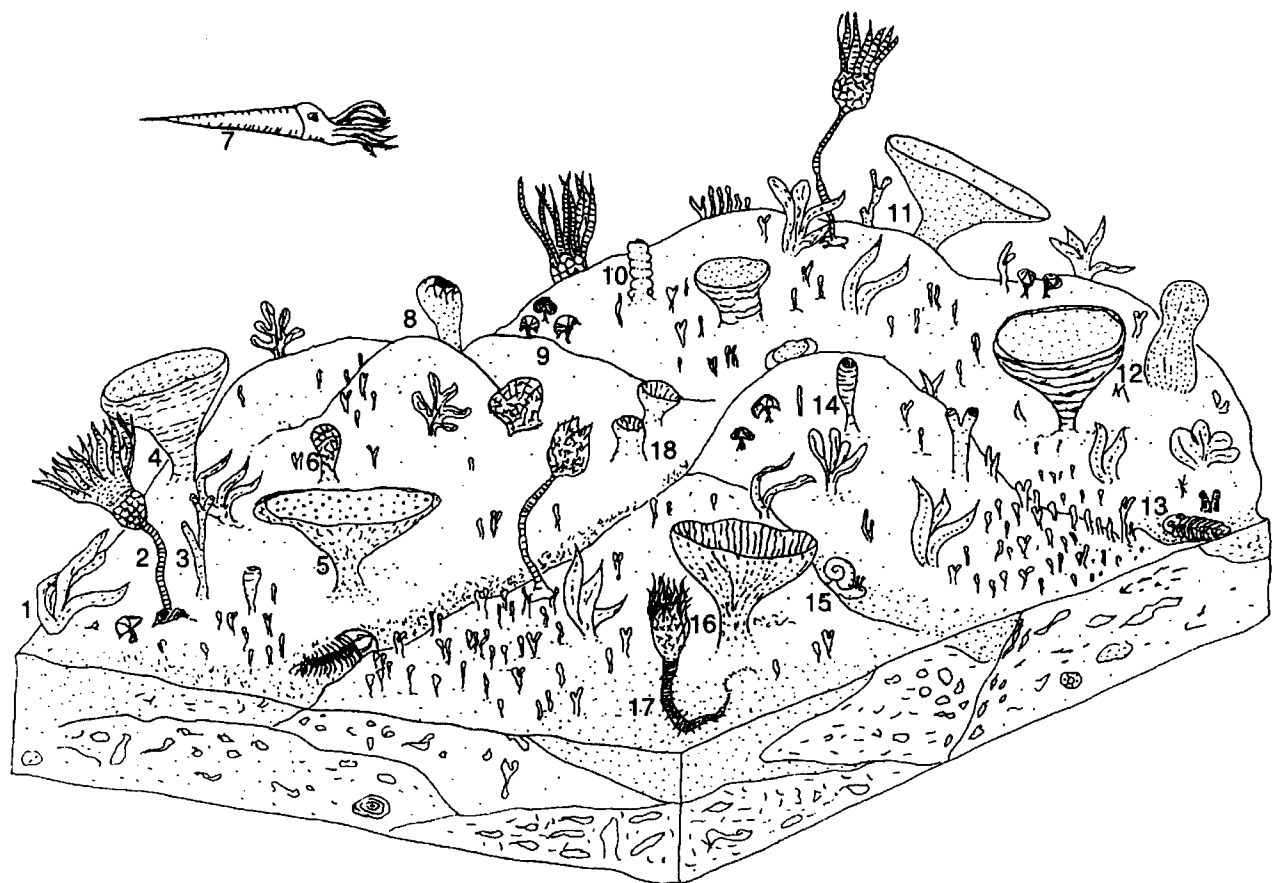


## Ecologie

Er is in de Nederlandse literatuur niet veel te vinden over de ecologie van fossiele sponzen uit het Paleozoïcum. Dat is een reden om dieper op de leefgebieden van ordovicische sponzen in te gaan. Het merendeel van de recente lithistiden of steensponzen leeft in holtes in shelfgebieden en op hellingen van continenten, op diepten tussen 100 en 750 meter. Enkele soorten leven op tropische riffen op slechts enkele meters diepte. Recentere lithistiden ontbreken in de diepzee, de poolzeeën en in wateren van gematigde zones. Lithistide sponzen zijn al in het

