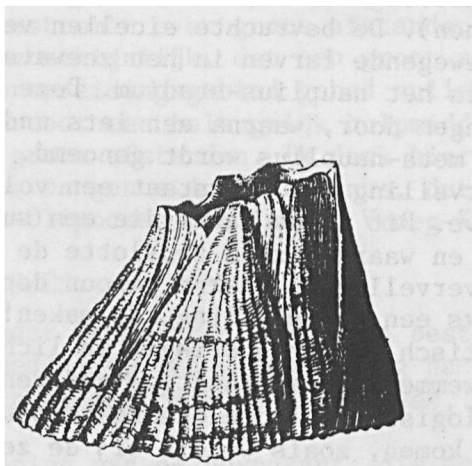


ZEEPOKKEN,
MORFOLOGIE VAN ZEEPOKHUISJES
EN EEN GEANNOTEEERDE LIJST
VAN FOSSIELE ZEEPOKKEN
VAN NEDERLAND, BELGIE,
NOORD DUITSLAND EN FRANKRIJK.

KLAAS JONGES.



INLEIDING

Zeepokken behoren tot de onderklasse Cirripedia of Rankpotigen. Dit is een onderklasse van de Crustacea of kreeftachtigen. Als onderdeel van de Cirripedia worden de Zeepokken gerekend tot de orde van de Thoracica, waarvan zij de suborde Balanomorpha (Symmetrische Zeepokken) en de suborde Verrucomorpha (Asymmetrische Zeepokken) vormen. De derde suborde van de Thoracica is die van de Lepadomorpha of Eendemossels.

Besproken worden hier alleen fossiele zeepokken uit Kwartair en Tertiair. Uit deze periode hebben we in ons gebied slechts één vertegenwoordiger van de Verrucomorpha, nl. *Verruca stromia*, de overige hier besproken soorten behoren alle tot de Balanomorpha, de jongste groep van de Thoracica. De Lepadomorpha verschijnen in het Siluur, de Verrucomorpha in het Midden Krijt en de Balanomorpha in het Laat Krijt.

Newman en Ross (1976) hebben een catalogus gemaakt van alle fossiele en recente soorten van de Balanomorpha. Zij komen tot een totaal aantal van 538 soorten behorende tot 65 genera.

Drie genera hiervan bevatten samen al 234 soorten: het genus *Acasta* met 54 soorten, het genus *Balanus* met 131 soorten en het genus *Megabalanus* met 49 soorten. Dit is voor een zo verbreide en vaak massaal optredende groep dieren eigenlijk een klein soortenaantal. Dit is op zich zelf al een belangrijke constatering!

IETS OVER DE BIOLOGIE.

Zeepokken zijn hermafrodiete dieren, waarbij zelfbevruchting en hybridisatie tot op heden niet aangetoond is. Wat betreft hun genetische identiteit vertonen zeepokken weinig microgeografische variatie, ondanks eventueel aanzienlijke verschillen in milieu-omstandigheden. De bevruchting vindt wederkerig en inwendig plaats (de hermafrodiete dieren bevruchten elkaar, de penis rijkt hierbij ver buiten het eigen huisje en treedt bij een buurhuisje naar binnen). De bevruchte eicellen verblijven in de mantelholte, tot ze als vrijbewegende larven in het zeewater terecht komen. Het eerste larvale stadium is het nauplius-stadium. Deze pelagisch levende larven maken vijf vervellingen door, waarna een iets anders gebouwde larve verschijnt, die ook wel meta-nauplius wordt genoemd. Bij de vervelling van deze larve, de zesde vervelling dus, ontstaat een volkomen anders gebouwde larve, de cypris-larve. Dit is de larve die een substraat gaat zoeken om zich vast te hechten en waaruit zich tenslotte de jonge zeepok ontwikkelt. In feite gaan de vervellingen daarna gewoon door, iets waarvan men zich eigenlijk nauwelijks een voorstelling kan maken!

Fig. 11a-c geeft schematisch de veranderingen in lichaamsbouw weer, die een van oorsprong vrijzwemmende kreeftachtige gedurende de fylogenetische ontwikkeling in het geologisch verleden ondergaan zou hebben, om tot de sessiele levenswijze te komen, zoals we die bij de zeepokken aantreffen. (zie ook fig. 30).

OECOLOGIE.

Zeepokken komen ^{voor} op alle wereldzeeën, in arktische wateren en antarktische, als ook in gematigde, subtropische en tropische wateren. Ze komen voor van de getijdezone tot op duizenden meters diepte. Vooral de watertemperatuur is belangrijk voor het voorkomen van zeepokken (kritieke onder- of bovengrens voor een goed verloop van de broedontwikkeling).

De in de getijdezone levende soorten hebben meer te maken met abiotische factoren, zoals waterturbulentie, temperatuur- en zoutgehalte fluctuaties, uitdroging, tolerantie voor vervuiling en slibaanvoer, terwijl de in die-

per water levende soorten meer te maken hebben met predatie door roofdieren. Paleoeecologie komt vooralsnog alleen tot stand door vergelijking met recente verspreidingspatronen met betrekking tot de diepte, golfenergie, het al of niet epizoisch zijn (bv. zeepokken op schildpadden, krabben of walvis-sen) e.d.

