

Grondboor en Hamer	1	1982	pag. 11 — 23	12 ill.	Oldenzaal, februari 1982
-----------------------	---	------	-----------------	---------	-----------------------------

Interspecifieke relaties en boringen in enige Silurische stromatoporen

J.H. Stel & E. v.d. Stoep

ABSTRACT

Interactions between stromatoporoids and syringoporines, rugose corals and trepostomes are described. It is demonstrated that the stromatoporoid-syringopore intergrowth cannot be interpreted as commensalism. The stromatoporoid-rugose coral intergrowth is interpreted as neutralism, whereas space competition is demonstrated in the stromatoporoid-trepostome intergrowth. Six types of borings were found in Silurian stromatoporoids from Gotland; three could be ascribed to bivalve borings, the other three to worms.

SAMENVATTING

In dit artikel worden relaties beschreven tussen stromatoporen en syringoporen, rugose koralen en trepostomaten. De aanwezigheid van syringopora buizen in stromatoporen kan niet als kommensalisme worden geïnterpreteerd. De samengroeiing van stromatoporen en rugose koralen wordt als neutralisme beschouwd; die van stromatoporen en trepostomaten als ruimte competitie. In silurische stromatoporen van Gotland zijn zes typen van boringen aangetroffen. De helft hiervan zijn toe te schrijven aan borende bivalven, de rest aan wormen.

INLEIDING

Tussen diersoorten kunnen allerlei banden van afhankelijkheid (= symbiose) ontstaan, die berusten op de voeding. Weisz (1966) maakte onderscheid tussen fakultatieve en obligatoire relaties, waarbij de eerstgenoemde relatie niet van levensbelang is en de organismen dus ook in staat zijn om onafhankelijk van elkaar te leven. Een bekend voorbeeld van een fakultatieve relatie is die tussen een heremietkreeft en een zeeanemoon. De heremietkreeft beschermt zijn zacht en kwetsbaar achterlijf door in een verlaten schelp van een wulk te gaan wonen. Deze schelp bewijst zo voor de tweede maal zijn dienst. Dergelijke schelpen zijn echter dikwijls begroeid met zeeanemonen, die op deze wijze een grotere beweeglijkheid verkrijgen. Het voordeel voor de zeeanemoon is dus het verkrijgen van een groter voedselareaal terwijl de heremietkreeft door de begroeiing van de schelp gecamoufleerd wordt.

Het effect van een relatie tussen twee diersoorten kan of wel voor beide voordelig (mutualisme) ofwel voor één van beiden voordelig zijn, zonder dat de andere hiervan schade ondervindt (kommensalisme). Is dit laatste wel het geval dan spreekt men van parasitisme. De invloed van een relatie kan dus zowel neutraal (0), positief (+) als negatief (–) zijn. Op grond van deze overwegingen onderscheidt Odum (1972) negen typen van relaties tussen twee diersoorten (fig. 1). Het is gebleken, dat negatieve relaties (competitie en amensalisme) dikwijls tot positieve relaties evolueren.

Type van relatie	species		Aard van de relatie
	1	2	
Neutralisme	0	0	Geen wederzijdse beïnvloeding
Kompetitie, type I	-	-	Rechtstreekse wederzijdse belemmering
Kompetitie, type II	-	-	Indirekte wederzijdse belemmering bij voedselgebrek
Amensalisme	-	0	Species 2 hindert species 1; species 1 hindert species 2 niet
Parasitisme	+	-	Species 1 heeft voordeel, species 2 nadeel van relatie parasiet (species 1) gastheer
Predatie	+	-	Species 1 heeft voordeel, species 2 nadeel van relatie predator (species 1) prooi
Kommensalisme	+	0	Kommensaal (species 1) heeft voordeel van de relatie terwijl de gastheer (species 2) geen nadeel ondervindt
Protokoöperatie	+	+	De relatie is voor beide voordelig, maar is niet noodzakelijk (fakultatieve relatie)
Mutualisme	+	+	De noodzakelijke relatie is voor beide voordelig (obligatoire relatie)

Fig. 1 Typen van relaties tussen twee organismen volgens Odum, 1971.

Bij negatieve relaties wordt een nadelige of remmende invloed op één van beide diersoorten uitgeoefend. Een voorbeeld hiervan is de lintworm, een darmparasiet, bij de mens.

Kompetitie is een negatieve relatie, waarbij beide diersoorten elkaar nadelig beïnvloeden. Kompetitiereacties betreffen dikwijls voedsel, ruimte, licht etc. Kompetitie is een belangrijk mechanisme in de natuurlijke selectie, omdat dit ertoe kan leiden dat de ene soort de andere vervangt of dwingt op een andere plaats te gaan leven! Kompetitie kan soms ook bij fossielen worden waargenomen (fig. 8). Kommensalisme is een positieve relatie waarbij het ene organisme voordeel ondervindt terwijl de andere een te verwaarlozen nadeel heeft. Dergelijke relaties worden dikwijls bij sessiele mariene organismen aangetroffen. Een voorbeeld hiervan is het voorkomen van kleine krabben in de mantelholte van oesters of de aanwezigheid van visjes in de cloaca van zeekomkommers. Evolutionair gezien is het echter maar een kleine stap van kommensalisme naar parasitisme aan de ene kant en van kommensalisme naar protokoöperatie en mutualisme aan de ander kant. Kommensalisme in fossielen is dan ook onwaarschijnlijk.

