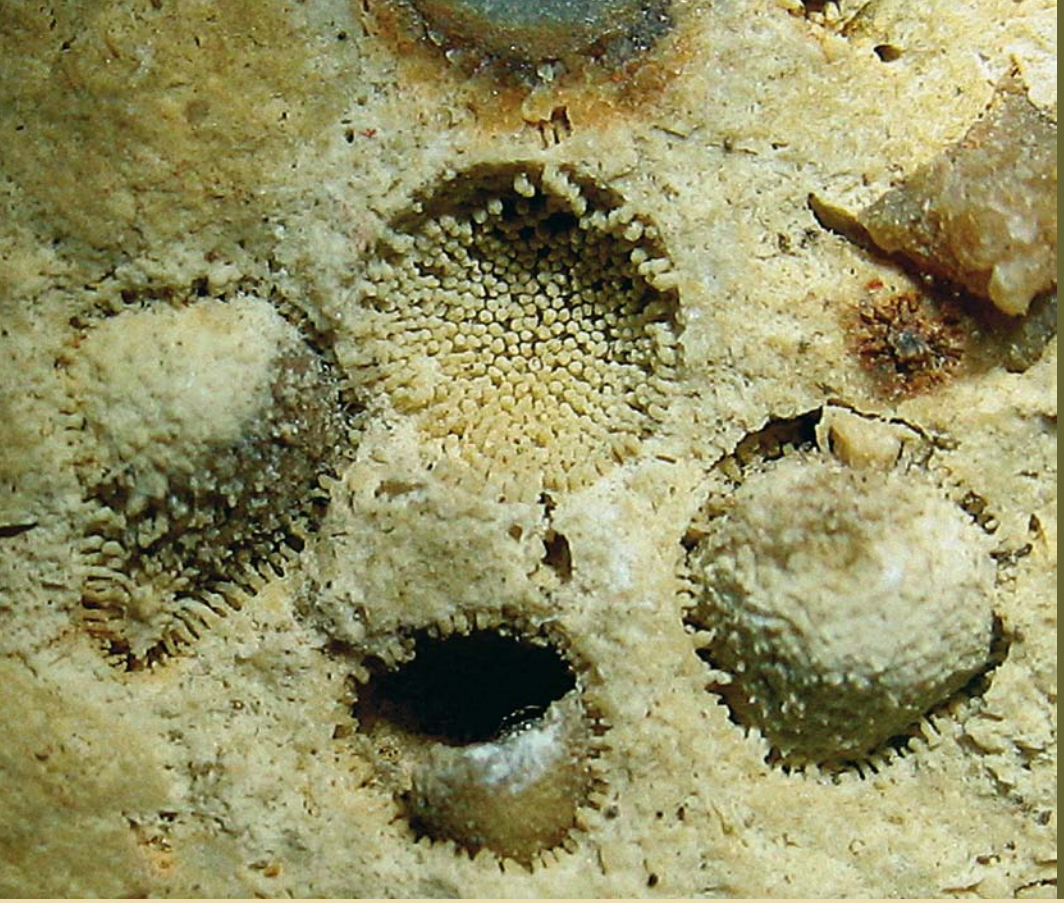


Afbeelding 1. | *Apidium pygmaeum, op verschillende manieren in baksteenkalk geconserveerd. Beeldbreedte 1 cm. Wilsum.*

NB Tenzij anders aangegeven, zijn de afgebeelde apidiums uit de collectie van de auteur afkomstig.

De kalkalg *Apidium* uit het WWW-gebied

Percy van Keulen
Kennedylaan 36
3844BD Harderwijk
psfvankeulen@gmail.com

In de Ordovicische baksteenkalk van NO-Overijssel en de Wilsumer Berge (kortweg: WWW-gebied) zijn overblijfselen van de kalkalg *Apidium* algemeen. De peervormige fossieltjes van enkele millimeters doorsnee zien er voor het blote oog niet bepaald spectaculair uit en worden dan ook weinig verzameld. Onder de microscoop onthullen deze fossielen echter vaak interessante details. Onder de schaarse Europese vindplaatsen van *Apidium* neemt het WWW-gebied een bijzondere plaats in omdat er regelmatig exemplaren worden gevonden waarvan de inwendige structuur is bewaard als een vrijliggend kiezelskelet. Aan de hand van tientallen van dergelijke exemplaren slaagde Freek Rhebergen (1994) er in de bouw van *Apidium* grotendeels te ontrafelen, ongeveer honderd jaar na de eerste beschrijving van de alg door Kiesow (1893) en Stolley (1896). Dit toont eens te meer hoe waardevol de verkiezelde kalkstenen uit het WWW-gebied voor de paleontologie zijn.

