

Bryozoën

Rob van Slageren

VOORWOORD

Enthousiasme 'heeft soms zo z'n bijwerkingen: bijval voor het organiseren van determinatie-sessies maakt, dat ik nu voor de Afzettingen een stukje zit te componeren over het determineren van bryozoën. Want ja, zelfs bryozoën kun je determineren, en zeldzaam zijn ze ook al niet. Een goede reden dus om eens wat aandacht te geven aan deze groep, die voor de meesten van ons toch wel tamelijk duister is.

Op de voorjaarsvergadering '98 zal ik ieder die daar belang in stelt proberen bij te staan bij het op naam brengen van z'n bryozoën. Tenminste, als die uit het Mioceen van het Noordzee-bekken komen, want het is een beetje hoog gegrepen om in één zitting te proberen de bryozoën van alle gebieden en tijdvakken te behappen. De Miocene bryozoën van het Noordzee-bekken, dat is tenminste een fauna, die nog goed te overzien is voor zo'n eerste keer. In een latere sessie kunnen we dan wellicht het Pliocene van het Noordzee-bekken een keer aanvatten. Maar niet alles tegelijk.

Ik zal ervoor zorgen dat de benodigde literatuur op de determinatie-sessie aanwezig is, en zal proberen voor ieder die daar belang in stelt in ieder geval van het artikel van Buge (zie verderop) een fotocopie beschikbaar te hebben.

INLEIDING

Om een bryozootje op naam te kunnen brengen is het nodig om iets van de bouw en werking van het beestje te weten. Dus wat biologie en morfologie en de nodige terminologie. Dit in samenhang met de systematiek, want niet alle bryozoën zitten eender in elkaar. Ook wat ecologie en wat over de diversiteit in heden en verleden, te eindigen met de diversiteit in het Mioceen van het Noordzee-bekken en de beschrijving van een aantal soorten die voor onze determinatie-sessie van belang zijn. Al met al dus toch wel een hoop te doen.

SYSTEMATIEK

Om te beginnen, wat zijn bryozoën eigenlijk? Vroeger was het antwoord op die vraag simpel: Bryozoa (tot voor een paar jaar meestal Polyzoa in de Engelse literatuur) zijn kolonievormende poliepachtige diertjes. De afzonderlijke diertjes worden zoïden genoemd. Ze zijn in het bezit van een tentakelkrans die op een speciale structuur (de lophophoor) geplaatst is, en van een darmkanaal. De lophophoor is het filterapparaat waarmee voedsel verzameld wordt. Bryozoën hebben (meestal) een sessiele levenswijze. Naar gelang het darmkanaal uitmondt binnen de tentakelkrans, dan wel erbuiten sprak men van de subphyla Entoprocta en Ectoprocta. Later bedacht men dat de verschillen tussen beide groepen toch wel wat erg groot zijn, en werden beide groepen verheven tot zelfstandige phyla. In 1995 werd door Funch en Kristensen een nieuw phylum beschreven, de Cyclophora, dat naar de opvattingen van beide heren nauw verwant zou zijn aan zowel de Entoprocta als de Ectoprocta. Deze drie phyla zouden zelfs verenigd kunnen worden in een superphylum (!) Bryozoa.

Lijnrecht hier tegenover staat de opvatting van Maddison & Maddison, zoals die weergegeven wordt in het Tree of Life project van de Universiteit van Arizona. In het daar gegeven cladogram is af te lezen, dat de scheiding tussen Endoprocta en Ectoprocta zo'n 4 grote evolutionaire splitsingsstappen bedraagt. Ter vergelijking: de afstand tussen de Lophophoraten, waar de Ectoprocten toe horen, en de Chordaten is in het zelfde cladogram maar 1 splitsingsstap; andere Lophophoraten zijn bv. de Brachiopoden, waar o.a. de Spirifers en Terebratulata's toe horen. Ik weet overigens niet of het gegeven onderscheid onderbouwd is door moleculair biologische gegevens.