ENKELE ALGEMENE OVERWEGINGEN.

Als men de recente fauna bekijkt, dan valt op dat er zich in de nederlandse kustwateren maar een klein aantal zeepokken als vaste bewoners gevestigd heeft, te weten: *Elminius modestus* (N.B. sinds nog maar enkele decennia!), *Semibalanus balanoides*, *Balanus crenatus*, *Balanus improvisus*, *Balanus balanus* en *Verruca stromia*. Als daarbij de soorten worden opgeteld die nog wel eens aanspoelen vastgehecht aan drijvend materiaal of die van een scheepsrump zijn gevallen, nl. *Balanus amphitrite*, *Balanus perforatus* (algemene soorten in iets zuidelijker wateren) en *Megabalanus tintinnabulum*, dan komt men tot een totaal van negen soorten. Als men over de hele wereld gaat kijken, dan blijkt een dergelijk klein aantal soorten voor een vergelijkbaar areaal vrij algemeen te zijn.

Belangrijk om te beseffen is ook, dat de getijdenzone van (rots)kusten het best onderzochte mariene habitat is en dat slechts 26 % van de soorten zeepokken in de getijdezone voorkomt (voor de Lepadomorpha is dat slechts 2%!)

De meeste soorten zijn beschreven uit dieper water en bij soorten uit de diepzee is het goed om te realiseren, dat het vaak om een zeer klein aantal dieren gaat, dat bestudeerd kon worden.

Wat fossiele zeepokken betreft is het ook zo, dat bij stratigrafisch verzameld materiaal van één locatie het steeds om een klein aantal soorten gaat. Deze zijn meestal goed van elkaar te onderscheiden.

Een groot aantal recente zeepokken heeft een groot verspreidingsgebied. Een belangrijke reden hiervoor is ongetwijfeld de lange pelagische fase in de ontwikkeling van de dieren (zes opeenvolgende nauplius-stadia), gedurende welke ze door zeestromen over grote afstanden verplaatst kunnen worden. Dit maakt het waarschijnlijk, dat een groot aantal fossiele soorten ook een groot verspreidingsgebied gehad zullen hebben. Een aantal fossiele soorten kan hierdoor een belangrijk hulpmiddel zijn bij stratigrafische correlaties over grote afstanden. Ik denk hierbij bijvoorbeeld aan soorten van het uitgestorven genus *Actinobalanus*, dat een verticale verspreiding heeft van Laat-Oligoceen tot in het Vroeg-Kwartair.

MORFOLOGIE VAN ZEEPOKHUISJES.

Het huisje van de hieronder behandelde zeepokken bestaat uit zes verkalkte wandstukken en heeft steeds - op één uitzondering na - een verkalkte bodemplaat. De uitzondering vormt *Semibalanus balanoides*, die een vliezige bodem heeft.

Het huisje heeft een opening aan de bovenkant, die door een deksel afgesloten kan worden. Dit deksel bestaat uit twee beweeglijke helften, elk bestaande uit twee schelpstukjes - een scutum en een tergum - die door een soort gewricht met elkaar verbonden zijn. Aan elk wandstuk (paries) zitten twee plaatvormige uitsteeksels die er voor zorgen, dat de wandstukken elkaar als dakpannen gedeeltelijk overlappen. Een overlappende plaat is in zijn geheel van buitenaf zichtbaar (radius), de overdekte plaat is van buitenaf slechts ten dele of helemaal niet zichtbaar (ala). Als men de wandstukken van elkaar losmaakt, blijken er vier zowel een radius als een ala te bezitten (lateralia, één heeft alleen alae (carina) en één alleen radii (rostrum) (fig. 1). Als men een huisje van buitenaf bekijkt, kan men de verschillende wandstukken van elkaar onderscheiden door de suturelijnen;

als de wandstukken van elkaar worden losgemaakt, kan de suture zelf worden bekeken. Dit is dus een rand (Eng. "sutural edge"). Omdat het zeepokhuisje niet als star moet worden beschouwd, maar als opgebouwd uit een aantal platen die enigszins met elkaar en met de grondplaat scharnieren, zijn deze randen zeer onze aandacht waard. Er komen gladde randen voor, maar ook kan de rand van een radius (minder vaak voorkomend, ook die van een ala) voorzien zijn van meer of minder fijne septen, die articuleren met septen op de tegenoverliggende rand van de paries van het aangrenzende wandstukje (fig. 7e, 19e). Vaak zijn de septen dan nog eens getand (Eng. "denticulated"), wat alleen bij een sterke vergroting te zien is (fig. 19e). Al deze kenmerken van de suturenranden zijn soortspecifiek!

Opgemerkt moet worden, dat in de literatuur de term "denticulated" helaas nog al eens gebruikt wordt als men "voorzien van septen" bedoelt. Voor dit laatste wordt ook wel de term "crenated" gebruikt met dezelfde betekenis (dus: "crenated sutural edge" = "septata sutural edge").

