

Zelf zou ik er nog twee andere mogelijkheden aan toe willen voegen.

6. Bij geslachtelijke vermenigvuldiging, die ook bij sponzen kan plaats vinden, kunnen mutaties optreden. Mutaties zijn vaak recessief d.w.z. dat de opgetreden veranderingen bij het volgende geslacht niet meer voorkomen. Mogelijk kan dit één van de redenen zijn waarom *A. compositum* weinig gevonden wordt.

7. Het regeneratievermogen van sponzen d.i. het vermogen om zich na beschadiging te herstellen, is zeer groot. Zelfs wanneer een spons door een zeef geperst wordt gaan de cellen, wanneer ze daarna met elkaar in aanraking komen, celklontjes vormen. Hieruit ontstaan dan weer nieuwe sponzen. Op een beschadigde plaats zou zich bij het herstel een nieuwe osculum kunnen gaan vormen.

Of we ooit achter de oorzaak van deze vorming zullen komen is zeer twijfelachtig. Behalve dit exemplaar en de beide door KRUL beschreven exemplaren is mij nog een vierde bekend, dat gevonden is in groeve De Boer te Emmerschans. Dit exemplaar heeft 3 osculi.

#### Literatuur

U. VON HACHT - *Aulocopium compositum* CONWENTZ - eine Fehlentwicklung. G. en H. 1 - '82.

H. KRUL - Zwerfsteenfossielen van Twente. 1954.

R.C. MOORE - Treatise on Invertebrate Paleontology-Part E. herdruk 1963.

---

## Reaktie II

### **Aulocopium compositum Conwentz: Geen misvorming, maar een aggregatie**

Th.M.G. Van Kempen

Dat de niet zeldzaam voorkomende komposietvorm bij de Paleozoïsche lithistide spons *Aulocopium aurantium* OSWALD een nogal moeilijk te verklaren verschijnsel of een ziekelijke groeiafwijking zou zijn moet worden ontkend (VON HACHT, 1982).

Allereerst: Een groeiafwijking hoeft niet per se een abnormaliteit te zijn. In een natuurlijk milieu is een afwijking in groeivorm gewoonlijk een normale zaak, die ofwel in oorzakelijk verband staat met bepaalde dwingende factoren in de leefomgeving, ofwel het is een logisch gevolg van zekere natuurlijke gebeurtenissen of omstandigheden in de betreffende leefomgeving. Wat het eerste betreft: Een platte, onregelmatig gevormde overkorstende spons die gegroeid is in onrustig water, is geen ziekelijke afwijking of vervorming van een symmetrisch vaasvormig uitgemodelleerde stamgenoot die in rustig water tot wasdom kwam. In tegendeel, het zijn beide vorm-aanpassingen van ongetwijfeld vitale individuen van dezelfde soort aan specifieke omstandigheden in het leefgebied. Wat de tweede mogelijkheid betreft, daarvan lijkt hier sprake te zijn: De komposietvorming bij *A. aurantium* is ontstaan door het samengroeien of aggregeren van sponslarven.

Komposietvorming kwam vroeger en komt bij vrij veel recente sponssoorten voor. Dit verschijnsel treffen we ook aan bij sommige soorten archaeocyathiden die overigens geen sponzen zijn, maar de Kambrische (bioherm-vormende) voorlopers van de sponzen waren. We zien komposietvorming ook bij verschillende soorten Paleozoïsche en Mesozoïsche (veelal rif-dominerende) lithistiden en bij recente demo-, kalk- en glassponzen.

Mariene sponzen beginnen hun levensloop in verreweg de meeste gevallen als een larve dat zich vrij in het water (zwemmend), of op een geschikte ondergrond (kruipend) kan voortbewegen. Sponslarven zijn het produkt van de seksuele voortplanting en worden door het ouderdier, dat veelal hermafrodit is, via de grote uitlaatopening of -openingen geloosd. Dit lozen heeft dikwijls een epidemisch karakter, d.w.z. dat in betrekkelijk korte tijd - gedurende enkele dagen tot weken - grote aantallen larven vrijkomen, in het bijzonder als meerdere ouderdieren ter zelfder tijd hun bijdrage aan larven leveren. Alle larven streven hetzelfde doel na: Zo snel mogelijk een geschikt plekje op de zeebodem vinden, dit koloniseren door vasthechting en metamorfoserende in een naar volwassenheid opgroeiend individu. De aktieradius van sponslarven is gering. De mortaliteit is voorspelbaar groot, wat niet verhindert dat een groot aantal een beroep doet op het plaatselijk aanbod aan een geschikt plekje voor vestiging. Stabiele en veilige plaatsruimte voor kolonisatie is in het mariene milieu echter vaker een beperkende faktor dan voedsel (BERGQUIST, 1978, p. 186). In dergelijke omstandigheden is het welhaast onvermijdelijk dat er onder de individuen van eigen of met die van andere soorten een direkte competitie voor plaatsruimte ontstaat (zie o.a. WELLS et al., 1964, p. 762; RÜTZLER, 1970; GROESBERG, 1981).