Evenals tussen recente dieren relaties voorkomen, zal dat ook vroeger het geval geweest zijn. Sporenfossielen kunnen soms meer informatie geven over dergelijke relaties in fossiele levensgemeenschappen. Volgens Cameron (1969) kunnen sporenfossielen op grond van de hardheid van het substraat in de volgende hoofdgroepen worden verdeeld:

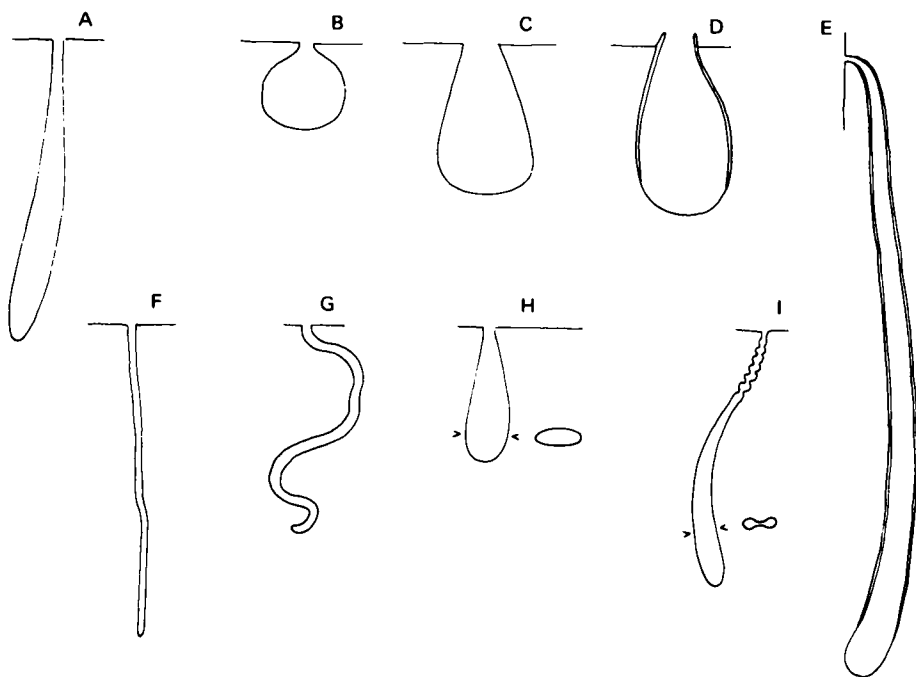
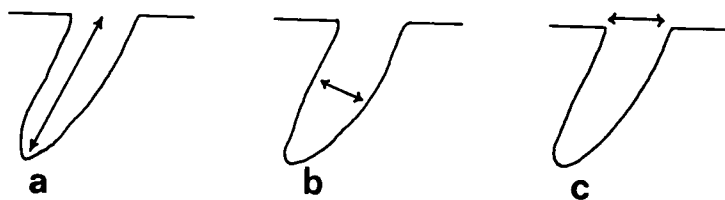


Fig. 2 Morfologische variatie in het ichnogenus *Trypanites* Mägdefrau (Bromley, 1972).

- 1 Graafgangen en de hiermee geassocieerde 'tracks', 'trails' en 'resting marks' worden in een ongeconsolideerd sediment gevormd. Dergelijke sporen wijzen dikwijls op een bepaald ethologisch gedrag van de dieren die de sporen gevormd hebben. In de ethologische klassifikatie van Seilacher (1953) worden deze sporenfossielen dan ook op grond van het gedrag dat deze suggereren, gegroepeerd in weide-, voedings-, rust-, woon- en kruipsporen.
- 2 Boringen en de hiermee samenhangende 'bitings', 'raspings' en 'etchings' worden in verhard sediment (hout, het skelet van een ander dier) gemaakt. Hoewel deze sporen eveneens op een bepaald gedrag van het organisme wijzen (meestal op het maken van een veilige woonplaats) is een ethologische klassifikatie niet zinvol omdat de vorm van deze sporen dikwijls ten nauwste samenhangt met de morfologie van het dier dat het spoor vormt.

De aanwezigheid van gastorganismen zal vervormingen van de skeletstructuur van de gastheer tot gevolg hebben. De aanwezigheid van een gastorganisme kan dan ook door zowel de borende activiteiten van de gast als door inmetzelings reacties van de gastheer worden vastgelegd. Bromley (1970) beschouwde zowel boringen in een substraat als holten, die het gevolg zijn van het inmetzelen van de

Fig. 3 De gemeten parameters: lengte, diameter, diameter van de opening.



gast in het skelet van de gastheer als hard substraat sporenfossielen. Met name inmetzelingsreacties tonen aan dat de gastheer leefde toen de gast zich vestigde. In dergelijke gevallen kan men proberen de relatie tussen de endobiont en de gastheer te interpreteren.

Bromley (1970) klassificeerde boringen op grond van de morfologie in de volgende groepen:

- 1 Ondiepe gaten tot niet al te diepe groeven. Deze sporen worden vooral gevormd door gastropoden (*Patella* Linné), mollusken (chitons) en echinoïden.
- 2 Zakvormige boringen met één opening. Deze sporen worden vooral gevormd door sipunculide en polychaete wormen, echinoïden, bivalven en crustaceën. In een latere publikatie groepeerde Bromley (1972) deze boringen in het ichnogenus *Trypanites* Mägdefrau (fig. 2).
- 3 Buisvormige boringen met twee ingangen. Deze sporen werden gevormd door sipunculide en polychaete wormen.
- 4 Sterk vertakte boringen met vele openingen. Deze sporen worden gevormd door thallophyten, sponzen (*Cliona* Grant) en bryozoën.
- 5 Kleine gaten ter grootte van een speldenprik. Deze sporen worden gevormd door korstmossen en algen.
- 6 Grote gaten in schelpen. Deze sporen zijn dikwijls het gevolg van de predatie door platwormen, gastropoden en cephalopoden (b.v. *Octopus*).

Wat de boringen, die door bivalven gemaakt zijn betreft, is het dikwijls mogelijk om het borende organisme te identificeren door de boring te vergelijken met die van een recente bivalve. Bovendien wordt de schelp van de borende bivalve dikwijls nog in de boring aangetroffen.

De interpretatie van de andere boringen stuit echter dikwijls op grote problemen omdat vele borende organismen dezelfde variatie in grootte, vorm en diepte van de boringen laten zien. Tevens kan de vorm van de boringen van een groep (familie, genus, species) van borende organismen onder invloed van ecologische factoren veranderen. Onder normale omstandigheden maken boormossels min of meer knotsvormige niet gebogen boringen met een cirkelvormige opening. Als de dieren echter in grote aantallen voorkomen kan de boring een gebogen vorm aannemen om naburige individuen te mijden. In extreme gevallen hebben de boringen zelfs een langgerekte, kronkelende vorm! De verhouding tussen de lengte en de diameter van de boringen en de schelpen van boormossels blijkt ook sterk afhankelijk te zijn van de hardheid van het substraat; in zachtere substraten zijn de boringen dikwijls langer dan in hardere substraten.

