

# Echinodermata (stekelhuidigen)

Dit phylum bestaat uitsluitend uit mariene invertebraten, die meestal op of bij de bodem (benthonisch) leven. Het zijn meestal vrij grote vormen, zelden kleiner dan 1 cm. Echinodermata zijn al bekend vanaf het Cambrium. De stekelhuidigen worden beschouwd als zeer hoog ontwikkelde ongewervelden, die mogelijk zelfs nauw verwant zijn aan de gewervelden.

De Echinodermata worden gekenmerkt door een viertal eigenschappen waardoor ze fundamenteel verschillen van de hiervoor besproken groepen ongewervelden. Deze eigenschappen zijn:

1. Het bezit van een **inwendig, in het mesoderm gelegen skelet**. De opperhuid, gestippeld aangegeven in afb. 107, B en C van een zeester, overdekt alle skelet-elementen, zoals calcietafzettingsplaatjes, vaste en beweegbare stekels, pedicellaria (een soort verdedigingskaakjes), uitstulpingen van het coeloom en van het watervatsysteem (de podia). Zo liggen ook de spieren die de beweeglijke stekels bedienen *onder* de opperhuid.

2. Het bezit van een **watervatsysteem**. Hoewel er onderling nog wel verschillen bij de diverse groepen Echinodermata kunnen zijn, is het watervatsysteem in principe voor alle stekelhuidigen van gelijke bouw. Voor de bespreking van dit watervatsysteem wordt de opbouw ervan bij de zeesterren als voorbeeld gebruikt.

Het watervatsysteem bestaat uit een meestal bovenop gelegen **hydropore**, een inlaatopening, die soms ontwikkeld is tot een zeefplaat, de **madreporenplaat**.

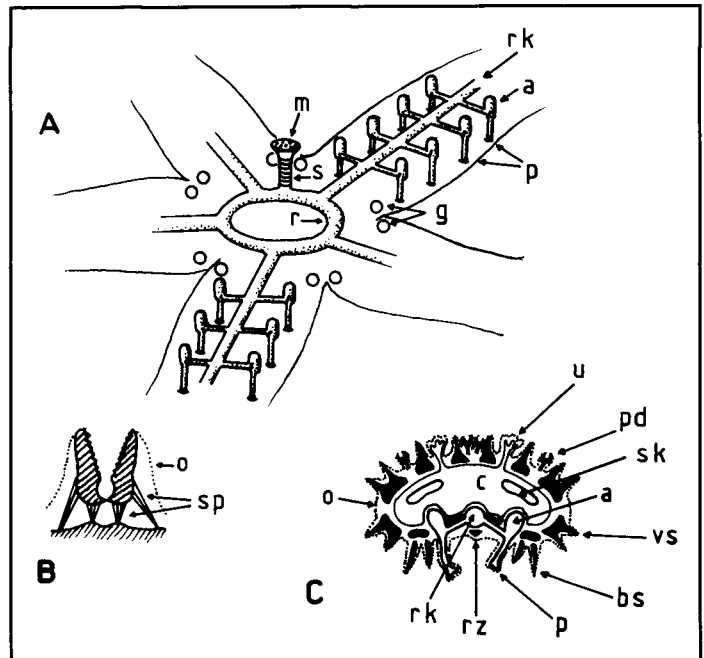
Deze opening leidt naar een zgn. **steenkanaal**, dat is opgebouwd uit kleine calcietafzettingsplaatjes, die een ingaande waterstroom in stand houden. Het steenkanaal sluit aan op het **ringkanaal** en vanuit dit ringkanaal ontspringen vijf **radiale kanalen**, bij een zeester aan de onderzijde van de vijf armen gelegen.

Op regelmatige afstanden, soms dicht bij elkaar, vertakken de radiale kanalen naar weerszijden en monden uit in een **ampulle**, die intern ligt, en een buisvormig voetje, dat buiten het skelet uitsteekt. De onderkanten van deze buisvormige voetjes of **podia** bezitten elk een zuignapje. Wordt de ampulle nu leeggeperst, waarbij terugstromen van water naar het radiale kanaal door een klepje wordt voorkomen, dan wordt het buisvoetje langer en kan met het zuignapje op de bodem worden vastgezet. Op deze manier kan elke podie apart worden "bediend". Door een rytmisch gebruik van deze podia is een, zij het langzame, kruipbeweging mogelijk.

Aan de onderzijde van elke arm van een zeester zien we dus twee rijen van podia. Dit geheel wordt een **ambulacrum** of **ambulacraalveld** genoemd, dit omdat het lijkt op een tuinpad met aan weerszijden bloemetjes!

De podia van een zeester dienen niet alleen voor de voortbeweging, maar tevens voor de voedselvergaring. Zo kunnen zeesterren de twee kleppen van een schelp zó lang met hun zuignapjes trachten open te trekken dat de sluitspieren van de schelp het tenslotte begeven en de schelp zich moet openen. De zeester bezit een uitstulpbare mond en slokdarm en verteert hiermee de weke delen van de geopende schelp.

De mond van een zeester ligt aan de onderkant, centraal en iets onder het ringkanaal. De verteringsholte, de "maag", heeft uitstulpingen in de armen en tenslotte is er een vrij kort darmsysteem, dat leidt naar de anus, die iets uit het centrum, bovenop de zeester is gelegen.



Afb. 107. Schematische tekeningen van een zeester (*Asterias sp.*): A. Het watervatsysteem. B. Pedicellaria. C. Dwarsdoorsnede van een der armen.

a = ampulle; bs = beweegbare stekel; c = coeloom; g = openingen voor geslachtsklieren; m = madreporenplaat; o = opperhuid; p = podia; pd = pedicellaria; r = ringkanaal; rk = radiaal kanaal; rz = radiale zenuwbaan; s = steenkanaal; sk = spijsverteringsklieren; sp = spieren; u = uitstulpingen van het coeloom; vs = vaste stekel.

Bij andere Echinodermata kunnen de podia weer andere functies hebben. Zo kunnen ze bijvoorbeeld dienen om het zuurstofgehalte in het watervatsysteem op peil te houden.

3. Het bezit van een goed ontwikkelde, met vloeistof gevulde lichaamsholte, het **coeloom**. Dit coeloom bekleedt met een soort buikvlies, het **peritoneum**, alle organen die in het coeloom zijn gelegen. Dit zijn bijvoorbeeld de spijsverteringsklieren, het darmsysteem en de aan weerszijden langs de armen gelegen geslachtsklieren. Echte nieren ontbreken. Het coeloom heeft aan de bovenzijde van de zeester vele uitstulpingen, die uitsteken buiten de skelet-elementen. Bacteriën met daarin opgenomen afvalstoffen kunnen via de zeer dunne, permeabele wand van deze uitstulpingen het coeloom verlaten.

4. Het bezit van een **bilateraal symmetrisch larvaalstadium**. Alle recente stekelhuidigen bezitten zo'n bilateraal symmetrisch larvaalstadium en dit is destemee opvallend, omdat de volwassen vormen, zoals de bekende zeesterren, zeekomkommers, slangsterren, zeeëgels en zeelelies, allen een min of meer uitgesproken vijftallige symmetrie vertonen. Deze vijftallige symmetrie ontstaat echter pas later in de larvale ontwikkeling en verloopt voor de diverse groepen van stekelhuidigen niet helemaal op gelijke wijze. Wel is echter de aanleg van het watervatsysteem,

dat al vroeg in de ontwikkeling van de vrijzwemmende larvale stadia plaats vindt, voor alle Echinodermata vrijwel gelijk. Zo wordt het larvale coeloom in een aantal symmetrisch geplaatste, aparte coeloom-ruimten onderverdeeld. Uit slechts één van deze aparte coeloom-ruimten ontstaat echter het watervatsysteem. Ook in het volwassen stadium blijft dit zichtbaar: de waterinlaatopening, soms ontwikkeld als zeefplaat, ligt altijd excentrisch!

Uit het bovenstaande blijkt, dat het verkrijgen van een vijftallige radiale symmetrie bij alle Echinodermata dus een **secundair verschijnsel** is in de ontogenie, de ontwikkeling van ieder individu. Het voorouderstadium van de Echinodermata zou dan ook in de volwassen vorm een vrijzwemmend bilateraal symmetrisch organisme zijn geweest.

Het is dan ook van groot belang er hier op te wijzen, dat bestudering van de larvalstadia van Echinodermata ertoe heeft geleid, dat een nauwe verwantschap wordt aangenomen tussen de **Echinodermata** enerzijds en een andere bilateraal symmetrische groep van organismen, de **Chordata**, anderzijds.

Tot de Chordata behoren niet alleen de **Vertebrata**, de gewervelde dieren, maar tevens een aantal minder bekende groepen, zoals de **Hemichordata**, de **Urochordata** en de **Cephalochordata**. Deze groepen bezitten een (doorlopende) versterkingsstaaf, een **chorda**, maar hebben geen verdere skeletelementen. Bij de **Vertebrata** echter is de chorda ontwikkeld tot de ruggegraat, een kolom van wervellichamen met daartussen nog chorda-weefsel, de tussenwervelschijven.

Juist de bestudering van de embryologie en larvale ontwikkeling van deze recente ongewervelde Chordata heeft geleid tot het inzicht dat Echinodermata en Chordata verwant zijn.

Ook op een andere manier heeft men getracht deze verwantschap aan te tonen. Zo is er een subphylum van de Echinodermata: de uitgestorven groep der **Homalozoa** uit het Ordovicium, met bizarre, asymmetrische vormen, die nooit een radiale symmetrie bereikten. Sommige auteurs menen enkele van deze vormen als voorloper van bepaalde pantservissen te kunnen duiden. Eén van deze auteurs gaat zelfs zo ver dat hij deze Homalozoa niet meer tot de Echinodermata rekent, maar als een apart subphylum, de **Calcichordata**, binnen het phylum Chordata plaatst.

Het Phylum Echinodermata wordt onderverdeeld in vijf subphyla: **Echinozoa**: de zeeëgels, de zeekomkommers en enkele klassen van uitgestorven vormen.

**Asterozoa**: zeeesterren, slangsterren en hun verwanten.

**Crinozoa**: zeelelies, meestal vastzittend, met steel, soms vrijbeweeglijk, zonder steel. De kelk draagt gevorkte armen.

**Blastozoa**: meestal van een steel voorzien. De kelk draagt geen vrije armen maar korte, biseriale "brachiolen".

**Homalozoa**: zeldzame, bizarre vormen, vaak afgeplat en zonder duidelijk symmetrievlak. Ze zijn bedekt met calcietafzettingen.

Deze vijf subphyla zullen achtereenvolgens behandeld worden.