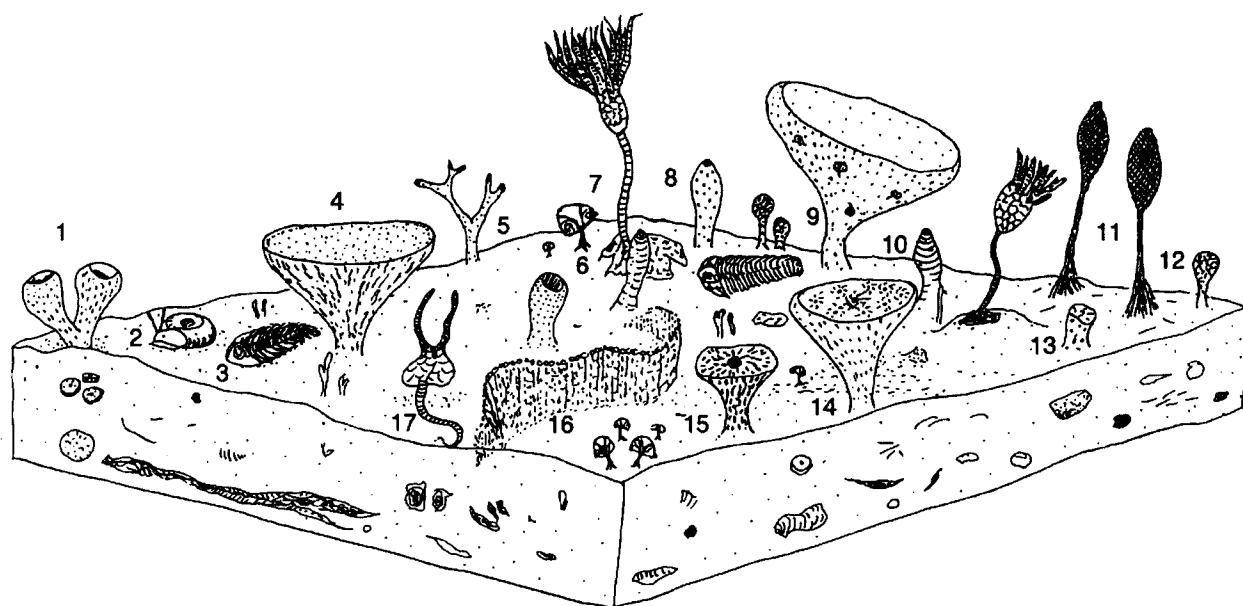
Cambrium, meer dan 500 miljoen jaar geleden, tot ontwikkeling gekomen. Over die cambrische sponzen is maar weinig bekend. In het Vroeg- en Midden-Ordovicium bestond er al een verscheidenheid van soorten, vooral binnen de familie van de anthaspidelide sponzen. Toen waren alle sponzen echter gebonden aan warm water en kwamen ze alleen binnen de tropische klimaatgordel voor. In het Ordovicium leefden minstens twee groepen sponzen, die elk hun eigen niche bezetten. Sommige soorten leefden bij voorkeur op kalkheuvels in het ondiepe water van

binnenzeeën, randzeeën en lagunes. Andere gaven de voorkeur aan dieper water en leefden op riffen van een shelf, bij voorkeur op naar open zee gerichte randen. Er was trouwens geen strikte scheiding tussen beide groepen. Sommige rifbouwers kwamen ook in rand- en binnenzeeën voor. Er blijken grote overeenkomsten te bestaan tussen de ontwikkeling van paleozoïsche sponsriffen en recente koraalriffen<sup>46</sup>. Om een beter inzicht in de sponzengezelschappen te krijgen wordt op beide leefgebieden nader ingegaan. Dat gebeurt aan de hand van midden-