Naast de kleine peervormige *Apidium* beschreef Rhebergen twee andere soorten uit verkiezelde Ordovicische kalkstenen (1994). Recente vondsten leveren aanvullende gegevens op, die ik hier presenteer. De complexe bouw van Apidium brengt met zich mee dat de terminologie helaas wat ingewikkeld is.

Afbeelding 2. | *Apidium pygmaeum met hoog, ovaal bovendeel. Lengte thallus 4 mm. Kloosterhaar.*

Apidium Stolley 1896

De thallus (het algenlichaam) van *Apidium* (van het Griekse *apidion* = "peertje") heeft een bolrond bovendeel, dat zich naar onderen sterk versmalt. Op het bovenvlak ligt soms een ronde inzinking, de apicale lacune. Vanaf de basis tot aan de apex loopt een centrale, cilindervormige as waaruit lateralen (vertakkingen) ontspringen. Deze eindigen in kom- of prismavormige structuren, globella genaamd, die samen een gesloten buitenwand, de cortex, vormen. Tussen as en globella kunnen lateralen zich tot drie keer vertakken. Globella worden aan de bovenzijde afgesloten door een buitenmembraan, het facet.

Apidium wordt alleen in gesteenten uit het Ordovicium en Siluur aangetroffen. In de loop der tijd zijn acht soorten beschreven, waarvan er wellicht enkele synoniemen zijn. Revisie van het genus is dringend gewenst maar wordt bemoeilijkt doordat een deel van het typemateriaal waarop de soortbeschrijvingen zijn gebaseerd, verloren is gegaan. In het WWW-gebied komen tenminste twee, maar mogelijk vijf, deels onbeschreven, soorten voor.

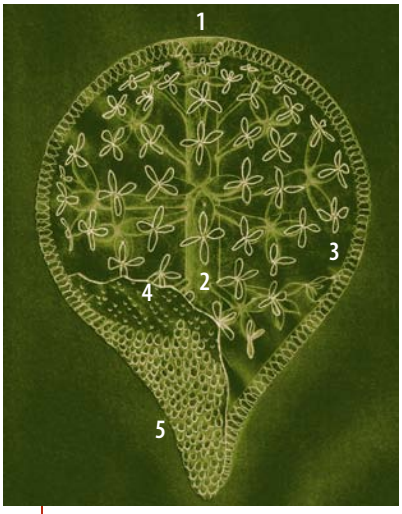
Apidium pygmaeum (Kiesow) Stolley 1896

Kleine apidiums met een lengte tot 6 mm en een diameter tot 4 mm zijn algemeen in baksteenkalk ($C_{3\beta}$-D_1) van het WWW-gebied (Afb. 1). De vorm varieert van bolvormig tot ovaal (Afb. 2), maar de peervorm overheerst. Meestal is het inwendige geheel met sediment gevuld, zodat er behalve de globella in de cortex niets rest van de interne bouw. Soms echter zijn delen van as en lateralen bewaard gebleven als een vrijliggend skelet van holle buisjes (Afb. 4AB, 5). Rhebergen (1994) reconstrueerde de interne structuur van de alg op grond van zulke gaaf bewaarde exemplaren. Door nieuwe vondsten kan zijn reconstructie verfijnd worden. Waarschijnlijk gaat het bij de kleine peervormige alg niet om *Apidium krausei*, zoals Rhebergen veronderstelde, maar om *A. pygmaeum*. In onderstaande beschrijving van de alg maak ik hier en daar gebruik van Rhebergens formuleringen, zonder dit steeds te verantwoorden.

