

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

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

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

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

Brachiopoda

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

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

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

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

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

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

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

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

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

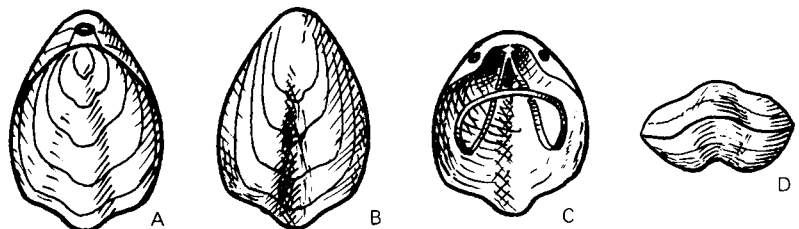
Afb. 31. Schematische tekening van een recente, articulate brachiopode.

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

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

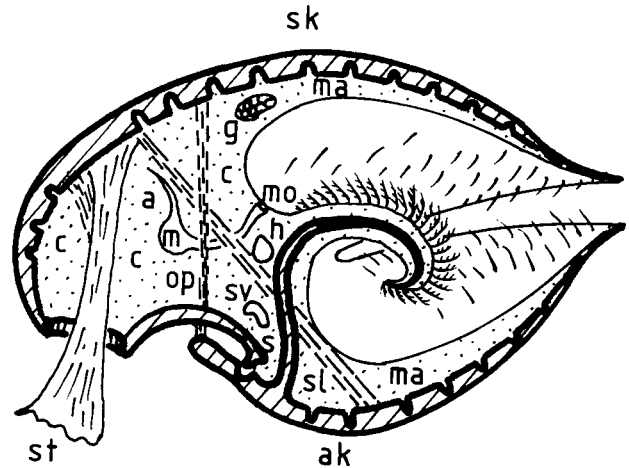
C. Binnenaanzicht van de armklep. Links en rechts langs de slotlijn twee holten voor de slottanden van de steelklep. Het armskelet, de ondersteuning van de lophophore, bestaat uit een eenvoudige lus, vastzittend aan de slotplaat achterin.

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



Afb. 32. Schematische dwarsdoorsnede van een recente, articulate brachiopode.

a = anus, blind eindigend; ak = armklep, hier punctaat; c = coeloom (lichaamsholte); g = geslachtsklier, deze is of mannelijk, of vrouwelijk; h = hart; lo = lophophore, bezet met cilia; wordt ondersteund door het armskelet; m = maag; ma = mantel (voortzetting van de lichaamsholte), die de kalkkleppen afscheidt; mo = mond, achterin de mantelholte; op = openingsspieren, twee stel. Ze doorsnijden de lichaamsholte en grijpen aan op een punt van de armklep dat achter de lijn over de slottanden is gelegen. s = slot, met twee tanden in de steelklep en twee holten in de armklep; sk = steelklep. Hier punctaat. Bevat aan de achterzijde een opening voor het doorlaten van de steel; sl = sluitspieren, twee stel; st = steel. De steel kan met spieren zodanig worden beïnvloed, dat de brachiopode een andere stand inneemt; sv = spijsverteringsorgaan.



De weke delen: de lichaamsholte of het **coeloom**, met daarin als belangrijkste organen de mond, de slokdarm, de maag, de darm, de spijsverteringsklieren, het hart, het voortplantingsorgaan en de zenuwknopen, bevinden zich vrij ver naar achteren tussen de twee kleppen. De voorzijde tussen de twee kleppen is altijd met zee-water gevuld en hier bevindt zich de lophophore. Afb. 32.

Het coeloom (de lichaamsholte) bezit dunne, platte uitstulpingen over het binnenoppervlak van de kleppen. Deze uitstulpingen worden de mantellobben genoemd. Ze scheiden het materiaal van de kleppen af, waardoor deze groeien, en dragen naar binnen toe ook weer cilia, die helpen de waterstroom naar de mond in stand te houden.

Brachiopoda zijn van gescheiden sekse en produceren dus of eicellen of zaadcellen. Bevruchte eicellen hebben een vrij kort-durend vrijzwemmend of vrijzwevend larvaalstadium en zetten zich daarna op de bodem neer.

