PERCY VAN KEULEN
Kennedylaan 36, 3844BD Harderwijk
psfvankeulen@gmail.com

Alle afgebeelde stukken zijn uit de collectie van de auteur, tenzij anders vermeld.

CYCLOCRINITES, EEN ORDOVICISCHE ALG

In het grind dat de Baltische Oerstroom (de Eridanos) in noordoostelijk Nederland heeft neergelegd, zijn ordovicische verkiezelde kalkstenen niet zeldzaam. Vaak zijn er mooie en bijzondere fossielen in te vinden, al behoren de meeste tot de categorie 'klein maar fijn'. Onder deze fossielen zijn algen goed vertegenwoordigd. In 1994-1997 zijn ze in dit blad gedetailleerd in kaart gebracht door Freek Rhebergen, die daarmee voor Nederland pionierswerk verrichtte. Hier wordt opnieuw aandacht gevraagd voor ordovicische algen, in het bijzonder voor vertegenwoordigers van het geslacht *Cyclocrinites*. Bij verzamelaars van zwerfsteenfossielen zijn ze vooral bekend als mooi getekende bolletjes in de baksteenkalk. In wetenschappelijke studies hebben de Nederlandse exemplaren weinig aandacht gekregen. Dat is spijtig, want ze laten details zien die in niet-verkiezelde exemplaren van elders niet bewaard zijn. Het loont daarom de moeite deze algen nauwkeurig te bestuderen. In deze bijdrage wordt een aantal observaties gepresenteerd tegen de achtergrond van gegevens uit de wetenschappelijke literatuur.

Verspreiding

Algen zijn organismen die voor hun energievoorziening fotosynthese toepassen maar geen bladeren, wortels of vaatbundels - organische structuren die voor hogere planten kenmerkend zijn - bezitten. Ze kunnen een- of meercellig zijn, en alleen al daardoor vormen algen geen eenheid binnen de systematiek. De determineerbare soorten in de ordovicische verkiezelde kalkstenen worden gerekend tot de groene algen (fylum Chlorophyta, klasse Chlorophyceae), waarin het pigment chlorofyl overheerst. Daarnaast komen er gelaagde, vliesachtige, en/of concentrische structuren voor die misschien aan de activiteit van eencellige blauwgroene algen (Cyanobacteria) of meercellige rode algen (Rhodophyta, Rhodophyceae) zijn toe te schrijven, maar waarvan de precieze veroorzaker moeilijk is vast te stellen.

De verkiezelde kalkstenen waarin algen voorkomen kunnen op grond van fossielinhoud en lithologische kenmerken in vijf typen onderverdeeld worden (zie Afb. 2):

- baksteenkalk (Haljala, C_3-D_1)
- lavendelblauwe verkiezelde kalksteen (Haljala-Keila, C_3-D_2)
- bruine Pirgu-hoornsteen (F_{1c})
- öjlemyrflint en -kalk (Pirgu, F_{1c})
- lavendelblauwe verkiezelde kalksteen (F_{1c})

De kalkstenen uit Haljala en Keila vallen binnen de Viru-serie; de overige behoren tot het onderste deel van de Harju-serie, en dan vooral tot de Pirgu-etage (Afb. 2). Twee perioden van het Ordovicium zijn dus elk door meerdere typen kalksteen van vergelijkbare ouderdom vertegenwoordigd. Daardoor kunnen de algenflora's in de kalkstenen niet alleen diachronisch (door de tijd heen) maar ook synchronisch (op basis van gelijktijdigheid) met elkaar vergeleken worden (Afb. 3). Van *Cyclocrinites* bevinden zich verschillende soorten in de baksteenkalk en vooral in de lavendelblauwe kalksteen uit de Haljala-Keila etages (Afb. 1).

Het geslacht *Cyclocrinites*

In 1840 introduceerde Eichwald het geslacht *Cyclocrinites* op basis van zijn beschrijving van *C. spaskii*, die hij voor een crinoïde aanzag - vandaar de naam. Later veranderde hij die in *Cyclocrinus* (1860) maar tegenwoordig is *Cyclocrinites* weer de officiële benaming. Het geslacht heeft zijn naam gegeven aan de 'cylocrinieten' (Engels: cyclocrinitids), een informele aanduiding van een hogere

Afbeelding 1.
Lavendelblauw verkiezelde kalksteen met verschillende soorten *Cyclocrinites*. Middenonder en links: *C. spaskii* met deels gave cribella. Middenboven: exemplaren van *C.* cf. *multicavus* met grotendeels afgebroken globella. Rechts: *C. porosus*, waarbij de globella van de onderzijde zichtbaar zijn. Lengte 86 mm. Vindplaats: Wilsum. Collectie Huuskes.

GLOBAL STANDARD				REGIONIAL STANDARD		
AGE Ma	SYSTEM	SERIES	STAGE	SERIES	STAGE	SUBSTAGE
443.7	ORDOVICIAN	UPPER	HIRNANTIAN	HARJU	Porkuni F_2	
445.6			KATIAN		Pirgu F_1c	
					Vormsi F_1b	
					Nabala F_1a	
				VIRU	Rakvere E	
					Oandu D_3	
455.8			SANDONIAN		Keila D_2	
					Haljala C_3-D_1	Jõhvi D_1
						Idavere C_3
					Kukruse C_2	
460.9		MIDDLE	DARRIWILLIAN		Uhaku C_1c	
					Lasnamägi C_1b	
					Aseri C_1a	
				ÖLAND	Kunda B_3	
468.1			DAPINGIAN		Volkhov B_2	
471.8		LOWER	FLOIAN		Billingen B_1b	
478.6			TREMADOCIAN		Hunneberg B_1a	
					Varangu A_3	
488.3					Pakerort A_2	

Afbeelding 2.
Chronostratigrafische tabel.
In rood de etages waaruit de verkiezelde kalksteen afkomstig zijn.