- |                                  |                                              |                                     |
|----------------------------------|----------------------------------------------|-------------------------------------|
| 1. groenwier                     | 7. nautiloïde                                | 13. trilobiet                       |
| 2. crinoïde                      | 8. zachtwandige demospons                    | 14. <i>Archaeoscyphia eganensis</i> |
| 3. <i>Lissocoelia cylindrica</i> | 9. brachiopode                               | 15. gastropode                      |
| 4. <i>Rugospongia eganensis</i>  | 10. <i>Archaeoscyphia bassleri</i>           | 16. <i>Patellispongia brosiusae</i> |
| 5. <i>Patellispongia</i> sp.     | 11. <i>Patellispongia</i> cf. <i>oculata</i> | 17. cystoïde                        |
| 6. kalkalg                       | 12. kalkalg                                  | 18. <i>Streptosolen mccaferri</i>   |

Fig. 8. Enkele midden-ordovicische sponzen uit Nevada (USA) in hun leefomgeving op kalkheuvels in een lagune op 10-15 m diepte. Naar Johns<sup>46</sup>.



1. *Calycocoelia typicalis*
2. gastropode
3. trilobiet
4. *Patellispongia oculata*
5. *Lissocoelia ramosa*
6. brachiopode

7. crinoïde
8. *Nevadocoelia traini*
9. *Patellispongia* sp. met  
parasiterende brachiopoden
10. *Nevadocoelia wistae*
11. hexactinellide spons op worteltoef

12. kalkalg
13. *Streptosolen nodosus*
14. *Anthaspidella* sp.
15. *Streptosolen occidentalis*
16. *Hesperocoelia* sp.
17. cystoïde

Fig. 9. Enkele midden-ordovicische sponzen uit Nevada (USA) in hun leefomgeving: een kalkplateau op een shelf op 90-100 m diepte. Naar Johns<sup>46</sup>.

ordovicische sponzenfauna's die in het vaste gesteente in Nevada, USA, zijn gevonden en beschreven door o.a. Johns<sup>46</sup>.

#### **Levensgemeenschap op een kalkheuvel in een lagune.**

In ondiepe zeeën werd slib afgezet op een diepte die varieerde van drie tot vijftien meter. Cyanobacteriën (vroeger blauwwieren genoemd) vestigden zich hierop en verhardden het oppervlak tot een 'algenmat' door kalkslib te cementeren. Het sediment werd daardoor minder gevoelig voor erosie. Dit was het begin van de vorming van stromatolieten. De ondergrond was na verloop van tijd stevig genoeg om gekoloniseerd te worden door sessiele bewoners als sponzen, stekelhuidigen, bryozoën en groenwieren. Voortdurende accumulatie van kalkslib dat door cyanobacteriën werd vastgelegd in de vorm van 'algenmatten', leidde tot het ontstaan van biohermen op een diepte van enkele meters. Dit zijn betrekkelijk kleine, vlakke heuvels van één tot vier meter hoogte en met een doorsnede van drie tot tien meter. Daarop en daartussen ontwikkelde zich een rijke levensgemeenschap, met o.a. cystoïden, zeelelies, bryozoën, trilobieten, brachiopoden, molusken en groenwieren. Nadat een zeker maximum aan levensvormen was bereikt, trad een verarming van het aantal soorten op. Door concurrentie vond namelijk selectie van levensvormen plaats. In deze zogeheten dominantiefase overleefden alleen de sterksten. Bovendien kon de bioherm zo hoog worden, dat de top door de branding of bij storm werd afgevlakt, waarbij flora en fauna verwoest werden. Ook kon de hoeveelheid aangevoerd slib op een bepaald moment zo groot worden dat het niet snel genoeg door de cyanobacteriën gecementeerd kon worden. Daardoor kon de hele heuvel met zijn bewoners zelfs onder het slib worden begraven. Tijdens de daaropvolgende erosiefase werd elke kalkheuvel op den duur aangetast, bijvoorbeeld door een milieuverandering, zoals een toename van de stroomsnelheid van water, met als gevolg doorsnijdingen met geulen. In het Vroeg- tot Midden-Ordovicium

leefden op deze biohermen twee groepen sponzen. Dominerend waren dunwandige, oor- of napvormige sponzen, als *Patellispongia*, waarvan doorgaans slechts fragmenten gevonden worden. Een minderheid vormden de cilindervormige sponzen, zoals *Archaeoscyphia* en *Calycocoelia*. Deze laatste waren beter dan dunwandige sponzen aangepast aan water met een sterkere stroming. Zij leefden dan ook bij voorkeur in een andere omgeving, namelijk op een shelf en op continentale hellingen.