Al met al een interessant onderwerp, waarover het laatste woord vast en zeker nog niet gezegd is. Voor ons gelukkig niet van levensbelang, omdat fossiele overblijfselen alleen bekend zijn van Ectoprocta.

Nu we ons dus met een goede smoes kunnen beperken tot de Ectoprocta moeten we maar eens gaan onderzoeken of we die wel allemaal moeten behandelen. En wat blijkt? Het phylum van de Ectoprocta wordt verdeeld in drie klassen:

1. Phylactolaemata. Komen alleen voor in zoet water. Ze zijn niet verkalkt. Ze vormen resistente structuren om te overwinteren, de z.g. statoblasten. De enige bekende fossielen van deze groep worden gevormd door een klein aantal statoblasten uit Kwartaire afzettingen. Kunnen we dus verder vergeten.
2. Stenolaemata. Komen alleen voor in zee. Ze hebben een uitwendig kalkskelet. Komen voor vanaf het Ordovicium tot heden. Er worden vijf orden onderscheiden, waarvan er één uitstierf in het Perm, drie in het Trias en waarvan één nog bestaat: de Tubuliporata of (veel vaker gebruikt) Cyclostomata (of, volgens de nieuwste regels: Cyclostomatida). De zoïeden zijn buisvormig. De lophophoor wordt in deze groep naar buiten geschoven door de werking van kringsspieren. Cyclostomaten zijn (mij) uit het Mioceen van het Noordzee-bekken niet bekend.
3. Gymnolaemata. Voornamelijk marien. Een deel van de soorten heeft een uitwendig kalkskelet. Komen voor vanaf het Ordovicium tot heden. Er zijn 2 orden: Ctenostomata (zonder kalkskelet) boren in kalkige substraten, fossiel vooral bekend door hun boorsporen (zeer zeldzaam, zijn mij uit het Mioceen van het Noordzee-bekken niet bekend) en Cheilostomata (met een kalkskelet), die optreden sinds het Jura. De zoïeden zijn meest doosvormig. De lophophoor wordt in deze groep naar buiten geschoven door werking van spieren die bevestigd zijn aan de binnenzijde van de "voorkant" van het doosje, dat door het exoskelet van het zoïed gevormd wordt.

Al met al hebben we ons dus bezig te houden met 1 orde, die verdeeld wordt in twee groepen. Deze werden vroeger als onderorden opgevat, de Anasca en de Ascophora, maar deze indeling wordt tegenwoordig als kunstmatig gezien. Er zijn tal van alternatieve indelingen in onderorden voorgesteld, maar geen daarvan mag zich op dit moment op algemene acceptatie verheugen. In figuur 1 is de bouw van de verschillende hiervoor genoemde groepen schematisch weergegeven. Zoals in deze figuur te zien is verschillen de groepen sterk in de wijze waarop de lophophoor naar buiten gebracht wordt. Bij Ctenostoma gebeurt dit door de flexibele zoïed-wand naar binnen te trekken, waardoor het volume binnen de zoïed-wand kleiner wordt en de lophophoor naar buiten wordt geperst. Bij Cyclostomata is de wand verkalkt en dus hard. Het naar buiten brengen van de lophophoor gebeurt daar door samentrekken van de membraan-zak. Bij Anasca wordt de lophophoor naar buiten geperst door omlaag trekken van het frontale membraan en bij Ascophora door omlaag trekken van het membraan van de ascus.

BIOLOGIE EN TERMINOLOGIE

Bryozoën kunnen zich zowel geslachtelijk als ongeslachtelijk voortplanten. De ongeslachtelijke voortplanting geschiedt door knopvorming: de zoïeden aan de rand van de kolonie vormen knoppen, waaruit nieuwe zoïeden gevormd worden. De kolonie groeit hierdoor steeds verder uit.