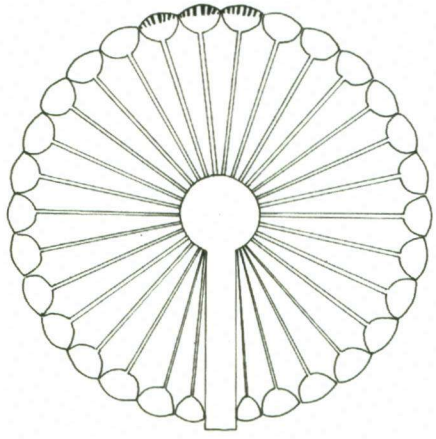
Geslacht (Genus)	Soort (Species)	Baksteenkalk C_3-D_1	Lavendelblauw verkiezelde kalksteen C_3-D_2	Bruine Pirgu-hoornblende (F_{1c})	Öjlemyrflint en –kalk F_{1c}	Lavendelblauw verkiezelde kalksteen F_{1c}
Cyclocrinites	*porosus*	++	++			
	schmidti	-+				
	spaskii		+			
	pyriformis		-+			
	multicavus		+			
Coelosphaeridium	*sphaericum*	+++	++			
Mastopora	*concava*	++				
Palaeoporella	*variabilis*			+++	++	+
Vermiporella	*fragilis*	++	+	+++	?	-+
Apidium	*krausei*	+++				
	rotundum			++	?	
Hoeegonites	*kringla*	+				
Gloeocapsamorpha	*prisca*			+	+	
Oncoïde algen						+
Gelaagde/vliesvormige algen				+		+

Afbeelding 3.
Voorkomen en verspreiding van ordovicische algen over de verkiezelde kalksteen. Omdat de systematische positie van de meeste algen omstreden is, worden alleen geslachts- en soortnaam gegeven. De tekens hebben betrekking op de frequentie van de alg binnen de betreffende kalksteensoort:
-+ zeldzaam;
+ betrekkelijk schaars;
++ frequent;
+++ algemeen.

taxonomische eenheid in de systematiek, waartoe naast *Cyclocrinites* ook de geslachten *Mastopora*, *Apidium* en *Coelosphaeridium* gerekend worden. Over de aard en hiërarchische positie van deze groep lopen de meningen uiteen: zo spreekt Pia (1927) van de tribus (= geslachtengroep) *Cyclocrineae*, terwijl Nitecki & Spjeldnaes (1992) het hebben over de orde *Cyclocrinales*. Essentieel is echter dat de cyclocrinieten belangrijke elementen van hun bouwplan gemeen hebben (Afb. 4). Alle cyclocrinieten hebben een centrale as waaruit takken, lateralen genaamd, ontspringen die zich aan de uiteinden verdikken. De verdikkingen die, wanneer ze half-bolvormig zijn, globella (enkelvoud: globellum) worden genoemd (globellum = Lat. 'bolletje'), hebben aan hun distale uiteinde een polygonaal, doorgaans hexagonaal, vlak, het facet. Tezamen vormen de laterale uiteinden of globella een aaneengesloten buitenwand, de cortex. Het gehele organisme wordt thallus genoemd. Het bouwplan toont overeenkomst met recente geslachten van de Dasycladales, eencellige groene algen, en veel algologen brengen de cyclocrinieten dan ook in die orde onder.

Een combinatie van twee elementen onderscheidt *Cyclocrinites* van de andere cyclocrinieten:
1. De lateralen splitsen zich niet in secundaire en tertiaire takken, zoals bij *Apidium*.
2. De lateralen eindigen in globella, anders dan bij *Coelosphaeridium*.

Een opmerkelijk element is verder het zogenaamde cribellum (Lat. 'zeefje'; meervoud cribella), een geperforeerd dekseltje op het globellum. Bij geen andere cyclocriniet is dit onderdeel waargenomen. Niet alle soorten *Cyclocrinites* beschikken echter over een cribellum, zodat het geen diagnostisch kenmerk is voor het geslacht.

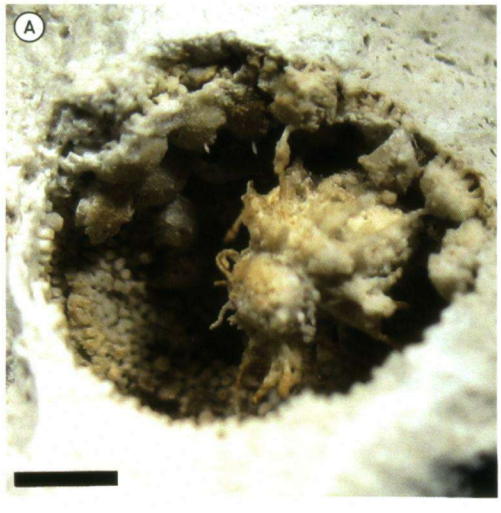


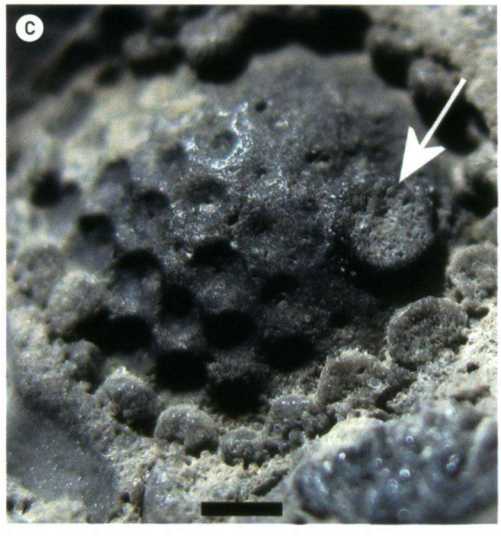
Afbeelding 4. Doorsnee van *C. porosus* met centrale as, lateralen, globella en cribella.