Vanuit de basis van de alg loopt een centrale as zonder verdikking door tot de apicale lacune. In het smalle basisdeel leiden primaire lateralen rechtstreeks naar de cortex, maar hogerop in de alg vertakken deze zich. Primaire lateralen vertakken zich in drie tot vijf secondaire lateralen, die zich weer in drie of vier tertiaire lateralen splitsen. Tertiaire lateralen vertakken zich nog eens in (doorgaans) vier kwartaire lateralen. Deze passeren de subcorticale wand om vervolgens uit te lopen in de globella (Afb. 3).

Het lijkt erop dat er langs de hoofdas een beperkt aantal plaatsen is waar meerdere primaire lateralen ontspringen. Of er sprake is van regelmatige kransen is moeilijk vast te stellen. Wel tonen diverse exemplaren rond top en basis van de hoofdas waaiers van ca. acht primaire lateralen die schuin naar boven, dan wel naar onderen, gericht zijn (Afb. 4B, 5, 6).

Het aantal globella dat via secondaire, tertiaire en kwartaire vertakkingen met een primaire lateraal in verbinding staat, is minimaal 36 (1x3x3x4), maximaal 80 (1x5x4x4). Het bovenvermelde vertakkingsschema lijkt, op het basisdeel na, overal in de thallus tot expressie te komen, dus ook nabij de apicale lacune waar lateralen dicht op elkaar staan (Afb. 7). Omdat er per alg nooit meer en vaak



Afbeelding 3. | *Reconstructie van de thallus van Apidium pygmaeum: 1. Apicale lacune. 2. Centrale as. 3. Primaire, secondaire, tertiaire lateralen. Kwartaire lateralen zijn alleen onder de '3' ingetekend. 4. Subcorticale wand. De stoppels laten de plaatsen zien waar de als quadrupels gegroepeerde globella zijn afgebroken van de kwartaire lateralen. 5. Cortex met globella. Omwille van de duidelijkheid zijn de lateralen in het achterste halfrond niet afgebeeld.*

aanzienlijk minder dan 1200 globella zijn, moet het aantal kransen met primaire lateralen beperkt zijn (waarschijnlijk ca. drie).

Van het oorspronkelijke organische materiaal van hoofdas en lateralen resteert niets. Bij het fragiele kiezelskelet gaat het volgens de algologen Spjeldnaes en Nitecki (1990) om in kiezel omgezette afgietsels van deze onderdelen. Lateralen, vooral de secondaire, zijn amandelvormig opgezwollen (Afb. 4A, 5). Misschien is dit ver-

Afbeelding 4AB. | *Apidium pygmaeum met centrale as en lateralen. Doorsnee thallus 2,5 mm. Kloosterhaar. Let in afbeelding 4B op de scherpe hoek die primaire lateralen met de centrale as maken.*

Afbeelding 5. | *Apidium pygmaeum met centrale as en lateralen. Doorsnee thallus 2,5 mm. Kloosterhaar.*

schijnsel diagenetisch (d.w.z. tijdens fossilisatie ontstaan) van aard en aan het verkiezelingsproces toe te schrijven. In een andere soort, *A. rotundum*, zijn de lateralen slanker (Afb. 18).
De globella zijn afgerond hexagonaal, in dwarsdoorsnee langer dan breed en door insnoering onder het midden enigszins buidelvormig. Ze zijn altijd met sediment volgelopen, hetgeen erop wijst dat het buitenmembraan niet verkalkt was en na de dood van de alg spoedig verging. De globella in de basis van de thallus, die rechtstreeks met de hoofdas in verbinding staan, zijn langer dan die in het bolle bovendeel.

Afbeelding 9AB. | *Apidium pygmaeum, hetzelfde exemplaar vanuit verschillende hoek gefotografeerd. De subcorticale wand is bezet met groepjes van vier uitwaaierende kwartaire lateralen, quadrupels, waarvan de globella zijn afgebroken. Zoals doorgaans bij A. pygmaeum is de apicale lacune gevuld met een sediment-prop. Doorsnee thallus 3 mm. Wilsum.*

Afbeelding 6. | *Apidium pygmaeum. Inwendige structuur in limoniet bewaard. Zichtbaar is de centrale as met 7 primaire lateralen. Afzonderlijke lateralen van hogere orde zijn niet te onderscheiden. Doorsnee thallus 3,5 mm. Itterbeck.*

Bij het kloppen van baksteenkalk breekt de cortex van *A. pygmaeum* nogal eens af van de subcorticale wand. Op het aldus blootgelegde oppervlak kunnen dan verspreide groepjes van (meestal) vier kruisvormig geordende, naar buiten uitwaaierende stoppels waargenomen worden. Dit zijn de schachten van de kwartaire lateralen die van de globella zijn afgebroken. Ze laten zien dat globella doorgaans in groepjes van vier zijn geordend, zogenaamde *quadrupels* (Afb. 3, 9AB). In de cortex zelf is deze groepering minder duidelijk doordat quadrupels vanwege de omvang van de globella dicht op elkaar staan (Afb. 8).