Afgezien van deze problemen zal men er bij de interpretatie van boringen ook rekening mee moeten houden, dat gelijkvormige boringen door zeer verschillende organismen gemaakt kunnen zijn (fig. 2). Bovendien moet men er, zoals Seilacher (1969) bij eendemossels aantoonde, rekening meehouden dat de grootte en de vorm van boringen aan evolutionaire processen onderhevig kunnen zijn.

Gezien de bovengenoemde problemen is het zinvol om een duidelijk onderscheid te maken tussen de morfologische beschrijving en de paleobiologische interpretatie van een boring. Bromley (1970) stelde dan ook voor om boringen, ook als het borende organisme bekend is, als ichnospecies te beschrijven. Boringen die lijken op die van recente boorsponzen zouden als leden van het ichnogenus *Entobia* Bronn beschreven moeten worden en niet als leden van het genus *Cliona*.

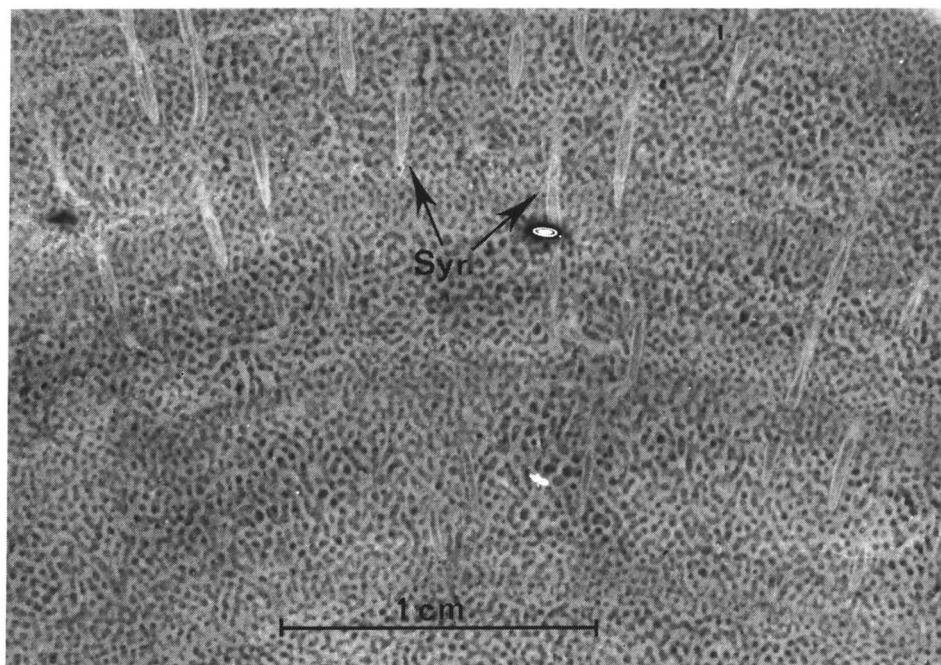


Fig. 4 Intergrowth tussen syringopoor en stromatopoor. Dergelijke fossielen worden dikwijls als zwerfsteen gevonden.

MATERIAAL EN METHODEN

De volgende kolonies werden tijdens dit onderzoek bestudeerd:

- elf kolonies van *Densastroma pexisum* (Yavorsky) uit het Onder Siluur (Visby Beds, Ireviken) van Gotland, Zweden.
Collectie: Stel.
- een kolonie van *Diplostroma yavorskyi* Nestor die als zwerfsteen is gevonden.
Collectie: Natuurhistorisch Museum. Groningen.
- een kolonie van *Stromatopora venukovi* Yavorsky uit het Boven Siluur (Hemse Beds, Asarve) van Gotland, Zweden.
Collectie: Stel.

De kolonies zijn in plakjes gezaagd met een dikte van 0,5 - 1,0 cm. Hiervan zijn acetaatpeelings en slijpplaatjes gemaakt. Deze werden onder een binoculair bij zowel opvallend als doorvallend licht bestudeerd. De lengte en de diameter van een sporenfossiel zijn gemeten zoals in figuur 3 is aangegeven.

BESCHRIJVING VAN HET HARDE SUBSTRAAT

Densastroma pexisum (Yavorsky, 1929)

1929 *Actinostroma pexisum* sp. nov. - Yavorsky, p. 82, pl. 6, figs. 1, 2.

1966 *Densastroma pexisum* (Yavorsky) - Nestor, p. 37, pl. 13, fig. 1; pl. 14, figs. 1, 2.

1969 *Densastroma pexisum* (Yavorsky) - Mori, p. 72-75, pl. 9, figs. 1-7; pl. 12, figs. 1, 2; pl. 13, figs. 1, 2.

Materiaal: Elf kolonies uit de Onder Visby Beds van Gotland (Ireviken 2 + 3).
Collectie: Stel, nrs. 77001, 77002, 77005, 77018, 77026, 77043, 77046, 77059, 77109, 77111 en 77112.

s p e c i e s	intergrowth met				totaal aantal stromato- poren kolonies
	Syringo- poor		Rugoos		
	n	%	n	%	
Clathrodictyidae	21	40	9	17	53
<i>Clathrodictyon convictum</i> Yavorsky	13	68	3	16	19
<i>Eoelmadictyon robustum</i> Nestor	4	15	-		26
<i>Diplostroma yavorskyi</i> Nestor	4	50	6	75	8
Actinostromatidae	-	-	10	12	86
<i>Plectostroma scaniense</i> Mori	-	-	10	12	86
Stromatoporidae	25	15	9	6	164
<i>Stromatopora carteri</i> Nicholson	3	23	3	23	13
<i>Stromatopora discoidea</i> (Lonsdale)	1	100	-	-	1
<i>Stromatopora</i> cf. <i>pseudotuberculata</i> Riabinin	2	17	-	-	12
<i>Stromatopora venukovi</i> Yavorky	13	59	3	14	22
<i>Stromatopora bekkerei</i> Nestor	1	10	1	10	10
<i>Parallelostroma tenellum</i> Mori	3	33	-	-	9
<i>Parallelostroma typicum</i> (Rosen)	2	2	2	2	97

Fig. 5 De aanwezigheid, in aantallen en percentages, van syringoporen en/of rugose koralen in stromatoporen (Mori, 1970).

