

RUGOSA,

een succesvolle groep koralen uit het verleden

door Ir. Andre A. Slupik
Natuurmuseum Rotterdam, Westzeedijk 345, 3015 AA Rotterdam
e-mail: slupik@nmr.nl

Inleiding

De Rugosa zijn een groep Paleozoïsche koralen. Deze groep is fossiel bekend vanaf het Ordovicium en verdween aan het eind van Perm. In het Midden-Paleozoïcum hebben de Rugosa een evolutionaire bloei ondergaan. Ze komen wereldwijd in alle geografische zones voor en op veel plaatsen vormden ze rifstructuren, samen met andere groepen organismen zoals Stomatoporoidea (een groep sponzen), Tabulata en algen. Rugosa hadden dus een gesteentevormend karakter.

Bijna iedere (amateur)paleontoloog komt deze koralen tegen. Ze zijn over de hele wereld in vele zeeafzettingen uit het Paleozoïcum te vinden, of dat nu Devonische kalkstenen uit de Eifel, de Ardennen of het Poolse Heilig Kruis Gebergte zijn, of Siluur uit het Zweedse Gotland, of Carboon uit het Belgische Dinant-bekken.

Bovendien hebben sommige groepen binnen de Rugosa een zeer snelle evolutie ondergaan; op veel plaatsen zijn ze dan ook door stratigrafen gebruikt voor de biostratigrafische indeling. Veel soorten functioneren ook als gidsfossielen voor een bepaalde periode.

In dit artikel worden de belangrijkste (anatomische) eigenschappen van de Rugosa en hun taxonomische indeling toegelicht; ook worden de anatomische verwantschappen en verschillen met andere diergroepen besproken.

De naam Rugosa is afkomstig van het Latijn en betekent letterlijk *gekreukeld* (Lat. *rugosus*). Deze naam is gekozen omdat de wanden van het skelet van deze koralen er door verschillende ribben en uitsteeksels zeer ruw en gekreukeld uitzien.

Cnidaria

Koralen behoren tot het fylum (stam) Cnidaria en vormen daarin een aparte klasse, *Anthozoa* genoemd. De naam Anthozoa is afgeleid van het Grieks en betekent letterlijk *bloemdieren* (*anthos* – bloem; *zoos* – dier). Deze naam verschijnt voor het eerst in *Historia animalium* van Aristoteles (384 – 322 vC). De naam van het fylum "Cnidaria" betekent *neteldieren*, dus dieren die netelcellen bevatten die gebruikt worden om voedsel te vangen en voor de verdediging.

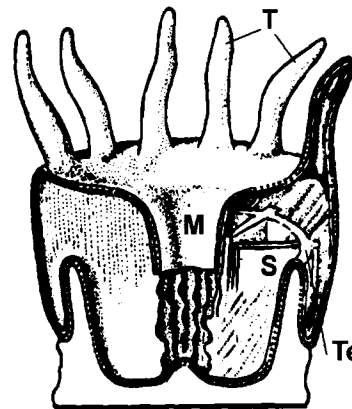
De gebruikelijke naam voor de groep Anthozoa is in het Nederlands *bloemdieren* of *bloempoliepen*. De naam *koraal* wordt gebruikt voor dieren van deze groep die kalkskeletjes bevatten; bloemdieren zonder kalkskeletje (dus met alleen een week lichaam) worden *zeeanemonen* genoemd.

Naast de koralen behoren tot de Cnidaria de Scyphozoa (schijfkwallen) en de Hydrozoa (kwalpoliepen). In vroegere indelingen voor deze diergroepen fungeerde een gezamenlijke naam: *Coelenterata* (holtedieren). Deze groep omvatte behalve genoemde groepen ook de Ctenophora (kamkwallen, met de bekende soort *Testus veneris*). Deze laatste organismen hebben hetzelfde plan van lichaamsopbouw als de koralen, de schijfkwallen en de hydrozoën op één eigenschap na: ze bevatten geen netelcellen. Daardoor zijn het afzonderlijke groepen. Dieren **met** netelcellen behoren tot het fylum Cnidaria en die **zonder** netelcellen tot het fylum Acnidaria.

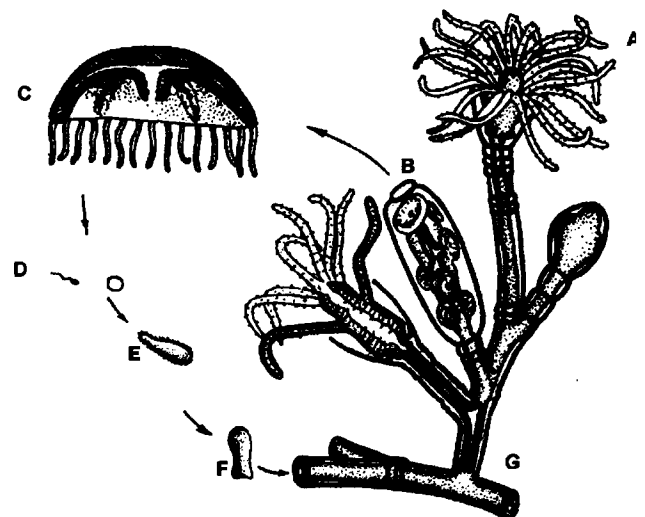
De naam Coelenterata (holtedieren) wordt nog steeds gebruikt

voor het aanduiden van een bepaalde lichaamsopbouw en omvat beide fyla, maar heeft geen formele, taxonomische rang.

Wat betreft het schema van de lichaamsopbouw lijken alle Cnidaria op elkaar. De symmetrie van het lichaam is straalsgewijs (radiaal) of tweezijdig (bilateraal). Het lichaam heeft de vorm van een cilinder (zakje). Aan de bovenkant bevinden zich de tentakels (Afb. 1). Ze vormen een krans rondom de mondopening. Deze leidt naar de maagholte, waarin de spijsvertering plaatsvindt. De mondopening heeft tevens de functie van anus. De wanden van het lichaam zijn opgebouwd uit twee lagen. De buitenste laag heet *ektoderma* en de binnenste heet *endoderma*. Tussen deze twee lagen bevinden zich cellen van een gelachtige substantie: de *mesoglea*.



Afb. 1. Schema van de opbouw van een koraal. Het lichaam heeft een cilindrische vorm. Aan de bovenkant bevindt zich een tentakelkrans (T) rondom de mondopening (M). Aan de buitenkant zit een wand: de theca (Te). Het binnenste van een koraal is verdeeld door de mesenteren in een aantal kamers met een radiale ordening. Tussen de mesenteren staan tussenschotjes of septa (S).