### Subphylum Echinozoa Cambrium tot Recent

Tot dit subphylum behoren de zeeëgels, de zeekomkommers en enkele andere klassen van uitgestorven vormen. Het zijn bolvormige, cilindrische of afgeplat schijfvormige Echinodermata. Ze bezitten geen radiaal verloopende lichaamsuitstulpingen. De meeste bezaten een vrij-beweeglijke levenswijze op of in de bodem, slechts enkele hadden een vastzittende levenswijze.

De Echinozoa worden ingedeeld in verscheidene klassen, waarvan er hier vier worden besproken, te weten twee klassen van Paleozoïsche ouderdom en twee klassen die voorkomen van respectievelijk het Ordovicium tot Recent (de zeeëgels) en van het Devon tot Recent (de zeekomkommers).

### Klasse Helicoplacoidea Onder-Cambrium

Vrij-levende, spoelvormige Echinodermata met een groot aantal platen, die spiraalsgewijs over de spoelvorm verlopen. Het waren merkwaardige vormen die, doordat de platen dakpansgewijs tegen elkaar aan lagen en tamelijk beweeglijk waren, zich konden "uitschroeven" van een korte spoelvorm naar een lange sigaarvorm.

De mond lag aan één uiteinde van de spoelvorm. Men meent tien reeksen van interambulacraalplaten te kunnen aanwijzen met daartussen een aantal ambulacraalvelden, waarvan er één primair is. Dit primaire ambulacraalveld kan vorken. Er zijn geen openingen voor het doorlaten van podia aangetoond. Ook is de plaats van de anale opening en die voor de inlaat van een watervatsysteem niet bekend.

N.B.: Voor een bespreking van de ambulacraal- en interambulacraalvelden en andere gebruikte termen zie de toelichting bij de **Klasse Echinozoa**.

Voorbeeld Helicoplacoidea:

**Helicoplacus curtisi**, afb. 108 Onder-Cambrium  
Vrij kleine vorm, ongeveer 3,5 cm lang. Het primaire ambulacraalveld is zichtbaar als een rij kleine plaatjes, die spiraalsgewijs verloopt tussen de grotere interambulacraalrijen. De interambulacraalplaten bij de mondopening (rechts in de tekening) dragen korte stekels.

Van het genus *Helicoplacus* zijn slechts twee soorten bekend. Ze zijn mogelijk verwant met de hierna behandelde Edrioasteroidea, misschien ook met de Holothuroidea (de zeekomkommers).

### Klasse Edrioasteroidea

Onder-Cambrium tot Onder-Carboon

Vrij kleine klasse van grotendeels afgeplatte vormen met een duidelijke vijftallige symmetrie. De meeste leefden vastgehecht aan de bodem, enkele bereikten een wat hogere pilaarvorm. Bovenop bevonden zich vijf, meestal gebogen verloopende ambulacraalvelden. De mondopening lag centraal tussen deze vijf velden en was overdekt met een aantal vaste platen, zoals dit ook bij sommige zeelelies het geval is.

Elk ambulacraalveld bestaat uit een dubbele rij basaalplaten, die elk een opening bezitten voor het doorlaten van een buisvoetje (podie). Daarboven lag een dubbele rij dekplaatjes die de basaalplaten en de podia konden toedekken. Deze dekplaatjes konden echter ook openklappen, waardoor de podia in vrij contact met het zeewater konden komen. Mogelijk hadden deze podia een functie bij de voedselvergaring.

De anus lag centraal in een anaalpiramide van kleine plaatjes en was altijd in een interambulacraalveld gesitueerd.

Edrioasteroidea worden niet zelden aangetroffen op de schaal van andere organismen. Er zijn aanwijzingen dat dit commensalisme was, d.w.z. dat ze leefden van voedselresten van die andere organismen.

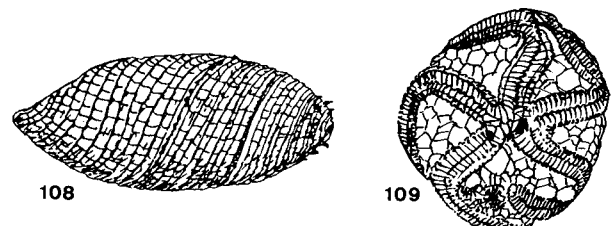
De Edrioasteroidea zijn de oudst bekende Echinodermata.

De bloeiperiode van deze klasse lag in het Ordovicium en slechts enkele doorlopers komen voor tot in het Onder-Carboon.

Voorbeeld Edrioasteroidea:

**Edrioaster bigsbyi**, afb. 109 Ordovicium

Vrij kleine vorm, ongeveer 4 cm. De omtrek is vrijwel rond met vijf brede ambulacraalvelden, waarvan er vier tegen de klok in gedraaid liggen en één juist met de klok mee. Aan het eind van dit laatstgenoemde ambulacraalveld ligt de anaalpiramide. De interambulacraalvelden zijn bedekt met grotere platen.



Afb. 108. *Helicoplacus curtisi*, afm. ca. 35 mm. Onder-Cambrium.

Afb. 109. *Edrioaster bigsbyi*, afm. 35 - 40 mm. Ordovicium.

Volgens sommige auteurs bevond zich een inlaatopening voor het watervatsysteem vlakbij de platen die de mondopening overdekken en wel in hetzelfde interambulacraalveld als dat waarin de anaalpiramide ligt. De gehele schaal was soepel beweeglijk en kon min of meer van vorm veranderen.

### Klasse Holothuroidea ?Ordovicium, Devoon tot Recent

Dit zijn de zeekomkommers. Ze bezitten een langgerekte, cilindrische vorm met een leerachtige huid, waarin verspreide, losse skeletelementen zijn gelegen. Alleen rond de mond, die aan één van de uiteinden ligt, bevindt zich een kleine ring van vast aangesloten plaatjes. De losse skeletelementen hebben vaak de vorm van een scheepsanker of van een wielje met zes spaken. Via de anus, die aan het andere uiteinde van de cilindrische vorm ligt, kan water worden ingelaten in een soort struikachtig orgaan, dat zuurstof kan doorlaten naar het lichaamsvocht in het coeloom.

Er zijn ook weer vijf ambulacraalvelden, lopend in de lengterichting. Twee van deze velden liggen aan de onderzijde en laten podia door die dienen voor de voortbeweging. De drie ambulacraalvelden aan de bovenzijde dragen tastpapillen.

Zeekomkommers leven kruipend of gravend op of in de bodem; zelden zijn ze vrijzwemmend.

Er is een open nomenclatuur (naamgeving) voor de losse skeletelementen. Slechts deze elementen zijn als fossiel bekend.

Er wordt van deze klasse geen voorbeeld gegeven.

## ZEE-EGELS

### Klasse Echinoidea Ordovicium tot Recent

Zeeëgels zijn vrij-levende, bolvormige tot halfbolvormige, soms afgeplatte stekelhuidigen. De schaal bestaat meestal uit stevig aaneensluitende platen, de **corona** genoemd, met daarop beweeglijke stekels en kleine, vaak uit drie beweeglijke kaakjes bestaande **pedicellaria**.

De **mond** ligt aan de vlakke onderzijde, de **anus** ligt diametraal daar tegenover, in het midden van de bovenzijde of ligt daar buiten in een interambulacraalveld. Zowel de mond als de anus zijn omringd door een groot aantal zeer kleine plaatjes, die in een leerachtig huidgedeelte liggen. Het gedeelte rond de mond heet **peristoom**, dat rond de anus heet **periproct**. Deze twee gedeeltes met leerachtige huid fossiliseren zelden en behoren niet tot de eigenlijke corona.

Zeeëgels werden vroeger wel ingedeeld in "regulaire" en "irregulaire" vormen, afhankelijk van het feit of de corona een duidelijke vijfstralige symmetrie vertoonde met vijf identieke ambulacraalvelden, of dat deze vijftralige symmetrie min of meer onderdrukt was, doordat een bilaterale (tweezijdige) symmetrie "gesuperponeerd" was over de oorspronkelijk vijftralige. Maar ook de "regulaire" zeeëgels zijn nooit helemaal echt vijftralig symmetrisch, immers de inlaatopening voor het watervatsysteem (**hydropora** als het een enkele opening is, **madreporenplaat** als het een zeefplaat is) ligt altijd uit het midden en verstoort dus eigenlijk een exact vijftralige symmetrie.

De vijftralige symmetrie heeft de mensheid al eeuwenlang geïntrigeerd. Fossiele zeeëgels zijn als grafbijgaven aangetroffen in Neolithische graven. In de Bronstijd zijn ze ook als amulet gedragen. Aan de vijfpuntige steelgeleding van bepaalde fossiele zeeëlië (*Pentacrinus!*) werd een geneeskrachtige werking toegeschreven. En wereldwijd werd de vijftralige ster als bescherming tegen het kwaad beschouwd: de "Drudenfuß" in Goethes Faust en de vijfstralige interpuncties tussen de woorden van het randschrift op onze huidige guldens en rijksdaalders!

Voor de nu volgende bespreking wordt verwezen naar afb. 110: de schematische tekening van een zeeëgel. In het bovenaanzicht (B) is te zien hoe de corona is opgebouwd uit vijf ambulacraalvelden, vijf interambulacraalvelden en een zogeheten oculo-genitaalring.

De **ambulacraalvelden** zijn hier opgebouwd uit twee rijen van vrij kleine plaatjes, die elk twee openingen dragen voor het doorlaten van de buisvoetjes of **podia**. Bij de zeeëgel splitsen namelijk de buisvoetjes zich op de plaats waar ze door de wand van de corona naar buiten treden, om zich buiten de corona weer tot één buisje te verenigen. Hierdoor kan in de buisvoetjes een gerichte waterstroom in stand worden gehouden. Dit is van belang, omdat de podia bovenop de corona geen functie meer hebben bij het kruipen over de bodem, maar daarentegen van belang zijn voor de zuurstofhuishouding in het coeloom.

Naar boven toe eindigen de ambulacraalvelden elk in een zgn. **oculairplaat**, een "oogplaat", waar een lichtgevoelig zenuwuiteinde uitmond. Er zijn dus vijf van dergelijke oogplaten (soms wel eens minder).