Beschrijving: De kolonies zijn kegel- en klokvormig. De kegelvorm komt in ons materiaal het meest voor. De stromatoporenkolonies zijn 3, 5 - 6, 5 cm hoog en hebben een diameter van 4, 5 - 9.5 cm. Astrorhizae zijn niet aanwezig. Het skelet bestaat uit zeer fijne laminae en pijlers. Op een lengte van 1 mm komen ruim 20 laminae voor.

Opmerkingen: Mori (1967) beschrijft in enkele kolonies uit de Slite Beds de aanwezigheid van inkomplete kanalen, die homoloog zouden zijn aan astrorhizae. In ons materiaal zijn dergelijke kanalen niet waargenomen. Boringen komen in de kolonies veel voor.

Verspreiding: *Densastroma pexisum* is beschreven uit het Siluur (Wenlock) van Gotland en Estland.

Diplostroma yavorskyi Nestor, 1966

1966 *Diplostroma yavorskyi* sp. nov. - Nestor, p. 29, pl. 9, fig. 4; pl. 10, figs. 4, 5.

1968 *Diplostroma yavorskyi* Nestor - Mori, p. 71-72, pl. 2, figs. 5, 6; pl. 24, figs. 5, 6.

Materiaal: Een fragment van een kolonie; zwerfsteen, Groningen, Nederland.

Collectie: Natuurhistorisch museum, Groningen, nr. 1476/10.

Beschrijving: De kolonie was vermoedelijk halfbolvormig. Astrorhizae zijn niet waargenomen. De laminae hebben een dikte van 0,07-0,13 mm. Er komen 2-3 laminae per mm voor. De pijlers hebben een diameter van 0,07-0,10 mm; er komen 3 per mm voor.

Verspreiding: *Diplostroma yavorskyi* is beschreven uit het Siluur (Wenlock en Ludlow) van Gotland en Estland.

Stromatopora venukovi Yavorsky, 1929

1929 *Stromatopora venukovi* sp. nov. - Yavorsky, p. 99, pl. 11, figs. 8, 9.

1979 *Stromatopora venukovi* Yavorsky - Mori, p. 126-127, pl. 13, figs. 5, 6; pl. 14, figs. 1, 2.

Materiaal: Een kolonie uit de Hemse Beds van Gotland (Asarve).

Collectie: Stel AF

Beschrijving: De kolonie is halfbolvormig en het skelet is uit het voor dit genus typerende netwerk van kalkplaatjes opgebouwd. In dwarsdoorsneden is de ruimte tussen twee laminae cirkelvormig; in lengtedoorsneden heeft deze ruimte een onregelmatige vorm. Dunne dissepimenten worden soms aangetroffen. Astrorhizae komen veel voor en zijn duidelijk te zien op het bovenoppervlak van de kolonie.

Opmerkingen: Evenals in het holotype wordt in deze kolonie een intergrowth met een syringopoor aangetroffen.

Verspreiding: *Stromatopora venukovi* is beschreven uit het Siluur (Wenlock en Ludlow) van Gotland en Podolie.

ASSOCIATIE MET ANDERE ORGANISMEN

Intergrowth tussen stromatoporen en syringoporen.

De aanwezigheid van verticale buizen (fig. 4) in stromatoporen is een bekend verschijnsel. Deze buizen werden in de oudere literatuur abusievelijk als delen van het stromatoporenskelet beschouwd. Op grond van het voorkomen van dergelijke buizen richtte Philips (1841) het genus *Caunopora* en Bargatzky (1881) het genus *Diapora* op. Nicholson (1886-1892) toonde echter aan, dat deze buizen geen onderdeel van het stromatoporenskelet uitmaken maar het skelet van een tabulaat (*Syringopora* Goldfuss) is.

Mori (1970) interpreteerde deze samengroeiing (intergrowth) als kommensalisme, zonder evenwel het voordeel te verklaren, dat een van de twee organismen van deze relatie zou ondervinden. Omdat deze intergrowth alleen werd aangetroffen in stromatoporen die tot de Clathrodictyidae en Stromatoporidae behoren, vermoedt Mori, dat de min of meer uitgesproken horizontale skeletopbouw van deze stromatoporen de vestiging van *Syringopora*-larven gunstig beïnvloedde. Het uit pilaren opgebouwde skelet van stromatoporen zoals *Labechia* M. Edwards & Haime en *Actinostroma* Nicholson zou anderzijds vestiging van larven verhinderen. Deze conclusie is, zoals verderop blijkt, voorbarig en er is geen enkele reden om aan te nemen, dat *Syringopora*-larven zich konden vestigen in de weefsellaag die zich op het stromatoporoïde sponzenskelet bevond.

Mori beschouwde de relatie tussen *Syringopora* en de bovengenoemde stromatoporen als een fakultatieve relatie omdat de leden ook, met name in mergelige afzettingen, onafhankelijk kunnen voorkomen. Hoewel deze intergrowth tussen bepaalde stromatoporen en *Syringopora* inderdaad alleen in het rifmilieu wordt aangetroffen, betekent dit echter niet dat alle stromatoporen a priori deze intergrowth laten zien. Uit fig. 5 blijkt dat slechts bij 20% van de stromatoporen, waarbij de intergrowth zou kunnen voorkomen, deze zich ook daadwerkelijk heeft ontwikkeld. Dat deze intergrowth niet bij stromatoporen, die in mergelige afzettingen voorkomen, wordt aangetroffen behoeft ons niet te verbazen, omdat in dergelijke meer modderige milieus juist andere soorten van stromatoporen leven. Bovendien is hier de strijd om het verkrijgen van een plaatsje veel minder intensief dan in het rifmilieu. Juist gezien het feit, dat in een rif de strijd om ruimte zeer intensief is, behoeft het ons niet te verbazen, dat in dit milieu de stromatopoor - *Syringopora* intergrowth voorkomt. Wij vermoeden dan ook dat deze intergrowth ontstond

doordat een stromatopoor zich tussen de takken van een syringopoor ontwikkelde. Opvallend is dat bij dezelfde stromatoporen, waarbij een intergrowth met *Syringopora* voorkomt, ook een intergrowth met rugose koralen kan worden aangetroffen. Uit figuur 5 blijkt dat in beide gevallen bij stromatoporen die tot de Clathrodictyidae behoren veel vaker een intergrowth voorkomt dan bij stromatoporen die tot de Stromatoporidae behoren.