Afb. 2. Opvolging van generaties in de stam Cnidaria (Neteldieren). (Volgens Bieda 1966).

K – kolonie gevormd door poliepen; A – poliep (vegetatief stadium); B – poliep tijdens de deling; C – kwal die ontstaat uit delende poliepen (seksueel stadium); D – gameten, geproduceerd door kwal; E – larve; F – larve vastgehecht aan de bodem (begin van de kolonie K).

De belangrijkste eigenschap van Cnidaria is de vormverandering van de generaties: er is een generatie als poliep en een als kwal (Afb. 2). Een poliep is een bentonische vorm, hij leeft vastgehecht op de bodem. In een bepaald stadium van zijn ontwikkeling begint de poliep zich te delen en ontstaan ringvormige structuren die zich losmaken van de moedervorm en een vrijzwemmend bestaan beginnen. Dat zijn de kwallen. Na het bereiken van volwassenheid produceren de kwallen voortplantingscellen – de *gameten*. Na bevruchting van een vrouwelijke gameet door een mannelijke gameet ontstaat een *zigote*, die verandert in een larve. Deze hecht zich na een kort vrijzwemmend stadium op de bodem vast en de ontwikkelingscyclus is rond. Uit die nieuwe vorm ontwikkelt zich een poliep die zich in zijn volwassen stadium deelt en er ontstaat weer een generatie kwallen.

In de ontwikkelingscyclus van Cnidaria hebben wij dus te maken met een ongeslachtelijke generatie (de poliepen) en een geslachtelijke generatie (de kwallen), er is continu een overgang van de ene generatie naar de andere.

Taxonomische indeling van de Cnidaria

Het fyllum Cnidaria is verdeeld in groepen van een lagere rang – klassen – op basis van verschillen in anatomische opbouw en levenscyclus. Er zijn drie klassen binnen de neteldieren bekend: klasse Scyphozoa – de schijfkwallen; klasse Hydrozoa – de kwalpoliepen; klasse Anthozoa – koralen.

In vroegere indelingen van de organismen hoorden behalve de drie genoemde klassen ook de stromatoporen (Stromatoporidae) tot de holtedieren. Dit is een groep organismen met een zeer belangrijke geologische rol. Ze waren rifvormend. Deze groep is alleen bekend uit het Paleozoïcum. Tegenwoordig zijn de stromatoporen ingedeeld in het fyllum Porifera (sponzen), waarin ze een groep vormen binnen de Sclerospongiae.

De schijfkwallen (Scyphozoa) hebben in hun levenscyclus beide vormen: geslachtelijke kwal en ongeslachtelijke poliep. Het poliepenstadium is echter onopvallend en van korte duur, de dominante vorm in de levenscyclus van deze dieren is de kwal.

Ook de kwalpoliepen (Hydrozoa) hebben in hun levenscyclus beide morfologische en tevens geslachtelijke vormen. Hier is de opvolging van de generaties volledig ontwikkeld en de poliep is even markant als het kwalstadium. In deze groep komen zowel solitaire vormen als kolonies voor.

De koralen (Anthozoa) verschillen van de twee boven beschreven groepen. Ze hebben alleen het stadium van poliep in hun leven en kennen geen kwallenstadium. Volwassen individuen produceren geslachtscellen; na de bevruchting ontstaan larven die aanvankelijk vrij zwemmen, dan in een poliep veranderen en zich op de bodem vasthechten.

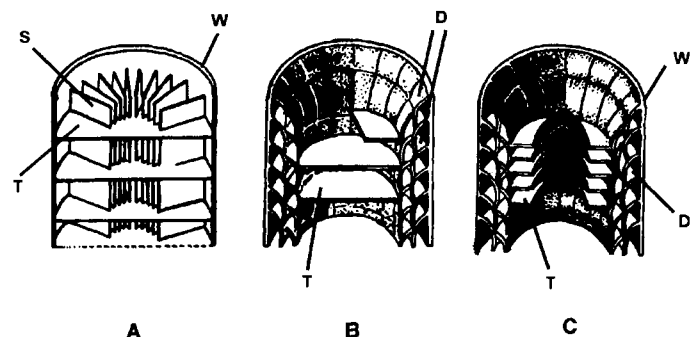
Zoals bij de Hydrozoa komen ook in deze groep solitaire individuen en in kolonies levende organismen voor. Zowel de Anthozoa als de Hydrozoa produceren (maar niet allemaal) uitwendige, minerale skeletten. Deze skeletten zijn in de geologische record dikwijls bewaard gebleven en dankzij hun fossilisatie is de (fylogenetische) geschiedenis van deze dieren bekend.

Opbouw van een koraal

Zoals hierboven al is gezegd heeft een koraalindividu een cilindrische vorm (Afb. 1). Met de onderkant is het dier op de bodem vastgehecht. Aan de bovenkant bevindt zich de mondopening. Op een rond oppervlak rondom deze opening bevindt zich de tentakelkrans. De tentakels zijn aan hun einden gewapend met netelcellen. Koralen gebruiken deze om prooi te vangen en zich te verdedigen tegen roofdieren. Dankzij deze bewapening kunnen ze verschillende zwemmende diertjes vangen, van een-

celligen tot visjes. Koralen zijn dus sessiele, bentonische roofdieren. Gevangen voedsel wordt met de tentakels naar de mondopening gebracht. Door een keelbuisje (*stomodeum*) wordt het voedsel naar de binnenholte gebracht en daarin verwerkt. De niet verteerbare resten worden door de mondopening naar buiten getransporteerd.

Een van de karakteristieke eigenschappen van koralen zijn de *mesenterien*. Dat zijn de radiale tussenschotjes waarmee de marginale zone van de maagholte verdeeld is (met andere woorden: de verticale afscheidingen in de lichaamsholte). Er zijn vier, zes, acht of een veelvoud van die aantallen bij koralen aanwezig. Ze zijn verbonden met het *stomodeum* en naar boven toe verlengd in de tentakels. De ontwikkeling en de hoeveelheid van deze mesenterien vormen de basis voor de taxonomische indeling van de klasse Anthozoa. De mesenterien komen niet voor bij de Hydrozoa en Scyphozoa. Dit is het belangrijkste onderscheid tussen koralen en de andere cnidariën.



Afb. 3. Schematisch beeld van het skelet van een Rugosa-koraal. (Volgens Bieda 1966).