Brachiopoda waren vooral gedurende het Paleozoïcum de belangrijkste bodembewonende, benthonische organismen. In het Mesozoïcum neemt hun belangrijkheid af en gedurende het Kenozoïcum verliezen ze nog meer terrein op de steeds belangrijker wordende Lamellibranchiata. Recent vormen Brachiopoda een ondergeschikt fauna-element. Men kent recent slechts ruim 200 soorten, terwijl er fossiel wel zo'n 30.000 soorten bekend zijn.

De indeling van deze fossiele soorten geschiedt grotendeels op de vorm, op de morfologische kenmerken, waarbij ook bestudering van het armskelet van belang is. Dit armskelet is, hoewel erg teer, vaak goed bewaard gebleven tussen de dikwijls nog gesloten kleppen. Ook het materiaal van de kleppen en verschillen in de schaalconstructie spelen natuurlijk een rol bij de indeling.

Brachiopoda komen voor van Cambrium tot Recent.

Het Phylum Brachiopoda wordt ingedeeld in twee klassen: de **Inarticulata** en de **Articulata**. De belangrijkste verschillen tussen deze twee klassen zijn:

Klasse Inarticulata:

1. Geen slottanden.
2. Geen armskelet.
3. Kleppen bestaan uit chitino-fosfatisch en/of kalkig materiaal.
4. Spieren: een ingewikkeld stelsel met openings- en sluitspieren en tevens schuin verloopende spieren, die de kleppen "openschroeven".
5. Anus mondt uit in de mantelholte.

Klasse Articulata:

1. Wel twee slottanden in de steelklep, met twee bijpassende holten in de armklep.
2. Wel een armskelet, vastgehecht aan de binnenzijde van de armklep.
3. Kleppen altijd uit kalkig materiaal met een zeer dun chitineus laagje aan de buitenkant.
4. Spierstelsel eenvoudig: alleen openings- en sluitspieren.
5. Anus eindigt "blind" in de lichaamsholte.

Klasse Inarticulata

Cambrium tot Recent

Meestal met kleine afmetingen, maximaal enige centimeters. Bij sommige vormen is de steel zeer belangrijk, bij andere vormen gereduceerd of ontbrekend.

Voorbeeld Inarticulata:

Suborde **Lingulacea**, afb. 33

Cambrium tot Recent

Vertegenwoordigers van deze suborde bezitten ovale tot spatelvormige kleppen, beide vrijwel van dezelfde vorm. Ze zijn in het bezit van een lange steel, waarmee ze zich kunnen terugtrekken in een modderige omgeving, veelal afgezet in de getijdenzone. Ze vertonen een enorm aanpassingsvermogen voor sterk wisselende omstandigheden. Zo verdragen ze droogvallen tussen de getijden in en eveneens een sterke verlaging van het zoutgehalte, bijvoorbeeld tijdens regenbuien op drooggevalen moddervlakten.

Mogelijk hierdoor is dit een groep van zeer lang levende, nauwelijks van vorm veranderde Brachiopoda. De recente vormen zijn wat men wel eens "levende fossielen" noemt.

Klasse Articulata

Cambrium tot Recent

Bij vertegenwoordigers van deze klasse is het schaal-materiaal altijd kalkig met een zeer dun buitenste chitineus laagje. Dit hoornachtige materiaal is zeer resistent tegen chemische invloeden van buitenaf. Daaronder ligt een wat dikkere lamellaire laag uit kalk en daar weer onder een dikke binnenste laag, die uit scheve kalkprisma's bestaat. De kalkige kleppen kunnen van drie types zijn:

- Punctaat. Met buisvormige poriën, die van binnenuit tot in de lamellaire laag leiden. Zie afb. 32: sk.
- Pseudopunctaat. Hier bevinden zich dwars op de kleppen kalkpilaartjes, die zich aan de binnenzijde van de kleppen als pukkel-tjes kunnen voordoen. Vaak lossen bij het fossilisatieproces deze kalkkegeltjes eerder op dan de rest van de schaal, waardoor de kleppen op punctate vormen kunnen lijken.
- Impunctaat. De kleppen zijn van binnen glad. Er zijn geen poriën en geen pilaartjes aan de binnenkant van de kleppen.