De interpretatie van deze stromatopoor - syringopoor relatie is niet eenvoudig omdat wij geen enkele duidelijke wederzijdse reactie hebben kunnen vaststellen, die bewijzen zou, dat beide organismen inderdaad tegelijkertijd geleefd hebben. Mocht dit, wat wij vermoeden, toch het geval geweest zijn, dan nog is het niet waarschijnlijk dat de dieren veel last van elkaar ondervonden omdat het syringoporenskelet vermoedelijk ruim boven het stromatoporenoppervlak zal hebben uitgestoken. Hierop wijzen zowel de lengte van, als de manier waarop het min of meer horizontale gedeelte van nieuwe syringoporenbuizen door de stromatopoor is overgroeid.

Intergrowth tussen stromatoporen en rugose koralen.

In stromatoporenkolonies worden dikwijls de skeletten van rugose koralen aangetroffen. Mori (1970) veronderstelde dat ook hier sprake van kommensalisme zou zijn. Opvallend is echter dat deze intergrowth eveneens hoofdzakelijk voorkomt bij stromatoporen die in het rifmilieu leven. Evenals bij de hierboven besproken intergrowth is de stromatopoor - rugose intergrowth vermoedelijk ook het gevolg van intensieve ruimtekompetitie!

Net zoals de door Mori (1970, Pl. 21, fig. 1) afgebeelde rugose in *Plectostroma* bevindt het koraal, dat in ons materiaal werd aangetroffen, zich in levenspositie. Immers als dit koraaltje (fig. 6), door welke oorzaak dan ook, op de stromatopoor was gesedimenteerd dan zou men verwachten dat het op zijn kant zou liggen. Zowel de oriëntatie van het koraal in de stromatopoor als de wijze waarop het koraal door de stromatopoor is overgroeid wijzen er dus op dat beide dieren tegelijkertijd geleefd hebben. Omdat er ten eerste geen enkele afwijking in het ritme waarmee de laminae werden afgezet en ten tweede geen sedimentbedekking onder het koraal is gevonden, nemen wij aan dat een larve zich in het weefsel van de spons heeft kunnen vestigen.

Er zijn echter geen aanwijzingen gevonden die een positieve of negatieve relatie tussen beide dieren suggereren. Stromatoporoïde sponzen voedden zich met organisch materiaal en phytoplankton dat ze uit het water filtreerden. Rugose koralen zijn daarentegen passieve carnivoren die zich met zoöplankton voedden (Kapp, 1975). Het rugose koraal kan voor zijn voedsel dus niet aangewezen zijn geweest op de stromatopoor. Er kan derhalve ook geen sprake van voedselkompetitie of parasitisme geweest zijn. De relatie is dan ook als neutralisme in de zin van Odum (1971) geïnterpreteerd.

Intergrowth tussen stromatoporen en trepostomaten.

Op stromatoporen kolonies werden allerlei epibionten, zoals bryozoën en aulopora's aangetroffen. Meestal vestigden deze organismen zich op dode kolonies of op dode gedeelten van een kolonie. Dit laatste was meermalen het geval in de kolonie die in fig. 7 is afgebeeld. Onder invloed van de ecologische omstandigheden (Stel, 1978) waaronder deze stromatopoor groeide, stierf regelmatig een deel van het weefsel af. Dit verschijnsel wordt ook veelvuldig bij recente sponzen waargenomen. Op een dergelijke plaats ontstond vervolgens een trepostomate bryozoënkolonie die echter vrij snel weer door de niet gestorven delen van de stromatopoor werd overgroeid. Boven in de stromatopoor zien wij een grote bryozoënkolonie die