Vertikale elementen: W – wand of theca; S – tussenschotje of septum. Horizontale elementen: T – tabula; D – dissepiment.

A – koraal met eenvoudige opbouw zonder dissepimenten. Tabulen vormen de centrale zone – het tabularium; B – koraal met goed ontwikkelde dissepimenten die een dissepimentarium vormen (zone met dissepimenten aan de binnenkant van de theca); C – koraal met dissepimentarium en tabularium waarin de centrale zone vrij is.

Het skelet van koralen kan zijn opgebouwd uit organische, hoornachtige stof of uit calciumcarbonaat (kalk). Sommige groepen bouwen geen skelet (zie het taxonomisch overzicht).

Voor de geologie en paleontologie zijn de groepen die skeletten bouwen belangrijk, omdat deze in de fossiele record bewaard kunnen blijven. De Rugosa zijn een van die groepen. Deze horen tot de onderklasse Zoantharia. Tot dezelfde onderklasse horen de Hexacorallia (Scleractinia). Deze laatste komen nog recent voor en hun anatomie, ontogenese en wijze van opbouw van het skelet zijn goed bekend. Omdat de Rugosa zijn uitgestorven is van hen slechts het minerale skelet bekend. Maar tussen deze twee taxonomische groepen bestaan veel overeenkomsten wat de morfologie van hun skelet betreft. Dankzij de kennis van de steenkoralen kunnen wij veel concluderen over lichaamsopbouw en levenswijze van de Rugosa. Dezelfde deductiemethode is van toepassing bij de reconstructie van het lichaam van ammonieten. Schelpen van deze uitgestorven dieren vertonen veel overeenkomsten met de levende nautiliden (geslacht *Nautilus*) en dankzij deze overeenkomsten kunnen wij de functie van bijvoorbeeld de sifon of de tussenschotjes in de schelp van een ammoniet aan de weet komen.

Het skelet van een koraal bestaat uit horizontale en verticale elementen (Afb. 3). Onderin bevindt zich de basale plaat waarmee het koraal vast aan de bodem aangehecht is. Aan de buitenkant (rondom het groeiende lichaam) van het individu is door de buitenste laag van het lichaam (de *exoderma*) een wand (*theca*) van

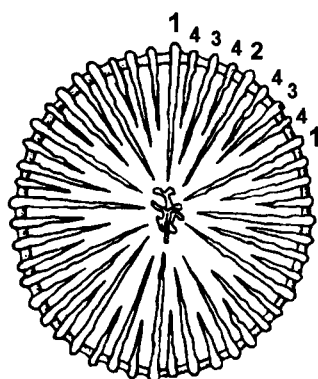
kalk afgezet zodat het dier door de minerale substantie van buiten is afgeschermd. Aan de binnenkant van het organisme zijn verticale tussenschotjes gebouwd: de *septa*. Ze groeien tussen de mesenterien van de wand naar binnen toe. Ze zijn in het midden van de holte niet aan elkaar gegroeid zodat er een vrije ruimte in de maagholte is. Bij sommige koralen ontstond tussen deze septen aan de binnenkant van de theca een sponsachtige structuur van gebogen kalkplaatjes, *dissepimenten* genoemd. De hele zone met dissepimenten heet *dissepimentarium*. In het midden van een koraal kan ook vanaf het basale plaatje een paaltje (*columella*) groeien.

Tijdens de groei van een poliep wordt zijn lichaam steeds groter: hij groeit omhoog. De skeletjes worden ook steeds hoger.

Tijdens de groei verlaat de poliep de eerder bewoonde zone in zijn huisje en verplaatst zich omhoog. De niet meer bewoonde ruimte sluit hij af door het bouwen van een horizontaal plaatje, *tabula* genoemd.

De verticale elementen in het skelet van een koraal zijn dus de wand (theca) met veel mogelijke variaties, de septen (verticale tussenschotjes) en de columella. Tot de horizontale elementen behoren: basaal plaatje, de tabulae (bodempjes) en de dissepimenten (de sponsachtige structuur).

Zeer belangrijk is op welke manier deze skeletelementen groeien. Bij de recente koralen van de orde Hexacorallia verschijnen eerst zes radiaal geordende septen (Afb. 4). Tijdens de groei van het koraal verschijnen er volgende generaties tussenschotjes tussen de bestaande septen in. Dus eerst 6, daarna de volgende 6 en daarna 12, verder 24 en 48. Altijd is het aantal septen zes of een veelvoud daarvan. Aan de bovenzijde, de open kant van de kelk, zijn ze goed zichtbaar en kunnen de generaties onderscheiden worden.

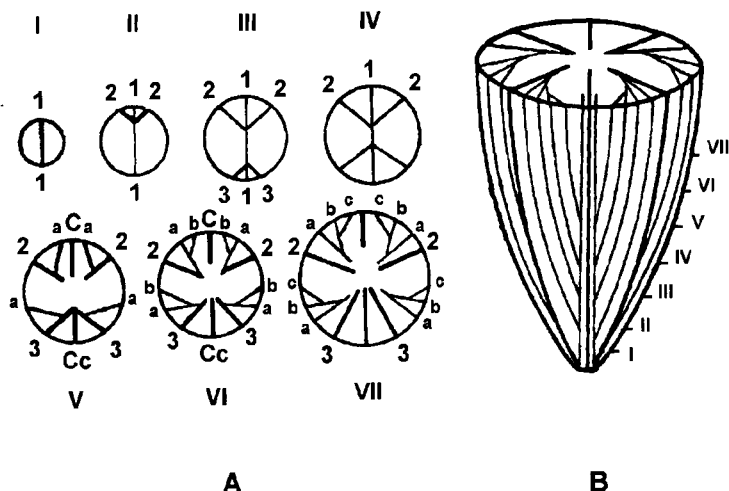


Afb. 4. Volgorde van het verschijnen van de septen in de groep Scleractinia (Hexacorallia). Met de cijfers zijn de generaties septen aangegeven (van 1 = oudste tot 4 = jongste). (Volgens Bieda, 1966).

