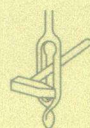




Staafovormige algen uit het Ordovicium: *Palaeoporella* en *Vermiporella*

PERCY VAN KEULEN
KENNEDYLAAN 36
3844 BD HARDERWIJK
PSFVANKEULEN@GMAIL.COM

In het zogenaamde WWW-gebied (Wielen-Wilsum-Westerhaar) is in afzettingen van de jongere Baltische Oerstroam een grote verscheidenheid aan Boven-Ordovicische verkiezelde kalkstenen te vinden. Behalve een rijke fauna, bevatten deze stenen ook een interessante flora van kalkalgen. Bij sommige algen zijn allerlei details van de inwendige structuur waarneembaar. Omdat gaaf gefossiliseerde algen uit het Ordovicium wereldwijd dun zijn gezaaid, verdienen onze WWW-algen bijzondere aandacht. Dit artikel neemt twee veel voorkomende soorten onder de loep. Het gaat om de staafovormige algen *Palaeoporella variabilis* en *Vermiporella fragilis*, die soms samen in het gesteente optreden. Over hun bouw en, daarmee samenhangend, hun precieze systematische positie is nog veel onduidelijk.



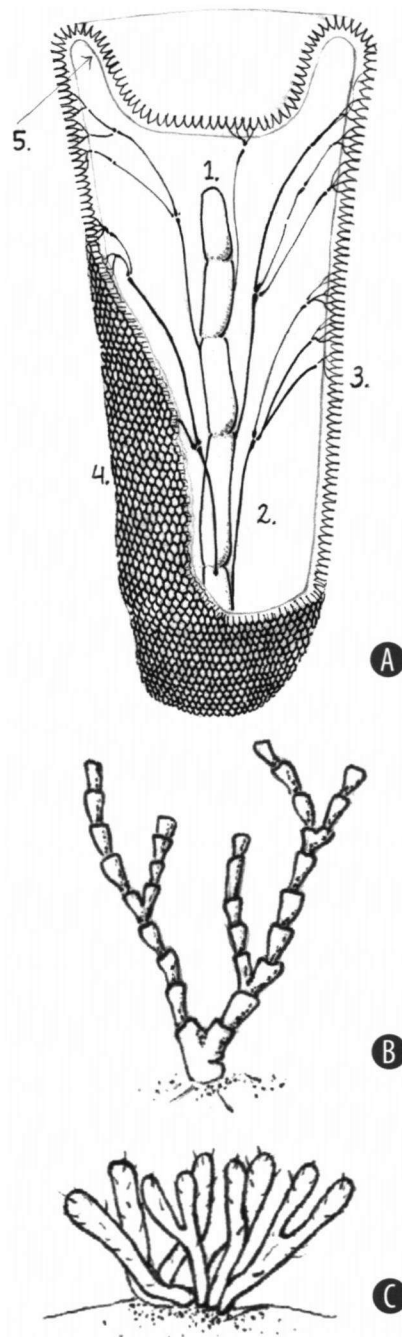
AFBEELDING 17 LINKS (VOOR UITLEG, ZIE PAG. 459). | *Vermiporella fragilis* in uitgelopen bruine Pirgu-hoornsteen. Links en boven: met sediment opgevulde graafgangen. Itterbeck. Beeldbreedte 1,7 cm.

Palaeoporella variabilis Stolley 1893

Palaeoporella (Grieks *palaio* = oud; *poros* = opening, porie) is een kalkafscheidende groene alg die door de meeste algologen wordt ingedeeld bij de familie van de Udoteaceae uit de orde van de Caulerpales (voorheen Siphonales). De taxonomische positie van *Palaeoporella* is schematisch aangegeven op afbeelding 1. Bij de Caulerpales bestaat het plantenlichaam uit vertakte draden die tezamen één grote cel vormen, de *coenocyt*, met meerdere kernen en zonder tussenwanden. Binnen de Caulerpales is de familie der Udoteaceae (voorheen Codiaceae) de enige met kalkafscheidende soorten. Recente vertegenwoordigers van deze familie zijn o.a. *Codium* en *Halimeda*. Om het bouwplan van *Palaeoporella* te beschrijven maak ik gebruik van de voor de recente Udoteaceae gebruikelijke terminologie (zie bijvoorbeeld Mu, 1990).

Udoteaceae lopen in vorm en bouw zeer uiteen. Bij recente rechtopstaande Udoteaceae is het plantenlichaam, de *thallus*, geled of ongeled en samengesteld uit een merggedeelte, de *medulla*, en een schors, de *cortex*. Door de medulla loopt een bundel van met elkaar vervlochten draden of *filamenten*, die zich meerdere malen vertakken. De laatste vertakkingen lopen door tot aan het oppervlak van de cortex en kunnen verdikte uiteinden, *utrikels*, bezitten.

