



Een koraal met commensaal:

Pleurodictyum problematicum en de worm *Hicetes innexus*

AFBEELDING 1. | *Pleurodictyum problematicum* zonder *Hicetes innexus*. De Domelaar, Markelo. Coll. A. v.d. Graaf.

ANGELIEKE VAN DE GRAAF
ANGELIEKE-VDG@HOTMAIL.COM

In Grondboor & Hamer 75/1 (2021) maakte ik melding van een exemplaar van het tabulate koraal *Pleurodictyum problematicum* dat ik in “De Domelaar” te Markelo gevonden had. De worm *Hicetes innexus* Clarke, 1908, die vaak samen met *P. problematicum* voorkomt, ontbrak in dit exemplaar (Afb. 1). Na publicatie van dit artikel ontving ik van Jaap Dreef een lokale zwerfsteen uit de omgeving van Daun in de Eifel mét de worm (Afb. 2). Opmerkelijk genoeg vond ik zelf in maart 2021 een exemplaar met een



halve worm in de Domelaar (Afb. 3). Na vervolgens een rood-grijze zwerfsteen in mijn verzameling nader te hebben bekeken, bleek ook deze *P. problematicum* te bevatten (Afb. 4). Louis Verhaard stuurde mij daarna een afbeelding van een zwerfsteen uit de Rhedellaag met meerdere exemplaren van *P. problematicum*, waaronder één met de gespiegelde vorm van de worm *Hicetes innexus* (Afb. 5).

Achtereenvolgens behandel ik het fossiele koraal, de milieucondities waarin het zich staande moest houden en de veronderstelde symbiose met de worm *H. innexus*. Ook andere soorten van het genus *Pleurodictyum* worden belicht. Aan het einde van dit artikel wordt duidelijk dat onderzoek belangrijk blijft naar de samenlevende organismen in koraalriffen, zowel in het heden als in het verleden.

Classificatie en naamgeving

Pleurodictyum is een uitgestorven geslacht van tabulate koralen, gekenmerkt door veelhoekige corallieten (Afb. 1). Onderzoekers uit de 18e en de vroege 19e eeuw bogen zich over dit wonderlijke koraal met in het midden de S-vormige kokerworm *Hicetes innexus*. Het kreeg de soortnaam *problematicum* (Afb. 2 en 3). *P. problematicum* is een van de oudst bekende fossielen uit het Devoon van de Eifel en werd in 1771 al genoemd in “Die Naturgeschichte der Versteinerungen zur Erläuterung der Knorr’schen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur” door J.E.I. Walch (1725-1778).

Biostratigrafie

Het Onder-Devoon (416-397,5 Ma) wordt onderverdeeld in het Gedinien (416-411,5 Ma), het Siegenien (411-407,5 Ma) en het Emsien (407,5-397,5 Ma). *P. problematicum* Goldfuss is bekend uit de Oberstadtfeld-Schichten uit de Eifel, waarin het niet zeldzaam is. Het kan tot de gidsfossielen van het Emsien gerekend worden. De Oberstadtfeld-Schichten vormen de oudste etage van het Emsien, de bovenste etage van het Onder-Devoon (\pm 408 Ma). Het koraal wordt al in het Siegenien gesignaleerd (\pm 411 Ma) (Dreef, 2015).

Paleo-ecologie

Tegen het einde van het Siluur botsen de continentale platen van Lau-

rentia en Baltica. Dit resulteerde in de Caledonische gebergtevorming. De afbraakproducten van dit gebergte vormden een dikke laag sediment dat overwegend uit roodbruine zandsteen bestaat en “Old Red Sandstone” wordt genoemd. De kleur ontstond door oxidatie van ijzerverbindingen als gevolg van zeer sterke vertering (Afb. 4). De zuidgrens van dit “Old Red Continent” liep tijdens het Onder-Devoon van Zuid-Ierland via de Ardennen naar Polen. Tijdens deze periode zonk het gebied ten zuiden van het Massief van Brabant, het zuidelijke deel van het Old Red Continent waarvan de Eifel deel uitmaakte, heel geleidelijk. In dit gebied werden gedurende het Onder-Devoon dikke lagen



AFBEELDING 2. | *Pleurodictyum problematicum*. Lokale zwerfsteen omgeving Daun, Eifel, BRD. Coll. A. v.d. Graaf, voorheen coll. J. Dreef.