Bij de Rugosa worden de septen op een andere manier gevormd dan bij de Hexacorallia (Afb. 5). Bij de Rugosa verschijnt in het eerste stadium een septum dat de binnenkant in twee gelijke delen verdeelt. Daarna verschijnen twee kleine septen aan de ene kant, die gegroeid zijn aan het eerste septum. Daarna verschijnen twee volgende septa tegenover de tweede generatie. Daarna breekt het eerste septum in het midden in twee delen. Het deel van dit gebroken septum waarbij de tweede generatie is verschenen heet *hoofdseptum* en het andere deel *tegenseptum*. De volgende generaties tussenschotjes die verschijnen groeien altijd in de richting van het *hoofdseptum*. Het resultaat is dat zich vier zones in de kelk vormen: twee met septen (bij hoofd- en tegenseptum) en twee zonder septen tussen deze twee in. Door deze ordening in vieren werden deze koralen vroeger Tetracorallia genoemd (*tetra* = 4).

Meestal rondom het *hoofdseptum* ontstond bij de Rugosa een ovale zone, *fusula* genoemd. Wat betreft de microstructurele opbouw van de septen: deze zijn opgebouwd uit cilindrische, gebundelde vezels van calciet, *trabeculae* genoemd.

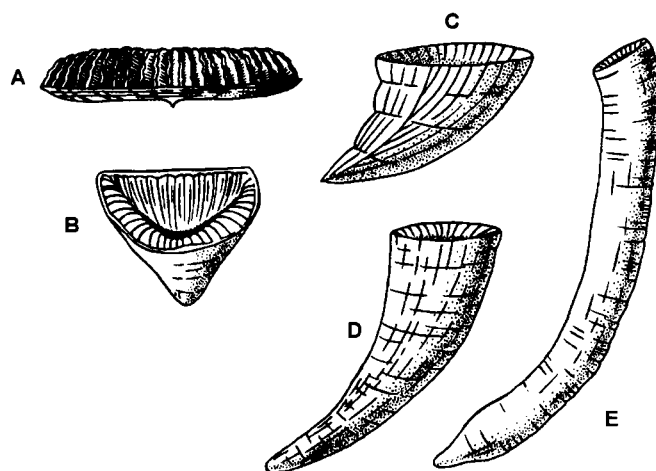
Dankzij de verschillen in de groei van de tussenschotjes kunnen de koralen van de Hexacorallia gemakkelijk onderscheiden worden van de Rugosa.



Afb. 5. Ontwikkeling van de septen tijdens de groei van een koraal van de groep Rugosa (volgens Bieda, 1966).

Tijdens de groei van een individu (koraalpoliep) (B) ontstaan de septen in een bepaalde volgorde (A). De cijfers 1 t/m VII duiden het groeistadium tijdens de ontologische ontwikkeling aan van oud naar jong (afb. B) en het beeld van de interne structuren in deze stadia (afb. A). Cijfers 1 t/m 3 en letters a, b, c, geven de generaties septen aan die in de groeistadia verschijnen. C – hoofdseptum (= septum cardinale); Cc – tegenseptum (= counter cardinale).

Rugose koralen kunnen verschillende morfologische vormen hebben. Solitaire exemplaren zijn meestal kegelvormig of cilindrisch (Afb. 6 en 7). De kolonies zijn massief of struikvormig (Afb. 8 en 9). In de massieve kolonies zijn de individuen strak ingepakt. De individuen kunnen elk een eigen wand hebben of de buitenwanden ontbreken en de septa van de vele individuen overlappen elkaar.



Afb. 6. Verschillende morfologische vormen van solitaire koralen.

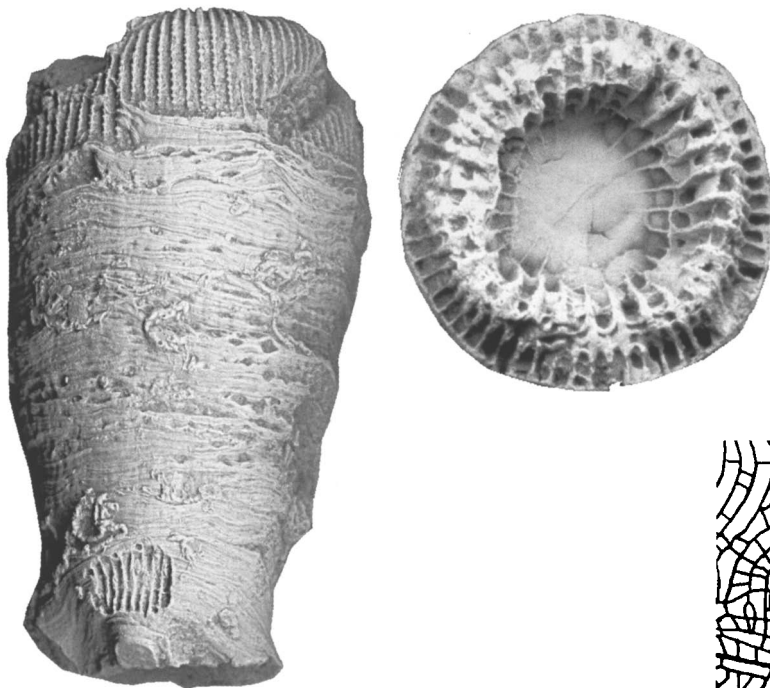
A – platte, cilindrische vorm; B en C – hoornvorm; D en E – cilindrische vorm (volgens Hill, 1967).

Taxonomisch overzicht van de klasse Anthozoa

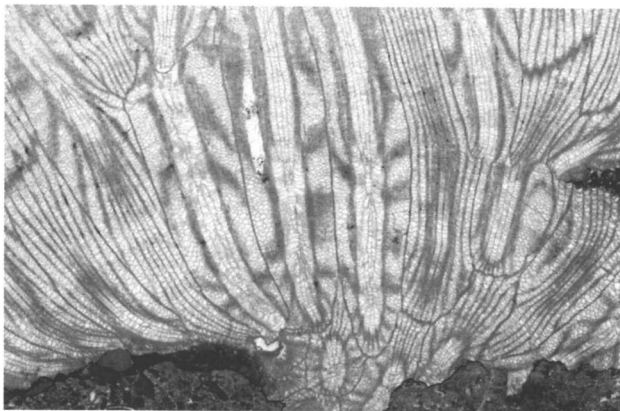
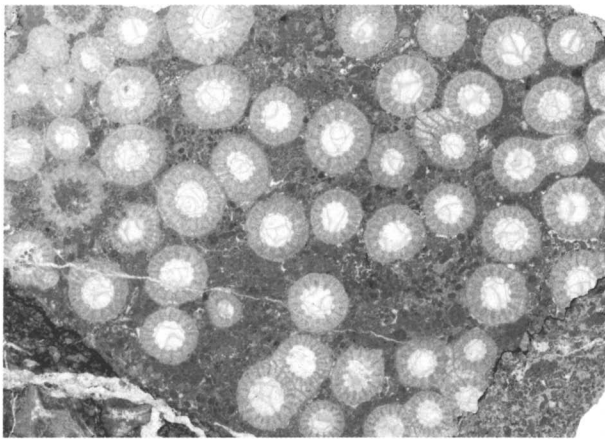
Klasse Anthozoa

Onderklasse Ceriantipatharia

Tot deze onderklasse horen solitaire of kolonievormende koralen met of zonder hoornachtig skelet. Ze zijn bekend in de fossiele record vanaf Mioceen.