In het geslacht *Palaeoporella*, dat beschouwd wordt als een van de eerste Udoteaceae, zijn de genoemde elementen te herkennen (Afb. 2a, 3-5). De thallus is opgebouwd uit cilindervormige segmenten met een doorsnee van 1-3 mm en een lengte van 2-20 mm. De meeste segmenten vertonen aan de bovenkant, waar zich het articulatievlak met een volgend segment bevindt, een centrale uitholling. Door de medulla, gelegen in de lengteas van de cilinder, loopt een hoofddraad, tot 0,2 mm dik, die op enige afstand onder het articulatievlak



AFBEELDING 2. | A. Bouw van *Palaeoporella* (segment): 1. hoofddraad; 2. zijdraden; 3. utrikels; 4. cortex; 5. binnenwand cortex. Slechts een klein deel van de zijdraden is ingetekend. B. Impressie van de thallus. C. Thallus volgens Bourque et al. (1981).

eindigt (Afb. 3acd, 4ab). Langs de schacht van de hoofddraad bevinden zich insnoeringen en verdikkingen. Uit de verdikkingen ontspringen zijdraden, die zich driemaal vertakken voordat ze eindigen in corticale utrikels. Er zijn zijdraden van de eerste tot en

rijk: Plantae

fylum: Chlorophyta

klasse: Chlorophyceae

orde: Caulerpales

familie: Udoteaceae

genus: *Palaeoporella* Stolley, 1893
Dimorphosiphon Høeg, 1927

orde: Dasycladales Pascher, 1931

familie: Seletonellaceae (Korde, 1950) Bassoullet et al., 1975

tribus: Dasyporelleae (Pia, 1920) Bassoullet et al., 1979

subtribus: Dasyporelleae Deloffre, 1988

genus: *Vermiporella* Stolley, 1893
Dasyporella Stolley, 1893
Rhabdoporella Stolley, 1893

familie: Dasycladaceae (Kützinger, 1843) emend.

orde: Ulotrichales Borzi, 1895

AFBEELDING 1. | Taxonomische positie van *Palaeoporella* en *Vermiporella* tot op genusniveau volgens de thans gangbare opvatting. Enkele andere in de tekst genoemde taxa zijn aan het schema toegevoegd.





AFBEELDING 3. | A t/m D.
Palaeoporella variabilis met uit-
zonderlijk gaaf bewaarde interne
structuur, in bruine Pirgu-hoornsteen.
Aan de basis is de cilinder uiteen-
gevallen, waarbij een fragment van
de linkerwand naar binnen is gedrukt.
Itterbeck. Ex coll. Koops.
Beeldhoogte A 3,5 mm.

met de vierde orde, in diameter variërend van 0,01-0,05 mm. De primaire draden lopen min of meer parallel met de hoofddraad. Secundaire en tertiaire draden kunnen, afhankelijk van de plaats van de corticale utrikels waarmee ze in verbinding staan, sterk afbuigen. Het aantal draden waarin een draad van lagere orde zich kan splitsen staat niet vast. Onderzoekers geven op basis van eigen waarnemingen aantallen op tussen twee en vier. In mijn materiaal zijn drievoudige vertakkingen waarneembaar, onder andere waar tertiaire draden zich splitsen in kwartaire. Op vertakkingspunten lopen draden uit in knotsvormige verdikkingen, die elkaar, merkwaardigerwijs, niet lijken te raken.

Het punt waar de kwartaire draden uitlopen in utrikels markeert de overgang van de medulla naar de cortex; in afbeelding 3a-d zichtbaar door een kleurverschil. Utrikels zien er van opzij uit als een rij huisjes met puntdak. Ze staan zo dicht opeengepakt in de cortex dat aan de thallusoppervlak een bijenraatpatroon ontstaat van polygonale (idealiter: hexagonale) vlakjes, elk met een doorsnee van 0,05-0,08 mm. Waarschijnlijk waren de utrikels afgesloten door een membraan. In de fossiele *Palaeoporella*'s ontbreekt dit echter vaak en zijn de utrikels volgelopen met sediment.