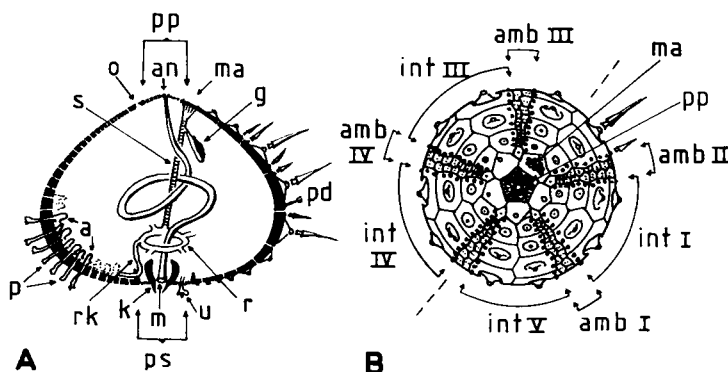
Iedereen die in de buurt van tropische of subtropische riffen heeft gezwoommen heeft kunnen constateren, dat als een schaduw plotseling over een op de bodem levende zeeëgel valt, deze via lichtgevoelige zenuwuiteinden (zgn. "ogen") in een fractie van een seconde alle stekels m.b.v. deze spieren tot een dikke "pijlbundel" overeind kan zetten. Wee de argeloze zwemmer die in deze verdedigingsorganen van zo'n zeeëgel trapt!

Zoals de ambulacraalvelden in oogplaten eindigen, eindigen de **interambulacraalvelden** naar de top van de corona in vijf **genitaalplaten**, die elk een opening bezitten voor het doorlaten van de produkten van de geslachtsklieren.

De oogplaten vormen nu samen met de tussenliggende genitaalplaten een ring: de **oculo-genitaalring**. Binnen deze oculo-genitaalring ligt het met zeer kleine plaatjes bedekte, leerachtige **periproct** met centraal daarin de anus.

Tenslotte bevindt zich bovenop de corona, maar enigszins excentrisch, de inlaatopening voor het watervatsysteem, bij zeeëgels meestal als een zeefplaat ontwikkeld: de **madreporenplaat**. Bij verschillende zeeëgels is de madreporenplaat tevens de uitlaatopening voor een van de geslachtsklieren. In dat geval zijn er nog maar vier genitaalplaten te zien.

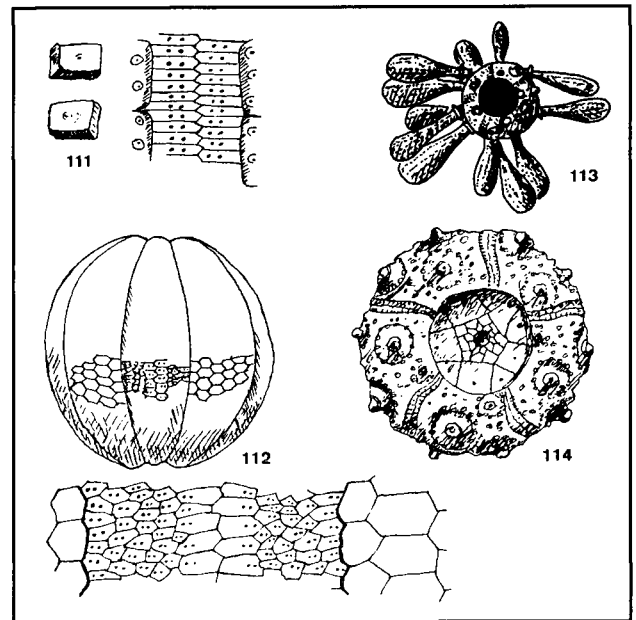
We moeten er hier even op wijzen, dat voor de beschrijving van zeeëgels deze altijd in een bepaalde stand worden georiënteerd, en wel met de madreporenplaat in de rechter bovenhoek en het eerstvolgende ambulacraalveld links daarvan, in de "noord-zuid"-richting. Het ambulacraalveld rechtsonder (zie bovenaanzicht afb. 110 B) wordt dan ambulacraalveld I genoemd met



Afb. 110. Schematische tekening van een (regulaire) zeeëgel.

A. Verticale doorsnede over het midden, ongeveer volgens de streepjeslijn in B. Hierdoor wordt bij A aan de linkerkant een ambulacraalveld gesneden en aan de rechterkant een interambulacraalveld. B. Bovenaanzicht. a = ampullae; amb = ambulacraalveld; an = anus; g = geslachtsklier; int = interambulacraalveld; k = kaak, deel van de Lantaarn van Aristoteles; m = mond; ma = madreporenplaat; o = oogplaat; p = podie; pd = pedicellaria; pp = periproct; ps = peristoom; r = ringkanaal; rk = radiaal kanaal; s = steenkanaal.

- Afb. 111. *Lepidocentrus* sp.: opbouw ambulacraalveld (afm. fragment 1½ cm), en enkele losse interambulacraalplaatjes (breedte 1 cm). Devoon tot Onder-Carboon.
- Afb. 112. *Melonechinus* sp.: opbouw ambulacraalveld. Hoogte 10 cm, breedte fragment 4 cm. Onder-Carboon.
- Afb. 113. *Tylocidaris* sp., doorsnede corona ca. 35 mm. Boven-Krijt tot Onder-Eoceen.
- Afb. 114. *Plegiocidaris* sp.: bovenzijde met periproct. Afm. 4 cm. Boven-Trias tot Boven-Jura.



daaropvolgend, tegen de wijzers van de klok in draaiend, interambulacraalveld I, dan ambulacraalveld II, enz. Dit oriënteren is van belang, vooral bij de bestudering van de zgn. "irregulaire" zeeëgels. Deze hebben een min of meer duidelijke bilaterale symmetrie, niet alleen omdat ze als het ware zijdelings wat platgedrukt lijken, maar tevens doordat dikwijls de anus niet meer centraal ligt. Deze is vaak verplaatst vanuit het midden in de richting van interambulacraalveld V, soms zelfs zo ver, dat de anus aan de vlakke onderkant van de zeeëgel is komen te liggen. Min of meer daarmee samenhangend heeft ambulacraalveld III (in afb. 110 B bovenaan) vaak een andere gedaante gekregen en is vaak ook het peristoom met de mondopening vanuit een positie middenonder in de richting van ambulacraalveld III "verschoven". Is de anus buiten de oculo-genitaalring gelegen, dan ontbreekt altijd de genitaalplaat die bij interambulacraalveld V behoorde. Bij zulke "irregulaire" zeeëgels zijn er ook vaak duidelijke verschillen tussen de ambulacraalvelden I en II. De ambulacraalvelden I en V zijn dan onderling gelijk, maar kunnen aanzienlijk in vorm verschillen met de ambulacraalvelden II en IV, die ook onderling gelijk zijn.

Keren we terug naar de "regulaire" zeeëgel van afb. 110 A, dan zien we dat de inwendige structuren eigenlijk vrij weinig verschillen van die van de zeester. In zekere zin kan een zeeëgel zelfs worden opgevat als een zeester, waarvan de vijf punten van de armen bij elkaar zijn genomen en omhoog zijn gebracht. Daarbij is dan de anus verder omhoog meegegaan en zijn de ruimten tussen de armen met platen opgevuld: de interambulacraalplaten! Ook bij de zeeëgels is er weer een **steenkanaal** vanaf de waterinlaat naar een ringkanaal leidend. Dit ringkanaal ligt dicht bij de mond en heeft ook hier weer vijf radiale kanalen aan de binnenkant van de ambulacraalvelden. De daaraan aan weerszijden ontspringende podia hebben nu, althans aan de bovenzijde van de zeeëgel, een andere functie, t.w. zuurstoftoevoer naar het coeloom. Aan de onderkant hebben ze echter nog wel een functie bij het kruipen over de bodem en bij het transport van voedseldeeltjes naar de mond.

Een bijzonder opvallende structuur bij de "regulaire" zeeëgels is de zgn. Lantaarn van Aristoteles. Deze bestaat uit een veelvoud van vijf verschillende staafjes en plaatjes, waarvan vijf kaakachtige elementen met hun scherpe punten door het leerachtige peristoom naar buiten steken. Deze kaakjes worden bediend door buitengewoon krachtige spieren; de zeeëgel is daardoor in staat om venijnige, knagende activiteiten te ontwikkelen.

Vele "regulaire" zeeëgels hebben aan de buitenrand van het peristoom, waar dit leerachtige huidgedeelte aansluit tegen de corona, een aantal "kieuwen", d.w.z. uitstulpingen van het coeloom buiten de schaal. Ook als dit peristoom bij fossilisatie verloren is gegaan, tonen inbochtelingen van de opening aan de onderzijde van de zeeëgel nog de plaats aan, waar deze kieuwen zich bevonden.

Tenslotte iets over de **stekels**. In afb. 110 A zijn aan de rechterkant enkele stekels aangegeven. De grote stekels kunnen draaien over een tepelachtige verhoging, een **tuberkel**, van de interambulacraalplaten. Tussen de grote stekels bevinden zich vaak kleinere en zeer kleine stekels. Ze dienen voornamelijk als verdediging, maar kunnen aan de onderzijde ook gebruikt worden voor kruipbewegingen. Bij sommige zeeëgels kunnen de stekels zeer dik zijn en soms zelfs "mannelijk aan mannetje" staan, zodat de hele corona aan het oog onttrokken is. Losse stekels kunnen zelfs als gidsfossiel voorkomen (*Tylocidaris* sp.). Verder kunnen sommige "regulaire" zeeëgels de stekels gebruiken om een soort holte uit te slijpen, bijvoorbeeld in harde kalksteen.

Een ander soort verdedigingsorganen zijn de **pedicellaria**. Dit zijn een soort klauwtjes, meestal met drie naar elkaar toe gerichte punten, bediend door spieren en voorzien van tashaarmpjes en een gifklier.

De **Echinoidea** worden ingedeeld in twee subklassen, die hier kort behandeld zullen worden, elk met enige voorbeelden.

### Subklasse Perischoechnoidea

Ordovicium tot Recent

Bij vertegenwoordigers van deze subklasse zijn de interambulacraalvelden opgebouwd uit één of meer rijen van platen. De ambulacraalvelden bestaan uit twee tot soms twintig rijen van plaatjes. Elk ambulacraalplaatje vormt de doorgang voor slechts een buisvoetje. Er komen nooit samengestelde ambulacraalplaten voor.

De uitwendige vorm is steeds "regulair", d.w.z. strak radiaal symmetrisch. Individuele plaatjes bezitten vaak schuin verlopende zij-kanten. Hierdoor liggen de plaatjes enigszins dakpansgewijs tegen elkaar, waardoor de gehele corona tijdens het leven min of meer flexibel was. Vertegenwoordigers van deze subklasse bezaten allen een krachtig kauwapparaat, de Lantaarn van Aristoteles. Voorbeelden Perischoechnoidea:

**Lepidocentrus** sp., afb. 111 Devoon tot Onder-Carboon

Deze heeft altijd twee rijen ambulacraalplaten en verscheidene rijen interambulacraalplaten. De plaatjes hebben schuine flanken en worden vaak los in het sediment aangetroffen. Op de interambulacraalplaten bevinden zich slechts enkele kleine primaire tuberkels, die elk een kleine, centrale perforatie vertonen. Door de losse verbinding tussen de plaatjes wordt *Lepidocentrus* slechts zeer zelden compleet gevonden.