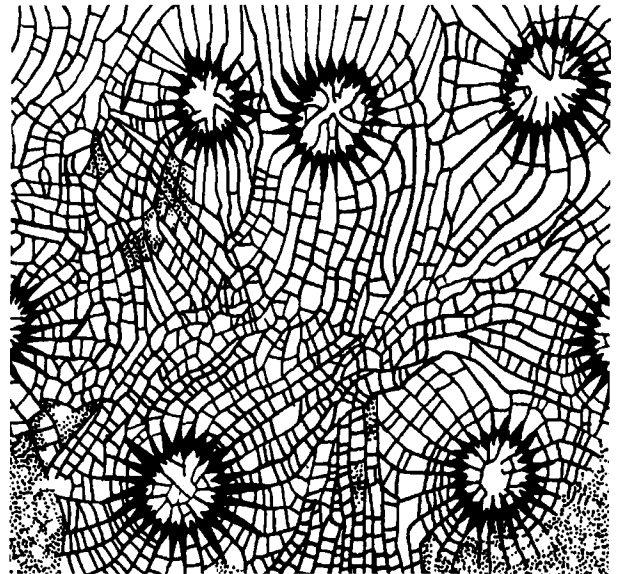
Afb. 7. Voorbeeld van het cilindrische, solitaire koraal **Macgea** sp. uit het Eifelen in het Heilig Kruis Gebergte (Polen).
7a – zijaanzicht met goed zichtbaar ruw, gekreukeld oppervlak, waarvan de naam *Rugosa* afkomstig is (*Rugosus* = gekreukeld);
7b – aanzicht van boven met goed zichtbare kelk en septen.



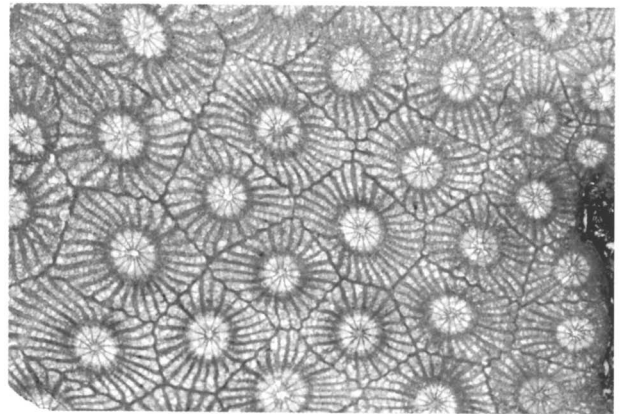
Afb. 8. Voorbeeld van een massieve kolonie *Rugosa*: **Frechastraea goldfussi** uit het Boven-Frasnien van het Heilig Kruis Gebergte (Polen). 8a – horizontale doorsneden van de kolonie; 8b – dezelfde kolonie in verticale doorsneden (foto T. Wrzolek).

Onderklasse Octocorallia

In deze onderklasse zijn kolonies koralen ondergebracht die acht tentakels hebben. Deze zijn doorgaans veervormig. Ze hebben acht mesenterien (*octos* = 8). Deze koralen scheiden een kalkskelet af in de vorm van losse naalden (*spicula*) of met elkaar verbonden naalden. Sommige bouwen een massief kalkskelet. Tot de Octocorallia (orde *Gorgonacea*) hoort de bekende vorm *Corallium rubrum* (bloedkoraal). Zijn rode skeletten zijn gebouwd



Afb. 9a. **Phillipsastrea** sp. – fragment van kolonie. Beeld van horizontale doorsnede. In dit genus ontbreken de wanden van de corallieten, zodat de septen en de dissepimenten van de corallieten elkaar overlappen. (Bron: Hill, 1967).

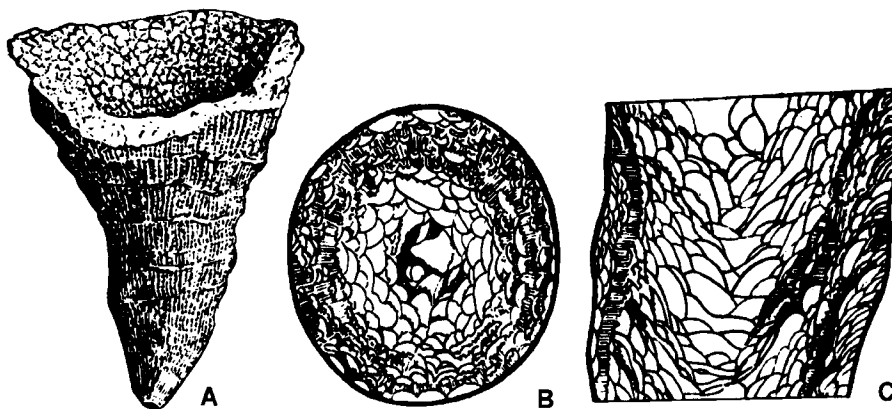


Afb. 9b. **Phillipsastrea lacunosa** uit het Boven-Frasnien in het Heilig Kruis Gebergte (Polen). Voorbeeld van een massieve, struikvormende kolonie koralen, waarin de individuen los van elkaar zijn geordend. (Foto T. Wrzolek).

van losse spicula verbonden met calciumcarbonaat. Octocorallia zijn bekend vanaf het Boven-Perm. De naalden van *Corallium rubrum* zijn bekend vanaf het Krijt. Al deze koralen hebben geen betekenis voor de geologie. Soms zijn de losse naalden onderwerp van micropaleontologisch onderzoek.