De kalkafschieding verloopt bij Udoteaceae van buiten naar binnen. De medulla van *Palaeoporella* verkalkte daardoor minder sterk dan de cortex, hetgeen in het fossielenbestand wordt weerspiegeld door het domineren van holle cilinders. De binnenwand van de cortex was bekleed met een gelatine-achtige, vezelige substantie die afzetting van aragoniet stimuleerde. Ook rond de slijmvormige afscheiding van draden en corticale utrikels sloeg dit mineraal neer. De aragoniet herkristalliseerde diagenetisch (tijdens de verstening) tot spariet (grofkristallijne calciet), waardoor de inwendige structuur van de algen grotendeels werd vernietigd. Ook in ons materiaal, waarin kiezel de plaats heeft ingenomen van calciet, zijn sporen van de inwendige structuur veelal uitgewist. In de schaarse gevallen waarin draden en utrikels wel zichtbaar zijn, is de oorspronkelijke aragoniet misschien geherkristalliseerd tot micriet (fijnkristallijne calciet). De donkere kleur van draden en utrikels wordt veroorzaakt door organische resten in hun wanden (Afb. 5). Kozłowski & Kaźmierczak (1968) vonden hier sporen van callose (een koolhydraat aanwezig in celwanden van planten en pollen), naast sporen van pectine (een koolhydraat dat plantaardige cellen aan elkaar doet klitten) in de binnenbekleding van de cortex.

Individu of segment?

In de wetenschappelijke literatuur over *Palaeoporella* komen verschillende opvattingen over de vorm en omvang van het complete organisme, de thallus, naar voren. Volgens sommige onderzoekers zijn de cilinders opzichzelfstaande individuen, volgens anderen zijn het segmenten van een groter plantenlichaam.

De naamgever van *Palaeoporella*, Ernst Stolley, beschreef de alg in 1893 als een trechter, knots of cilinder van 2-14 (1898: 20) mm lengte. Hij koos de soortnaam *variabilis* om de variatie in uitwendige vorm uit te drukken. Stolley zag in die variatie geen aanleiding om verschillende soorten te onderscheiden. In 1898 vulde Stolley zijn beschrijving van *P. variabilis* aan op grond van een nieuwe waarneming. In een zwerfsteen vond hij diverse kalkcilinders als een snoer met elkaar verbonden. Hieruit concludeerde hij dat dit segmenten waren van een struikvormige, zich vertakkende algenplant, te vergelijken met de recente *Cymopolia* (vergelijk Afb. 2b).

In 1968 slaagden Kozłowski & Kaźmierczak erin de interne structuur van *Palaeoporella* te reconstrueren door twaalf onvolledig verkieselde fragmenten, afkomstig uit een erratische kalksteen van Stettin, met fluorwaterstof op te lossen. Op basis van hun preparaat beschreven ze *Palaeoporella variabilis* als een buisvormige, niet-gelede alg die zich bovenaan splitst in twee takken. Opvallend is dat de auteurs wel refereren aan Stolley's eerste beschrijving uit 1893, maar niet aan de belangrijke aanvulling uit 1898. In het licht van de laatste wordt evenwel duidelijk dat de alg die zij beschrijven niet *Palaeoporella* is zoals Stolley die voor ogen had. Een thallus die gedefinieerd wordt als een enkele ongelede cilinder heeft een wezenlijk andere bouw dan een gesegmenteerde thallus en moet tot een ander geslacht dan *Palaeoporella* gerekend worden, ondanks een overeenkomstige interne



structuur. Toch beschreven ook latere algenonderzoekers *Palaeoporella* als een ongelede alg. Stolley zou ten onrechte *Palaeoporella* als een gelede alg hebben beschreven (Mamet & Roux in Bourque et al., 1981), zelfs verwarring hebben gesticht door een gelede alg als *Palaeoporella* af te beelden (Bartholomäus, 1994). Stolley laat er in zijn publicatie uit 1898 echter geen twijfel over bestaan dat hij alle cilinders in zijn materiaal als segmenten beschouwt. Al in 1893 maakt hij melding van een uitholling aan de bovenzijde van de cilinders, een aanwijzing dat het om segmenten gaat. Kozłowski & Kaźmierczak (1968), Mamet & Roux (in Bourque et al., 1988) en Bartholomäus (1994) beelden *Palaeoporella* echter af zonder uitholling. Men kan niet anders concluderen dan dat de genoemde onderzoekers zich voor hun ongelede alg ten onrechte baseren op Stolley's eerste beschrijving van *Palaeoporella* uit 1893.

Aldus verkeren we in de onbevredigende situatie dat twee algen die op genusniveau van elkaar verschillen met dezelfde naam worden aangeduid: een gelede alg volgens de beschrijving van Stolley 1893, 1898 en een ongelede volgens de beschrijvingen van Kozłowski & Kaźmierczak en Mamet & Roux (vergelijk Afb. 2b en c). Ik duid deze algen gemakshalve aan als *Palaeoporella* type A en type B. In de verkiezelde kalkstenen vertonen veel exemplaren de voor type A kenmerkende uitholling aan de bovenzijde. Hun uiterlijk komt overeen met de beschrijving van *P. variabilis* door Stolley. In zeldzame gevallen kunnen meerdere segmenten zelfs in hun oorspronkelijke verband worden aangetroffen (Afb. 6). Daarentegen heb ik in geen enkele verkiezelde kalksteen een duidelijk voorbeeld van type B gevonden.