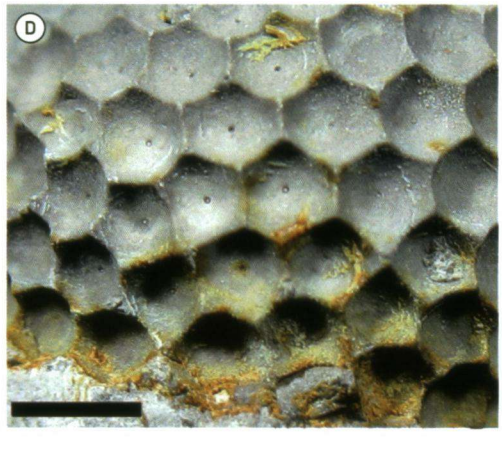
Tijdens het leven van *Cyclocrinites* werd een dun laagje kalk op de cribella en globella afgezet. Van buiten naar binnen nam de mate van verkalking af, zodat lateralen en hoofdas zelden verkalkten. Bij Noorse, niet-verkiezelde exemplaren is het mineraal dat betrokken was bij de verkalking als aragoniet gedetermineerd. In ons materiaal is die aragoniet naderhand door kiezel vervangen. Stolley (1896/98) onderscheidde in uit het Baltische gebied afkomstige zwerfstenen tien soorten en diverse variëteiten *Cyclocrinites*, voornamelijk op grond van de vorm van het cribellum. Vijf van deze soorten komen in de verkiezelde kalkstenen voor. Hieronder volgt hun beschrijving. *C. schmidti* en *C. pyriformis/multicavus* zijn niet eerder van Nederland (en het Nederlands-Duitse grensgebied) gemeld.

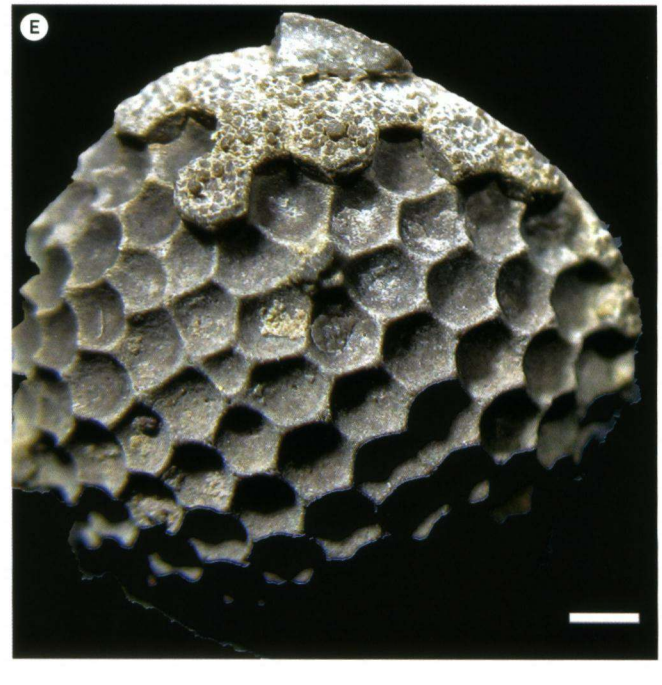
Cyclocrinites porosus Stolley 1896

De thallus van *C. porosus* (Lat. 'poreus') is kogelrond en meet 4 tot 12 mm in doorsnee. De exemplaren in de lavendelblauwe verkiezelde kalksteen zijn gemiddeld iets groter dan die in de baksteenkalk. *C. porosus* is één van de weinige *Cyclocrinites*-soorten waarvan hoofdas en lateralen zijn gevonden. In exemplaren uit de baksteenkalk zijn restanten van deze structuren sporadisch bewaard, terwijl de rest van het inwendige is opgelost (Afb. 5A). In de algen uit lavendelblauwe









Afbeelding 5. Onderdelen van *C. porosus* (maatstreepjes zijn 1 mm):

A. Overblijfselen van hoofdas en lateralen. Exemplaar in baksteenkalk. Beeldbreedte 5 mm. Vindplaats: Kloosterhaar. Collectie Rhebergen (ex coll. Top).

B. Afdrukken van lateralen. Exemplaar in lavendelblauw verkiezelde kalksteen. Diameter 7 mm. Vindplaats: Westerhaar.

C. Steelaanzet. Uit hetzelfde stuk als 5B. Beeldbreedte 6 mm.

D. Oppervlak met kommetjes waaruit de globella zijn weggebroken. De gaatjes onderin de kommetjes vormen de verbinding tussen lateralen en het inwendige van de globella. Beeldbreedte 4 mm. Vindplaats: Itterbeck.

E. Lavendelblauwe steenkern met afdruk van een rozet waar zes vijfhoekige globella zich om een centraal punt hebben gegroepeerd. Diameter 9 mm. Vindplaats: Westerhaar. Collectie Rhebergen, reg. nr. S 14.14.

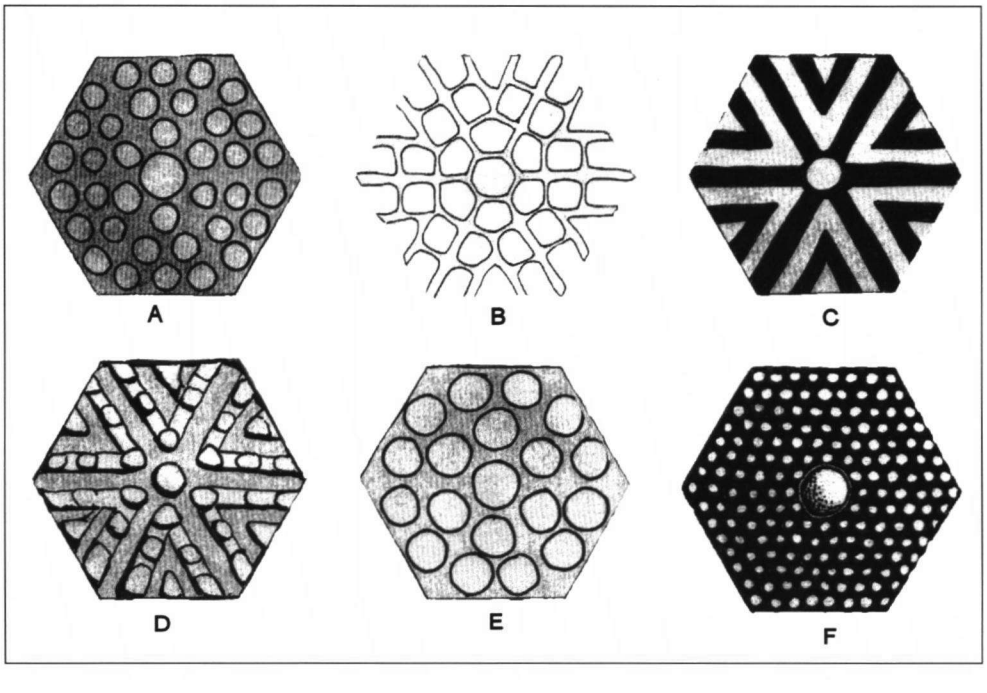
kalksteen is de hoofdas nooit aangetroffen. Wel zijn de lateralen soms zichtbaar als holle buisjes in een grijze fijnkorrelige massa (Afb. 5B). Ze kunnen tot diep in het centrum van de thallus doorlopen. Aangezien de lateralen ontspringen uit het bolvormig uiteinde van de hoofdas, moet de diameter van dit onderdeel gering zijn geweest. De bekende tekening van Julius Pia (groot afgebeeld in Rhebergen, 1994), die een grote bolvormige as ónder het middelpunt van de thallus situeert, lijkt in dit licht niet juist.