Onderklasse Zoantharia

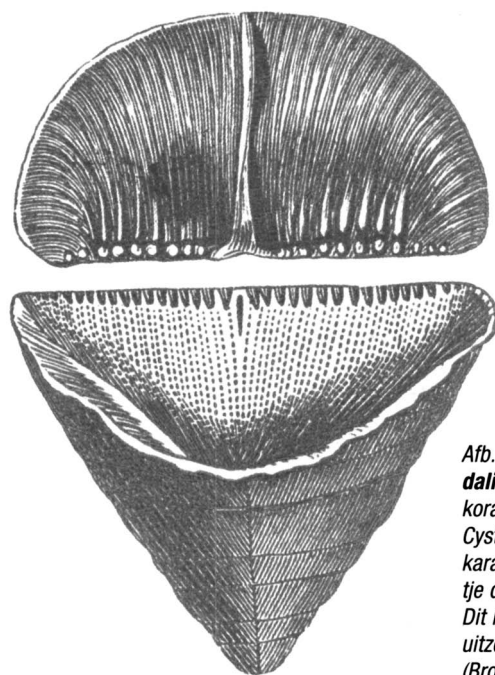
Tot deze onderklasse horen solitaire of kolonievormende koralen waarin de mesenterien zijn gepaard. Het skelet is van calciumcarbonaat (calciet of aragoniet); in sommige ontbreekt het.



Afb. 10. *Cystiphyllum* sp. Solitair koraal. Dissepimenten zijn zeer goed ontwikkeld en domineren het binnenste van het koraal. Diameter ongeveer 2 cm. (Bron: Bieda, 1966).
A – zij aanzicht; B – beeld van horizontale doorsnede; C – beeld in verticale doorsnede (fragment).

Deze groep koralen is verder onderverdeeld in orden op basis van de ontwikkeling en ordening van de mesenterien en de morfologie van het skelet.

Een aantal van de orden is slechts bekend in de recente fauna's en komen niet voor in de paleontologische record. Dat zijn de volgende orden: Zoanthinaria, Hexactinaria, Corallimorpharia en Actinaria (zeeanemonen). Deze laatste zijn wijd verbreid over de wereldzeeën. Ze zijn solitair en bouwen geen skelet. Ze bezitten boven elk mesenterium een tentakel.



Afb. 11. *Calceola sandalina*, het Pantoffelkoraal, behorend tot de Cystiphyllidae, met het karakteristieke dekseltje dat de kelk afsloot. Dit is bij koralen een uitzondering. (Bron: Von Zittel, 1924).

Orde Scleractinia of Hexacorallia

Deze koralen bezitten boven elk mesenterium een tentakel. Ze bouwen een extern skelet van aragoniet (calciumcarbonaat). Tegenwoordig zijn ze een zeer succesvolle groep zeedieren. Ze zijn rifvormend. Deze koralen worden ook wel steenkoralen genoemd, omdat veel vormen als kolonies voorkomen en zeer massieve skeletten bouwen. De eerste Scleractinia verschenen in het Trias; ze leven tot heden.

Orde Tabulata

De koralen van deze orde zijn kolonievormend. Solitaire vormen komen niet voor. De coralliet is buisvormig. De horizontale elementen of tabulae zijn zeer goed ontwikkeld en zijn een dominant element in de interne opbouw (vandaar de naam Tabulata). De verticale elementen (met uitzondering van de wand = theca) zijn in het algemeen niet aanwezig. In sommige groepen komen zeer weinig ontwikkelde septa voor.

Deze groep is verschenen in het Ordovicium en uitgestorven aan het einde van het Perm.

Orde Rugosa

Rugosa bezitten alle morfologische structuren die bij koralen aanwezig zijn. Deze koralen zijn solitair of kolonievormend. Theca is aanwezig. Septa groeien in bepaalde volgorde en zijn altijd georiënteerd in de richting van het hoofdseptum. Ze verschenen voor het eerst in het Ordovicium en stierven uit aan het einde van het Perm.

De orde Rugosa is ingedeeld in twee supersuborden: **Cystiphylloida** en **Stauriida**.

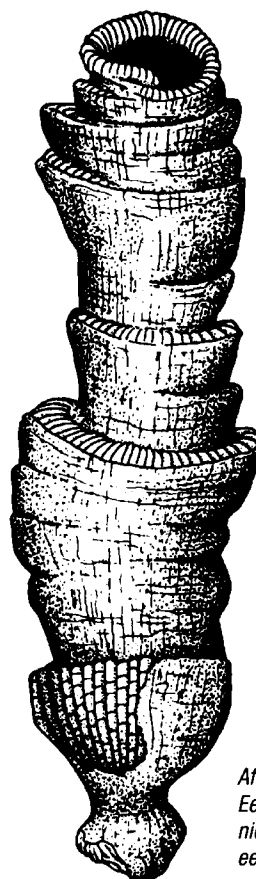
Cystiphylloida zijn solitair of kolonievormend. In deze groep zijn de septa meestal zeer gereduceerd en het dominante element zijn de dissepimenten. Voorbeelden zijn *Cystiphyllum* sp. (Afb. 10) en *Calceola sandalina* (Afb. 11). Voorkomen: Ordovicium – Devoon.

Stauriida zijn solitair of kolonievormend. Septa hebben meestal een trabeculaire structuur. Tabularium is goed ontwikkeld. Voorbeelden: *Kodonophyllum* sp. (Afb. 12) en *Hexagonaria hexagonum* (Afb. 13). Voorkomen: Ordovicium – Perm.

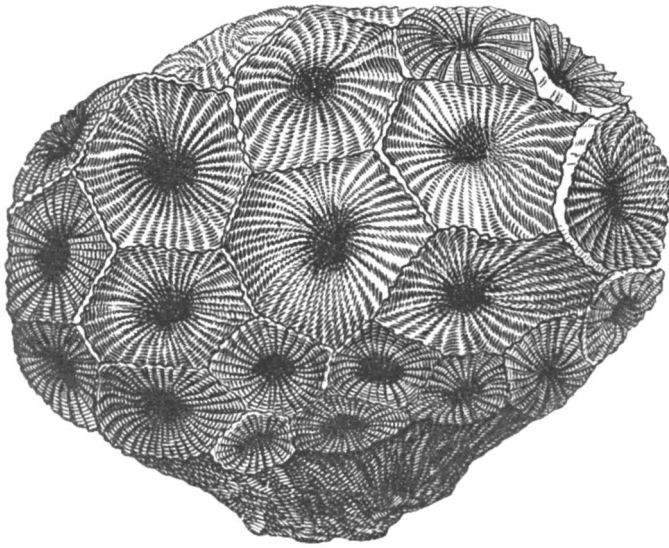
Evolutie van Rugosa (zie Afb. 14)

De eerste Rugosa verschenen in het Ordovicium (Onder-Caradoc). Ze zijn bekend van afzettingen in Noord-Amerika (Blackriver Groep). Na hun ontstaan verspreidden ze zich snel en evolueerden ze zeer dynamisch. Nog in het Ordovicium bestonden er 10 families, verdeeld over 6 suborden Rugosa. Heel snel koloniseerden ze de wereld en namen ze deel aan het bouwen van riffen. De oudste koraalriffen zijn bekend uit het Boven-Caradoc van Estland en Scandinavië. Tot de rifbouwers behoorden behalve koralen in die tijd ook de kalkalgen en stromatoporen.