Wel is merkwaardig dat bij type A de hoofddraad binnen de medulla niet tot aan het articulatievlak doorloopt, zoals men bij een gesegmenteerde coenocytische alg zou verwachten. In Afb. 3a en 4b is tussen de bovenkant van de hoofddraad en het articulatievlak een dichte wirwar van draden zichtbaar. Het is mogelijk dat ze een verbinding vormen tussen de hoofddraad van het ene segment en die van het bovenliggende. In de literatuur kon ik hier niets over vinden.

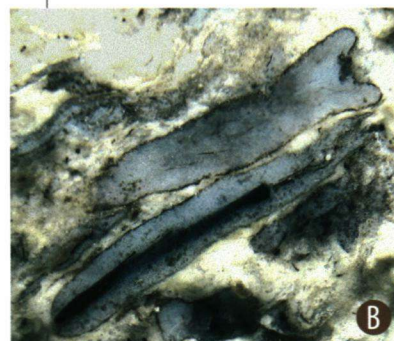
De door Stolley opgemerkte variatie in grootte en vorm van de cilinders van type A kan verband houden met de positie van segmenten binnen de thallus. Ook vertakte cilinders komen voor, al zijn duidelijke voorbeelden zeldzaam (Afb. 7 en 8).

Systematische positie

De Udoteaceae worden gekenmerkt door een bundel zich vertakkende en verplechtende filamenten in de medulla, parallel aan de as van de thallus. Bij *Palaeoporella* is er veeleer sprake van één dikke hoofddraad waaruit alle andere draden ontspringen. Ondermeer hierom menen verschillende onderzoekers (Hubmann & Fenninger, 1997) dat *Palaeoporella* beter in de orde van de Dasycladales dan in die van de Caulerpales past. Dasycladales zijn coenocytische, kalkafscheidende algen met een centrale as van waaruit lateralen (takken) ontspringen. Retallack (1983) handhaaft *Palaeoporella* bij de Codiaceae, maar ziet tegelijk een homologie (overeenkomst op grond van gemeenschappelijke oorsprong) tussen de hoofddraad van *Palaeoporella*, een van de oudste vertegenwoordigers van de orde, en de centrale as van de Dasycladales. Deze verwantschap zou een indicatie zijn dat de Codiaceae van de Dasycladaceae afstammen.

Voorkomen

In het WWW-gebied komt *Palaeoporella variabilis* voor als porseleinachtig verkiezelde pijpjes in een dicht, bruin, vuursteenachtig gesteente (*Hornstein*). Blokken van dit gesteente, dat het tot dusver zonder vaste benaming moest stellen, zijn vaak voorzien van een bleke, ruw aanvoelende uitlogingskorst die zich scherp tegen de onverweerde kern aftekent. Als werknaam stel ik "bruine Pirgu-hoornsteen" voor, naar de etage van het Ordovicium waarin het gesteente gedateerd wordt (Pirgu, F_{1c}; Afb. 9, Afb. 10). Het is het moedergesteente van de grijze en bruine Ordovicische sponzen die doorgaans los gevonden worden. *P. variabilis* wordt er soms vergezeld door de algen *Vermiporella fragilis* en *Apidium rotundum*, maar kan ook massaal en als enige soort optreden, zodat van *Palaeoporella*-hoornsteen gesproken kan worden (Afb. 11). Er worden voornamelijk kleine stukjes van gevonden. Wanneer de pijpjes van *Palaeoporella* door druk vervormd of zelfs uitgewalst zijn tot lange slierten, ontstaat het beeld van een algenlaminiert (Afb. 12).



AFBEELDING 4. | A. Twee exemplaren van *Palaeoporella variabilis* met gedeeltelijk bewaarde interne structuur in *Palaeoporella*-hoornsteen. Kloosterhaar. Lengte rechteralg 8 mm. B. Tegenstuk.

In (verkiezelde) Öjlemyrkalk, eveneens van Pirgu-ouderdom, treedt *Palaeoporella* op als platgedrukte segmenten waarvan de cortex nog bedekt is door poederachtige resten organisch materiaal (Afb. 8). Vaker dan in Pirgu-hoornsteen komen nog met elkaar verbonden segmenten voor, een verschijnsel dat wijst op een rustig afzettingsmilieu.



AFBEELDING 5. | Hoofddraad van *Palaeoporella variabilis* met insnoeringen. De draad is bedekt met een dunne schil organisch materiaal. Kloosterhaar. Uit hetzelfde stuk als afbeelding 4. Lengte alg 6 mm.