In de gematigde en koude streken komt het voor dat bryozoën-kolonies in de winter grotendeels afsterven. In het voorjaar volgt dan weer hernieuwde aangroei. We hebben boven al iets gezegd over de statoblasten van Phylactolaemata, een andere manier om de winter te overleven, en op te vatten als een andere manier van ongeslachtelijke voortplanting.

De geslachtelijke voortplanting van bryozoën, die meestal hermafrodiet zijn, wordt gestuurd doordat binnen één individu of één kolonie de mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen niet gelijk tot rijpheid komen. Bevruchting vindt plaats ofwel door eieren en zaad te lozen in het omringende water, dan wel door bevruchting van de eieren in speciale broedkamers (ovicellen) binnen het zooecium (de omhulling van het zoïed), waar de bevruchte eieren zich ontwikkelen tot vrijzwemmende larven, die uit de broedkamer ontsnappen en wegzwemmen om elders het stamouderschap van een nieuwe kolonie op zich te nemen.

Zoals gezegd zijn bryozoën sessiele, kolonievormende poliepachtige dieren. Een kolonie kan gevormd worden door breuk van een moederkolonie, maar vooral doordat zich een door seksuele voortplanting gevormde larve ergens aanhecht en zich na metamorfose, door asexuele voortplanting (knopvorming) begint te vermeerderen. De eerste zoïed (of zooecium, de omhulling van een zoïed) heet ancestrula. De later gevormde zoïeden kunnen "normale", zelf in hun voeding voorzienende zoïeden zijn, de autozoïeden, of gespecialiseerde afwijkende vormen, de heterozoïeden. Bij Cyclostomaten komen alleen bij de seksuele voortplanting betrokken heterozoïeden voor, de gonozoïeden. Bij Cheilostomaten zijn er meer gespecialiseerde heterozoïeden: avicularia, kleine, niet zelf voedende zoïeden, die wellicht een rol spelen bij de verdediging tegen predatoren, vibracula, die mogelijk betrokken zijn bij het verwijderen van ongewenst sediment van de kolonie, en kenozoïeden, kleine heterozoïeden, die de kolonie steunen en verstevigen, en kleine ruimten opvullen.

Cheilostomaten worden voorts gekenmerkt door het voorkomen van ovicellen, min of meer bolvormige broedkamers, die gevormd worden aan het distale (=van de ancestrula af gerichte) einde van vruchtbare zoïeden. Bij Cheilostomaten wordt de mondopening afgesloten door een operculum. In avicularia is het operculum omgevormd tot een kaakachtige structuur en bij vibracula tot een zweepdraad-achtige vorm. De heterozoïeden bij Cheilostomaten voorzien niet zelf in hun voeding, maar worden gevoed via poriën die in verbinding staan met autozoïeden. Deze poriën komen voor bij alle bryozoën: een kolonie is dus eerder een commune dan een verzameling losse individuen.

In figuur 2 zijn een paar recente vertegenwoordigers van verschillende groepen afgebeeld om een indruk te geven van hoe vertegenwoordigers van de verschillende ook fossiel voorkomende groepen er uit zien en om nog wat termen toe te lichten.

Een uitgebreidere lijst van termen is bv. te vinden in Lagaaij (1952).

De vorm van een bryozoënkolonie is voor determinatiedoeleinden niet bepalend, er zijn namelijk variaties in, die standplaats-bepaald zijn. Toch is het wel nuttig om de algemene terminologie waarmee de verschillende kolonievormen benoemd worden te kennen:

Kolonies, die op een onderlaag groeien zijn korstvormend (encrusting). Vormen die opwaarts groeien kunnen zijn: massief (massive, vele zoïedlagen over elkaar), bladvormig (foliaceous, bestaande uit bladvormige platen met zoïeden aan beide zijden), boomvormig

(dendroid, uit min of meer staafvormige delen bestaand, in takken splitsend) en netvormig (fenestrate, bestaande uit takken, die splitsen en weer samenkomen en daarbij een netvormige structuur vormend).