In het Landoverly (Onder-Siluur) ging de expansie van rugosen door en groeide het aantal suborden tot

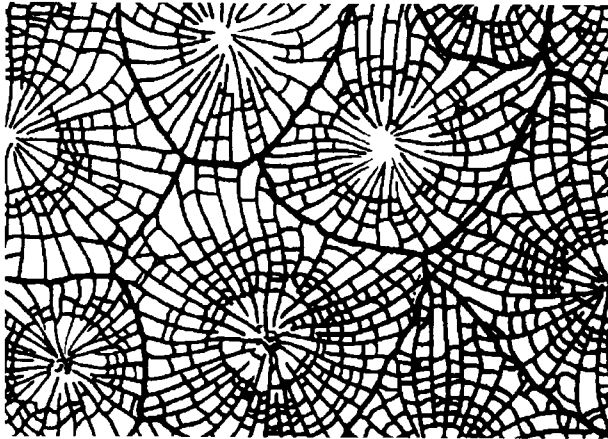


Afb. 12. *Kodonophyllum* sp. – solitair koraal. Een individu met goed zichtbare verjonging: de nieuwe corallieten groeien uit in de kelk van een oudere vorm. (Bron: Hill, 1967).



Afb. 13. A. *Hexagonaria hexagonum* (vroeger: *Cyathophyllum hexagonum*). Massieve kolonie. Corallieten hebben goed ontwikkelde wanden en de karakteristieke hexagonale vorm. (Bron: Von Zittel, 1924).

B. *Hexagonaria* sp. Massief koraal. Horizontale doorsnede door fragment van een kolonie. (Bron: Hill, 1967).



10 (het aantal genera groeide van 39 in het Boven-Ordovicium tot 77 in het Landover). Tijdens de periode van Midden-Ordovicium tot Vroeg-Siluur domineerden voornamelijk de kleine solitaire vormen zonder dissepimenten en met weinig ontwikkelde trabeculaire structuur. De rugosenfauna in het Siluur werd snel gedomineerd door vormen met een zeer goed ontwikkeld dissepimentarium. Bij sommige groepen werden de septa aanzienlijk gereduceerd en werd het dissepimentarium het belangrijkste skeletelement (familie Cystiphyllidae).

Gedurende het hele Siluur ging de expansie van Rugosa door. In het Ludlow waren er 12 suborden en 101 families.

De rugose koralenfauna uit het Devoon is de natuurlijke voortzetting van die uit het Siluur. Zeer intensieve expansie van deze diergroep vond plaats in het Emsien en daarna in het Eifelian. In deze laatste etage bereikten de Rugosa het hoogtepunt van hun diversiteit. Er zijn 300 genera, verdeeld over 50 families, uit deze tijd bekend.

Vooraf in en nabij riffen was deze fauna toen zeer wijd verbreid. Vele rifstructuren, gebouwd door Rugosa, Stromatoporoidea en Tabulata, zijn van alle streken van de wereld bekend. Na dit optimum in hun ontwikkeling in het Eifelian begon een taxonomische achteruitgang van Rugosa in het Givetien. De verscheidenheid van vormen verminderde maar deze koralen bleven, naast stromatoporen en tabulaten, nog steeds de belangrijkste componenten van de toenmalige riffen. Deze situatie duurde tot het einde

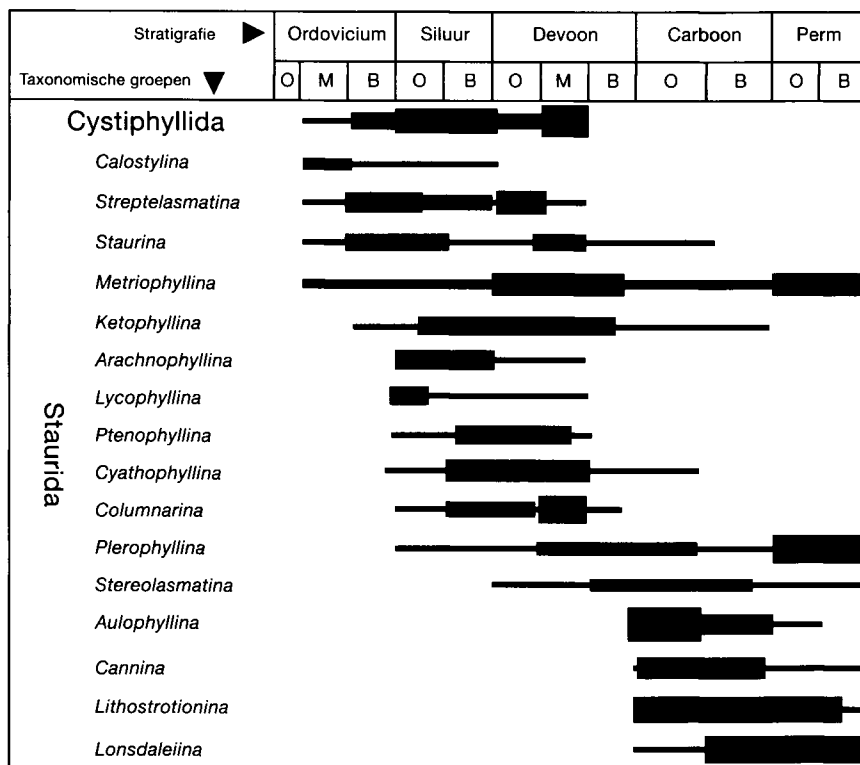
van het Frasnien. De klassieke voorbeelden van deze riffen zijn de biohermen van Fagne-Famenne in België en het "coral-stromatoporoid"-complex (Givetien - Frasnien) in het Heilig Kruis Gebergte in Polen.