Afbeelding 7. | *Apidium pygmaeum. Waaier van lateralen rond de top van de centrale as. Coll. Rhebergen, catalogusnr. Ue 14.283. Wilsum.*

Rhebergens apidiums uit baksteenkalk werden door Spjeldnaes (& Nitecki, 1990) alle als *A. krausei* gedetermineerd. Er zijn bij deze determinatie vraagtekens te plaatsen. Stolley (1896) beschreef *A. krausei* als een peertje, maximaal 13 mm lang en 8 mm breed en voorzien van een lange steelvormige basis. De peervormige apidiums uit de baksteenkalk zijn echter veel kleiner en hebben een enigszins stompe basis. Qua vorm en afmetingen beantwoorden ze beter aan *A. pygmaeum*, een andere door Stolley geïntroduceerde soort. Kummerow (1937) legde deze link al: de alg uit Oostduitse, glaciale baksteenkalk die hij afbeeldt en beschrijft als *A. pygmaeum* is dezelfde als de peertjes uit de baksteenkalk van het WWW-gebied.
A. pygmaeum komt in baksteenkalk voor, hetzij als geïsoleerde exemplaren, hetzij in "nesten" van kleine fossielen als crinoïdensegmenten, algen *(Vermiporella fragilis, Mastopora concava)*, plaatjes van *Machaeridia*, ostracoden en fragmenten van trilobietjes. Mij zijn geen voorkomens van *A. pygmaeum* in vast gesteente bekend.

Afbeelding 8. | *Apidium pygmaeum. De afbeelding toont de onderzijde van de globella in de cortex. Duidelijk te zien is dat globella groepen vormen. Lengte thallus 3,5 mm. Kloosterhaar.*

Apidium sp. "sleutelvorm"

Naast kleine apidiums komen er in baksteenkalk uit het WWW-gebied grote exemplaren voor, die qua afmetingen beter overeenkomen met *A. krausei*. Deze apidiums hebben in profiel niet de vorm van een peer, maar van een sleutel of handspiegel. Kenmerkend is een lange steelvormige basis die zich enigszins verbreedt aan de onderzijde en vandaar uitloopt in een spitse voet (Afb. 10, 11, 12). De maximale lengte van de thallus bedraagt 13 mm, de maximale breedte 7 mm. Bij exemplaren met vrijliggend bovenvlak kon ik geen duidelijke apicale lacune vaststellen. Overblijfselen van de inwendige structuur wijzen op een met *A. pygmaeum* vergelijkbare bouw, met een centrale as die vanaf de basis tot de apex loopt. Nergens in de wetenschappelijke literatuur wordt een apidium met deze specifieke vorm vermeld. Ik duid de alg hier aan met de werknaam *Apidium* sp. "sleutelvorm". In de selectie apidiums die Rhebergen naar Spjeldnaes in Oslo stuurde, bevond zich een dergelijke sleutelvormige apidium, namelijk Ue 14.131, een groot exemplaar met een uitzonderlijk gaaf bewaarde inwendige structuur, maar schuin aangesneden, waardoor de specifieke vorm enigszins verhuld blijft

(Afb. 13). Ook omdat dit waarschijnlijk het enige sleutelvormige exemplaar in de kleine zending betrof, is het Spjeldnaes niet opgevallen dat de afwijkende grootte gepaard gaat met een afwijkende vorm. In ieder geval rekenden hij en Nitecki (1990) deze apidium, evenals de kleine peervormige, tot *A. krausei*.