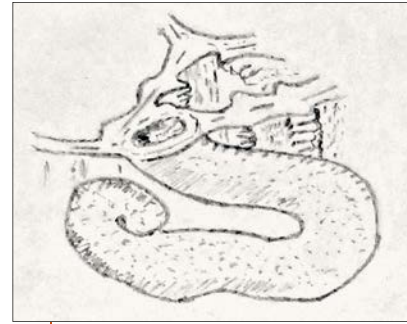
AFBEELDING 3. | *Pleurodictyum problematicum* met halve *Hicetes innexus*. De Domelaar, Markelo. Coll. A. v.d. Graaf.



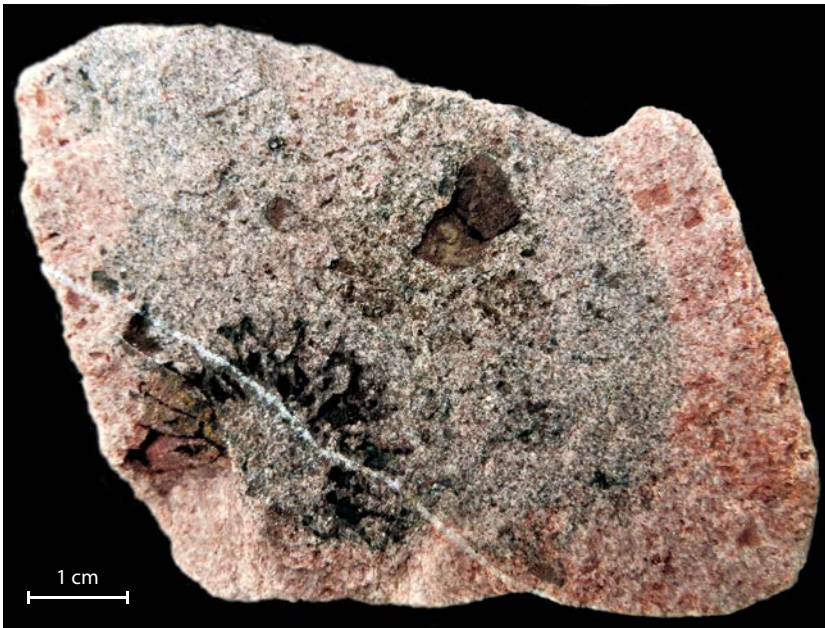
sediment, bestaande uit zand, klei en silt, afgezet. In tegenstelling tot de overvloed aan koralen uit het kalkhoudende Midden-Devoon van de Eifel valt op dat er in het zand- en kleiachtige Onder-Devoon weinig koralen voorkomen. Door de grote hoeveelheid afbraakmateriaal die van het vasteland in zee kwam, bevonden zich toen veel fijne slibdeeltjes in het water (Weertz, 2009). Hierdoor waren de omstandigheden voor koralen niet optimaal, aangezien deze slecht tegen troebel water kunnen. Het koraal *P. problematicum* was echter zo gevormd dat het de modderige substantie door de ruimte tussen de corallieten kon afvoeren.

Het fossiel *P. problematicum*

Het koraal wordt in Devonische kwartsieten en zandstenen gevonden die vaak brachiopoden en zeelielestengels bevatten. Slechts de afdruk van het skelet van het koraal is aanwezig omdat de kalkwanden opgelost zijn (Van der Lijn, 1986). Het cirkel- of ovaalvormige koraal is ca. 3,5-4 cm in doorsnee. Bij nadere beschouwing blijkt dat de corallieten grote wandporiën hebben, waaruit kleine dwarsverbindingen steken. Dit bijzondere tabulate koraal uit het Onder-De-



AFBEELDING 6. | *Hicetes innexus* in *Pleurodictyum problematicum*. Tekening overgenomen uit Geys (1991) met toestemming van de auteur.