Het armskelet, de ondersteuning van de lophophore, vastzittend aan de armklep, kan zeer verschillend van vorm zijn. Bij de eenvoudigste soorten steken alleen twee staafjes van achterin een eindje naar voren. Bij een meer ingewikkelde vorm van het armskelet bestaat dit vaak uit een enkele lus, soms uit een lus die een meer ruimtelijke vorm aanneemt, ongeveer als een touw dat over de grond sliert als een kind touwtjespringt. Tenslotte zijn er nog vormen, waarbij het skelet bestaat uit twee enorme ruimtespiralen, vanuit het midden naar de flanken (*Cyrtospirifer*!), elke spiraal is breed in het midden van de brachiopode en loopt dan in een kegel-vorm naar de top die in de flanken van de brachiopode eindigt.

De Klasse Articulata wordt ingedeeld in een achttal orden en deze orden weer in een groot aantal lagere eenheden. Hier zullen we echter alleen enkele algemeen voorkomende vormen als voorbeeld vermelden, benevens enkele afwijkende vormen.

Voorbeelden Articulata:

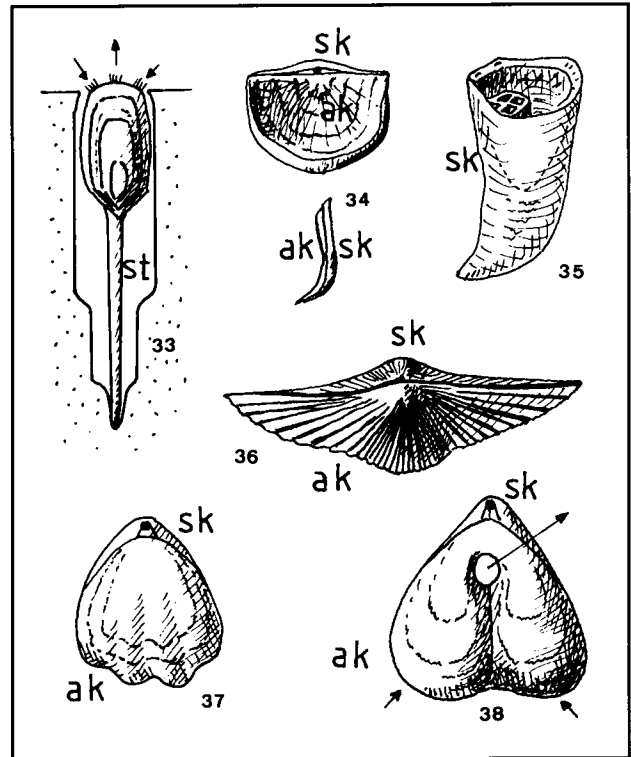
Leptaena sp., afb. 34 Midden-Ordovicium tot Devoon
Dit genus heeft een bolle, convexe steeklep, maar een holle, concave armklep. In het jeugd stadium zijn beide kleppen bijna vlak, maar later verandert de groeirichting zeer sterk: de steeklep wordt bol en sleurt als het ware de armklep mee, die daardoor een holle vorm krijgt. Het buitenoppervlak vertoont radiale strepen en concentrische ruggen. *Leptaena* is een pseudopunctate vorm.

Richthofenia sp., afb. 35 Perm
Dit is een volkomen afwijkend genus. Het zijn typische ribbewoners met een kegelvormige steeklep, die met de onderaan gelegen punt is vastgecementeerd aan de ondergrond. De diepere delen van de steeklep worden met horizontale schotjes opgevuld, evenals bijv. bij bepaalde koralen. De armklep is dekselvormig. De spieren, twee voor het openen en twee voor het sluiten van de cirkelvormige armklep, liggen in vier buisvormige "kamers" in de steeklep. Afwijkend is ook, dat de twee slottanden hier op de armklep zitten en de bijbehorende holten in de steeklep! Er is geen duidelijk armskelet, wel zijn er stekelachtige uitgroeiingen aan de binnenzijde van de steeklep. Er is wel verondersteld, dat de waterstroom in stand werd gehouden door het steeds openen en sluiten van de armklep.