Bij de beschrijving van zoöïeden is het vaak nodig om afmetingen op te geven. Hiervoor is een standaard-notatie. Kennis van die notatie is bij determineren nog wel eens nodig. Daarom hier een overzicht.

Lengte van de ancestrula	La
Lengte van de autozoöïed	- Lz
Lengte van het opesium (het niet verkalkte gedeelte van de voorwand na vorming van de gymnocyst)	L opes
Lengte van het opesium (broedend)	L br opes
Lengte van de mondopening	Lo
Lengte van de ovicel	Lov
Lengte van de mandibel	Lm
Lengte van het avicularium	Lav
Lengte van de tentakels	Lt
Lengte van de tentakel-schede	Ltsh
Breedte van de autozoöïed	lz
Breedte v.h. opesium	l opes
Breedte v.h. opesium (broedend)	l br opes
Breedte van de mondopening	lo
Breedte van de ovicel	lov

L dus als basissymbool voor lengte, l als symbool voor de verschillende breedtes.

ECOLOGIE

Alle bryozoën zijn waterdieren. De meesten komen voor in de zee, maar binnen de Phylactolaemata zijn er zoetwatervormen. Bryozoën komen voor op alle soorten "harde" substraten: rotsen, schelpen, zandkorrels, hout en zeewieren. Sommige soorten komen voor op bewegelijk sediment. Er zijn enkele soorten die niet kolonievormend zijn. De vertegenwoordigers daarvan leven in de ruimten tussen zandkorrels. Deze soorten bezitten ook enige mobiliteit, iets wat bij de kolonie-vormen nauwelijks voorkomt. Toch is er onlangs een kolonievormende bryozoe ontdekt, die vrijzwemmend voorkomt in het water bij polynia's in het drijfjz rond de zuidpool. Zie Peck, Hayward & Spencer-Jones, 1995 of de webpage: <http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/articles/bryozoa.html>.

Bryozoën zijn filtervoeders: ze voeden zich met micro-organismen als diatomeeën, eencellige algen, foraminiferen e.d. die ze met de trilharen op de tentakels in de richting van de mondopening transporteren. Op hun beurt dienen bryozoën weer als voedsel voor o.a. zeeëgels, zeespinnen, vissen enz. Ze wedijveren met sponzen, wieren, manteldieren en elkaar om ruimte op de beschikbare substraten: soms overwoekeren ze een ander, dan weer worden ze door een ander overwoekerd. Ga bij IJmuiden maar eens kijken op de daar talrijke zeepok-fragmenten: een aanzienlijk percentage daarvan is bedekt met bryozoënkorstjes, terwijl op dezelfde plaatsen de schelpresten vrijwel geheel vrij zijn van bryozoën. Het begroeiën gebeurde dus niet op de losse fragmenten, maar kennelijk op de levende zeepokken, die welig in dezelfde micro-milieu's voorkomen als de bryozoën, namelijk turbulent, maar niet destructief turbulent water in de ruimten tussen de stenen van het IJmuider havenhoofd. Ook allerlei vormen van symbiose en commensalisme zijn bij bryozoën bekend.