AFBEELDING 4. | *Pleurodictyum problematicum*. De Domelaar, Markelo. Coll. A. v.d. Graaf



AFBEELDING 5. | *Pleurodictyum problematicum* met *Hicetes innexus* in spiegelbeeld. Rhederlaag, Collectie L. Verhaard.

voon wordt in het zuidelijk grind als zwerfsteenfossil aangetroffen. Vaak, maar niet altijd, wordt er de wormvormige parasiet c.q. commensaal *Hicetes innexus* in aangetroffen (Van Diggelen & Stemvers-van Bommel, 1987). Deze vormt vaak een S in het midden, maar blijkt ook gespiegeld voor te komen. (Plusquellec, 2019) (Afb. 5). Het koraal leefde samen met de worm, waarvan de koker als een eveneens gefossiliseerd kalkbuisje óp of in het fossiel kan worden gevonden. Omdat de worm een kalkkoker kon maken, behoort *H. innexus* tot de Serpulidae. In deel 4 van “De geschiedenis van het leven” (Geys, 1991) staat een getekende doorsnede van het koraal (fig. 8.27, p. 185, naar Birenheide) waarin men kan zien hoe de worm *H. innexus* zich diep in het koraal genesteld heeft (Afb. 6).

Hechting op hard substraat

Door de modderige, zachte ondergrond in het Emsien waren de larven van *Pleurodictyum* genooddaakt om hard substraat te zoeken om zich op te vestigen. Kolonies vestigden zich gewoonlijk op harde substraten zoals rotsen of schelpen.

Als voorbeelden van organismen waarop het genus zich vasthechtte, kunnen de volgende worden genoemd: In het Onder-Devoon van Duitsland gebruikte de koraallarve van *P. problematicum* vaak de brachiopode *Chonetes sarcinulatus* als basis. *P. styloporum* (Eaton) uit het Midden-Devoon in de Hamilton County (staat New York) hechtte zich altijd op de gastropode *Loxonema* Phillips, 1841 vast. *P. americanum* Roemer, 1876 uit het Midden-Devoon omsluit vaak de aangeboorde en overkorste gastropode *Palaeozygo-*



pleura hamiltoniae Hall, 1860 (Brett & Cottrell, 1982).

Commensalisme, mutualisme of parasitisme?

J. van Diggelen (1991) stelde vast dat we veel fossiele kokerwormen niet afzonderlijk vinden, maar vastgegroeid op de schelpen van mollusken. De wormen vestigden zich op de schelp tijdens het leven van het dier of op de lege schelp nadat het dier gestorven was. Uit onderzoek blijkt dat veel exemplaren op lege brachiopodenschalen zijn gegroeid. Het is niet uitzonderlijk dat de worm *Hicetes* zich in het levende weefsel van de tabulaat *Pleurodictyum* vestigde. In het Paleozoïcum kwam dit vaak voor op invertebraten, waarbij een sporenfossiel achterbleef. In dit geval de kalkkoker van *Hicetes* (Tapanila, 2005).

Het is niet duidelijk of *H. innexus* als commensaal leefde met *P. problematicum*, dan wel parasitair was. Onderzoek heeft echter uitgewezen dat zowel het koraal mét als zonder *Hicetes* een gezonde groei vertoonde (Schuyf, 1965).