**Melonechinus** sp., afb. 112 Onder-Carboon

Bij deze grote, min of meer bolvormige zeeëgel zijn de ambulacraalvelden opgebouwd uit vier of meer rijen plaatjes. De interambulacraalvelden, die iets hoger liggen dan de ambulacraalvelden, bestaan uit één of meer rijen platen. Deze liggen niet meer, zoals bij het vorige genus, dakpansgewijs tegen elkaar.

**Tylocidaris** sp., afb. 113 Boven-Krijt tot Onder-Eoceen

Dit genus heeft altijd slechts twee rijen ambulacraalplaten. De interambulacraalplaten dragen elk een grote, knotsvormige primaire stekel. Op deze grote stekels staan in lengterijen kleine doortjes gerangschikt. Van sommige soorten zijn de stekels gebruikt als gidsfossielen, bijv. voor het Danien (deel van het Onder-Tertiair) van Denemarken.

**Plegiocidaris sp.**, afb. 114 Boven-Trias tot Boven-Jura  
Zowel de interambulacraalvelden als de veel kleinere ambulacraalvelden zijn elk opgebouwd uit twee rijen platen.  
De ambulacraalplaten zijn eenvoudig, ze laten elk één podie door. De primaire stekels zijn vrij dik en langgerekt van vorm. In afb. 114 is de bovenzijde met daarin het periproct afgebeeld.

### Subklasse Euechinoidea Boven-Trias tot Recent

De corona is altijd stevig gebouwd en zowel de ambulacraal- als de interambulacraalvelden zijn elk altijd slechts uit twee rijen platen opgebouwd. Vrijwel altijd vertoont de corona een min of meer duidelijke bilaterale symmetrie. Een Lantaarn van Aristoteles kan nog aanwezig zijn, maar ontbreekt bij vele vormen. Er zijn steeds pedicellaria aanwezig. Er komen vaak zgn. **samengestelde ambulacraalplaten** voor, d.w.z. dat dergelijke ambulacraalplaten bestaan uit verscheidene, oorspronkelijk geïsoleerde ambulacraalplaatjes, die tot één grotere plaat zijn samengegroeid. Dit is nog aan de rand van de samengestelde plaat te zien. De samengestelde platen dragen vaak een enkele grote primaire tuberkel. Binnen deze zeer grote subklasse is er een sterke tendens om niet meer op, maar in de zeebodem te leven. De corona neemt hierbij vaak een duidelijke bilaterale symmetrie aan en de plaatjes waaruit hij is opgebouwd worden dunner. Ook de stekels veranderen: ze worden vaak veel kleiner, komen in grotere aantallen voor en kunnen een gebogen vorm aannemen.

Bij de ingegraven levende vormen verplaatst het peristoom zich naar voren en krijgt een soort lip aan de onderzijde. De Lantaarn van Aristoteles is dan niet meer aanwezig. Ambulacraalveld III komt in een diepe groef te liggen en het periproct verplaatst zich naar achteren in interambulacraalveld V, soms zelfs zo ver dat het periproct geheel aan de vlakke onderzijde van de zeeëgel is komen te liggen.

De ambulacraalvelden aan de bovenzijde nemen soms de vorm aan van bloemblaadjes. Dit wordt het **petaloid** genoemd. Hieromheen kunnen zgn. **fasciolen** voorkomen, bepaalde smalle banden die zeer kleine stekels en vooral trilharen (**cilia**) dragen. Rythmische bewegingen van deze cilia houden waterbewegingen in stand, bijvoorbeeld in de richting van ambulacraalveld III en daarmee naar de mondopening of naar de andere vier ambulacraalvelden voor de zuurstofvoorziening. Een aparte fasciole onder de anus houdt een achterwaartse stroming in stand, waardoor afvalstoffen weggestuwd worden in een blind eindigende gang. Deze gang en ook een soort "schoorsteen" naar de oppervlakte van het sediment worden gemaakt en open gehouden door zeer lange podia, die aan het eind een soort borsteltje dragen. Ook bepaalde, wat langere, dunne stekels helpen bij de graafactiviteiten.

Het is duidelijk, dat vooral deze ingegraven levende zeeëgels (soms tot wel 20 cm onder het sedimentoppervlak) een veel betere kans hadden om na hun dood te fossiliseren dan de "regulaire" zeeëgels die aan de oppervlakte leefden.

De **Euechinoidea** vormen een zeer grote groep, die in een groot aantal orden en families is onderverdeeld. We zullen hier slechts enkele voorbeelden vermelden:

### **Heterocentrotus sp.**, afb. 115 Pliocene tot Recent

Bij deze vorm, die nog als "regulair" kan worden beschouwd, is de anus nog binnen de oculo-genitaalring gelegen. Ook is er nog een Lantaarn van Aristoteles aanwezig. De pedicellaria hebben een opvallende vorm: elk bestaat uit drie platte, bladvormige plaatjes die gezamenlijk een soort driepuntig pincetje vormen. De

Afb. 115. **Heterocentrotus sp.**: samengestelde ambulacraalplaten. Linker fragment 10 mm breed. Pliocene tot Recent.

Afb. 116. **Echinocyamus sp.**, lengte 8 mm. Boven-Krijt tot Recent.

Afb. 117. **Encope sp.**, lengte 55 mm. Mioceen tot Recent.

Afb. 118. **Hemipneustes sp.**, lengte 8 cm. Boven-Krijt.

Afb. 119. **Micraster sp.**, lengte 5 cm. Boven-Krijt.

primaire stekels zijn zeer dik, cilindrisch of prismatisch. Vaak zijn er samengestelde ambulacraalplaten (zie afb. 115) met een zeer grote tuberkel voor de primaire stekel.

### **Echinocyamus sp.**, afb. 116 Boven-Krijt tot Recent

Kleine, tot ongeveer 8 mm grote, enigszins afgeplatte vormen. Het petaloid bovenop is vaag ontwikkeld. Het peristoom ligt nog min of meer centraal aan de onderzijde. Het periproct ligt daar dichtbij, interambulacraal en ook aan de onderzijde. Intern bevinden zich vijf paar radiale ruggeljes, die als versteviging dienen (zie afb. 116, rechts, waar de bovenkant van de corona is weggebroken).

### **Encope sp.**, afb. 117 Mioceen tot Recent

Sterk afgeplatte vormen die wel als "zanddollar" worden betiteld. Het peristoom ligt iets uit het midden naar voren toe. Hier komen vijf gevorkte groeven bij elkaar, dienend voor voedseltoevoer naar de mond. De anus ligt eveneens aan de onderzijde en dicht bij de mond. Er zijn vijf inbochtelingen van de corona op de plaats waar de voedselaanbrengende groeven gevorkt zijn. Tevens is er een zgn. **lunule** achter de anus. **Encope** beweegt zich voort met kleine stekels aan de onderzijde, vaak iets schuin, half bedekt door het sediment. De achterzijde met de lunule steekt dan boven het sediment uit.

### **Hemipneustes sp.**, afb. 118 Boven-Krijt

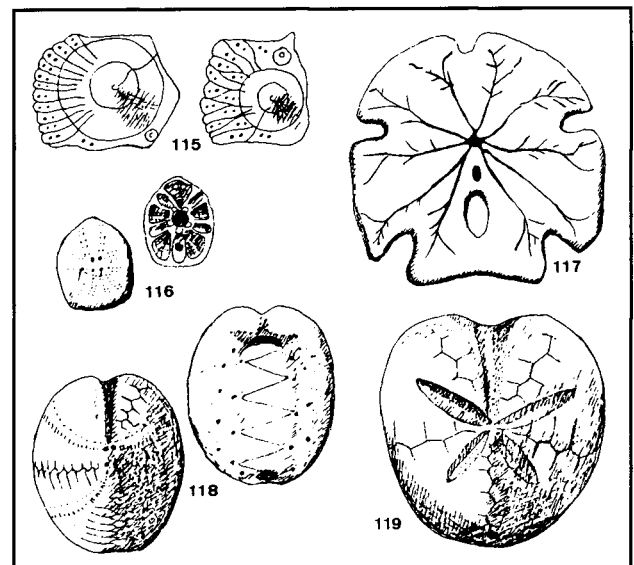
Bij deze vrij hoge vorm ligt ambulacraalveld III in een diepe groef. Het peristoom is halvevormig met een "lip" aan de achterrand en vrij ver naar voren liggend. Het periproct ligt aan de steile achterrand van de corona. Er zijn geen samengestelde ambulacraalplaten.

Opvallend is het zgn. **plastron**, het deel van interambulacraalveld V dat ligt tussen peristoom en periproct. De interambulacraalplaten zijn hier wigvormig en zeer breed, waardoor een soort zigzag-lijn ontstaat. **Hemipneustes** leefde half-ingegraven.

### **Micraster sp.**, afb. 119 Boven-Krijt

De verschillende soorten van **Micraster** hebben in bovenaanzicht een hartvormige omtrek van de corona. Ambulacraalveld III ligt in een groef; de andere vier ambulacraalvelden zijn vrij breed en liggen aan de bovenzijde eveneens in diepe groeven. Het periproct ligt vrij hoog aan de steile achterrand van de corona. Er is alleen een fasciole onder de anus.

In het Boven-Krijt van Engeland heeft men een fraaie evolutiereeks kunnen aantonen, waarbij de opeenvolgende soorten zelfs als gidsfossiel voor de verschillende zones konden worden gebruikt.



# ZEE- EN SLANGSTERREN

## Subphylum Asterozoa

Ordovicium tot Recent

Dit zijn de zeesterren, de slangsterren en hun verwanten.

Asterozoa worden zelden als complete fossielen gevonden, omdat hun skelet is opgebouwd uit losse plaatjes, die zijn ingebed in een leerachtige huid. Uit recente onderzoeken is gebleken, dat een dode slangster al na enkele uren uiteenvalt in een enorm groot aantal kleine skeletelementjes. Alleen onder bijzondere omstandigheden kunnen Asterozoa als complete fossielen gevonden worden, bijvoorbeeld als het bodemwater anaeroob (zuurstofloos) is, waardoor de ontbinding veel langzamer verloopt, of als een laag sediment plotseling over levende Asterozoa werd afgezet.

Het Subphylum Asterozoa, met de klasse **Stelleroidea**, wordt onderverdeeld in drie subklassen: de **Asteroidea** (de zeesterren), de **Ophiuroidea** (de slangsterren) en de **Somasteroidea** (een groep primitieve Asterozoa).