Vanaf het Midden-Ordovicium vormden zich sponsriffen op de buitenrand van de shelf en, dieper, op de continentale helling. De ecologische omstandigheden waren daar heel anders dan op de kalkheuvels. Op de hellingen was weinig sedimentatie. Het water was er helder en bevatte voldoende zuurstof en voedsel. De sponzen profiteerden bovendien van de zogenoemde 'opwelling', uit de diepzee omhoog komende waterstromen, die veel mineralen en opgeloste kiezel bevatten. Stromatolieten ontbraken, omdat de cyanobacteriën slechts licht van bepaalde frequenties absorbeerden en niet konden leven in water van meer dan tien meter diepte. Wel groeiden er (voornamelijk groene) algen. Stormen veroorzaakten weliswaar regelmatig schade, zelfs tot op een diepte van ca. 130 m, maar daarvan herstelde de levensgemeenschap zich steeds. Soms werd een rif plotseling begraven door turbidieten, onderzeese modderlawines, maar meestal waren de tussenliggende perioden lang genoeg om een nieuwe levensgemeenschap te laten ontstaan.

Een deel der ordovicische sponzen leefde in ondieper water. Op diepten tussen 30 en 90 m ontwikkelde zich een levensgemeenschap die door cilindervormige lithistide sponzen werd gedomineerd. Behalve deze sponzen kwamen ook glassponzen voor, die op grote bundels van lange naalden stonden. Behalve sponzen bevolkten andere sessiele dieren, zoals zeelelies, cystoïden, bryozoën, tabulate koralen, stromatoporen en brachiopoden deze riffen van de shelf-

zone en, in mindere mate, van de helling. Bovendien scharrelden grote aantallen trilobieten en gastropoden op het rif rond en zwommen er nau-tiloïden als predatoren rond. Vissen waren er nog niet.

#### **Concurrentie**

Er kwam vrij abrupt een einde aan deze midden-ordovicische sponzenfauna's. Duidelijk aanwijsbare oorzaken zijn in de gesteenten niet te vinden. Geen dramatische verlaging van de zeespiegel, geen scherpe daling van de watertemperatuur, geen aantoonbare tektonische oorzaken. Immers, wel de sponzenfauna verdween, maar andere rifbewoners bleven bestaan.

Deze verdwijning van de ordovicische sponzenfauna is ook van andere continenten bekend. Onderzoek naar de opeenvolgende levensgemeenschappen leidt tot de conclusie dat concurrentie de meest waarschijnlijke oorzaak van het verdwijnen was<sup>46</sup>. Tijdens het Midden-Ordovicium kwamen in de gehele tropische klimaatgordel enkele nieuwe diergroepen tot ontwikkeling zoals koralen en stromatoporen. Zodra deze organismen kans zagen zich op bestaande riffen te vestigen ontstond al snel voedselconcurrentie en verdrongen zij de sponzen. Er was niet alleen concurrentie om voedsel maar ook om beschikbare leefruimte. Snel groeiende organismen met een kalkskelet waren in het voordeel ten opzichte van langzame groeiers als sponzen met hun kiezel skelet. Zo groeien bijv. moderne rifkoralen 3 tot 30 mm per jaar. Ook al was de groeisnelheid van tabulate koralen waarschijnlijk geringer dan die van moderne koralen, toch konden de lithistide sponzen, met hun trage groei van slechts tienden van millimeters per jaar, daar niet tegenop. Ook stromatoporen waren ruimteconcurrenten. Zij groeiden naar schatting niet meer dan 10 mm per jaar. Toch was dat tientallen malen sneller dan de groeisnelheid van kiezel sponzen. Sponzen konden zich dan ook niet handhaven op voor stromatoporen gunstige groeiplaatsen. Er was nog een derde concurrent, die evenwel in ordovicische afzettingen in geen enkele fossiele