AFBEELDING 6. | Met elkaar verbonden segmenten van *Palaeoporella variabilis* in sterk uitgelopen bruine Pirgu-hoornsteen. Itterbeck Lengte kolom 9 mm.



AFBEELDING 7. | Zich splitsende hoofddraad van *Palaeoporella variabilis*, misschien samenhangend met een vertakt segment. Uit hetzelfde stuk als afbeelding 4. Beeldbreedte 4 mm.

Vermiporella fragilis Stolley 1893

De thallus van *Vermiporella* (Lat. *vermis* = worm) wordt gevormd door gekromde cilinders van 0,5–1,1 mm doorsnee die zich regelmatig dichotoom (= twee-aan-twee) en in meerdere vlakken splitsen, zodat een driedimensionaal vlechtwerk ontstaat. De buitenkant van de cilinders is volledig bezet met veelhoekige of ronde poriën, gescheiden door tamelijk dikke tussenwanden. De poriën vormen de uiteinden van v-vormige lateralen, die loodrecht op het oppervlak staan. Lateralen en tussenwanden vormen tezamen een dunne cortex. Daarbinnen loopt een centraal kanaal zonder duidelijke inwendige structuur. Oudere onderzoekers als Stolley (1893) en Pia (1926) interpreteerden dit kanaal als een hoofdas waar de lateralen in de cortex van aftakken (Afb. 15). Omdat een dergelijke bouw bij Dasycladaceae – later herzien als de orde Dasycladales – voorkomt, rekende Pia *Vermiporella* tot deze familie.

Onderzoek door Kozłowski & Kaźmierczak (1968) bracht echter een aanmerkelijk complexere structuur aan het licht. Dezelfde zwerfsteen waarin deze onderzoekers *Palaeoporella* vonden, bevatte ook talrijke verkiezelde fragmenten van *Vermiporella*. Na preparatie met fluorwaterstof kwamen organische resten van hoofdas en lateralen vrij, die volgens de onderzoekers uit het centrale kanaal van *Vermiporella* afkomstig waren. Deze ontdekking gaf aanleiding tot een herziene beschrijving van de alg (Afb. 15). Volgens deze bedraagt de diameter van de hoofdas ongeveer 1/3 van die van het centrale kanaal. Op punten waar de hoofdas zich verdikt, ontspringen kransen van vier korte primaire lateralen die langs de hoofdas omhoog buigen. Hiervan takken drie secundaire lateralen af, die elk op hun beurt weer vertakken in drie tertiaire lateralen. Deze laatste bevinden zich in de cortex. Alle lateralen zijn knotsvormig. Evenals bij *Palaeoporella* troffen de onderzoekers sporen van callose in de wanden van hoofdas en lateralen, en van pectine in de binnenwand van de cortex, aan.

De herziene beschrijving roept vragen op over de taxonomische positie van *Vermiporella*. Een symmetrische rangschikking van lateralen in kransen rond de hoofdas is een kenmerk van bepaalde Dasycladales. Anderzijds troffen Kozłowski & Kaźmierczak in jonge, smalle delen van de hoofdas dwars op de lengterichting geplaatste septa (tussenwanden) aan. Septa komen niet voor in coenocytische algen en om die reden kan *Vermiporella* niet tot de Dasycladales of Caulerpales behoren. Ook vonden de onderzoekers binnen de hoofdas ovale bolletjes met een structuur die gelijkenis vertoont met die van bevruchte eicellen (oospores) in recente groene algen uit de orde Ulotrichales.

Onder algologen is de reconstructie van *Vermiporella* door Kozłowski & Kaźmierczak omstreden. Ze wordt geaccepteerd door Poncet (1986) en Riding & Fan (2001) die *Vermiporella* met de Ulotrichales in verband brengen. Anderzijds menen Mamet & Roux in Bourque et al. (1981) dat wat de Poolse onderzoekers in hun preparaat hebben aangezien voor hoofdas en lateralen van *Vermiporella* in feite draden en utrikels van *Palaeoporella* betroffen. Mij lijken de door Kozłowski & Kaźmierczak afgebeelde structuren moeilijk op die manier te interpreteren. Hoe dit ook zij, Franse algologen als Mamet, Roux en Deloffre houden vast aan de zienswijze dat het genus *Vermiporella* is opgebouwd uit een hoofdas en enkelvoudige lateralen met aspondyle (niet-kransgewijze) rangschikking. Samen met overeenkomstig gebouwde Ordovicische algen als *Rhabdoporella* en *Dasyporella* is *Vermiporella* door Deloffre (1988) in de familie van de Seletonellaceae, die de aspondyle Dasycladales omvat, ondergebracht (Afb. 1). Deze indeling wordt gevolgd in het standaardwerk over de Dasycladales van Berger en Kaeffer (1992).