De hoofdas loopt uit in een smalle steel waarvan nooit meer dan de aanzet teruggevonden wordt (Afb. 5C). De lateralen zijn over hun hele lengte gelijkmatig slank en eindigen in komvormige globella. In steenkernen breken de globella gemakkelijk af, waardoor een oppervlak van polygonale ondiepe kommetjes overblijft. Onderin de kommetjes is vaak een gaatje te zien, dat de verbinding vormde tussen de schacht van de lateraal en het globellum (Afb. 5D). Globella en cribella zijn hexagonaal, maar vijf- en vierhoekige vormen, soms gegroepeerd tot rozetten, komen ook voor (Afb. 5E en 10). Als regel zijn in het cribellum 37 poriën aanwezig. Rond een centrale porie zijn de overige poriën in drie concentrische ringen gerangschikt: de binnenste ring telt zes poriën, de tweede, middelste, 12, en de derde, buitenste, 18. De poriën zijn regelmatig over het cribellum verdeeld, zodat in elk van de zes driehoeken waaruit de hexagonaal is opgebouwd zes poriën liggen, afgezien van de centrale porie. Afbeelding 6A toont het schema. Dikwijls is de centrale porie groter dan de andere en neemt hun diameter naar buiten toe af. De vorm varieert van ruwweg rond tot hoekig. Stolley beschouwde cribella met ronde poriën als typisch voor *C. porosus*. Cribella met polygonale poriën en daarmee samenhangend een rankere skeletstructuur rekende hij tot een aparte variëteit, *ornata* (Afb. 6B).

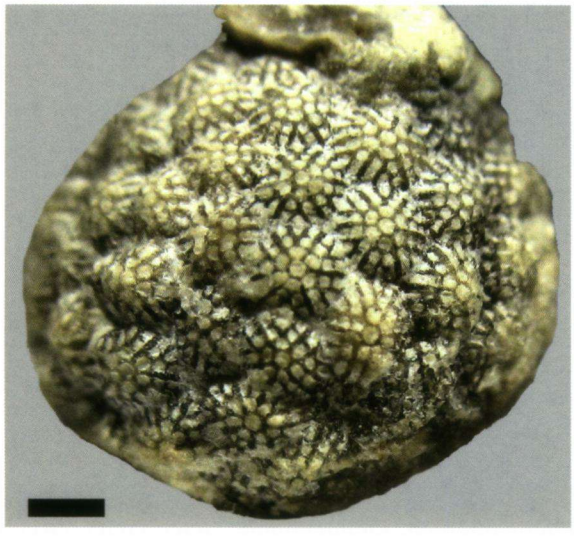
Naast deze vormen komen cribella met nog andere patronen voor, waaronder één met lijstjes. Algemeen aanvaard is het idee dat deze patronen in feite verschillende verschijningsvormen van hetzelfde cribellum zijn. Hoe ze morfologisch geduid moeten worden is na 150 jaar onderzoek echter nog steeds niet opgehelderd, mede doordat de informatie die de restanten van de cribella bieden niet eenduidig is. Zo vond Kiesow (1899) in zijn materiaal het lijstjespatroon terug op een dieper gelegen niveau binnen het cribellum, terwijl Stolley (1896/98) op basis van zijn observaties dit patroon juist aan het oppervlak situeerde. Kiesows opvatting wordt ondersteund door het cribellum afgebeeld in Staringia 5, Tafel 145, nrs. 7-8, al gaat het daar niet om *C. porosus*. Op grond van eigen observaties kom ik tot een reconstructie die meer in de lijn van Stolley ligt.

De volledige weergave van het oppervlak van het cribellum is mijns inziens te vinden in de variëteit *ornata* (ik gebruik de naam slechts als vormaanduiding) (Afb. 7). De poriën bestaan hier uit de vrije ruimtes tussen de ribben die het cribellum doorkruisen. Afhankelijk van hun positie zijn poriën zeshoekig (centrale porie), vijfhoekig (eerste ring), vierkant (tweede ring), en vierhoekig dan wel driehoekig (derde ring). De ribben die de drie assen van de hexagonaal vormen hebben de grootste breedte. De kleine dwarsribben tussen de poriën van de eerste, tweede en derde ring zijn daarentegen smal en liggen ook iets dieper dan andere ribben (Afb. 8A). Daardoor zijn ze onzichtbaar wanneer de poriën tot de bovenrand van de lengteribben met sediment zijn gevuld. Dit sedimentdek manifesteert zich als een lijst die evenwijdig loopt aan de lengterib ernaast. Het resultaat is een cribellum met een lijstjespatroon (Afb. 6C).