vorm bewaard is gebleven en dus slechts indirect aantoonbaar is<sup>46</sup>. Al in het Cambrium, bijv. in de Canadese Burgess Shale, kwam een grote verscheidenheid aan zachte sponzen voor. Dit waren hoornsponzen die geen kiezelskelet, maar een skelet van hoornachtige stof bezaten, vergelijkbaar met de huidige badsponzen. Ze kwamen steeds samen met een bepaalde boorspons voor. Sporen van deze boorspons zijn in de ordovicische fauna's veelvuldig aangetroffen. Men leidt hieruit af dat die hoornsponzen, met een groeisnelheid van wel 15 cm per jaar, zich in de ordovicische leefgebieden van de lithistide sponzen hebben gevestigd. Zij waren dus geduchte ruimteconcurrenten en nog voedselconcurrenten bovendien. Na het Ordovicium zijn de lithistide sponzen geen rifbouwers van betekenis meer geweest. Die functie was definitief door koralen en stromatoporen overgenomen. Zij hebben trouwens in geen enkele levensgemeenschap meer een rol van betekenis gespeeld. Zij pasten zich aan koud water aan en trokken zich terug op grote diepte. In dit refugium weten zij zich tot in onze tijd te handhaven<sup>6</sup>.

#### **Geografische verspreiding in het Ordovicium**

De oudste anthaspidellide sponzen dateren uit het Cambrium van Australië en uit het Onder-Ordovicium van Argentinië<sup>16</sup> en Noord-Amerika. In de loop van het Ordovicium hebben zij zich weten uit te breiden over verschillende tropische shelfgebieden en zijn gevonden in China, de USA, Canada en Noord-Europa. De jongste gezelschappen dateren uit het Laat-Ordovicium van Australië<sup>101</sup> en Noord-Europa. In Amerika zijn *Archaeoscyphia*, *Calycocoelia* en *Patellispongia* de dominerende geslachten; in Noord-Europa is dat *Aulocopium*<sup>50</sup>. De astylospongiiden ontstonden in het Midden-Ordovicium en breidden zich sterk uit in het Laat-Ordovicium. Deze over het algemeen kogelronde sponzen bevolkten kalkheuvels in ondiepe, tropische zeeën. Ze kwamen weliswaar ook in shelfzones voor, maar waren dan bewoners van riffen en geen rifbouwers<sup>50</sup>. Op verschei-

dene plaatsen, o.a. in Canada<sup>99</sup>, breidde het aantal soorten astylospongiiden zich in het Siluur sterk uit. De meeste soorten stierven aan het einde van het Siluur uit<sup>50</sup>. Zowel de anthaspidellide sponzen als de astylospongiiden van het paleocontinent Baltica stierven echter reeds aan het einde van Ordovicium uit (zie hoofdstuk: Uitsterven).

## Bijschriften bij de vier kleurenpagina's

### Pagina 15

**Boven:** Recente sponzen in de Banda Zee (Indonesië) op 10 - 15 m diepte. Snellius-expeditie. Foto's: Ruud Roozendaal. NNM / Naturalis, Leiden.

**Onder:** Recente sponzen in de Weddell Zee (Antarctica) op 150 m diepte, onder het ijs. Foto: Dr. Julian Gutt; Alfred Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven (Dld.).

### Pagina 16

**1:** *Aulocopium variabile* Martin, 1878. Holotype. Coll. NNM / Naturalis, Leiden; coll.nr. St. 15397.

**2:** *Carpospongia globosa* (Eichwald) Rauff 1893. Afgebeeld in Rauff <sup>86</sup>, Tafel X, fig. 12 en Tafel XII, fig. 2. Op de doorsnede zijn enkele radiaire bundels monaxonen te zien. Coll. NNM / Naturalis, Leiden; coll.nr. St. 15401.

### Pagina 17

**1.** *Aulocopium aurantium*. x 0,75. Wielen. Coll. Koops; coll.nr. Wielen 81.

**2.** *Syltispongia ingemariae*. x 1. Sibculo. In de onverweerde kern is de spons 'lavendelblauw'. Coll. Rhebergen; coll.nr. S 111.9.