Voorkomen

Vermiporella fragilis kan in het WWW-gebied in verkiezelde kalkstenen van zowel Haljala- als Pirgu-ouderdom worden aangetroffen. In baksteenkalk heeft *Vermiporella* de vorm van kromme, met fijne stekeltjes bezette, holle pijpjes (Afb. 13). Het gaat hierbij niet om de alg zelf, maar om het negatief ervan: de sedimentopvullingen van het centrale kanaal en de corticale lateralen die overbleven nadat de verkalkte delen in de cortex waren opgelost. In *hardgrounds* (massief verkiezelde niveaus van oorspronkelijk gecementiseerde calciet) zijn deze holtes opnieuw met kiezel gevuld geraakt. Op grond van begeleidende fossielen dateert



GLOBAL STANDARD				REGIONIAL STANDARD			
AGE Ma	SYSTEM	SERIES	STAGE	SERIES	STAGES	SUBSTAGES	
443.7	O R D O V I C I A N	UPPER	HIRNANTIAN	HARJU	Porkuni F ₂		
445.6			KATIAN		Pirgu F _{1c}		
					Vormsi F _b		
					Nabala F _{1a}		
				Rakvere E			
				Oandu D ₃			
455.8		SANDONIAN	VIRU	Keila D ₂			
				Haljala C ₃ -D ₁	Jöhvi D ₁ Idavere C ₃		
				Kukruse C ₂			
460.9		MIDDLE		DARRIWILLIAN	Uhaku C _{1c}		
			Lasnamägi C _{1b}				
			Aseri C _{1a}				
468.1	DAPINGIAN		ÖLAND	Kunda B ₃			
471.8		Volkhov B ₂					
478.6	FLOIAN	Billingen B _{1b}					
		Hunneberg B _{1a}					
		Varangu A ₃					
488.3	TREMADOCIAN			Pakerort A ₂			

AFBEEDING 10. | Chronostratigrafische tabel. In rood de perioden van het Ordovicium waaruit de verkiezde kalkstenen met *Palaeoporella* en *Vermiporella* afkomstig zijn.



AFBEELDING 8. | Vertakt segment van *Palaeoporella variabilis* in Öjlemyrkalk. Wilsum. Coll. Rhebergen, Reg. nr. Ue 14.433. Eerder afgebeeld als Afb. 16 in Rhebergen, 1997.



AFBEELDING 9. | Uitverweerde cilinders van *Palaeoporella variabilis* in uitgeloogde bruine Pirgu-hoornsteen. Wilsum. Beeldbreedte 1 cm.

Rhebergen (1997) baksteenkalk met *Vermiporella* in de Idavere- en Jöhvi-etages (C₃₈-D₁). Fragmenten van *Vermiporella* zijn in baksteenkalk niet zeldzaam, maar worden gemakkelijk over het hoofd gezien. In dezelfde fossilisatievorm komt *Vermiporella* sporadisch voor in lavendelblauwe Haljala-hoornsteen.

In bruine Pirgu-hoornsteen is de cortex van *Vermiporella* altijd verkiezeld, met daarin duidelijk waarneembare lateralen en poriën (Afb. 14 & 17, resp. pag. 460 & 454). In dit gesteente is de alg algemeen, soms zelfs massaal, aanwezig. Een enkele maal



AFBEELDING 11. | *Palaeoporella*-hoornsteen. Wilsum. Grootste lengte 6.3 cm.



AFBEELDING 12. | *Palaeoporella*-hoornsteen met slierten platgedrukte fragmenten van *P. variabilis*. Itterbeck. Grootste lengte 5 cm.

kunnen delen van het vlechtwerk waaruit de complete thallus bestaat intact worden aangetroffen. Het zou interessant zijn om stukken Pirgu-hoornsteen met *Vermiporella* in fluorwaterstof op te lossen om te zien of het preparaat de in de reconstructie van Kozłowski & Kaźmierczak cruciale resten van hoofdas en lateralen bevat. Helaas is het gebruik van fluorwaterstof in laboratoria tegenwoordig taboe.

In lavendelblauwe hoornsteen van Pirgu-ouderdom en in Öjlemyrflint treedt *Vermiporella* slechts ondergeschikt op.

Verspreiding

Palaeoporella en *Vermiporella* komen in Boven-Ordovicische sedimentaire formaties verspreid over Noord-Europa voor. In Noorwegen zijn beide algen



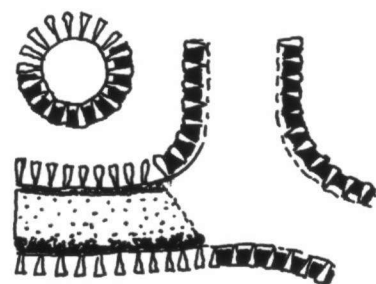
in het Oslogebied en nabij Trondheim (Meldal) te vinden. Op Frøgnøya (Tyrfjord) en bij Asker vormt *Palaeoporella* zelfs tientallen meters dikke afzettingen. In het Siljangebied (Dalarne) bevat de Bodakalk beide algen, ook hier in metersdikke banken en nesten (Solberga, Osmundsberget, Unkarsheden). Van Estland zijn beide



AFBEELDING 13. | *Vermiporella fragilis* in de voor baksteenkalk karakteristieke verschijningsvorm, als dicht bestekelde slingeracteusjes. Wilsum. Beeldbreedte 9 mm.