Aan het einde van het Frasnien was er een echte crisis. Tijdens de overgang Frasnien - Famennien wordt het zeeleven gemarkeerd door een enorme achteruitgang. Zeer veel benthische vormen zijn toen van het toneel verdwenen. Deze achtergang van het benthische zeeleven had een mondiaal karakter en er is sprake van een massa-extinctie. De oorzaak van die crisis is onbekend, maar er zijn aanwijzingen voor een zeer snelle stijging van het zeeniveau (eustatische stijging) aan het einde van het Frasnien, die veroorzaakt werd door de platentektoniek. Deze eustatische stijging zou er de oorzaak van kunnen zijn geweest dat de rifbouwers en andere benthische organismen snel in diepe wateren terecht kwamen en daardoor achteruit gingen. Deze verklaring van de crisis door snelle eustatische verandering van de bathymetrie in de wereldzeeën is gebaseerd op het feit dat in veel geologische sites (o.a. Heilig Kruis Gebergte in Polen) de sedimenten van de rifstructuren (die ontstonden in zeer ondiepe wateren) bedekt worden door pelagische afzettingen (diepe, openzee-sedimenten met veel nektonische fauna). De meest getroffen groepen door deze crisis zijn naast de Rugosa de Tabulata, Stromatoporoidea en Brachiopoda, waarvan veel families zijn uitgestorven. Vóór deze crisis zijn er 50 families Rugosa bekend en erna, in het Onder-Carboon, slechts 10.

In de loop van het Onder-Carboon hebben de Rugosa zich hersteld; ze evolueerden zeer dynamisch zodat aan het einde van het Onder-Carboon de Rugosa een volgende bloeiperiode in hun geschiedenis beleefden. Ze bereikten bijna hun Onder-Devonische optimum. Typisch Carbonische koralen, zoals de kolonievormende Lithostrotionidae, hebben een zeer goed ontwikkeld dissepimentarium en tabularium in hun corallum. Er zijn natuurlijk ook meer primitieve solitaire koralen zonder deze structuren uit die tijd bekend.

Gedurende het Perm is de Rugosa-fauna geleidelijk ten onder gegaan. Er zijn wel veel vormen Rugosa bekend uit die tijd en ook de rifstructuren uit deze periode komen in sommige streken voor maar de verscheidenheid van vormen en de geografische verspreiding waren ver van het optimum in het Onder-Devoon en Midden-Carboon. Tijdens de overgang van Perm naar Trias (P / T-grens) zijn de rugose koralen van het toneel verdwenen. Deze fauna ging onder samen met veel andere zee- en landorganismen. In totaal zijn toen ongeveer 95% van alle levende vormen uitgestorven. Deze crisis is de grootste die het leven op de aarde ooit heeft getroffen. Hij werd waarschijnlijk veroorzaakt door het ontstaan van de *Siberia Trapps* (magmatisch plateau dat is ontstaan tijdens een zeer langdurige magmatische activiteit van kolossale omvang in Oost-Siberië, waardoor veel giftige stoffen in de atmosfeer kwamen, wat op den duur desastreuze gevolgen voor het leven op aarde had).

Rugosa hebben een lange geschiedenis gehad. Ze zijn 460 miljoen jaar geleden op de aarde verschenen en zijn 245 miljoen jaar geleden verdwenen. Hun geschiedenis duurde dus 215 miljoen jaar. In deze periode koloniseerden ze de wereldzeeën en bouwden rifstructuren met een zeer grote geografische omvang. Ze beleefden bloeiperioden in het Onder- en Midden-Devoon en in het Carboon. Ze werden getroffen door de crisis en gingen bijna ten onder tijdens de overgang van Frasnien naar Famennien in het Boven-Devoon. De tweede crisis in hun geschiedenis, aan het einde van het Perm, had voor de Rugosa een desastreuze afloop. Na 215 miljoen min of meer succesvolle jaren zijn ze uitgestorven. De opvolgers van de Rugosa – de Scleractinia die vanaf het Trias op aarde zijn verschenen – hadden een andere morfologie en andere opbouw van de interne structuur en bovendien verliep de ontologische ontwikkeling op andere manier dan die van Rugosa. De groep Scleractinia evolueerde zeer snel en beleefde perioden van bloei en ondergang



Afb. 14. Spreiding van Rugosa (supersuborden en sommige families) in de geologische tijd. De Boven-Devonische crisis is duidelijk zichtbaar. (Volgens Clarkson, 1998).

net zoals de Rugosa. Tegenwoordig zijn de Scleractinia een zeer succesvolle groep koralen en beleven ze een optimale ontwikkeling. Ze bouwen in sommige tropische zeeën rifstructuren en hun verscheidenheid is enorm groot.

Over het onderzoek

Het onderzoek aan de Rugosa-fauna is niet eenvoudig. Koralen zijn benthische organismen en hun uiterlijk wordt sterk beïnvloed door de externe factoren van het milieu waarin ze leven. Dit

betekent dat dezelfde soorten in verschillende milieus verschillende vormen kunnen krijgen. Om op soortniveau te kunnen determineren is het noodzakelijk om de interne (micro)structuren te bestuderen. De microstructuren van het koraalskelet zijn diagnostisch voor de systematiek van deze groep. De interne microstructuren worden onderzocht door middel van verschillende technieken. Een ervan is het maken van afdrucken op celluloid. Een koraal wordt dan met slijppoeder geslepen en met regelmaat (bijvoorbeeld om de 1 of 2 mm) worden afdrucken op celluloid gemaakt. Het exemplaar gaat dan verloren maar de serie afdrucken beeldt de interne structuur af. Dankzij deze methode kan de ontwikkeling van de septa bestudeerd worden en eveneens de ontologische ontwikkeling van het koraal. Een andere methode is het maken van microscopische preparaten (horizontaal en vertikaal) van kolonies of solitaire exemplaren en het bestuderen van de microstructuren van de koralen met behulp van een microscoop.

Dankwoord

Hiermede mijn dank aan dr. Tomasz Wrzolek van de Faculteit der Aardwetenschappen, Afdeling Paleontologie en Stratigrafie van de Silesische Universiteit in Sosnowiec, Polen voor het beschikbaar stellen van de foto's voor dit artikel (afb. 7, 8 en 9).

Overzicht van de literatuur

- Bieda, F., 1966. Paleozoologie. Deel 1. Wydawnictwa Geologiczne (in het Pools).
 Clarkson, E.N.K., 1998. Invertebrate palaeontology and evolution. Blackwell Science (4th ed.)
 Hill, D., 1967. Rugosa. In: Moore R. [ed.]: Treatise on invertebrate paleontology. Part F, Coelenterata. Univ. Kansas Press.
 Von Zittel, K.A., 1915. Grundzüge der Paläontologie, I: Invertebrata. Verlag. R. Oldenburg.