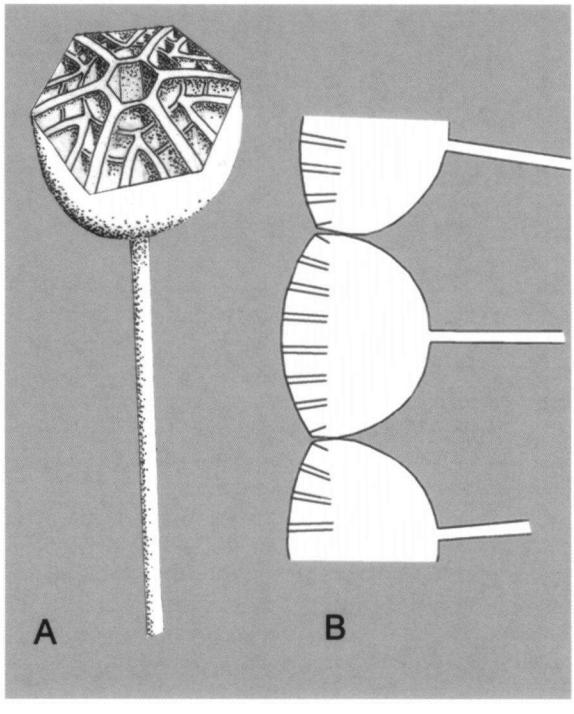
Het patroon van var. *ornata* en het lijstjespatroon worden echter doorgaans als negatief gevonden, waarbij het skelet - het geheel van ribben dat samen het cribellum vormt - zelf is opgelost maar de sedimentopvulling van de tussenruimtes bewaard is. Deze patronen zijn vooral te vinden op de binnenzijde van holtes waaruit de steenkern is losgeraakt of door oplossing verdwenen. Men kijkt dan tegen de onderkant van de afdrukken van de cribella aan. Var. *ornata* is hierbij te zien als een woud van hoekige sedimentzuiltjes. De onderliggende sedimentlijstjes zijn alleen zichtbaar wanneer de zuiltjes onduidelijk gevormd of afgesleten zijn. In dat geval vloeien de afgeplatte zuiltjes optisch samen met de onderliggende lijst, waardoor een lijstjespatroon-in-negatief ontstaat (Afb. 6D, 9A en 10). Overgangsvormen tussen zuiltjes- en lijstjespatronen zijn meer regel dan uitzondering (Afb. 9B).



Afbeelding 6.
Patronen op het cribellum bij *C. porosus* en *C. schmidti* (Afb. 6F):
A. Regulier patroon met 37 poriën. Naar Stolley.
B. Variëteit *ornata*.
C. Lijstjespatroon zoals soms aan te treffen op de cortex van exemplaren in hardgrounds. Naar Stolley.
D. Impressie van lijstjespatroon als afdruk, waarbij men tegen de onderkant van de sedimentlijstjes aankijkt. De knobbels op de lijstjes zijn rudimenten van sedimentzuiltjes.
E. Variëteit *kiesowi*. Naar Stolley.
F. *C. schmidti*. Naar Stolley.



Afbeelding 7.
C. porosus, uitgeprepareerd uit hardground van baksteenkalk. De onverweerde zijde toont sterk gewelfde cribella met als oppervlaktepatronen var. *ornata* en lijstjes. Let op de smalle dwarsribben. Op de afgesleten zijkant (niet afgebeeld) zijn cribella met ronde poriën aanwezig, een aanwijzing dat dit patroon een dieper gelegen vlak weergeeft. Breedte 7 mm (maatstreep is 1 mm). Vindplaats: Itterbeck.



Afbeelding 8.
Cribellum van *C. porosus*.
A. Reconstructie in perspectief.
B. Doorsnee overlangs.

Het cribellum is in dwarsdoorsnee convex. Omdat de poriën in een rechte hoek staan ten opzichte van het oppervlak, tonen ze in een dieper gelegen vlak van het cribellum een iets andere ligging (Afb. 8B). Het cribellum met afgeronde poriën op Afb. 6A geeft vermoedelijk dit vlak weer. De geheel ronde poriën die Stolley (1896/98) als kenmerkend voor het gewone type beschouwde, vond ik overigens zelden. Veel ogenschijnlijk ronde poriën blijken bij nadere inspectie toch hoekig, zij het dat de hoeken afgerond zijn.

Nogal eens komen cribella met minder dan 37 poriën voor. Soms ontbreekt de buitenste ring geheel en telt het cribellum slechts 19 poriën. Stolley zag in deze vorm een aparte variëteit, die hij *kiesowi* (naar Kiesow) noemde (Afb. 6E en 9C). Sporadisch is er een verdere reductie naar 7 poriën (Afb. 9D). Overgangsvormen waarbij een deel van de poriën van de tweede of derde ring ontbreekt zijn algemeen. Een afwijkend gevormd cribellum met vijf of vier hoeken leidt vanzelfsprekend ook tot een andere ordening van de poriën (Afb. 9E en 10). Het grondplan van het cribellum van *C. porosus* blijft, bij alle variatie, echter herkenbaar. Temeer daar de variatie zich vaak binnen dezelfde cortex voordoet, kan er geen sprake zijn van verschillende variëteiten.

Hoe de reducties dan wel verklaard moeten worden, is vooralsnog onduidelijk. Wellicht is er een verband tussen de doorsnee van het cribellum en het aantal poriën. De reducties treden vooral op bij kleine, dicht tegen elkaar gelegen cribella. Dat doet vermoeden dat poriën zich daarin niet vrij hebben kunnen ontwikkelen. Ook komen door de convexe vorm van het cribellum de buitenste poriën, die onder de grootste hoek staan, makkelijk in de verdrukking. Inderdaad blijken de zuiltjes op de plaats van deze poriën soms te zijn versmolten met de sedimentlijst die de opvulling vormt van de naad tussen twee cribella (Afb. 9C en 9E).

De zuiltjes ontspringen vanuit een platte basis die de onderste begrenzing van het cribellum aangeeft. Onbekend is wat zich onder het cribellum bevond. In globella waarvan de wanden zijn verdwenen is soms een fijn netwerk van schotjes of draden zichtbaar die veelhoekige compartimentjes vormen. Of er een samenhang is tussen deze structuren en de poriën van het cribellum is moeilijk vast te stellen.