## Subklasse Asteroidea

Ordovicium tot Recent

Zeesterren zijn voorzien van doorgaans vijf radiaal verloopende armen, die in enkele zeldzame gevallen kunnen vorken. Er is eigenlijk geen duidelijke grens tussen de armen en het lichaam van de zeester.

Voor de bespreking van de bouw van de zeesterren verwijzen we naar afb. 107 en de bijbehorende beschrijving van een zeester aan het begin van het hoofdstuk **Echinodermata**. Hieraan kan nog worden toegevoegd, dat bij de Asteroidea het radiale kanaal aan de onderzijde van de armen altijd net buiten de ambulacraalplaten ligt. Ook de vertakkingen naar de buisvoetjes en de podia zelf liggen buiten het skelet. Slechts de ampullae bevinden zich intern.

Zeesterren voeden zich voornamelijk met tweekleppige schelpen (Lamellibranchiata), die ze met hun podia optrekken. Sommige zeesterren zijn ook in staat een kleine schelp in zijn geheel in de mond op te nemen, daar de weke delen te verteren en tenslotte de lege kleppen weer via de mondopening naar buiten te werken. In een bepaald geval, waar Devonische zeesterren door plotselinge bedekking met sediment als complete fossielen bewaard waren gebleven, bleken deze geassocieerd te zijn met lege kleppen van Lamellibranchiata. Hier waren dus roofdieren (de zeesterren) en hun prooidieren (de schelpen) in één klap toegedekt! Toch zijn er ook wel zeesterren die zich voeden met fijn verdeeld organisch materiaal uit het sediment waar ze overheen kruipen. Enkele soorten zeesterren zijn zelfs suspensie-voeders, d.w.z. zij halen fijn verdeeld organisch materiaal direct uit het zeewater. Voorbeeld Asteroidea:

**Asterias sp.**, afb. 107

Recent

Zie de schematische tekening en de beschrijving aan het begin van het hoofdstuk Asteroidea.

## Subklasse Ophiuroidea

Ordovicium tot Recent

De slangsterren onderscheiden zich duidelijk van de zeesterren doordat de vijf, veel smallere, armen ontspringen aan een schijfvormig, centraal gelegen lichaam. Slangsterren bewegen zich voort, zwemmen als het ware, door snelle slingerbewegingen van de armen. De podia bezitten geen zuignapjes meer en dienen uitsluitend als tastorganen. Ook zijn er geen ampullae.

Het radiale watervat-kanaal ligt bij de slangsterren geheel intern. De oorspronkelijke ambulacraalplaatjes liggen eveneens intern en zijn daar samengegroeid tot een soort werveltjes, die via een kogelgewrichtje kunnen scharnieren ten opzichte van de voorgaande en de volgende werveltjes. Aan uitsteeksel van deze werveltjes zijn krachtige spieren vastgehecht, waardoor de slingerende bewegingen van de armen mogelijk worden. Deze werveltjes omsluiten ook het radiale kanaal en een begeleidende radiale zenuwbaan.

Aan de bovenzijde van het schijfvormige lichaam bevinden zich geen openingen. Er is geen anus. Alle voedsel gaat mondje-in, mondje-uit. De spleetvormige waterinlaatopening ligt in een interambulacraalveld, evenals de mond, aan de onderzijde van het lichaam.

Rondom de mond liggen in een interambulacrale positie vijf grote **mondplaten** en vijf **kaken**. Deze kaken dragen vele kleine tandjes, maar de kaken zelf kunnen nauwelijks bewegen.

De meeste slangsterren voeden zich met fijn verdeeld organisch materiaal uit het sediment of direct uit het zeewater. Enkele vormen zijn carnivoor, ze nemen kleine kreeftachtigen in hun mond op, verteren deze binnen het lichaam en stuwen de onverteerbare resten weer via de mondopening naar buiten.

In de Lias van Dorset, Engeland is er één bepaalde laag die uitsluitend complete slangsterren bevat. Er is geen begeleidende fauna en er wordt aangenomen dat deze slangsterren zijn meegesleurd door een modderstroom en direct zijn bedekt met sediment.

Ook voor de slangsterren in de beroemde Onderdevonische Hunsrück Schiefer geldt, dat deze plotseling met sediment bedekt zijn geraakt. Van recente slangsterren is bekend, dat een plotselinge bedekking met meer dan 5 cm sediment dodelijk is. In de Hunsrück Schiefer liggen slangsterren vaak met één of twee armen in een bepaalde richting en de andere vier of drie armen diametraal daartegenover in de andere richting. Dit zou de houding zijn van slangsterren die in een enigszins schuine richting omhoog onder een plotselinge sedimentbedekking uit hebben trachten te komen, zonder daarin te zijn geslaagd.

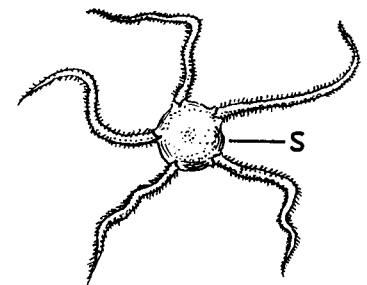
Voorbeeld Ophiuroidea:

**Ophioderma sp.**, afb. 120

Recent

De bovenzijde van het schijfvormige lichaam is bedekt met kleine plaatjes. Er zijn geen openingen aan de bovenzijde. Aan de onderzijde van het lichaam (afb. 120 onder, vergroot) bevindt zich de centraal gelegen mond. De armen lopen met hun fijne structuren van rijen kleine kalkplaatjes nog een eind door in de richting van de mond.

Rondom de stervormige mond bevinden zich fijnvertande kaakjes en een kring van vijf vrij grote mondplaten.

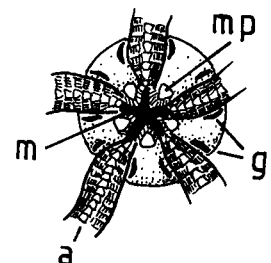


Afb. 120.

**Ophioderma sp.**

afm. 6 cm. Recent.

a = arm; g = opening voor de geslachtsklieren; m = mond; mp = mondplaten; s = schijfvormig lichaam.



## Subklasse Somasteroidea

Ordovicium

Deze subklasse omvat primitieve zeesterren met ambulacraalvelden die bestaan uit twee rijen van half-buisvormige skeletelementjes. Het radiale watervatkanaal ligt ingesloten tussen deze half-buisvormige elementjes. Tegen deze dubbele rij van ambulacraal-elementjes sluiten aan weerszijden lange, staafvormige skeletelementen aan.

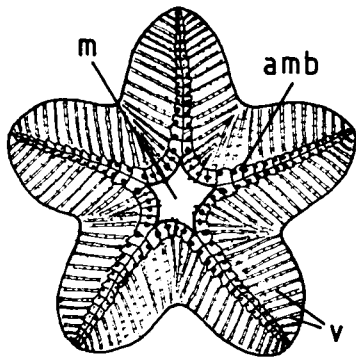
Voorbeeld Somasteroidea:

**Villebrunaster sp.**, afb. 121

Onderste Onder-Ordovicium

Deze oudst bekende zeester is gevonden in Zuid-Frankrijk en Bohemen. *Villebrunaster* is een zeester met zeer brede armen. In afb. 12 is de zijde van de mond weergegeven.

Over het midden van de armen lopen de twee rijen ambulacraal-elementjes. Deze twee rijen splitsen zich bij de mondopening en vormen daar een enkele rij, die de mond omringt. Tussen de ambulacraal-elementjes bevinden zich kleine holten die mogelijk de ampullae van het watervatsysteem hebben gehuisvest. Opvallend zijn de zgn. **virgalia**, gelede staafjes die aan



Afb. 121.  
*Villebrunaster sp.*,  
afm. ca. 3½ cm.  
Onderste Onder-  
Ordovicium.  
amb = ambulacraal-  
elementje; m = mond;  
v = virgalia.

weerszijden van de ambulacraal-elementjes uitstralen. Ze liggen ingebed in een leerachtig huidgedeelte. *Villebrunaster* leefde

van fijn verdeeld organisch materiaal, dat uit het zeewater werd gezeefd op de brede armen en dan via de centrale as van de armen naar de mond werd gevoerd. Mogelijk rustte deze zeester daarbij alleen met de plaatjes rond de mond op de bodem en waren de armen omhoog geheven. Volgens sommige auteurs heeft *Villebrunaster* misschien "ondersteboven" geleefd, d.w.z. met de mondopening omhoog gericht en de (niet afgebeelde) andere zijde, die met vele kalkplaatjes bedekt was, naar de bodem gekeerd.

De virgalia zijn mogelijk homolog met de **pinnula's** (zijktajes) van de armen van de **Crinoidea** (zeelelies). **Somasteroidea** worden dan ook niet alleen beschouwd als voorouders van de andere zeesterren en slangsterren, maar tevens van de zeelelies.

## ZEELIES

### Subphylum Crinozoa

Cambrium tot Recent

Zeelelies bezitten een beker- of trechtervormige kelk met aan de bovenrand vrij lange, beweeglijke en vaak naar buiten toe vorrende armen. De mond ligt centraal binnen de armen; de anus ligt excentrisch aan de bovenkant of ligt verheven in een **anaal-piramide**.

Aan de onderkant van de beker- of trechtervorm, diametraal tegenover de zijde met de mond, bevindt zich een steel, waarmee de zeelelie aan de bodem of aan drijvende objecten is vastgehecht. Alle Paleozoïsche Crinozoa bezaten een dergelijke steel, doch vanaf de Jura ontwikkelden zich ook vrijlevende vormen. Recente vrijlevende vormen hebben soms nog een kortdurend gesteeld jeugd stadium. De vrijlevende zeelelies overheersen tegenwoordig met zo'n 90 genera de ondiepe zeeën, terwijl ruim 20 recente genera gesteelde vormen hebben en grotendeels beneden de 200 meter tot in de diepzee voorkomen.