Het veelvuldig voorkomen van het koppel en de grote verspreiding ervan, zowel geografisch (van Turkije tot New York, inclusief Europa) als stratigrafisch (Onder- en Midden-Devoon; Clarke, 1921) doen vermoeden dat in ieder geval één van beide organismen voordeel had bij het samenleven (Boucot, 1990). Duidelijk is dat de koraallarve zich steeds op een hard substraat vestigde en dat *H. innexus* zich later in de kolonie nestelde. Het vermoeden waarom de worm zich in het koraal nestelde belicht ik in het afsluitende hoofdstuk. Daarin kom ik ook terug op de veronderstelling dat gezien onderzoek bij recente symbiosen in het algemeen en in het bijzonder tussen het koudwaterkoraal *Lophelia pertusa*, Linnaeus, 1767 en de borstelworm *Eunice norvegica* het bij *P. problematicum* en *H. innexus* wellicht toch ging om een mutualistische relatie, waarbij beide partners profiteren (Mueller *et al.*, 2013).

In ieder geval is het bij de onderstaand beschreven soort *Pleurodictyum americanum* duidelijk dat de samenwerking tussen de worm en het koraal voor beiden voordeel opleverde.

Pleurodictyum americanum

Wellicht bestond er bij deze soort een vorm van mutualisme met de



AFBEELDING 7. | *Pleurodictyum americanum* Roemer (bovenkant). Midden-Devoon (Givetien), Livingston County, New York. By Wilson44691 - Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=16283634>



AFBEELDING 8. | *Pleurodictyum americanum* Roemer (onderkant met gastropode *Palaeozygopleura hamiltoniae* Hall). Midden-Devoon (Givetien), Livingston County, New York. By Wilson44691 - Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=16283634>



worm (Brett & Cottrell, 1982). Studiemateriaal laat zien dat *P. americanum* gewoonlijk groeide op de gastropode *Palaeozygopleura hamiltoniae* (Afb. 7). De gastropode is aangeboord en overkorst, waaruit blijkt dat deze dood of verlaten was. De mondopening van de gastropode is altijd naar onderen gericht. Dit gaf voor de groei van het koraal de meeste stabiliteit op de zachte ondergrond. De serpulide nam plaats in de schelp en zorgde er, voortkruipend over de zeebodem, voor dat het nog jonge koraal zich kon verplaatsen. Zo kon het koppel een te turbulente omgeving ontvluchten of een meer voedselrijke plaats opzoeken (Plusquellec *et al.*, 1999). Zodra de jonge kolonie uitgegroeid was tot volwassen koraal was het (koraal) niet meer afhankelijk van de worm en kon het op de modderige zeebodem blijven liggen zonder erin weg te zakken. Er is een duidelijk verschil tussen *P. americanum* en *P. Pleurodictyum* wat betreft hun samenwerking met een worm. In tegenstelling tot *P. americanum* bevindt de opening van de worm *H. innexus* zich bij *P. problematicum* aan de bovenzijde (oppervlakte) van het koraal. De worm was derhalve niet in staat om het kalkskelet al kruipend voort te slepen. Misschien was het voor de jonge *P. problematicum*, gehecht op rots of schelp en levend in een rustiger zee dan *P. americanum*, niet nodig om zich te verplaatsen. Het volwassen koraal had zich immers zo aangepast dat de modderige substantie door de ruimte tussen de corallieten afgevoerd kon worden.

Tenslotte

We zullen waarschijnlijk nooit te weten komen onder welke condities *H. innexus* met het tabulate koraal *P. problematicum* heeft samengeleefd. Tijdens het opzoeken van huidige symbiosen, specifiek tussen worm en koraal, kwam ik de verrassende uitkomst van een onderzoek uit 2013 tegen. Christina E. Mueller, Department of Ecosystem Studies, Royal Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ-Yerseke) en haar collega's deden onderzoek naar de hedendaagse borstelworm *Eunice norvegica* (Klasse: Polychaeta, waarvan Serpulidae deel uitmaken), die samenleeft met het koudwaterkoraal *Lophelia pertusa* (Linnaeus, 1767). Het blijkt dat de worm meer voedsel kan opnemen door dit te stelen van zijn gastheer het koraal. De voedselopname blijkt twee tot vier keer hoger in aanwezigheid van het koraal. Het koraal past zich aan deze situatie aan door kleinere algendeeltjes te eten die voor de worm minder interessant zijn. Daarnaast versnelt het koraal de opbouw van zijn skelet onder invloed van de worm.