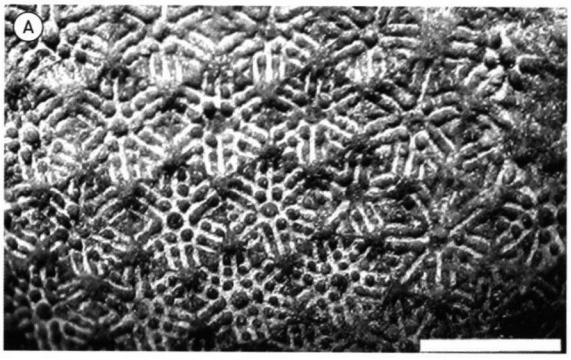
In de lavendelblauwe kalksteen liggen dikwijls meerdere exemplaren van *C. porosus* bij elkaar. In de baksteenkalk gaat het doorgaans om eenlingen. Hoewel *C. porosus* en *Coelosphaeridium sphaericum* in beide gesteenten voorkomen, worden ze in de baksteenkalk wél, maar in de lavendelblauwe kalksteen, opvallend genoeg, vrijwel nooit samen aangetroffen. In laatstgenoemd gesteente kan *C. porosus* wel weer vergezeld gaan van *C. spaskii*, *multicavus* of *pyriformis* (Afb. 1).

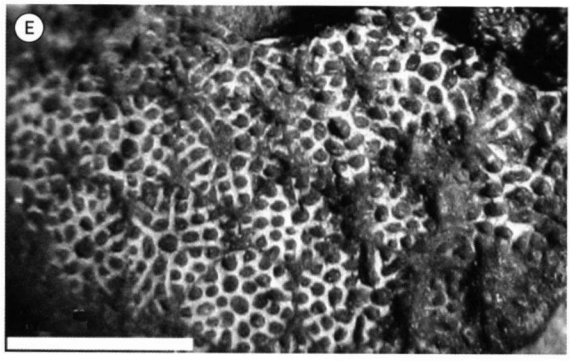
Cyclocrinites cf. *schmidti* Stolley 1898

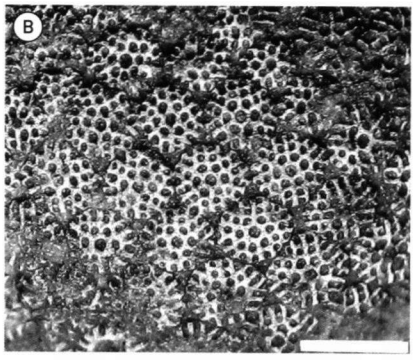
Sporadisch komt in de baksteenkalk (D_1) een kogelronde alg voor met een diameter van ongeveer 15 mm en fijn getekende cribella. Het cribellum, ± 1 mm in doorsnee, wordt gedomineerd door een forse centrale porie waaromheen, min of meer straalsgewijs, een groot aantal minuscule poriën is gerangschikt (Afb. 11A). Het precieze aantal poriën kan niet worden vastgesteld en lijkt ook niet constant. Bij de best geconserveerde cribella zijn per zijde van de hexagonaal minimaal 20 poriën waarneembaar, zodat het totale aantal boven 120 ligt. Het cribellum lijkt sterk op dat van *Cyclocrinites schmidti* (Afb. 6F). De exemplaren waarop Stolley (1896/98) zijn beschrijving baseerde waren echter groter (25 mm), jonger (Rakvere, etage E), en afkomstig uit Estland. Ook schatte Stolley het aantal poriën hoger, namelijk op 170. De alg afgebeeld in Staringia 5, Tafel 145, nrs. 7-8, is waarschijnlijk een *C. schmidti*.

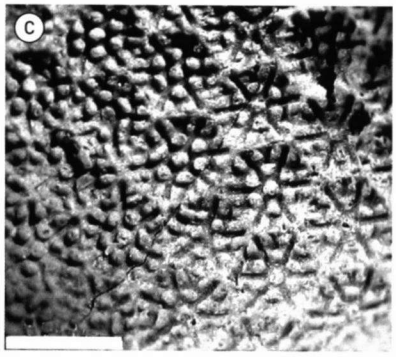
Cyclocrinites spaskii Eichwald 1840

Cyclocrinites spaskii is een grote kogelronde alg, 18-25 mm in diameter, met hexagonale cribella van 1 mm doorsnee. Rond een grote centrale porie loopt een verhoudingsgewijs dikke skeletring waarvan, op regelmatige afstand van elkaar, 12 ribben naar de lager gelegen rand van het cribellum uitstralen. Doordat de hoeken die de ribben met de buitenrand van het cribellum maken afgerond zijn, doet het geheel denken aan een bloem (Afb. 11B). Het is begrijpelijk dat Eichwald dit cribellum voor een thecale plaat van een crinoïde aanzag. Onregelmatig gevormde cribella met 4-5 hoeken en 9-14 ribben komen voor (Afb. 11C). Evenals bij *C. porosus* is de grens tussen cribellum en het onderliggende globellum scherp. De basis van het globellum is komvormig maar vlakker dan bij *C. porosus*.









Afbeelding 9. Variaties in het cribellum van *C. porosus* (afdrukken) (maatstrepen zijn 1 mm):.
A. Lijstjespatroo innegatief. Beeldbreedte 4 mm.
B. Zuiltjespatroon, lijstjespatroon en overgangsvormen. De lagere delen zijn met grijze kaolien gevuld. Beeldbreedte 4 mm.
C. Var. *kiesowi*. Let op de verdiept liggende lengteribben. Beeldbreedte 3 mm.
D. Linksboven cribella met sterk gereduceerde aantallen poriën. Beeldbreedte 3 mm.
E. Cribella met afwijkend aantal hoeken en poriën. Beeldbreedte 3 mm.
9A,B,E uit hetzelfde stuk. Vindplaats: Westerhaar. 9C,D uit hetzelfde stuk. Ex coll. De Haan. Vindplaats: Sellingerbeetse.

Cyclocrinites pyriformis Stolley 1896 en *C. multicavus* Stolley 1896

Beide soorten zijn peervormig (pyriformis = Lat. 'peervormig') tot ovaal, aan de bovenkant rond en aan de tegenoverliggende zijde, waar de aanzet tot de steel zich bevindt, spitser uitlopend (Afb. 11D). Hun grootste diameter bedraagt 25 mm. Naast zeshoekige zijn er veel onregelmatige polygonale cribella, als gevolg waarvan hun rangschikking op de cortex eveneens onregelmatig is. De soorten onderscheiden zich van elkaar door de diameter van het globellum: bij *C. pyriformis* 1 mm, bij *C. multicavus* de helft daarvan, zodat het aantal globella in de cortex navenant groter is. *'Multicavus'* (Lat. 'met veel holtes') verwijst naar het feit dat in steenkernen de afgebroken globella talrijke komvormige holtes hebben achtergelaten.