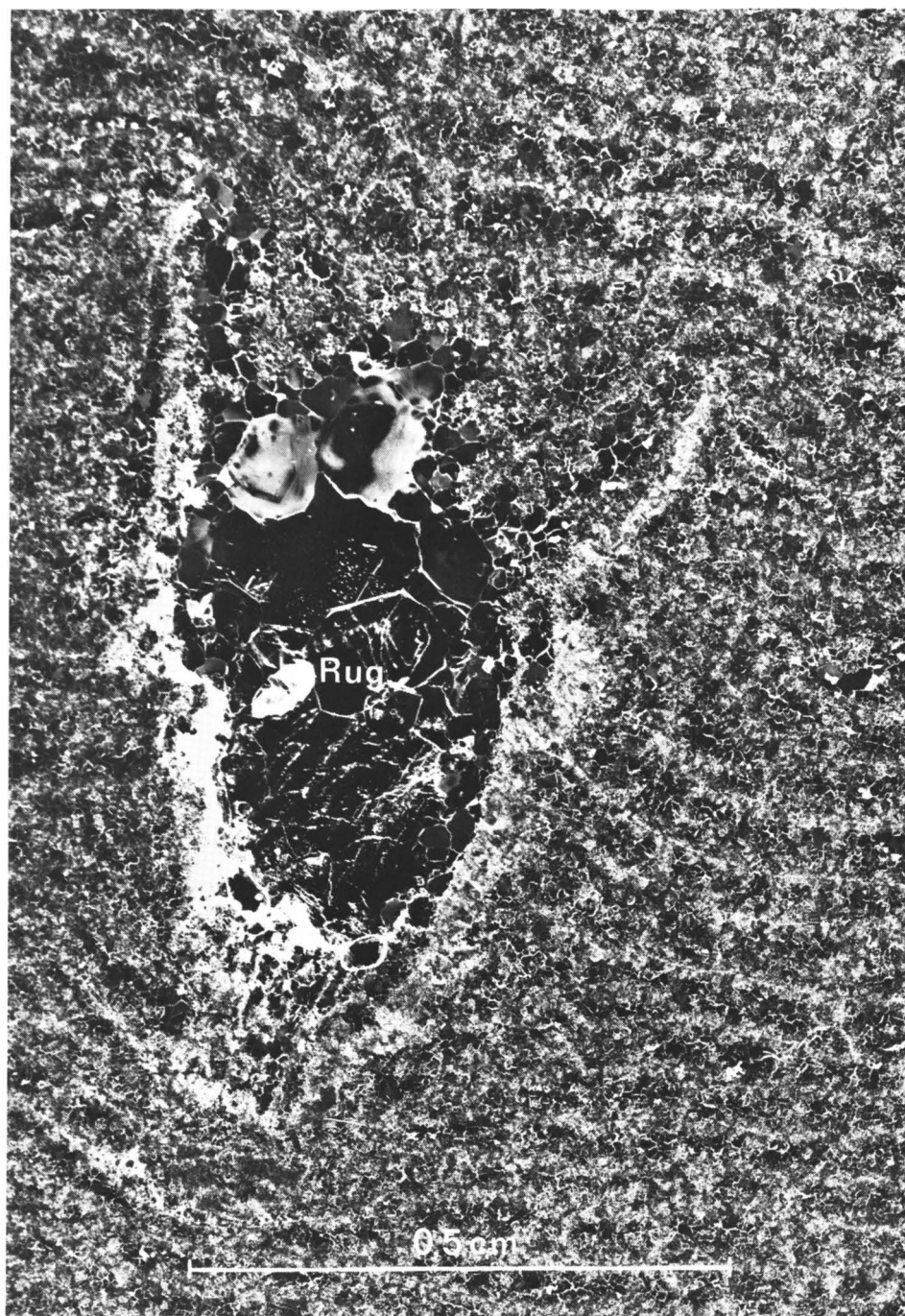


Fig. 6 Intergrowth van *Diplostroma yavorskyi* en een solitaire rugose koraal.
 Zwerfsteen, Groningen. Collectie: Natuurhistorisch Museum, Groningen.
 Nr. 1476/10.

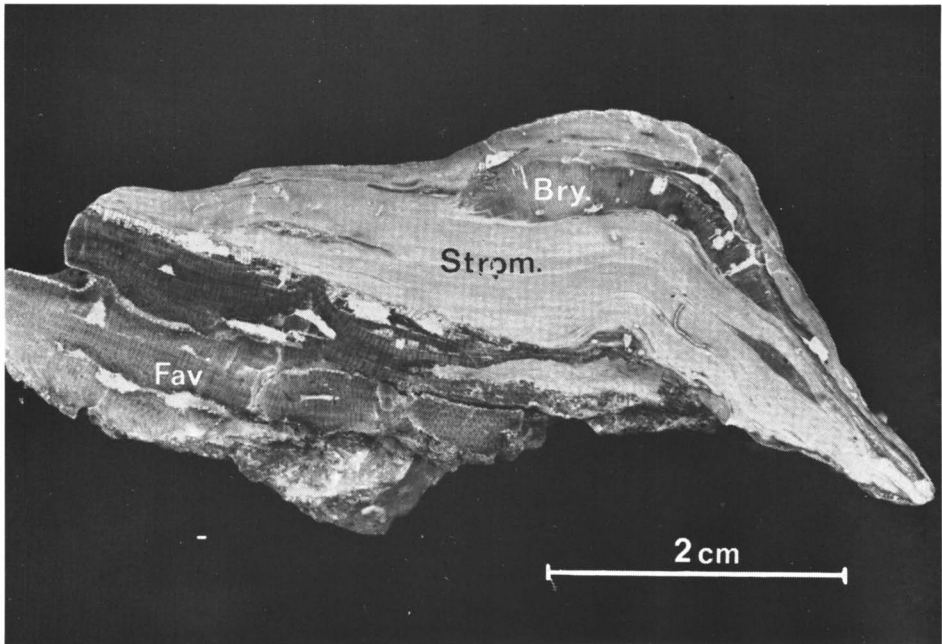
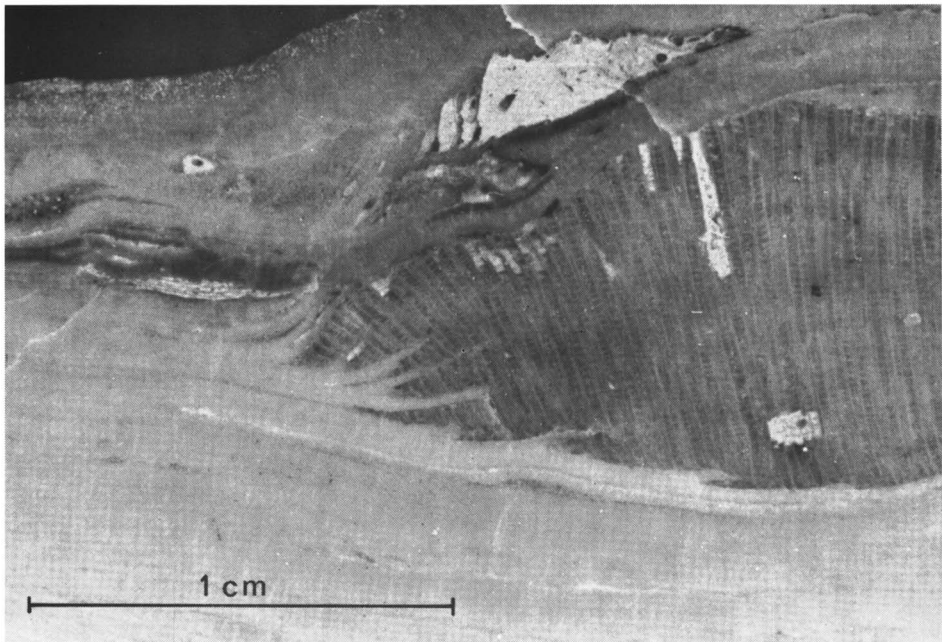


Fig. 7 Stromatopoor (Strom), die een favosietenkolonie (Fav) als substraat gebruikte en competitie met een trepostomate bryozoë (Bry) laat zien. Siluur (Visby Beds), Gotland.

Fig. 8 Detail van figuur 7. Vingervormige vergroeiingen van de bryozoë met de stromatopoor wijzen op ruimte competitie.