AFBEELDING 14. | *Vermiporella fragilis* in bruine Pirgu-hoornsteen, gedeeltelijk schuin aangesneden. Wilsum. Grootste lengte 5 mm.



AFBEELDING 15. | *Vermiporella fragilis*. Reconstructie volgens Stolley (1893) & Pia (1920). Tekening: Freek Rhebergen.

algen bekend uit afzettingen van Pirgu- en Porkuni-ouderdom, al is hier het onderscheid tussen *Palaeoporella* en *Dasyporella* moeilijk te maken.

Ook liggen er rond de Oostzee en in Noord-Duitsland veel sedimentaire (niet-verkiezelde) glaciële zwerfstenen met *Vermiporella* of *Palaeoporella*. Een deel zal afkomstig zijn uit de strook Ordovicische formaties die van Öland over de Oostzee-bodem naar Estland loopt; een ander deel uit nog noordelijker gebieden. De oudste zwerfstenen met *Vermiporella* zijn de Cystoïden- en Coelosphaeridium-kalk (C_{38} - D_1). Na een hiaat in D_2 - D_3 duikt de alg weer op in de Oostzee- en Wesenbergkalk (E), waarin ook *Palaeoporella* verschijnt. In F_1 dringt *Palaeoporella* naar de voorgrond, zodat de alg in de *Palaeoporella*-kalk (F_{1c} - F_2) domineert. Vooral van laatstgenoemd gesteente zijn in Noord-Duitsland talloze blokken gevonden (Afb. 18). De ongeveer even oude verkiezelde kalkstenen met *Palaeoporella* en *Vermiporella*, zoals die in het WWW-gebied worden gevonden, zijn veel zeldzamer en hebben een andere transportgeschiedenis. Hoogstwaarschijnlijk stamt een deel uit een intra-cratonisch bekken tussen Zweden en Finland, een ander deel uit oostelijker gelegen gebieden. Zie voor de argumentatie: Van Keulen *et al.* (2012).

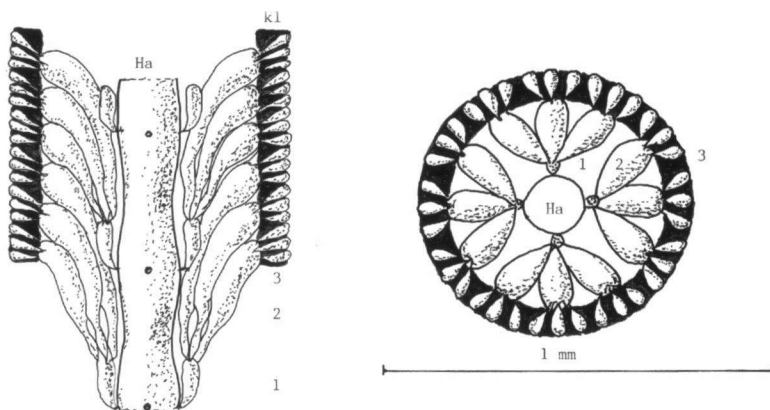
Palaeogeografische en -ecologische aspecten

Gedurende het Laat-Ordovicium maakte Noord-Europa deel uit van het palaeocontinent Baltica, dat tussen 0° en 30° zuiderbreedte lag. Het was bedekt met een ondiepe, tropische zee. *Palaeoporella* en *Vermiporella* leefden er vermoedelijk in een soortgelijk milieu als de recente Dasycladales. Deze algen stellen specifieke eisen aan hun omgeving: 1. voor fotosynthese zijn ze aangewezen op ondiep, helder water; 2. de algen scheiden alleen voldoende kalk af als de watertemperatuur boven 20°C ligt; 3. hun fragiele kalkoverkorsting vereist een standplaats in rustig water, ruim onder de golfbasis. Een dergelijke habitat was, behalve voor *Palaeoporella* en *Vermiporella*, aantrekkelijk voor andere organismen die fossiel in de verkiezelde kalkstenen optreden: bryozoën, rugose koralen, brachiopoden en astylospongiïde sponzen. Getuige de grote hoeveelheden (erratische) *Palaeoporella*-kalk moeten in het Laat-Ordovicium op de zeebodem uitgestrekte velden met *Palaeoporella* hebben bestaan. Ook waren beide algen betrokken bij de vorming van biohermen (lens- of koepelvormige riffen). De Bodakalk laat zien dat dergelijke biohermen zich ontwikkelden op tot matten samengegroeide *Palaeoporella*'s. *Vermiporella* was algemeen in patch reefs, afzonderlijke kleine riffen, waarvan in de Noorse Mjøsakalksteen overblijfselen zijn gevonden.