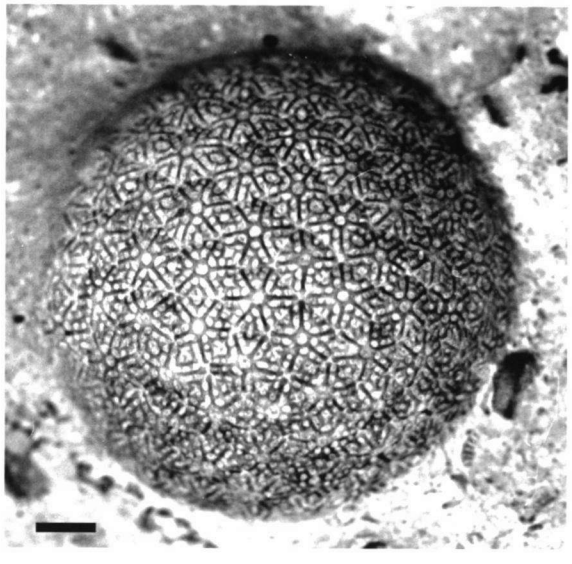
Afwijkend van de situatie bij andere soorten *Cyclocrinites* wordt het globellum in *C. pyriformis* en *multicavus* niet bekroond door een geperforeerd cribellum maar door een rond facet (Afb. 11E). Stolley (1896/98) ontwaarde hier overblijfselen van een membraan.

Biologie

Over de wijze waarop *Cyclocrinites* functioneerde staat weinig vast. Aangezien de cortex geheel uit globella is opgebouwd, waren dat de enige structuren in de thallus die rechtstreeks met zonlicht in aanraking kwamen. Men mag daarom veronderstellen dat de fotosynthese in de globella heeft plaatsgevonden. Het is mogelijk dat de holle lateraal de houder was van een zogenaamde fotosynthetische haar die zich in het globellum vertakte. Spjeldnaes en Nitecki (1992) opperden dat de poriën in het cribellum ruimte en bescherming kunnen hebben geboden aan deze fotosynthetische haar, maar tekenden daarbij aan dat de langwerpige compartimentachtige poriën van *C. spaskii* voor dat doel weinig geschikt lijken.

Het cribellum moet afgesloten zijn geweest door een dun vlies dat voorkwam dat celmateriaal via de poriën weglekte. Dit buitenmembraan verging na de dood van het organisme aangezien de poriën, net als de laterale uiteinden in *Coelosphaeridium*, doorgaans zijn volgelopen met sediment. In grotere algen nemen de globella toe in aantal, maar niet in gemiddelde doorsnee. Het organisme groeide derhalve door lateralen en globella toe te voegen. Dit gebeurde vanuit de bovenkant van de hoofdas. Merkwaardig is wel dat de grootste globella zich bovenop de thallus bevinden. Omdat toevoeging van globella onmogelijk is in een verkalkte cortex, wordt aangenomen dat verkalking pas tegen het einde van het leven van de alg optrad, waarschijnlijk na uitstoting van de geslachtscellen (gameten).

Bij *Apidium* en *C. dactiloides* vond Nitecki in de globella structuren die hij als gametangia, de organen waar de gameten werden gevormd, interpreteerde. Op grond hiervan namen hij en Spjeldnaes (1992) aan dat de gametangia zich ook bij de overige cyclocrinieten in de globella bevonden. Bij recente Dasycladales (= eencellige groene algen), zoals *Bornetella sphaerica*, die qua bouw een treffende gelijkenis vertoont met *Cyclocrinites porosus*, liggen deze organen echter als bolletjes tussen de lateralen (Afb. 12). Vergelijkbare bolletjes, verspreid liggend in het inwendige, werden door Spjeldnaes en Nitecki (1994) waargenomen

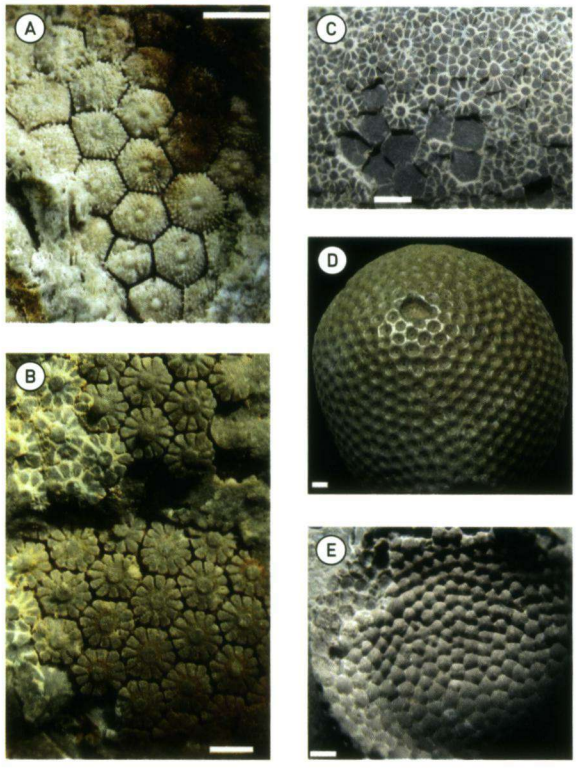


Afbeelding 10. *C. porosus*. In het centrum vormen cribella met een afwijkend aantal hoeken en poriën tezamen twee vierdelige pseudo-rozetten. Diameter alg 9 mm (maatstreep 1 mm). Collectie Teuben, nr. W90. Vindplaats: Wilsum. Foto: Berend Rhebergen.