De verkalking van het skelet verbetert zelfs tot vier keer. De worm reageert hierop door te groeien omdat de mondopening van de worm altijd gelijk met of

net boven de oppervlakte van het koraal moet blijven om voedsel af te vangen. De relatie tussen koraal en worm is voor beiden voordelig. Deze samenwerking tussen borstelworm en koraal vond weliswaar in een geheel andere tijd en milieu plaats dan die tussen *Pleurodictyum problematicum* en *Hicetus innexus*, maar stimuleert wel het nadenken over de aard van de relatie tussen laatstgenoemden. Net als de wetenschappers uit de 17e en vroege 18e eeuw verwonderde ook ik mij over dit bijzondere tabulate koraal dat als eenvoudig wordt omschreven.

Er is veel studie naar gedaan en er is veel over te lezen. Dat maakte dat ik bijna kon visualiseren hoe dit wonderlijke koraal zich als larve vestigde in de totale leefgemeenschap. Het is zeker bijzonder te noemen dat ik dit koraal als zwerfsteen in De Domelaar in goed bewaarde toestand heb aangetroffen.

Een woord van dank is op zijn plaats voor Percy van Keulen voor het kritisch doornemen van de tekst, de correcties die hij voor mij heeft doorgevoerd en de waardevolle en opbouwende opmerkingen. Ook bedank ik de medewerkers van firma Van der Heiden te Markelo voor hun gastvrijheid en Jaap Dreef voor zijn expertise en onaflatende hulp.

LITERATUUR

- Boucot, A.J., 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*, Elsevier Science.
- Brett, C.E. & Cottrell, J.F., 1982. *Substrate specificity in the Devonian tabulate coral Pleurodictyum*, *Lethaia* 15, pp. 247–262.
- Diggelen van, J. & Stemvers-van Bommel, J., 1987. *De fossielen van de Devonische Eifel*, *Gea* nr. 1, p. 11.
- Diggelen van, J., 1991. *Fossiele Wormen*, *Gea*, nr. 2, pp. 77-84.
- Dreef, J., 2015. *Paleozoïsche koralen*. Nieuwsbrief nr. 75/4, Verslag van de werkgroep Zwerfstenen en Fossielen, Geologische Vereniging IJsselland, Deventer.
- Geys, J.F., 1991. *De geschiedenis van het leven, deel 4, Devoon*, Publicatie van de Belgische vereniging voor Paleontologie v.z.w., Antwerpen.
- Lijn, van der P., 1986. *Het Keienboek, 7e ongewijzigde druk*, B.V. W.J. Thieme & Cie., Zutphen.
- Mueller, C.E., Lundälv, T., Mittelburg J. & Oevelen, D., 2013. *The symbiosis between Lophelia pertusa and Eunice norvegica stimulates coral calcification and worm assimilation*, published in PLOS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058660>.
- Plusquellec Y., Webb, G.E. & Hoeksema, B.W., 1999. *Automobility in Tabulata, Rugosa, and extant scleractinian analogues: Stratigraphic and paleogeographic distribution of Paleozoic mobile corals*. *Journal of Paleontology*, Volume 73/6, pp. 985-1001.
- Plusquellec, Y., 2019. *Unusual Upper Emsian Tabulata and Rugosa from the Floresta Formation of Columbia*. *Bulletin of Geosciences* 94/4, pp. 441–454.
- Schuyf, P., 1965. *Koralen en koraalriffen, deel 2*. Grondboor & Hamer, pp. 159-171.
- Tapanila, L., 2005. *Palaeoecology and diversity of endosymbionts in Palaeozoic marine invertebrates: trace fossil evidence: Lethaia* 38, pp. 89-99.
- Weertz, J. en E., 2009. *Ontsluitingen van het Onder-Devoon in de Eifel*, *Grondboor & Hamer* 63/1, pp. 6-12.