Cyrtospirifer sp., afb. 36 Midden-Devoon tot Onder-Carboon
De lange rechte slotlijn valt samen met de grootste breedte. Talrijke radiale ribben, zowel op de flanken, als op de plica (in de armklep) en de sulcus (in de steeklep). De schaalstructuur is impunctaat. In elk van de langgerekte flanken bevindt zich een grote, kegelvormige ruimtespiraal: het ondersteuningsskelet van de lophophore.

Terebratula sp., afb. 37 Mioceen tot Pliocene
Vroeger werd binnen dit genus een groot aantal soorten opgenomen. Tegenwoordig dragen vele daarvan andere genusnamen. De Terebratula hebben biconvexe kleppen, vaak met een kraagje rondom de steelopening. Het lusvormige armskelet is vaak een belangrijk determinatiekenmerk, samen met de punctate schaalstructuur. Vaak een of enkele plooien aan de voorrand, verder een vrijwel glad oppervlak. Nauwverwante vormen (Orde Terebratulida) komen voor vanaf het Boven-Siluur tot recent.

Pygope sp., afb. 38 Midden-Jura tot Onder-Krijt
Brachiopoden met biconvexe kleppen (beide gebold). Het "gat" in de twee kleppen heeft men vroeger op een grappige manier willen verklaren: Pygope zou een lange steel gehad hebben, die vanuit de steelopening over de voorrand naar de ondergrond zou hebben gelegen. Tijdens de groei zouden beide kleppen ingesnoerd zijn geraakt en tenslotte de steel helemaal hebben ingesloten. Tegenwoordig wordt dit gat gezien als de ver achterwaarts gelegen



Afb. 33. *Lingula sp.* Een recente inarticulate brachiopode. Aan de lange steel, die kort en dik kan worden, kan *Lingula* zich in het sediment terugtrekken. Lengte van de schaal 3 cm. Nauw verwante vormen, Suborde Lingulacea, komen voor van Cambrium tot Recent.

Afb. 34. *Leptaena sp.* Breedte ca 3 cm. M-Ordovicium tot Devoon
Afb. 35. *Richthofenia sp.* Hoogte ca. 4 cm. Perm.

De steeklep is sterk conisch ontwikkeld en vastgecementeerd aan de ondergrond. De armklep (niet getekend) is dekselvormig. De spieren voor het openen en sluiten zitten in vier kokertjes.

Afb. 36. *Cyrtospirifer sp.* Breedte ca. 7 cm. Boven-Devoon tot Onder-Carboon.

Afb. 37. *Terebratula sp.* Lengte ca. 3 cm. Mioceen tot Pliocene.

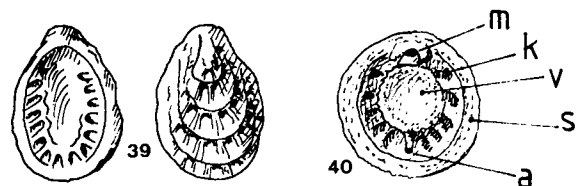
Afb. 38. *Pygope sp.* Lengte ca. 4 cm. Midden-Jura tot Onder-Krijt.

uitstroomopening, de twee brede lobben aan de voorrand als de instroomopeningen. Zodoende worden de in- en uitgaande stroming van elkaar gescheiden.

Mollusca (weekdieren)

Mollusca zijn dieren met een bilaterale symmetrie, welke symmetrie in sommige gevallen later verloren kan zijn gegaan, zoals het geval is bij de Gastropoda. Mollusca zijn over het algemeen niet gesegmenteerd.

De ademhaling geschiedt via kieuwen en er is een hart aanwezig. De kop draagt tentakels en ogen, ook deze kunnen secundair verloren zijn gegaan, zoals bij de Lamellibranchiata. De voet is een vlezig, gespierd orgaan dat meestal dient voor de voortbeweging. Het eigenlijke dier wordt omgeven door een soort huidplooï, die de mantel wordt genoemd. De mantel scheidt aan de buitenzijde de harde schaal af. De ruimte tussen de mantel en het eigenlijke dier noemt men de mantelholte.



Afb. 39. *Tryblidium reticulatum*. Afmeting: 3 cm. Midden-Siluur.

Afb. 40. *Neopilina galathea*. Afm.: 3 cm. Recent.

a = anus; k = kieuwen; m = mond; s = schaal; v = kruipvoet