Waar *A. aurantium* indertijd plaatselijk op de zeebodem zeer algemeen moet zijn voorgekomen, wellicht dominerend, zal het naar alle waarschijnlijkheid meer dan eens zijn gebeurd dat door plaatsgebrek, in combinatie met de faktor toevalligheid, zich twee of meer larven dichtbijeen of op elkaar gevestigd hebben.

Bij (experimentele) onderzoeken is dit meerdere malen bij verschillende recente sponssoorten waargenomen. Bij dergelijke onderzoeken is tevens gebleken dat larven in kontakt met elkaar al of niet fuseren, samensmelten (LÉVI, 1956; WARBURTON, 1958; VAN DE VYVER, 1970; SIMPSON, 1973; FELL, 1974; BERGQUIST, 1978).

Het al of niet fuseren van larven hangt grotendeels samen met wat men noemt de mate van intraspecifieke genetische stam- of kloonverwantschap: Larven die van eenzelfde ouderdier afkomstig zijn, zullen veel frekwenter samensmelten dan larven van verschillende ouderdieren (o.a. VAN DE VYVER, SIMPSON, BERGQUIST, boven aangehaald). Er zijn uitzonderingen: FELL (1974, p. 118) vermeldt een geval, waarbij larven van een bepaalde demosponsoort tot fusie komen ondanks het feit dat zij van verschillende populaties afkomstig zijn.

Larven die niet fuseren, kunnen wel aggregeren en tijdens hun verdere ontwikkeling meer of minder sterk vegetatief met elkaar vergroeid raken. Dit vergroeien gebeurt allereerst aan de basis, waar zich, door uitgroeiing van de onderscheidenlijke vasthechtingspunten der geaggregeerde larven, doorgaans een gemeenschappelijk membraan vormt. Dit membraan, dat verder uitgroeit, doet zich in onze kiezelige sponszwerfstenen gewoonlijk voor als een sterk verkiezelde, imperforate basale huid, die bij *A. aurantium* zeer uitgesproken is en feitelijk kenmerkend voor deze soort is.

Tezamen met andere, primaire, kenmerken zoals een identiek kanaalsysteem en skelet, en de extreem lage positie van de skeletradiant, is het overigens duidelijk dat we hier te maken hebben met *A. aurantium* en dat *A. compositum* geen aparte soort en zelfs geen ondersoort vertegenwoordigt, doch slechts een variabele groeivorm van eerstgenoemde is.

In principe kunnen ook gemmula-vorming of uitwendige knopvorming ten grondslag liggen aan komposietvorming bij sponzen. Gemmula's zijn inwendig gevormde vegetatieve knoppen van minder dan 1 mm grootte. Deze knoppen komen in massa's vrij na de dood van het ouderdier. Gemmula's hechten zich dikwijls in grote aantallen bijeen op het substraat waarop zij in principe kunnen uitgroeien tot

aggregaties van nieuwe individuen; daarbij zullen, naar wordt aangenomen, veel gemmula's fuseren en tot één enkel sponsindividu uitgroeien (FELL, 1974, p. 5). Gemmula's zijn typisch resistente overwinterings-structuren die het mogelijk maken dat een sponssoort - zoetwater of marien - zich in zijn leefgebied handhaaft tijdens seizoengebonden perioden waarin het water te koud is om in te leven. Bij mariene sponzen betreft dit in het bijzonder individuen die hun standplaats in de litorale (= getijde) zone hebben (zie o.a. HARTMAN, 1958; BRIEN, 1973, p. 469 e.v.). Het is niet waarschijnlijk dat *A. aurantium* zich voornamelijk vegetatief (asexueel) heeft vermenigvuldigd: Ten eerste, is seksuele (larvale) voortplanting bij recente mariene sponzen een veel algemener voorkomend gebeuren dan asexuele voortplanting. Er is geen dwingende reden om aan te nemen dat dit in Paleozoïsche tijden anders zou zijn geweest. Ten tweede, als vegetatieve vermenigvuldiging regel zou zijn geweest, dan zouden er zéér veel meer komposiet-exemplaren zijn aangetroffen onder de talrijke zwerfstenen van deze sponssoort. Ten derde, zijn bij grondig makro- en mikroskopisch onderzoek door steller dezes aan vele tientallen doorgezaagde en deels verder bewerkte exemplaren nooit gemmula's of uitwendige knopvormingen aangetroffen. Ten vierde, laat zich uit de stabiele, doorgaans symmetrische individuele verschijningsvorm van *A. aurantium* afleiden, dat de rijke populaties hiervan zich naar alle waarschijnlijkheid hebben kunnen ontwikkelen in een vrij rustig - in ieder geval niet te dynamisch - shelfmilieu (shelf - kontinentaal plat). De temperatuur van het zeewater neigde, naar wordt aangenomen, voor die tijd in dit gebied eerder naar de gematigde tot warmere kant, dan naar de koude kant (SPJELDNAES, 1961; FRAKES, 1979). Een voortplanting van *A. aurantium* door middel van gemmula's moet om deze reden al als onwaarschijnlijk worden beschouwd.

