- C. *Trigonia* sp., buitenaanzicht rechterklep, afm. 4 cm, Trias – Recent;
- D. *Gryphaea* sp., buitenaanzicht, 4 cm, Lias – Recent;
- E. *Lophospira* sp., buitenaanzicht vastzittende linkerklep, afm. 4 cm, Laat-Trias – Recent;
- F. *Cyprina* sp., binnenkant rechterklep, afm. 5 cm, Jura – Recent;
- G. *Spondylus* sp., binnenaanzicht van vastzittende rechterklep, afm. 6 cm, Perm – Recent;
- H. *Mya* sp., binnenaanzicht linkerklep met lepelvormig plaatje, afm. 6 cm, Paleoceen – Recent.

De vele *Pecten*-soorten, te herkennen aan de "oren" aan de schelp, kunnen min of meer zwemmen. Ze doen dit door water uit te stoten door kanaaltjes, die door de mantel gevormd zijn. De meeste oesters zijn zeer variabel van vorm. Dat maakt het determineren er niet eenvoudiger op. Meestal hebben ze een platte en een bolle klep. Ze bezitten slechts één sluitspier in plaats van twee.

De Taxodonta zijn te herkennen aan hun slot: ze bezitten een hele rij gelijkvormige slottanden.

Er zijn een aantal extreme vormen. De Rudisten b.v. lijken op koralen. Er zijn schelpen, waarvan de beide kleppen op een slakkenhuis lijken.

De paalworm, *Teredo*, is geen worm, maar een tweekleppige. Hij leeft als bekend in hout, dat voortdurend blootgesteld is aan zeewater. Omdat het hout bescherming biedt tegen gevaar, is de schelp gereduceerd tot twee kleine klepjes.

De gieterschelpen (Clavagellidae) zijn helemaal buitenbeentjes. Ze maken een kalken schacht, onderaan de schacht zijn nog kleine afdrukjes van de schelpen te zien.

De volgende keer komen de overige Ongewervelden aan bod.

Literatuur

B. Ziegler: Einführung in die Paläontologie, Teil 2; E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1983.

British Palaeozoic / Mesozoic / Caenozoic Fossils; British Museum (Natural History), Londen; diverse drukken.

J.F. Kirkaldy: Fossielen in kleur; Moussault Uitg., Amsterdam, 1972.

P.H. de Buissonjé: Paleontologie van de Ongewervelden. Gea, 1993, vol. 26, nr. 1, 48 pag.

Verder verschenen in de Gea-reeks de volgende themanummers resp. uitgebreide artikelen over de hierboven beschreven diergroepen:

G. Zuidema: Sponzen, 1983, vol. 16, nr. 3;

J. van Diggelen: Land van de Loire, waarin veel over Bryozoën. Gea, vol. 11, 1978, nr. 3.

C.F. Winkler Prins: Brachiopoden. Gea, 1991, vol. 24, extra nr.

J. Stemvers-van Bommel: Damery, waarin veel over slakken. Gea, 1972, vol. 5, nr. 1 (uitverkocht).

Ph. J. Hoedemaeker, J. Stemvers-van Bommel en N. Taverne: Ammonieten en Wissant. Gea, 1996, vol. 29, nr. 1.

J. van Diggelen: Paleozoische Cephalopoda. Gea, 1993, vol. 26 nr. 3, en Mesozoische en Cenozoische Nautiloidea. Gea, 1994, vol. 27, nr. 2.

J. van Diggelen: Belemnieten. Gea, 1987, vol. 20, nr. 1 (uitverkocht).

Rectificatie

In het eerste deel van **Paleontologie in het kort** (Gea, juni 2000, pag. 60), zijn in afb. 1: *Fossilisatie*, verkeerde nummers bij de teksten terechtgekomen, helaas.

De zes onderste regels moeten nu als volgt gelezen worden:

8, 9	moet zijn	8,10;
15, 16	moet zijn	9, 12;
10, 11, 12	moet zijn	13, 14, 11;
12 → 13	moet zijn	11 → 15;
14	moet zijn	16.