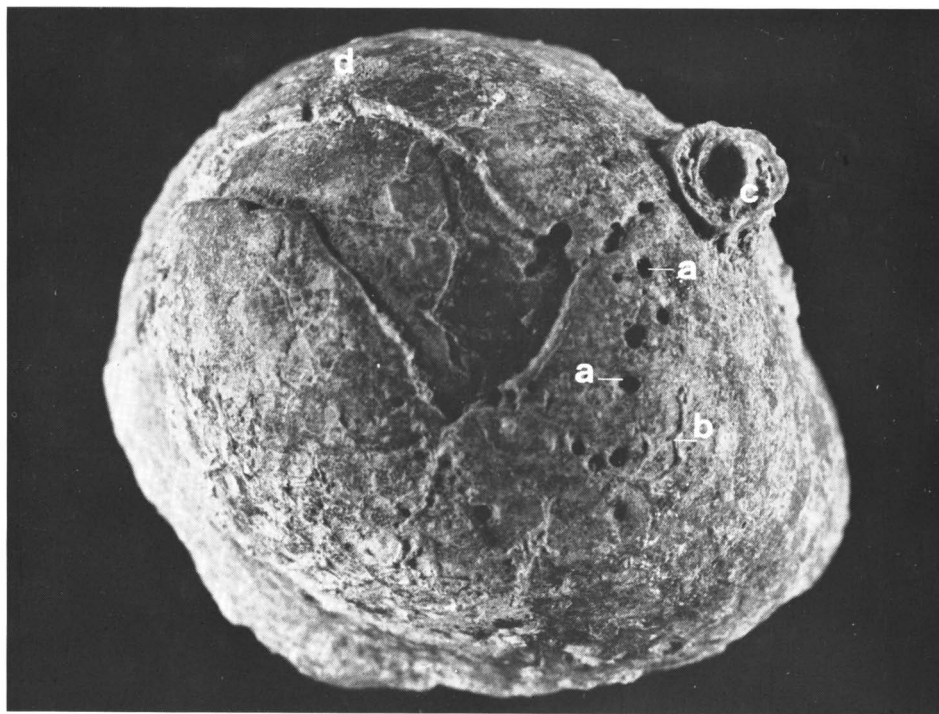


Fig. 9 Kolonie van *Densastroma pexisum*. Siluur (Visby Beds) Gotland, Nr. 77002.
a. boring, b. *Aulopora* sp., c. rugose koraal, d. bryozoë.

lateraal duidelijk vingervormige vergroeiingen (fig. 8) met de stromatopoor laat zien. Deze vergroeiingen wijzen op competitie tussen beide dieren. Uiteindelijk is de bryozoënkolonie geheel door de stromatopoor overgroeid.

Afgezien van deze ruimtekompentie is het niet verantwoord om verdere uitspraken over mogelijke relaties tussen deze bryozoë en de stromatopoor te doen, omdat de systematische rangschikking van de trepostomata opnieuw in discussie is. Hoewel de trepostomaten meestal tot de bryozoën gerekend worden is het zeer wel mogelijk, dat groepen van deze palaeozoïsche fossielen geen bryozoën zijn maar, evenals de chaetetiden, tot de sponzen gerekend moeten worden.

SPORENFOSSIELEN IN STROMATOPOREN

In stromatoporenkolonies kan men vooral aan de top een aantal ronde gaatjes zien (fig. 9) met een diameter van 0,5-5,0 mm. Deze gaatjes worden beschouwd als boringen, omdat in longitudinale sneden de sporen dwars door de laminae gaan en er geen enkele reactie in het verloop van de laminae (fig. 10) te zien is. Dit is wel het geval bij sedimentbedekkingen en bij de reeds beschreven intergrowth van het rugose koraal met *Diplostroma yavorskyi*. Bij de sedimentbedekkingen lopen de laminae evenwijdig aan het oppervlak van het sediment (fig. 10).

De boringen zijn gewoonlijk loodrecht op het oppervlak georiënteerd. De lengte varieert van 1,5 - 26 mm. De langste boring wordt aangetroffen in de zijkant van nr. 77005 (fig. 11). De diameter van de opening van deze gekronkelde boring is 4 mm. In een kolonie (nr. 77026) werden aan de rand van de onderkant van de kolonie een aantal kleine boringen (diameter $\pm$ 1 mm) aangetroffen. Deze boringen zijn vermoedelijk gemaakt in een omgedraaide kolonie of in een kolonie waarvan de

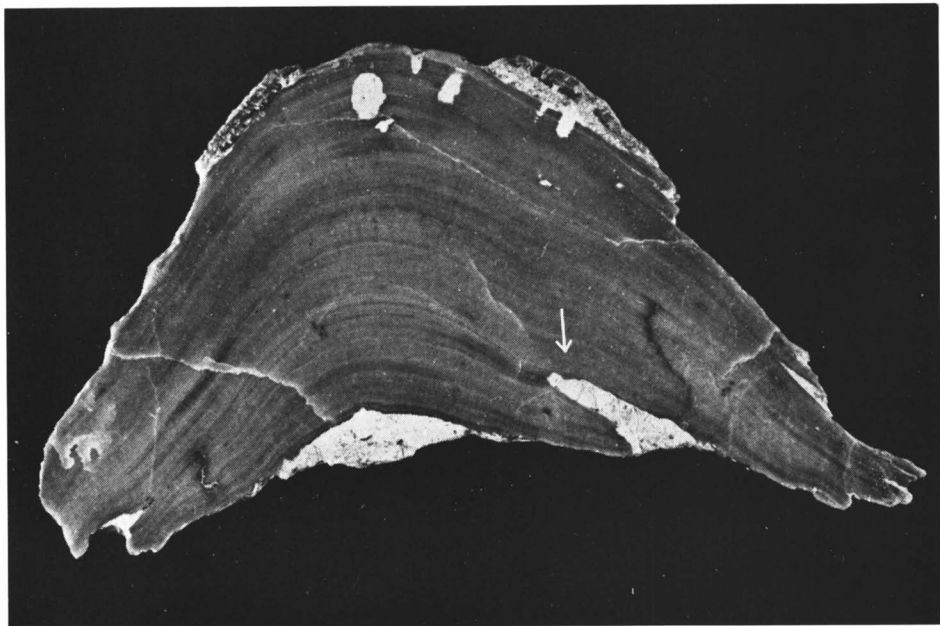
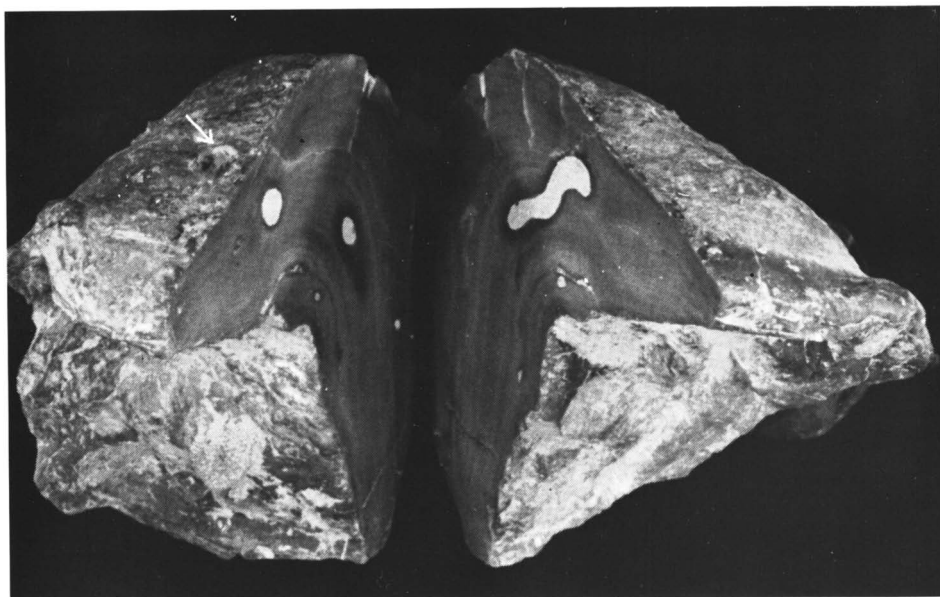