De armen zijn opgebouwd uit een groot aantal plaatjes, die **brachialia** worden genoemd. Deze brachialia kunnen weer gelede dwarsvertakkingen bezitten, de **pinnula's**

Afb. 122. Schematische tekening van **Crinozoa** (zeelelies)

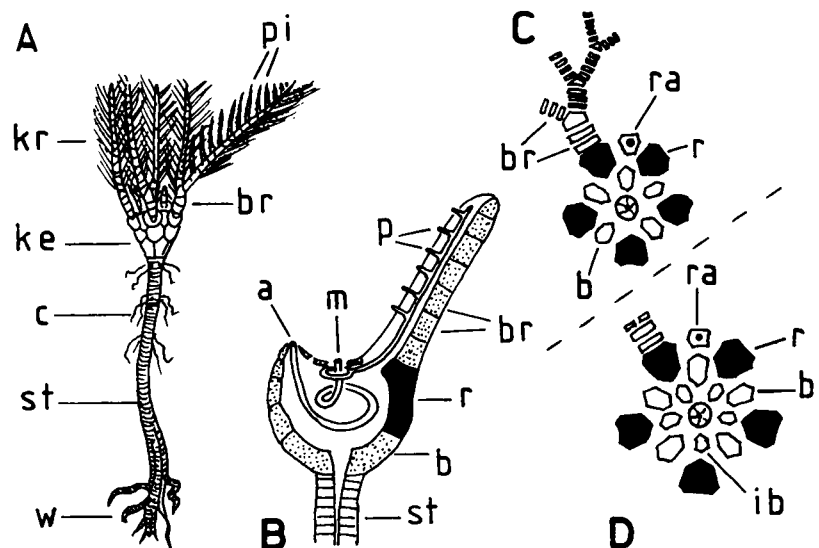
A. Complete zeelelie met kroon, kelk, steel en wortelgedeelte.

B. Doorsnede door een kelk, waarbij een arm is aangesneden.

C. Onderaanzicht van een monocyclische kelk met onder (binnen) de vijf radiaalplaten slechts één ring van vijf basaalplaten.

D. Onderaanzicht van een dicyclische kelk met onder (binnen) de vijf basaalplaten nog een ring van vijf intrabasaalplaten.

a = anus; b = basaalplaten; br = armplaten (= brachialia); c = cirri; ib = intrabasaalplaten; ke = kelk; kr = kroon; m = mond; p = podia; pi = pinnula's; r = radiaalplaten; ra = radiaaalplaat; st = steel; w = wortels.



(zie afb. 122 A). De armen zijn over het algemeen goed beweeglijk en ontspringen uit de bovenste rij kelkplaten, de **radiaalplaten** (zwart aangegeven in afb. 122 B, C en D).

Aan de binnenzijde van de armen komen rijen van **podia** voor, met daartussen een met driehaartjes bezette voedselgroef die naar de mondopening voert, welke centraal binnen de kroon van armen gelegen is.

De **kelk**, meestal opgebouwd uit een beperkt aantal vast aansluitende plaatjes, bevat de belangrijkste organen. De **mond** is via een lusvormig darmsysteem met de **anus** verbonden. Daarbij ligt de mond op of onder een leerachtig huidgedeelte, dat bezet is met plaatjes (dit "deksel" heet **tegmen**). Ligt de mond onder het tegmen, dan voeren de voedselgroeven van de armen naar een aantal openingen aan de rand van de kelk en dan naar binnen naar de mond.

Ook is er weer een watervatsysteem met een ringkanaal rondom de slokdarm, dicht bij de mond, en vertakkingen in de armen. In de lichaamsholte bevindt zich een **gekamerd orgaan** met vijf compartimenten, dat zich van hieruit voortzet door de gehele steel. Dit is een belangrijk zenuworgaan, waarmee spieren die zich tussen de geleidingen van de steel bevinden bediend kunnen worden. Op deze wijze kan een zeelelie de kroon en de kelk bewegen ten opzichte van de plaats waar de steel aan de bodem is vastgehecht met de "wortels": het vertakte uiteinde van de steel. Ook kan daarbij de stand van de kroon gewijzigd worden. De opengevouwen kroon kan daardoor loodrecht op de heersende waterstroom worden geplaatst om daaruit zoveel mogelijk fijn verdeeld organisch voedsel te zeven. In geval van stilstaand water kan de kroon een eind boven de zeebodem als een horizontale schotel worden opgesteld om het langzaam in verticale richting bezinkende, fijn verdeelde organische materiaal op te vangen. Er is wel verondersteld dat de **cirri**, de fijne, gelede vertakkingen die op regelmatige afstanden langs de steel voorkomen, als tijdelijke verankering hebben gediend als de steel op de zeebodem rustte.

De **kelk** is in principe van een zeer eenvoudige bouw, namelijk opgebouwd uit twee of drie "ringen", elk van vijf onderling identieke plaatjes. Heeft de kelk twee rijen plaatjes, dan spreekt men van een **monocyclische** kelk. Er bevindt zich dan onder de vijf grote **radiaalplaten** (in afb. 122 zwart weergegeven) slechts één enkele ring van kleinere platen: de vijf **basaalplaten**, die tenslotte aansluiten op een kleine, uit één geheel bestaande, doorboorde plaat: de bovenkant van de doorboorde steelsegmenten (zie afb. 122 C).

Bij de **dicyclische** kelkvorm bevinden zich onder de vijf radiaalplaten twee kringen van platen. Aansluitend tegen de radiaalplaten weer de vijf basaalplaten, maar daaronder nog eens vijf, nog kleinere **intrabasaalplaten**.

De hierboven beschreven zuiver vijftalig symmetrische opbouw van de kelk kan echter in sommige gevallen verstoord zijn, door-

dat er zich een of twee extra elementen tussen de vijf radiaalplaten bevinden. Dit is het geval met de **radiaaalplaat** in afb. 122 C en D. Soms ligt hier schuinboven tegenaan zelfs een tweede "extra" plaat, in de literatuur als de **X-plaat** aangeduid. Deze extra platen houden verband met de excentrische ligging van de anus, aan de rand van het tegmen, tussen twee van de aan de kelkrand staande armen.

Bij de zeelelies is er een tendens om de mond en de anus zoveel mogelijk van elkaar gescheiden te houden. Bij de vormen met de mond onder het tegmen en de anus erop is dit al redelijk geschied. Sommige zeelelies hebben de scheiding van mond en anus op een nog extremere manier bereikt, namelijk door de anus aan de top van een enorme kegel van plaatjes te zetten, een kegel die vaak vele malen hoger is dan de kelk zelf.

Tenslotte moet nog het verschijnsel van de kelkvergroting vermeld worden. In eerste instantie wordt dit bereikt, doordat de onderste armplaten in de kelkwand worden opgenomen. Het tegmen verplaatst zich daarbij naar boven. Dit proces kan zeer ver gaan, waarbij niet alleen gevorkte rijen armplaten, maar zelfs pinnula's in de kelkwand worden opgenomen, vaak met vele extra plaatjes tussen de armen, tussen de vertakkingen daarvan en tussen de pinnula's.

Zeelelies met dergelijke kelkvergrotingen zijn verenigd in twee klassen, de **Flexibilia** en de **Camerata**. We zullen deze twee klassen hier kort behandelen, met daarnaast twee belangrijke andere klassen, de **Inadunata** en de **Articulata**. Een vijfde klasse, de **Eocrinoidea**, met zeer primitieve vormen (Cambrium tot Midden-Ordovicium) zullen we hier buiten beschouwing laten.

### Klasse Inadunata

Onder-Ordovicium tot Perm,  
mogelijk nog net doorlopend tot in de Trias

Dit zijn meest vrij primitieve vormen. De onderste armplaten kunnen vrij bewegen ten opzichte van de radiaalplaten. De kelk kan zowel monocyclisch als dicyclisch zijn en heeft vaak een radiaaalplaat tussen de radiaalplaten. De mondopening ligt altijd onder het tegmen. Er kunnen pinnula's aanwezig zijn. Sommige soorten zijn in het bezit van een zeer grote anaalpiramide. De armen zijn soms uit vrij weinig geleidingen opgebouwd, waardoor deze geringe bewegingsmogelijkheden bezaten.

Voorbeeld Inadunata:

#### **Cupressocrinus sp.**, afb. 123

Midden-Devoon

Bij dit genus is de vrij lage kelk monocyclisch en opgebouwd uit vijf radiaalplaten en daaronder vijf basaalplaten. De armgeleding, de brachialia, waren buitengewoon zwaar en massief ontwikkeld en scharnierden ten opzichte van de radiaalplaten. De steelgeleding zijn afgerond-vierhoekig in doorsnede, met naast het centrale kanaal nog vier kanalen in de hoekpunten. In afb. 123 zijn de radiaalplaten zwart aangegeven.

### Klasse Flexibilia

Midden-Ordovicium tot Perm

Dit is een vrij kleine groep van uitsluitend dicyclische vormen. De infrabasaalplaten zijn vaak ongelijk van grootte en gereduceerd in aantal, namelijk twee grote platen en een kleinere. De mondopening ligt op het tegmen. Er zijn brachialia (armplaten) opgenomen in de kelk, maar niet stevig samengegroeid. De kelk behoudt hierdoor een zekere flexibiliteit. Meestal zijn een radiaaalplaat en een X-plaat in de kelk opgenomen.

Voorbeeld Flexibilia:

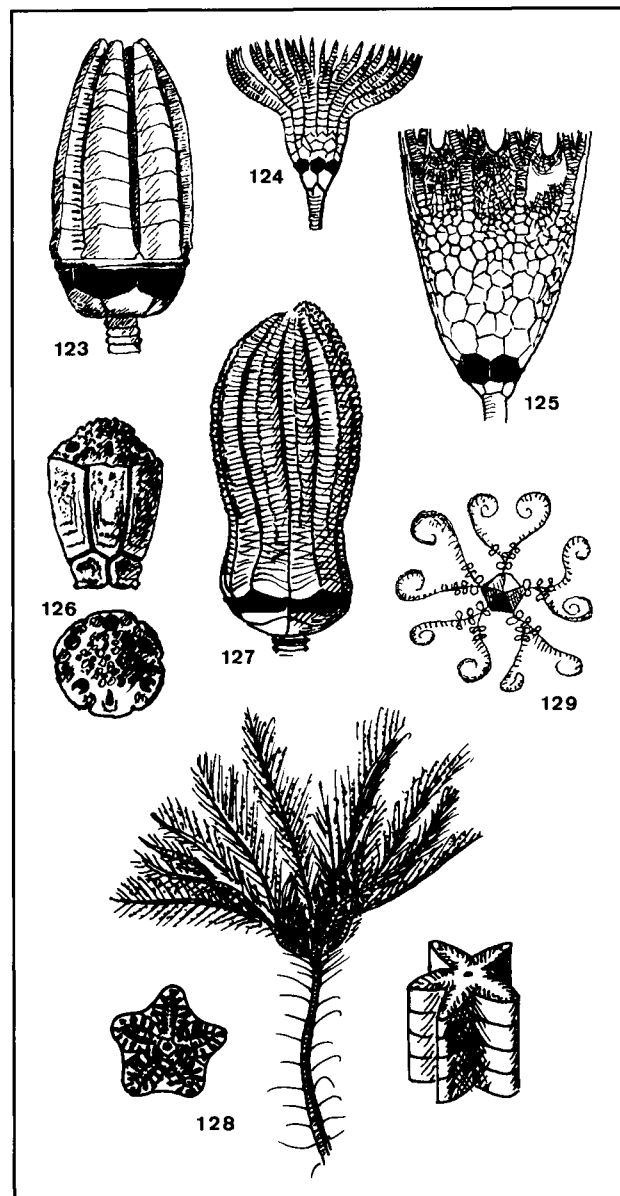
#### **Protaxocrinus sp.**, afb. 124

Midden-Ordovicium tot Siluur

Tot dit genus behoren de oudst bekende Flexibilia. In afb. 124 is deze weergegeven met een geopende kroon als een zgn.