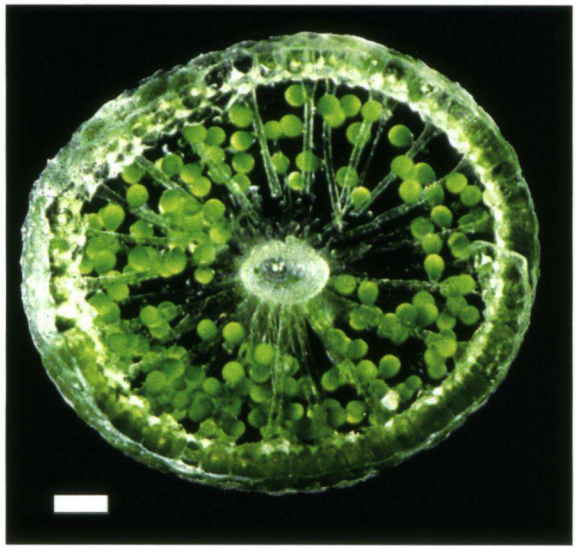
in exemplaren van *C. schmidti* in Oostzeekalk. Bartholomäus (1995) vond ze ook in een exemplaar van *C. porosus* en interpreteerde ze als sporangia. In het kader van de gelijkenis tussen *Cyclocrinites* en *Bornetella* lijkt die interpretatie steekhoudend. Hier rijst echter de fundamentele vraag in hoeverre het verantwoord is om structuren in fossiele algen te duiden in het licht van kennis over recente algen. In hoeverre zeggen morfologische overeenkomsten iets over de mate van verwantschap? Het voert te ver om hier nader in te gaan op deze kwesties, die het hedendaagse debat over de taxonomische positie van fossiele algen domineren.

De algen in de verkiezelde kalkstenen waren al dood toen ze met sediment bedekt raakten. Bij sommige exemplaren is de cortex overgroeid met bryozoën. Van alle thalli is de steel afgebroken, zodat niet bekend is hoe en waaraan de alg zich hechtte. Het is weinig waarschijnlijk dat dit de rotsige zeebodem is geweest, aangezien daarvan geen fragmenten in de kalkstenen worden aangetroffen. Het feit dat de meeste thalli compleet zijn, wijst erop dat het post-mortem transport bescheiden is geweest. Door zwakke stromingen konden algen worden samengespoeld, zoals uit laagsgewijze concentraties in vooral de lavendelblauwe verkiezelde kalksteen valt op te maken.

Op de paleo-ecologie van de ordovicische cyclocrinieten kom ik in een volgend artikel terug.



Afbeelding 11. Diverse soorten *Cyclocrinites*.
A. Cribella van *C. schmidti*. Beeldbreedte 4 mm. Vindplaats: Itterbeck.
B. Cribella van *C. spaskii*, detail van stuk op Afb. 1. De ribben van de cribella zijn hier opgelost. Beeldbreedte 9 mm.
C. Cribella van *C. spaskii*. Breukvlakken op verschillende niveaus laten zien dat het oppervlaktepatroon niet verandert. Let op de onregelmatige polygonale cribella. Beeldbreedte 8 mm. Vindplaats: Kloosterhaar.
D. *C. pyriformis*. Lengte 20 mm. Collectie von Hacht (Archiv für Geschiebeforschung, Hamburg). Vindplaats: Sylt (Duitsland). Foto: Freek Rhebergen.
E. *C. multicavus*. Binnenzijde van holte met globella en links ronde facetten. Bij enkele globella zijn aan de onderkant de aanzetten van lateralen zichtbaar. Breedte 10 mm. Vindplaats: Kloosterhaar.



Afbeelding 12. *Bornetella sphaerica* (recent) met gametocyten (de groene bolletjes). Maatstreep is 1 mm.

Slot

Bestudering van de vele verschijningsvormen waarin *Cyclocrinites* in de verkiezelde kalkstenen optreedt kan ons helpen meer inzicht te krijgen in de morfologie en biologie van de alg. De puzzel is nog verre van compleet. Verzamelaars worden daarom opgeroepen in hun collecties op zoek te gaan naar exemplaren die aanvullende informatie kunnen leveren.

DANKWOORD

Een groot woord van dank aan Freek Rhebergen die op velerlei manieren steun bood bij de totstandkoming van dit artikel. De volgende personen ben ik erkentelijk voor het tonen of uitlenen van stukken uit hun collecties: Arie Drent † (Westerhaar), Norbert Huuskes (Overdinkel), Tom Koops (Emmen), Rolf Smit (Gramsbergen), Kap Teuben (Emmen), Helena Top-Meijers (Daarlerveen), Peter de Vries (Sappemeer).

LITERATUUR

Bartholomäus, W.A. et al., 1995. Verschiedene Apidien (Kalkalgen) des Ordoviz-Silurs. Archiv für Geschiebekunde 2(2): pp. 67-84.

Beadle, S.C., 1988. Dasyclads, cyclocrinitids and receptaculids: comparative morphology and paleoecology. Lethaia 21: pp. 1-12.

Kiesow, J., 1899. Bemerkungen zu den Gattungen *Cyclocrinus, Coelosphaeridium* und *Apidium*. Schrifte der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, Neue Folge Band X, Heft 1, Danzig: pp. 1-17.

Nitecki, M.H. & Spjeldnaes, N., 1992. *Cyclocrinites spaskii*. A model of Cyclocrinitid Morphology. Institut for Geologi, Universitetet I Oslo. Intern skriftserie nr. 63, Oslo.

Pia, J., 1927. Thallophyta. In: Hirner, M., (ed.), Handbuch der Palaeobotanik. Band I. Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta. Oldenbourg, München-Berlin: pp. 31-136.

Rhebergen, F., 1994. Ordovicische algen I. Cyclocrinieten. Grondboor & Hamer 48(6): pp. 97-106.

Spjeldnaes, N. & Nitecki, M.H.,1994. Baltic Ordovician Lithographic Limestones. Geobios, Mémoire Special nº 16: pp. 267-273.

Stolley, E., 1896. Untersuchungen ueber Coelosphaeridium, Cyclocrinus, Mastopora und verwandte Genera des Silur. Archiv für Anthropologie und Geologie Schleswig-Holsteins und der benachbarten Gebiete, Band I, Teil 2: pp. 177-282.

Stolley, E., 1898. Neue Siphoneen aus baltischem Silur. Archiv für Anthropologie und Geologie Schleswig-Holsteins und der benachbarten Gebiete, Band III, Teil 1: pp. 40-65.