DIVERSITEIT IN HEDEN EN VERLEDEN

Bryozoa zijn het enige dier-phylum, dat fossiel uitvoerig voorkomt en dat nog niet voorkwam in het Cambrium. De eerste vertegenwoordigers van zowel de Staenolaemata als de Gymnolaemata verschijnen in het Onder-Ordovicium. In het Palaeozoicum zijn bryozoën vrij algemeen, maar de meeste groepen sterven uit aan het eind van het Perm, of houden het hooguit nog vol tot aan het eind van het Trias. Cyclostomaten zijn de enige groep die in enigen getale overblijft. Zij ondergaan in het Krijt nog een uitvoerige toename in aantal soorten, maar worden dan al overvleugeld door de Cheilostomaten, die in het Onder-Krijt voor het eerst optreden. Aan het eind van het Krijt zijn er al zo'n 100 verschillende geslachten van Cheilostomaten. In het Kaenozoicum blijft de soortenrijkdom van de Cheilostomaten toenemen. Heden ten dagen zijn er zelfs zo'n 1000 verschillende geslachten, die het ruime merendeel vormen van de diversiteit van bryozoën die recent voorkomen. Er zijn zo'n 8000 recente soorten bryozoën beschreven, het aantal beschreven fossiele soorten bedraagt zo'n 15000. Tenminste, dat zeggen de autoriteiten, ik heb onvoldoende literatuur om deze gegevens zelf na te gaan.

DIVERSITEIT IN HET MIOCEEN VAN HET NOORDZEE-BEKKEN

Bryozoën uit het Mioceen van het Noordzee-bekken zijn in de literatuur beschreven door Buge (1973), Lagaaij (1953 en 1963) en Thoelen (1968). Wellicht zijn er meer publicaties, maar die ken ik niet. De publicatie van Thoelen heb ik nog niet gelezen, in de overige publicaties worden voor ons gebied nog geen 20 soorten opgesomd, waarvan er maar liefst 11 voorkomen in Miste (en 6 alleen maar in Miste). De bryozoën van Zonderschot zijn nog niet gepubliceerd. Ik heb ze zelf ook nog niet gedetermineerd. Mijn eerste indruk is, dat er 6 of 7 soorten voorkomen, waarvan er wellicht 2 niet van andere plaatsen in het Noordzee-bekken bekend zijn op dit moment.

Ik ben van plan het Zonderschot materiaal t.z.t. te publiceren, en hoop daarom dat er zo veel mogelijk bryozoën van de graafacties in de afgelopen jaren meegebracht worden naar de determinatie-sessie, om te kunnen zien of mijn overzicht van wat er voorkomt een beetje compleet is. In ieder geval zal ik zorgen dat mijn Zonderschot-collectie bij de determinatie-sessie zo ver mogelijk gedetermineerd is.

LITERATUUR

- Buge, E., 1973. Les Bryozoaires Miocènes du Nord-Ouest de l'Allemagne. - Paläont. Z., 47: 32-53.
- Funch, P. & R.M. Kristensen, 1995. Cycliophora is a new Phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. - Nature, 378: 711-714.
- Hayward, P.J. & J.S. Ryland 1995. Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe. - Oxford University Press, 800 pp.
- Lagaaij, R., 1952. The Pliocene Bryozoa of the Low Countries. - Meded. Geol. Sticht, Serie C-V-5: 1-233.
- , 1953. The vertical distribution of the Lunulitiform Bryozoa in the Tertiary of the Netherlands. - Meded. Geol. Sticht., N.S. 7: 13-19.
- , 1963. *Cupuladria canariensis* (Busk) - Portrait of a Bryozoan. - Palaeontology, 6: 172-217.
- Maddison, D.R. & W.P. Maddison. <http://phylogeny.arizona.edu/tree/life.html>

Peck, L.S., P.J. Hayward & M.E. Spencer-Jones, 1995. A Pelagic Bryozoan from Antarctica. - *Marine Biology*, 123: 757-762.

Thoelen, M.J., 1968. The Bryozoa fauna from the Sands of Deurne, Upper Miocene, at Deurne (Antwerpen, Belgium). - *Atti Soc. It. Sc. Nat. e Museo Civ. St. Nat. Milano*, 108: 361-368.