**rheofobe** zeelelie. De term rheofoob (stroming-mijdend) is gebaseerd op onderzoekingen naar de wijze van voedselvergaren bij recente zeelelies. In stilstaand water, meestal vrij diep, stellen rheofobe zeelelies hun geopende kroon zodanig op, dat zoveel mogelijk het verticaal omlaagzakkend fijn verdeeld organisch materiaal als in een soort schotel wordt opgevangen.

Tegengesteld hieraan is **rheofiel** (stroming-minnend). Bij rheofiele zeelelies wordt de waaier van uitgespreide armen dwars op de stroomrichting (die meestal evenwijdig aan de bodem loopt) opgesteld.



Afb. 123. **Cupressocrinus sp.**, hoogte 6 cm. Midden-Devoon.

Afb. 124. **Protaxocrinus sp.**, hoogte ca. 3½ cm. Midden-Ordovicium tot Siluur.

Afb. 125. **Scyphocrinites sp.** Het afgebeelde kelkdeel is ca. 15 cm hoog. Siluur tot Onder-Devoon.

Afb. 126. **Hexacrinus sp.**: zijkant en bovenkant kelk. Hoogte kelk: 3 cm. Devoon.

Afb. 127. **Encrinus sp.**, hoogte 65 mm. Trias.

Afb. 128. "**Pentacrinus**". Kroon ca. 15 cm hoog; doorsnee steelleden ca. 7 mm. Trias tot Jura.

Afb. 129. **Saccocoma pectinata**, afm. 4 cm. Boven-Jura.

### Klasse Camerata

Ordovicium tot Perm

Dit is de grootste klasse van Paleozoïsche zeelelies. Ze bezitten geen radiaaalplaat. In de kelk zijn vaak armplaten (brachialia) opgenomen en daarmee stevig vergroeid. Soms zijn zelfs pinnula's in de kelkwand opgenomen. De platen op het tegmen zijn stevig aaneengegroeid. Zowel mono- als dicyclische vormen komen voor. De mond en de voedselaanbrengende groeven liggen verborgen onder het tegmen.

Voorbeelden Camerata:

#### **Scyphocrinites sp.**, afb. 125

Siluur tot Onder-Devoon

Bij dit genus is de eigenlijke kelk monocyclisch (de radiaalplaten zijn in afb. 125 zwart aangegeven). De kelk is echter vergroot



doordat in de wand ervan, vast vergroeid, vele armpaten, hele vertakte armen en pinnula's zijn opgenomen. Tussen de armen en pinnula's zijn extra platen toegevoegd. In de afb. zijn de vrije armen grotendeels weggelaten.

Van *Scyphocrinites* is bekend, dat deze met een vrij korte steel van ongeveer 75 cm zat vastgehecht aan een bolvormige, gekamerde "zwemblaas" (**loboliet**). Hierdoor was een epi-pelagische, drijvende levenswijze mogelijk, meegevoerd door de stromingen, dus onafhankelijk van bodem of kusten.

#### **Hexacrinus sp.**, afb. 126

Devoon

Ook deze vorm is monocyclisch. Bovendien zijn bij dit genus slechts drie basaalplaten aanwezig. De radiaalplaten zijn hoger dan breed en tussen deze vijf langgerekte platen bevindt zich een interradaalplaat, die iets smaller is dan de radiaalplaten. Direct boven deze tussengeschatelde plaat bevindt zich, aan de rand van het tegmen, de anus. Vijf andere openingen, ook aan de rand van het tegmen gelegen, zijn de openingen waar de voedselgroeven van de armen onder het stevige tegmen wegduiken en daar naar de mond leiden.

### **Klasse Articulata**

Trias tot Recent

Vergeleken met de Inadunata en de Camerata, waarvan ruim 1.700 respectievelijk ruim 2.000 soorten beschreven zijn, vormen de **Articulata** maar een bescheiden groep met een goede 500 soorten. Een belangrijke tendens binnen de Articulata is de toename van de grootte en vooral van de beweegbaarheid van de armen. De kelk daarentegen is vaak vrij klein, vooral bij de geologisch jonge vormen. De kelk is daarbij opgebouwd uit radiaalplaten, basaalplaten en soms ook infrabasaalplaten. Er zijn nooit armsegmenten in de kelk opgenomen. Het tegmen is nooit een stevig geheel, maar bestaat uit een leerachtige huid met daarop kleine, losse plaatjes. De mond ligt altijd bovenop het tegmen. Beginnend in de Jura doet zich nog een andere ontwikkeling voor die de beweeglijkheid van de zeelelies belangrijk heeft bevorderd: er ontstaan vrijlevende vormen. Van sommige recente vrijlevende soorten is bekend, dat deze in het jeugd stadium nog met een steel vast zitten, om dan al snel de steel los te laten en vrij verder te leven. Juist de vrijlevende vormen hebben een grote vlucht genomen: recent zijn er ongeveer viermaal zoveel vrijlevende vormen bekend als vastzittende.

Voorbeelden Articulata:

#### **Encrinus sp.**, afb. 127

Trias

Tot dit genus behoren de primitieve Articulata. Een zeer bekende soort is *Encrinus liliiformis* uit de Muschelkalk (Midden-Trias). De infrabasaalplaten zijn erg klein en liggen verborgen onder het bovenste steelelement. De basaalplaten en de radiaalplaten zijn groot en breed, waarbij de laatstgenoemde platen van boven twee schuine kanten hebben. Daarop sluiten dan de tien armen van de kroon aan. De steelgeleding is rond met een vrij kleine ronde opening in het midden, van hieruit lopen radiale ruggetjes naar de buitenrand. In West-Europa zijn bepaalde kalksteenafzettingen voor een groot gedeelte opgebouwd uit steelfragmenten van deze zeelelies (de zgn. **Trochietenkalk**). In afb. 127 zijn de radiaalplaten zwart aangegeven.

#### **"Pentacrinus"**, afb. 128

Trias tot Jura

De genusnaam *Pentacrinus* is vaak in gebruik als een verzamelnaam. Vroeger zijn vele soorten als *Pentacrinus* beschreven, soorten die nu vaak een andere genusnaam dragen.

Typerend voor *Pentacrinus* is de vijfkantige steel, die in doorsnede een vijfpuntige stervorm heeft (afb. 128, rechtsonder). Losse steelgeleding tonen een soort bladvorm met fijne richeltjes als een soort "bladnerven".

Bij *Pentacrinus* was de kelk meestal erg klein met vijf basaal- en vijf radiaalplaten. De kroon daarentegen was meestal zeer groot met vertakte armen en vele pinnula's. De steel was lang, soms wel tot zo'n 15 meter!

Een dergelijke grote vorm, *Seirocrinus subangularis*, vroeger *Pentacrinus* (bovenaan in afb. 128, steelgeleding links onder), vormt als het ware een tegenhanger van de Paleozoïsche vorm *Scyphocrinites*. Deze laatstgenoemde zeelelies moesten zelf een

drijfblaas vormen om een epi-pelagische levenswijze te kunnen leiden (er was immers toen nog geen drijfhout!). *Seirocrinus* en *Pentacrinus* konden dit echter bereiken door zich als larvaal stadium op drijvend hout te vestigen.

Wereldberoemd zijn de vondsten uit de Onder-Jura (Lias) van fossiele boomstammen met daarop vastgehecht soms tientallen zeelelies, compleet met kroon, kelk en steel. Het allermooiste voorbeeld van zo'n imposante kolonie is waarschijnlijk wel een ruim 12 meter lange fossiele boomstam met daarop tientallen exemplaren van *Seirocrinus subangularis*. Deze grootste ongewervelde fossiele levensgemeenschap ter wereld is te zien in Museum Hauff in Holzmaden, Duitsland. Zie de voorplaat! Het is duidelijk dat dergelijke fossielen alleen konden ontstaan als zo'n hele levensgemeenschap afzank in stagnerend, zuurstofloos bodemwater, waar geen grote aaseters konden leven. Slechts bacteriële verrotting zorgde ervoor dat de zeelelies met al hun losse kalkelementjes precies op de oorspronkelijke plaats bewaard konden blijven.

#### **Saccocoma pectinata**, afb. 129

Boven-Jura

Dit is een voorbeeld van een steelloze zeelelie. Ze leefden pelagisch, d.w.z. in open zee en onafhankelijk van kusten of bodem. *Saccocoma* is monocyclisch. De kelk zelf was erg klein met armen die al dicht bij de kelk vorkten, zodat er schijnbaar tien armen aanwezig zijn. Elk van deze tien takken draagt aan de basis een aantal plaatvormige verbredingen, die mogelijk voor een zeker drijfvermogen hebben gediend.

De soort komt massaal voor op vele laagvlakken van de Solnhofen Plaatkalken. Deze plaatkalken zijn ontstaan door zeebloei, een verschijnsel dat ook recent bekend is en waarbij de gehele waterkolom, meestal in het warme seizoen, vergiftigd wordt door een "overbevolking" van phytoplankton.

De in werkelijkheid vrij lange armen van *Saccocoma pectinata* liggen bij de Solnhofen-fossielen meestal sterk opgekruld. Steelloze zeelelies, verenigd in de Orde **Comatulida**, zijn bekend vanaf de Onder-Jura tot Recent. Er zijn vele recente soorten. Hun fossilisatiekansen zijn echter gering: de meeste leven in ondiep water waar zuurstofloze omstandigheden bij de bodem - een vereiste voor fossilisatie - vrijwel uitgesloten zijn.

### **Subphylum Blastozoa**

Cambrium tot Perm

Vertegenwoordigers van dit subphylum zijn meestal vastzittende vormen, vaak van een korte steel voorzien. De kelk draagt geen vrije armen, doch wel korte uitsteeksels, **brachiolen**, die dienen voor het vergaren van voedsel. Ze hebben soms zeer uiteenlopende poriën, die mogelijk voor zuurstofvoorziening dienden. Van het subphylum Blastozoa zullen twee klassen besproken worden.