**Samenvattend:** De compositievorming bij *A. aurantium* kan gezien worden als een natuurlijk verschijnsel dat zich fysiologisch (vanuit de biologische functies, mogelijkheden en activiteiten van het organisme) en ecologisch (vanuit de relatie van het organisme met zijn omgeving en met andere organismen daarin) uitstekend laat verklaren: Het is het resultaat van bij sponzen gebruikelijke seksuele voortplanting, waarbij larven worden gevormd die het substraat in het leefgebied van de soort koloniseren.

De meeste larven ontwikkelen zich- al of niet fuserend, dat is bij fossiel materiaal als zodanig niet aan te tonen- tot een enkel individu. Een beperkt aantal larven aggregereert in sterkere of geringere mate en deze groeien gelijkelijk op. Veelal zullen deze individuen ongeveer even groot (oud) zijn, maar zowel door inwendige oorzaken (bijv. verschil in vitaliteit) als door uitwendige factoren (bijv. gunstiger of ongunstiger positie op het substraat), kunnen er verschillen in de ontwikkeling ontstaan, waarbij het mogelijk is dat een der individuen gaat domineren en de andere in grootte overtreffen. Dit kan wat de kompositievorming bij *A.aurantium* betreft in bepaalde gevallen kennelijk weleens geleid hebben tot overgroeiing (epizoïsme) van de belendende individuen; zie de illustratie bij VON HACHT (1982, afb.2, ex.1). Epizoïsme van soortgenoten is onder (fossiele) sponzen geen ongewoon verschijnsel; daarbij hoeft geen aggregatie te zijn opgetreden. Mogelijk is er in het zojuist genoemde voorbeeld bij VON HACHT sprake van dit laatste verschijnsel. Epizoïsme is niet alleen een gevolg van de competitie voor plaatsruimte, maar is tevens een tactiek van organismen om dat vitale probleem met succes op te lossen (RÜTZLER, 1970; GROSBERG, 1981).

Amsterdam, april 1982.

## LITERATUURVERWIJZINGEN

- Bergquist, P.P., Sinclair, M.E. & Hogg, J.J., 1970: Adaptation to intertidal existence: Reproductive cycles and larval behaviour in Demospongiae. In: Fry, W.G. (Ed.), The biology of the Porifera Symp. Zool. Soc. London, no. 25, p. 247-271, Acad. Press, London.
- Bergquist, P.P., 1978: Sponges. Hutchinson Univ. Libr., London, 268 pp., 12 pls.
- Brien, P. 1973: Les démosponges. Morphologie et reproduction. In: Grassé, P.-P. (Ed.), Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie, t.3, Spongiaires, fasc. 1, p. 133-461, Masson, Paris.
- Fell, P.E., 1974: Porifera. In: Giese, A.C. & Pearse, J.S. (Eds.), Reproduction of marine invertebrates, vol. 1, p. 51-132, Acad. Press, New York - London.
- Frakes, L.A., 1979: Climates throughout geologic time. Elsevier, Amsterdam, 310 pp.
- Grosberg, R.K., 1981: Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates. Nature, vol. 290, p. 700-702.
- Hacht, U. von, 1982: *Aulocopium compositum* Conwentz - eine Fehlentwicklung? Grondboor en Hamer, no. 1, p. 24-30.
- Hartman, W. D., 1958: Natural history of the marine sponges of southern New England. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., Bull. 12, 155 pp., 12 pls.
- Lévi, C., 1956: Étude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématiques des Démosponges. Arch. Zool. Exp. Gén., t. 93, p. 1-181.
- Rützler, K., 1970: Spatial competition among Porifera: Solution by epizoism. Oecologia, vol. 5, p. 85-95.
- Simpson, T.L.; 1973: Coloniality among the Porifera. In: Boardman, R.S. et al. (Eds.), Animal colonies, development and function through time, p.549-565, Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penns.
- Spjeldnaes, N., 1961: Ordovician climatic zones. Norsk Geol. Tidss., vol. 41. p. 45-77.
- Vijver, G. van de, 1970: La non-confluence intraspécifique chez les spongiaires et la notion d'individu. Ann. Embryol. Morphogen., t. 3, p. 251-262.
- Warburton, F.E. 1958: Reproduction of fused larvae in the boring sponge, *Cliona celata* Grant. Nature, vol. 181, p. 493-494.
- Wells, H.W., Wells, M.J. & Gray, I.E., 1964: Ecology of sponges in Hatteras Harbor, North Carolina. Ecology, vol. 45, no. 4, p. 752-767.