Fig. 10 Longitudinale snede van een *Densastroma pexisum* kolonie. Siluur (Visby Beds) Gotland, Nr. 77001. De boringen gaan dwars door de laminae, terwijl bij sediment bedekkingen (pijltje) de laminae evenwijdig aan het sedimentoppervlak lopen.

Fig. 11 Een doormidden gezaagde kolonie van *Densastroma pexisum* met een gekronkelde boring. De opening van deze boring bevindt zich in de zijkant van de kolonie (pijltje). Siluur (Visby Beds), Gotland, Nr. 77005.



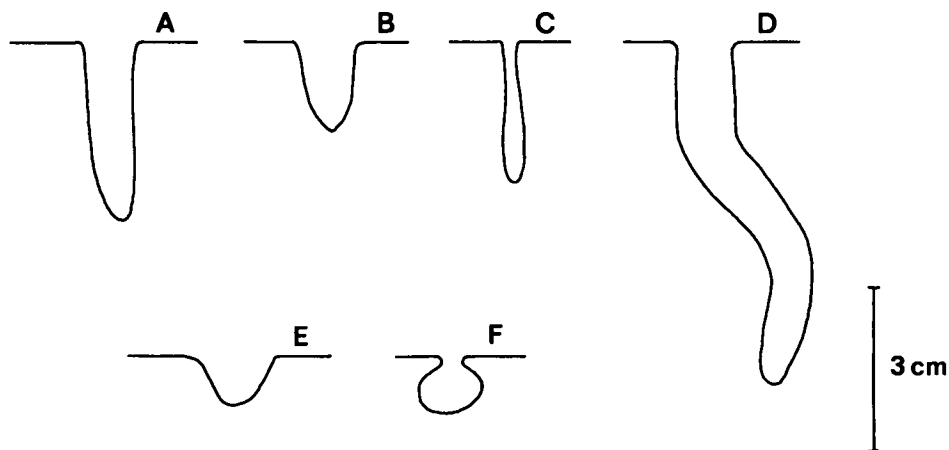


Fig. 12 Typen van boringen in de kolonies van *Densastroma pexisum*.

onderkant niet direct op het sedimenoppervlak lag. Enkele boringen hebben geen zichtbare opening aan het oppervlak, doordat deze later door epibionten zijn bedekt.

In de stromatoporenkolonies zijn zes typen van boringen te herkennen. In navolging van Bromley (1972) zijn type B, E en F (fig. 12) mogelijk toe te schrijven aan bivalven, terwijl type A, C en D vermoedelijk door wormen zijn gemaakt.

LITERATUUR

- BARGATZKY, A., 1881 - Die Stromatoporen des rheinischen Devons. - Verh. naturhist. Vereins Preuss. Rheinlande Westfalens, 38: 233-304.
- BROMLEY, R.G., 1970 - Borings as trace fossils and *Entobia cretaceae* Portlock, as an example. In: T.P. Crimes & J.C. Harper. Trace fossils. - Seel House Press, Liverpool: 49-90.
- BROMLEY, R.G., 1972 - On some ichnotaxa in hard substrates with a redefinition of *Trypanites* Mägdelfrau. - Paläont. Z., 46: 93-97.
- CAMERON, B., 1969 - Paleozoic shell-boring annelids and their trace fossil. - Am. Zoologist, 9: 689-703.
- KAPP, U.S., 1975 - Paleoeology of Middle Ordovician stromatoporoid mounds in Vermont. - Lethaia, 8: 199-202.
- MORI, K., 1969 - Stromatoporoids from the Silurian of Gotland, I. - Stockh. Contr. Geol., 19: 1-100.
- MORI, K., 1970 - Stromatoporoids from the Silurian of Gotland, II. - Ibidem, 22: 1-152.
- NICHOLSON, H.A., 1886-1892 - A monograph of the British Stromatoporoids. - Paleont. Soc. London: 1-234.
- ODUM, E.P., 1971. Fundamentals of Ecology. - W.B. Saunders, London, 3e ed.: 211-233.
- PHILIPS, J., 1841. Figures and descriptions of the Palaeozoic fossils of Cornwall, Devon, and West-Somerset. - Longman, Brown, Green & Longmans, London: 1-231.
- SEILACHER, A., 1953. Studien zur Palichnologie, I. Über die Methoden der Palichnologie. - N. JB. Geol. Paläont. Abh., 96: 421-452.
- SEILACHER, A., 1969 - Paleoeology of boring barnacles. - Am. Zoologist, 9: 705-719.
- STEL, J.H., 1978 - Environment and quantitative morphology of some Silurian tabulates from Gotland. - Scripta Geol., 47: 1-75.
- WEISZ, P.B., 1966 - The science of Zoology. - McGraw Hill, New York: 467-476.