De wandstukjes en de bodem (basis) zijn al dan niet doorboord door nauwe kanaaltjes. Als de wandstukjes doorboord zijn, is er in feite sprake van de volgende situatie: de wandstukjes zijn opgebouwd uit een buitenste laag en een binnenste laag met ruimte ertussen; in de lengte lopende tussenschotten (longitudinale septen) verbinden de beide lagen met elkaar en verdelen de ruimte in een groot aantal kanaaltjes. De kanaaltjes kunnen op doorsnede een vierkante of rechthoekige omtrek hebben, de septen zijn dan dun (fig. 13c). De kanaaltjes kunnen ook een ronde omtrek hebben, de septen zijn dan veel massiever. De kanaaltjes kunnen weer in kleine compartimenten onderverdeeld worden door transversale septen (fig. 25b-d). Deze dwarsepten kunnen over de hele lengte van de kanaaltjes voorkomen of alleen in het bovenste gedeelte (fig. 25b).

Over de binnenzijde van de wandstukken kunnen ribben lopen, die corresponderen met de inwendig verloopende ^{longitudinale} septen (fig. 19e). Soms bevinden zich meer onderaan (dus naar de basis toe) extra ribben - over een korte lengte - die niet met de longitudinale septen corresponderen (fig. 13c).

Als de bodemplaat doorboord is lopen er radiaire kanaaltjes in. De radius kan ook een doorboring vertonen, er lopen dan door septen gescheiden kanaaltjes in een richting dwars op de longitudinale kanaaltjes. Dit is alleen het geval bij het genus *Megabalanus* (fig. 8g).

De buitenzijde van het huisje kan een geplooid aspect hebben. Soms is de plooiing zo opvallend, dat het huisje een gelobd uiterlijk krijgt (fig. 6c). Soms zijn deze plooien sterk samengevouwen en geven het huisje dan een kantig aspect (fig. 13b). Men zou zo'n huisje "geribd" kunnen noemen, als men deze "ribben" maar onderscheidt van de ribben die over de binnenzijde van de wandstukjes lopen.

In het algemeen is de vorm van het complete huisje geen erg bruikbaar kenmerk, omdat deze nu juist sterk afhangt van de aard van het substraat waarop de zeepok zich heeft vastgezet. Ook wordt de vorm van het huisje bepaald door de ruimte die de zeepok om zich heen heeft. Vrijstaande zeepokken zijn vaak veel lager en hebben een veel grotere diameter van de basis dan soortgenoten die dicht op elkaar moeten leven. Sommige soorten groeien op en over elkaar heen, waardoor een soort rifvorming optreedt.

De vorm van de opening is ook niet zo'n goed kenmerk, omdat deze bij veel soorten ^{ongeveer} gelijk is. De breedte en de vorm van de radius daarentegen vormen wel een goed kenmerk. Bij sommige soorten is de radius heel breed (fig. 5,8), bij andere smal (fig. 1,6). De bovenrand van de radius kan ongeveer evenwijdig aan de basis lopen (fig. 5,8), of meer of minder schuin aflopen (fig. 4,7).

Het scutum en tergum zijn altijd massief, ze zijn door middel van een soort gewricht met elkaar verbonden (fig. 23b). De rand van het scutum dat bijdraagt tot de vorming van het gewricht noemen we "tergal margin", de overeenkomstige rand van het tergum "scutal margin" (fig. 17). De rand van het scutum die, als het deksel gesloten is, tegen de overeenkomstige scutum rand van de andere dekselhelft aanligt, noemen we "occludent margin" (fig. 17). De rand van het tergum die tegen de carina aanligt noemen we "carinal margin" (fig. 17).

Het tergum heeft een spoor, dat soms ver uitsteekt en duidelijk afgezet is tegen de rest van het tergum, waarbij aan de buitenkant dan een duidelijke groef loopt (fig. 12). Vaak is het spoor niet zo opvallend en vormt het meer één geheel met de rest van het tergum (fig. 17,21); het kan heel breed zijn, terwijl aan de buitenzijde nauwelijks een verlaging te zien is (fig. 4). Het spoor kan meer of minder dicht tegen de "scutal margin" aanliggen. Soms heeft het tergum een snavelachtig voorkomen ("beaked apex") (fig. 15,16). Bij het vergelijken van de algemene vorm van de scuta zijn vooral de "tergal margin" en de "occludent margin" van belang: hun onderlinge lengteverhouding (vgl. fig. 17 met fig 21) en of ze recht zijn of een gebogen vorm hebben (vgl. fig. 17 met fig. 4).

Midden op het scutum, aan de binnenkant bevindt zich de aanhechtingsplek van de sluitspier van de dekselhelften (adductor spier). Deze plek is vaak te herkennen als een ondiepe uitholling (fig. 17,23), soms is er een aparte kam aanwezig ("adductor ridge") (fig. 12,18,19).