**3.** *Aulocopium aurantium*. x 1. Wilsum. Agaatvorming. Coll. Snippe; coll.nr. R 45.

**4.** *Aulocopium aurantium*. x 1. Wilsum. Coll. Anninga; coll.nr. D 86.

**5.** *Aulocopium aurantium*. x 1. Westerhaar. Agaatvorming. Voorbeeld van 'blauwzwarte' spons. Coll. Anderson; Museum Natura Docet, coll.nr. ND 500.

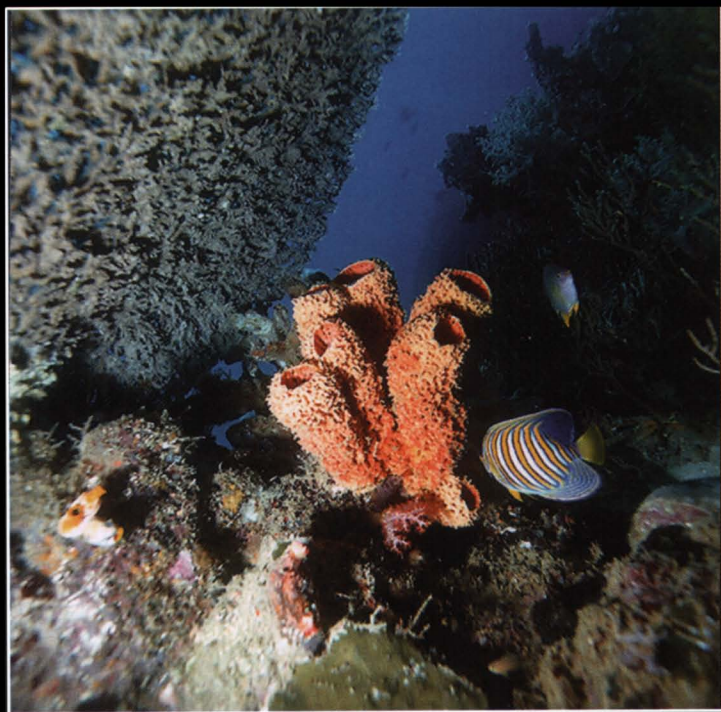
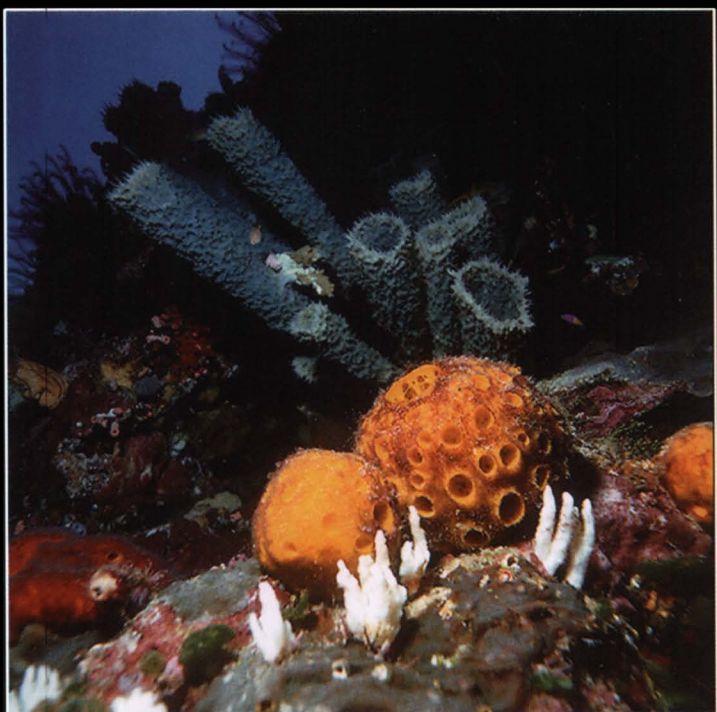
**6.** *Aulocopium aurantium*. x 1. Kloosterhaar. Blauwzwarte spons. Coll. Eggink.