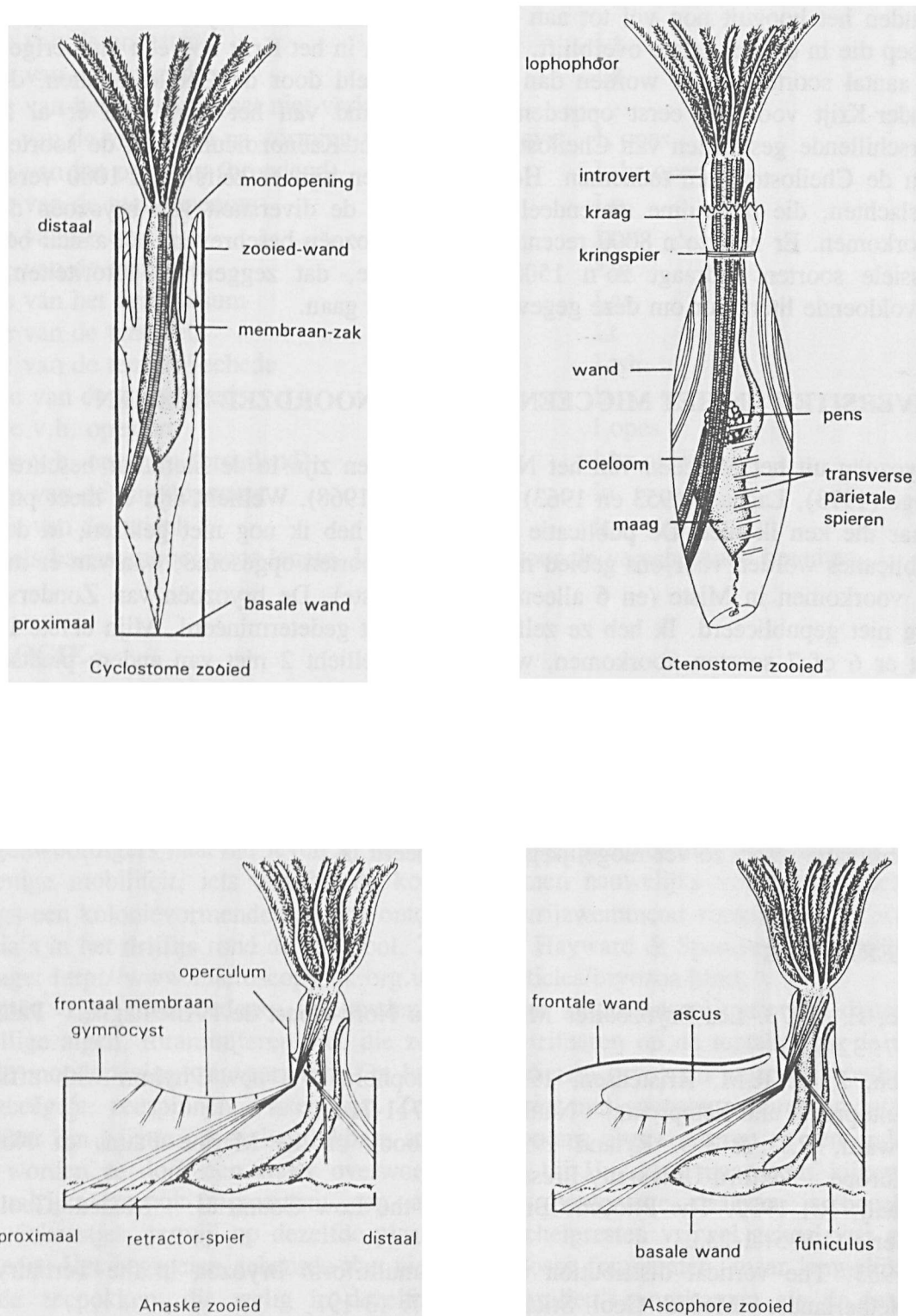


Fig. 1. Verschillende typen van bryozoën. (Naar Hayward & Ryland, 1995)