### **Klasse Cystoidea**

Midden-Ordovicium tot Devoon

Dit is een vrij heterogene groep van Blastozoa, waarbij zich poriën bevinden in de platen die de kelk of beker vormen. Rondom de mond kunnen twee tot vijf, soms vertakte, maar altijd korte voedselgroeven voorkomen met aan de uiteinden korte brachiolen. De anus met een kleine anaalpiramide ligt hierbuiten. Voorbeelden Cystoidea:

#### **Haplosphaeronis sp.**, afb. 130

Midden-Ordovicium

De kelk of beker, meestal **theca** genoemd, is eivormig en opgebouwd uit twee boven elkaar liggende cycli van elk zeven platen. Er is geen steel, de vlakke onderzijde was direct op de bodem vastgehecht. Bovenop de theca bevinden zich vijf zeer korte voedselgroeven (ambulacraalvelden), die van de mond af naar buiten vorken en elk eindigen in een knobbeltje waar een korte brachiole stond. De mond ligt centraal binnen de vijf ambulacraalveldjes. Buiten de kring van brachiolen, op de begrenzing van twee theca-platen uit de bovenste cyclus, bevindt zich de anaalpiramide. Een hydropore zou binnen de kring van brachiolen liggen.

Typisch zijn de **diploporen**. Beide cycli van theca-platen dragen een groot aantal **dubbel-poriën**, elk tweetal poriën binnen een ovaal ringwallekje gelegen. Mogelijk hebben hier podia naar

buiten gestoken, zoals die ook bij de zeeëgels zijn beschreven. Afb. 130 geeft bovenaan een compleet exemplaar van *Haplo-sphaeronis*. Linksonder een sterk vergrote diplopore, rechts-onder het bovenaanzicht met de mond centraal en één van de vijf bundels brachiolen.

**Echinospaerites sp.**, afb. 131

Ordovicium

Vrijwel zuiver bolvormige Cystoidea, bedekt met een groot aantal polygonale plaatjes. De steel is zeer kort of ontbreekt geheel. De mondopening ligt diametraal tegenover de steelaanhechting. Twee tot vijf zeer korte ambulacraalveldjes leiden naar de mond. De anus ligt op de top van een kleine piramide aan de zijkant van de bolvormige theca.

Een kleine opening tussen mond en anus, maar daarmee niet op één lijn liggend, zou of een hydropore of een opening voor de geslachtsklieren zijn geweest.

Overal waar twee thecaplaten tegen elkaar grenzen, bevinden zich poriën die in een ruitvorm zijn gerangschikt. Deze poriën liggen aan het eind van een geultje dat grotendeels met een dun kalkplaatje is bedekt (gestippeld in de sterk vergrote tekening van twee theca-plaatjes, afb. 131).

**Caryocrinites sp.**, afb. 132

M.-Ordovicium tot M.-Siluur

Bij deze Cystoidea is er steeds een steel aanwezig. De kelk is min of meer eivormig en is bedekt met enkele cycli van een beperkt aantal zeszijdige platen: vijf in de onderste cyclus, dan een cyclus van zes en bovenaan een cyclus van acht platen. De bovenkant van de kelk bezit een tegmen, bedekt met kleinere plaatjes. De mond ligt onder het tegmen, de anus met een anaalpiramide ligt excentrisch bovenop.

Langs de bovenrand van de kelk staan zes tot dertien kleine brachiolen. Ook bij deze *Caryocrinites* staan de poriën van de theca-platen weer in een ruitvorm gerangschikt ten opzichte van elke grenslijn tussen twee platen. Ruggetjes lopen van de zes hoekpunten naar het midden van elke plaat. De poriën liggen langs de twee flanken van de ruggetjes (zie de losse theca-plaat in afb. 132, rechtsonder).

**Klasse Blastoidea**

Midden-Ordovicium tot Perm

De vormen die in deze klasse zijn verenigd onderscheiden zich duidelijk van de Cystoidea door een drietal kenmerken.

Ten eerste is de kelk opgebouwd uit drie cycli van platen, nl. drie of vier basaalplaten, daarboven vijf radiaalplaten en bovenaan vijf deltoïdplaten. De kelk heeft hierdoor een uitgesproken vijftalige symmetrie.

Ten tweede is de rangschikking van de platen veel uniformer dan bij de Cystoidea.

Ten derde zijn er steeds vijf grote ambulacraalvelden, elk met aan weerszijden een lange rij van korte brachiolen. Tijdens hun leven moeten Blastoidea er hebben uitgezien als een afgesleten schilderskwast, met een korte steel rechtop op de bodem staand. Maar nog belangrijker is de aanwezigheid van een speciaal watervatsysteem, de **hydrospire**, bestaande uit een binnen de kelk gelegen, verplooide buisachtige structuur, die langs elke flank van de ambulacraalvelden was gelegen en aan de bovenzijde van de kelk uitmondde in een opening. Van dit soort openingen, de **spiracula** genoemd, waren er dus tien in totaal, die echter soms twee aan twee konden samenvallen. In dit geval waren er dan vijf spiracula bovenop de kelk zichtbaar. Voorbeelden Blastoidea:

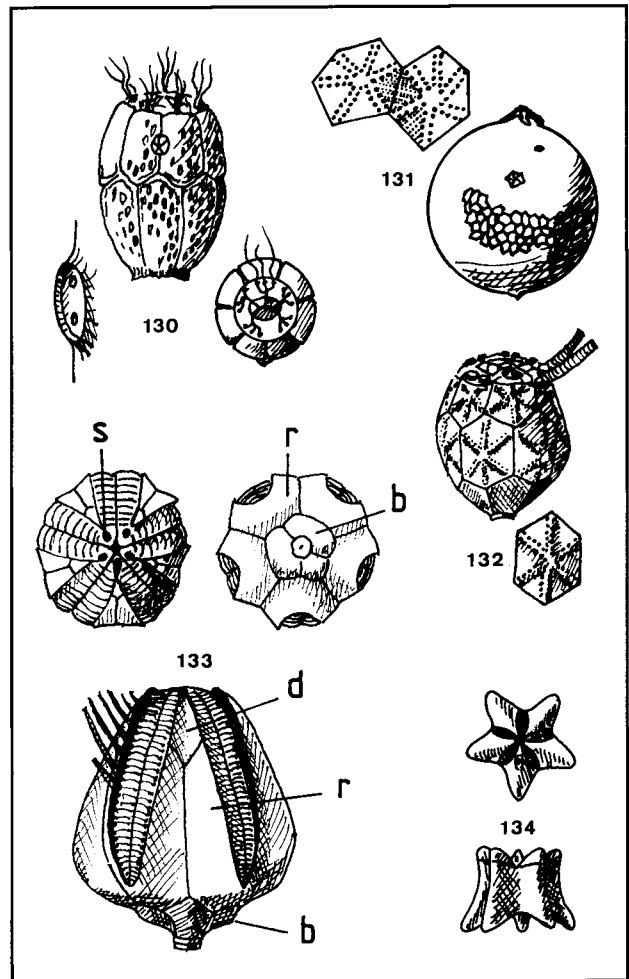
**Pentremites sp.**, afb. 133

Carboon

Van dit genus zijn meer dan 80 soorten beschreven. De kelk heeft enigszins de vorm van een rozebottel, breed in de onderste helft, smaller toelopen naar boven toe. De ambulacraalvelden zijn groot en reiken vanaf de centraal gelegen mond ver langs de flanken van de kelk naar beneden. Ze wiggen als het ware diep in de radiaalplaten. Van de drie basaalplaten zijn er twee vrij groot, één is kleiner.

De radiaalplaten, die hoefijzervormig de uitlopers van de ambulacraalvelden omsluiten, lopen niet door tot de top van de kelk, maar sluiten aan tegen de deltoïdplaten.

Korte brachiolen staan dicht opeen langs de buitenranden van



Afb. 130. *Haplo-sphaeronis sp.*, hoogte 2 cm. M.-Ordovicium. Links: diplopore (sterk vergroot); rechts: bovenaanzicht.

Afb. 131. *Echinospaerites sp.*, hoogte ca 3½ cm. Detail: twee thecaplaats. Ordovicium.

Afb. 132. *Caryocrinites sp.*, hoogte ca. 3 cm, en losse thecaplaats. Midden-Ordovicium tot Midden-Siluur.

Afb. 133. *Pentremites sp.*, hoogte ca. 2½ cm. Linksboven: bovenaanzicht; rechtsboven: onderaanzicht. Carboon. b = basaalplaat; d = deltoïdplaat; r = radiaalplaat; s = spiraculum.

Afb. 134. *Timorblastus sp.*: hoogte kam 15 mm. Perm.

de ambulacraalvelden en zijn in afb. 133 slechts op één buitenrand aangegeven. Waar deze brachiolen aansluiten op de rand van de ambulacraalvelden bevinden zich kleine openingen die naar het watervatsysteem, de hydrospire, leiden. De hydrospire is uitwendig niet zichtbaar, wel waar deze bovenop uitmond. Bij *Pentremites* vallen steeds twee van deze spiracula samen, zodat we vijf openingen zien. Eén van deze openingen is wat langgerechter dan de andere, hier mondt tevens de anus uit.

**Timorblastus sp.**, afb. 134

Perm

Bij deze sterk afwijkende vorm zijn de deltoïdplaten als kammen omhoog geplaatst. Eén van deze kammen draagt de anus (zie het bovenaanzicht in afb. 134, bovenaan). Tussen de kammen liggen kleine ambulacraalvelden, die naar de centrale mond leiden.

**Subphylum Homalozoa**

Ordovicium

Dit is een groep van vrijlevende, zeer afwijkende vormen. Ze bezaten een afgeplat, zakvormig lichaam met aan een uiteinde

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:

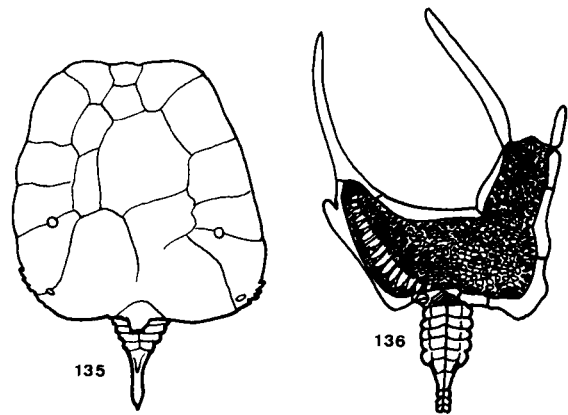
**Cothurnocystis sp.**, afb. 135

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 wél 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