**7.** Stromatopore. x 1. Westerhaar. Voorbeeld van 'lavendelblauwe verkiezeling'. Coll. Beersma.

**8.** *Aulocopium aurantium*. x 1. Wilsum. Voorbeeld van 'blauwe' spons. Coll. Rhebergen. Coll. nr. Ue 114.98.

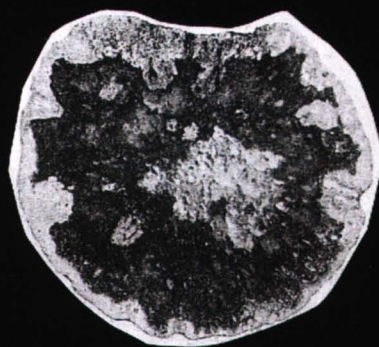
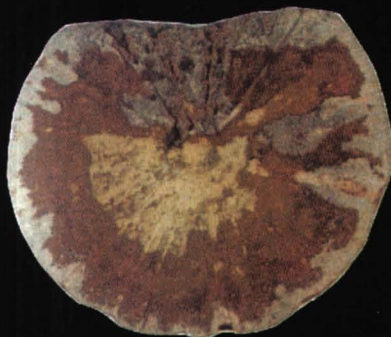
### Pagina 18

*Hyalonema sieboldi* Grey, 1835. Voorbeeld van een recente hexactinellide spons (glasspons) met worteltoef. Afgebeeld in Schultze <sup>111</sup>, 1860. Bibliotheek NNM / Naturalis, Leiden.

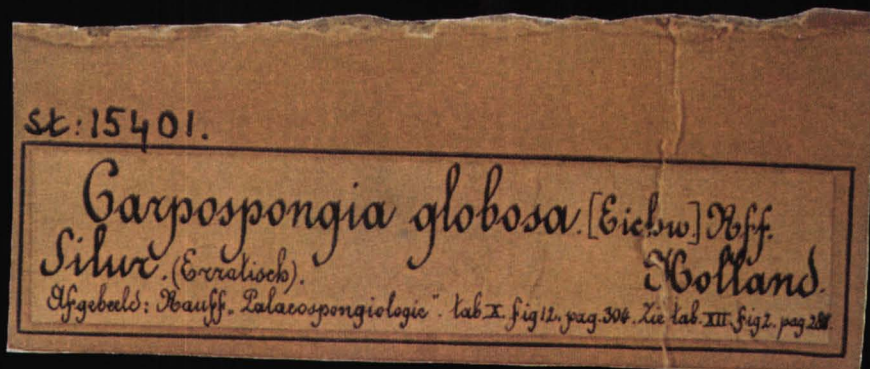




1

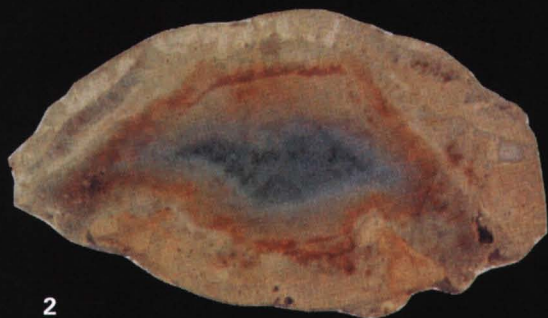


2





1



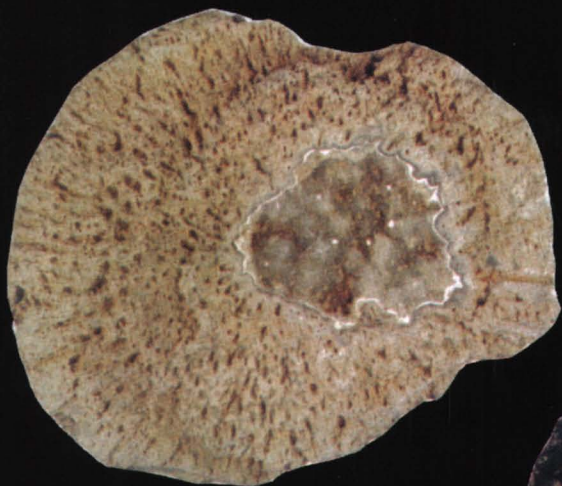
2



3a



3b



4



5



6



7



8