GEOCOMpositie 7

Atmosfeer bevatte 35% zuurstof gedurende het Laat-Carboon

Gedurende het eind van het Carboon (355-295 miljoen jaar geleden) bevatte de atmosfeer bijna tweemaal zoveel zuurstof als momenteel (ca. 21%). Dat is opmerkelijk, want sinds het einde van het Precambrium was de samenstelling van de atmosfeer verder redelijk constant. De uitzonderlijke situatie gedurende het laatste deel van het Carboon leiden Amerikaanse en Engelse onderzoekers af uit een model dat ze op basis van laboratorium-experimenten hebben ontwikkeld. Het resultaat van hun model-berekeningen komt goed overeen met wat er over de aard-atmosfeer bekend is voor een aantal andere momenten uit de aardgeschiedenis. De samenstelling van de atmosfeer, en in het bijzonder het aandeel van zuurstof daarin, wordt bepaald (en gewoonlijk redelijk constant gehouden) door een ingewikkeld samenspel van fysische, chemische en biologische processen. Daartoe behoren de tektoniek (de vervorming van de aardkorst onder invloed van krachten uit het inwendige der aarde, waartoe onder meer de gebergtevorming behoort), de aard en omvang van het plantendek, en het klimaat. De rol die deze parameters speelden, kan voor een deel worden afgeleid uit de sporen die ze hebben nagelaten, onder meer in de vorm van bepaalde isotopenverhoudingen.

De onderzoekers toonden met behulp van experimenten aan dat landplanten koolstof en zwavel niet altijd in gelijke isotopenverhoudingen opnemen: die verhouding blijkt afhankelijk van de concentratie van de zuurstof in hun leefomgeving. Op basis van dat uitgangspunt kan, aan de hand van de huidige isotopenverhouding in fossiele restanten, dus worden 'teruggerekend' hoe de zuurstofconcentratie in het geologische verleden is geweest. De onderzoekers hebben dat gedaan voor de afgelopen 600 miljoen jaar. De zuurstofconcentratie blijkt vrijwel steeds binnen vrij enge grenzen te hebben gefluctueerd, met soms kleine uitschieters naar onderen. Er was echter sprake van een uitzonderlijk hoge concentratie van bijna 35% gedurende het laatste deel van het Carboon. Opvallend genoeg is dat hetzelfde tijds-interval waarin de continenten over grote oppervlaktes werden bedekt met extreem weelderige bossen (waaraan we nu een belangrijk deel van onze steenkool danken, onder meer de steenkool die vroeger in Nederland werd gewonnen), en waarin ook diverse insectensoorten (de enige vliegende organismen destijds) reusachtige afmetingen hadden.

Als oorzaak voor de uitzonderlijk hoge zuurstofconcentratie in het Laat-Carboon denken de onderzoekers aan verstoringen in de massabalans van koolstof en zwavel in de oceaan. Dergelijke verstoringen kunnen zijn opgetreden in de vorm van verschillen tussen aan- en afvoer van deze elementen, bijv. via cycli van organismen. Gewoonlijk worden zulke verstoringen echter door een negatief terugkoppelingsmechanisme weer grotendeels teniet gedaan, wat ervoor zorgt dat ook onder dergelijke omstandigheden de hoeveelheid zuurstof in de atmosfeer voldoende blijft om leven op het continent mogelijk te maken. Welke processen op het eind van het Carboon zijn opgetreden waardoor de nauwe grenzen waarbinnen de zuurstofconcentratie normaliter fluctueert, werden overschreden, is vooralsnog onbekend.

Berner, R.A., Petsch, S.T., Lake, J.A., Beerling, D.J., Popp, B.N., Lane, R.S., Laws, E.A., Westley, M.B., Cassar, N., Woodward, F.I. & Quick, W.P., 2000. Isotope fractionation and atmospheric oxygen: implications for Phanerozoic O₂ evolution. *Science* 287: 1630-1633.

A.J. van Loon