Met de sterke afkoeling in het Hirnantian (laatste periode van het Ordovicium) verdween *Palaeoporella* in Baltica van het toneel. *Vermiporella* overleefde deze crisis, om in het Boven-Siluur alsnog uit Baltica te verdwijnen.

Dankwoord

Freek Rhebergen (Emmen) heeft de totstandkoming van dit artikel op velerlei manieren ondersteund. Hem ben ik grote dank verschuldigd. Tom Koops (Emmen) en Rolf Smit (Gramsbergen) dank ik voor het ter beschikking stellen van materiaal.



AFBEELDING 16. | *Vermiporella fragilis*. Naar Kozłowski & Kaźmierczak (1968). 1, 2, 3 = primaire, secundaire en tertiaire lateralen; Ha = Hoofdass; kl = verkalkte schors (cortex). Tekening: Freek Rhebergen.





AFBEELDING 18. | *Palaeoporella*-kalksteen. Schleswig-Holstein. Ex coll. Rhebergen. Beeldbreedte 7,5 cm.

LITERATUUR

Bartholomäus, W.A., 1994.

Palaeoporella variabilis Stolley - eine Kalkalge des Oberordovizi-ums. *Geschiebekunde* aktuell 10/3: pp. 71-82.

Berger, S. & Kaefer, M.J., 1992.

Dasycladales: An Illustrated Monograph of a Fascinating Algal Order. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Bourque, P.A., Mamet, B. & Roux, A., 1981.

Algues siluriennes du synclinorium de la Baie des Chaleurs, Québec, Canada. *Revue de Micropaléontologie*, 24/2: pp. 83-126.

Deloffre, R. (1988).

Nouvelle taxonomie des algues dasycladales. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine*, 12: pp. 165-217.

Hubmann, B. & Fenninger, A., 1997.

Pseudopalaeoporella und das Problem der Unterscheidung Paläozoischer Halimedaceen - Gymnocodiaceen. *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, 22: pp. 85-99.

Keulen, P.S.F. van, Smit, R. &

Rhebergen, F., 2012.

Ordovizische Lavendelblaue Hornsteine in miozänen bis altpleistozänen Ablagerungen des "Baltischen Flußsystems", *Archiv für Geschiebekunde* 6 (3): pp. 155-204.

Kozłowski, R. & Kaźmierczak, J., 1968.

On two Ordovician calcareous algae. *Acta Palaeontologica Polonica*, 13/3: pp. 325-357.

Mu, X., 1990.

Fossil Udoteaceae and Gymnocodiaceae. In: Riding, R. (ed.), *Calcareous Algae and Stromatolites.* Springer, Berlin: pp. 146-166.

Retallack, G.J., 1983.

Middle Triassic megafossil marine algae and land plants from near Benmore Dam, southern Canterbury, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 13/3: pp. 129-154.

Pia, J., 1920.

Die *Siphonae verticillatae* vom Karbon bis zur Kreide. *Abh. zool.-botan. Ges. Wien.* XI-2, Wien.

Pia, J., 1926.

Pflanzen als Gesteinsbildner. *Gebr. Borntraeger, Berlin*: pp. 125-133.

Poncet, J., 1986.

Paléobiogéographie du genre *Vermiporella* (algue verte calcaire) à l'Ordovicien moyen et supérieur. *Annales Société Géologique du Nord*, 106: pp. 279-284.

Rhebergen, F., 1997.

Ordoviscische algen II: een vergaarbak. *Grondboor & Hamer*, 51/1: pp. 1-10.

Riding, R. & Fan, J., 2001.

Ordovician calcified algae and cyanobacteria, Northern Tarim Basin Subsurface, China. *Palaeontology*, 44/4: pp. 783-810.

Stolley, E., 1893.

Ueber silurische Siphonaeen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 2/1: pp. 135-146.

Stolley, E., 1897.

Die silurische Algenfacies und ihre Verbreitung im skandinavisch-baltischen Silurgebiet. *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein*, Band 9, Heft 1: pp. 109-131.

Stolley, E., 1898.

Neue Siphonaeen aus baltischem Silur. *Archiv für Anthropologie und Geologie Schleswig-Holsteins und der benachbarten Gebiete*, Band III, Teil 1: pp. 40-65.