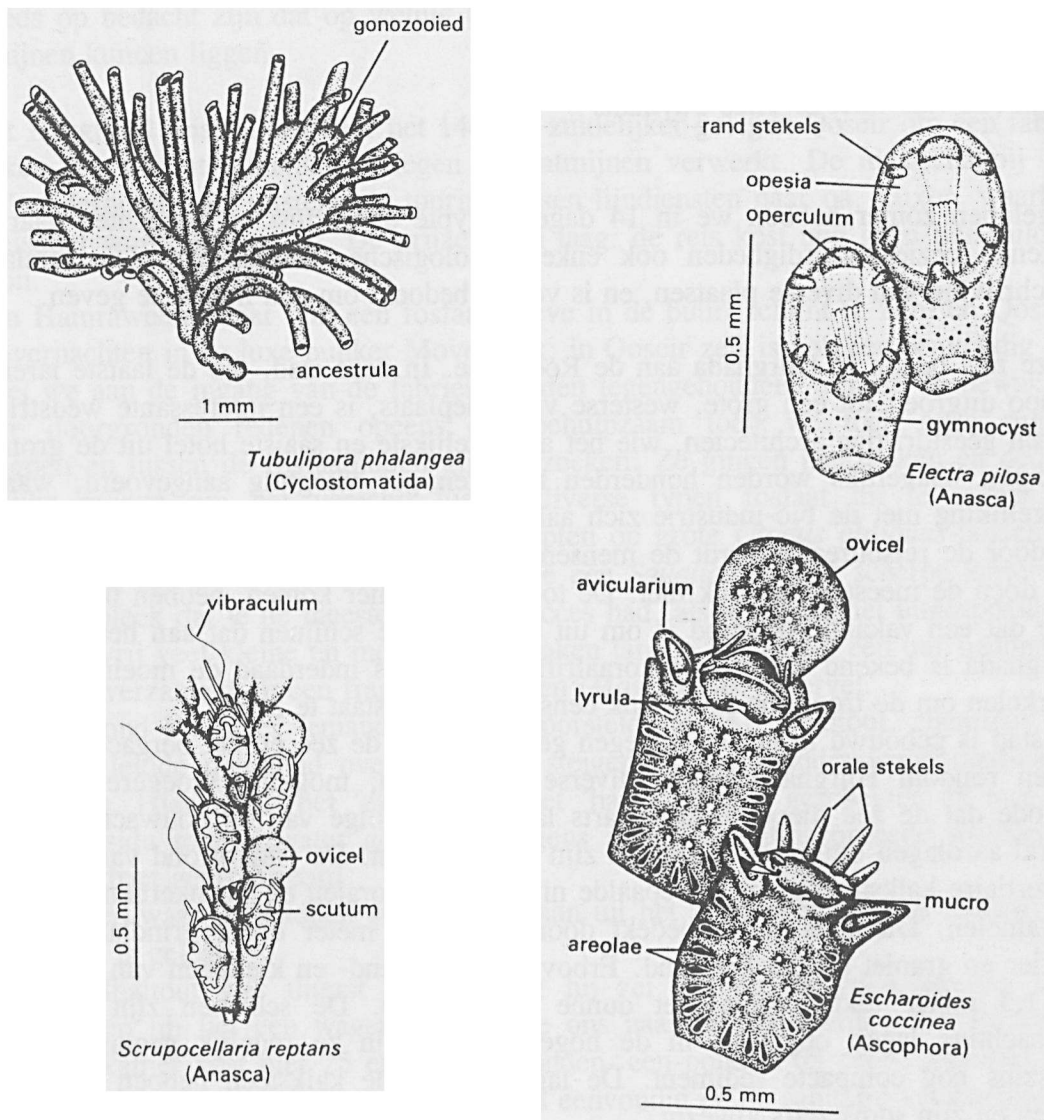


Fig. 2. Enkele recente bryozoën, met terminologie van diverse kenmerken. (Naar Hayward & Ryland, 1995)