Het is echter problematisch om de grote sleutelvormige en de kleine peervormige apidiums onder dezelfde soort te rangschikken, aangezien de vraag hoe de verschillen tussen beide dan te verklaren zijn, niet bevredigend valt te beantwoorden. Dat de vorm gerelateerd is aan het groeistadium lijkt een aannemelijk antwoord, maar is het niet. *Apidium* wordt door de meeste algologen tot de orde van de Dasycladales gerekend en die zijn *coenocytisch*. Dat wil zeggen dat ze weliswaar eencellig zijn, maar dat de cel tot forse proporties kan uitgroeien. Pas tegen het eindstadium van de groei verkalkt de cel, waarna verdere groei onmogelijk wordt. Dat verklaart waarom we, bij alle verschil in omvang tussen individuen, geen heel kleine apidiums (< 3 mm) vinden. Juveniele vormen waren immers nog niet verkalkt en fossiliseerden daarom niet. Ook de apidiums in baksteenkalk zijn bewaard gebleven doordat ze verkalkt waren en dus moeten alle fossiele apidiums als volgroeide exemplaren worden beschouwd.

Ook de relatieve zeldzaamheid van de sleutelvormige *Apidium* pleit tegen een ontogenetische (= tijdens het leven ontstane) verklaring van het vorm- en grootteverschil: slechts ca. 1 op 30 exemplaren in baksteenkalk is een *Apidium* sp. "sleutelvorm". Indien de grote apidiums volwassen exemplaren waren, zouden ze een groter aandeel in het totaal moeten hebben. Niet geheel uit te sluiten is dat de variatie in grootte en vorm samenhangt met verschillen in leefmilieu. Grote apidiums komen echter samen met kleine apidiums in dezelfde steen voor, zonder dat er aanwijzingen zijn dat de grote vanuit een ander milieu zijn ingespoeld. Het heeft er daarom alle schijn van dat de sleutelvormige *Apidium* tot een andere soort behoort dan de kleine peervormige *A. pygmaeum*. Aangezien geen van de tot dusver beschreven soorten de kenmerkende spitse punt en verbreding in het basisdeel bezit, gaat het vermoedelijk om een nieuwe soort, die een officiële beschrijving verdient.

Afbeelding 10. | *Apidium sp. "sleutelvorm". Het inwendige is hol. Lengte thallus 1 cm. Kloosterhaar. Uit hetzelfde stuk als het exemplaar op afbeelding 5.*

Afbeelding 11. | *Apidium sp. "sleutelvorm". Lengte thallus 9 mm. Kloosterhaar.*

Apidium sp.

Een grote apidium, 12 mm lang en 6 mm breed, uit een *hardground* (een massief verkiezelde, centimeters dikke laag van oorspronkelijk gecementiseerde calciet) in baksteenkalk, is niet met voornoemde soorten in verband te brengen (Afb. 14). De alg is een langwerpige knots, aan de bovenzijde spits toelopend, zonder apicale lacune. Waarschijnlijk gaat het om een onbekende soort. Opmerkelijk is dat de facetloze globella op sommige plaatsen op de cortex rozetten vormen.

Apidium rotundum Høeg 1932

In bruine Pirgu-hoornsteen (F_{1c}) van het WWW-gebied komt *A. rotundum* (Latijn *rotundum* = "rond") voor. De maximale lengte bedraagt 12 mm, de maximale diameter 7 mm. Het basisdeel is kort en versmalt zich over kleine afstand tot een dunne steelaanzet. Het bovenste gedeelte van de thallus is afgeplat (Afb. 15A). Door deze kenmerken is de thallus in zijaanzicht tolvormig. De apicale lacune op het bovenvlak is duidelijk gevormd (Afb. 15B).

Afbeelding 12. | *Het grootste mij bekende exemplaar van Apidium "sleutelvorm". Lengte thallus 13 mm. Rechtsboven lateralen van Coelosphaeridium. Coll. Hofman. Wilsum.*

Globella zijn maximaal 0.1 mm in diameter, hexagonaal, in lengtedoorsnee komvormig, en voorzien van een concaaf facet. Het aantal globella op de cortex is veel groter dan bij *A. pygmaeum*. Rondom de apicale lacune, het groeipunt van de alg, en rond het basisdeel zijn de globella kleiner dan elders op de cortex. Op *A. rotundum* van het WWW-gebied worden zowel globella met als zonder facet aangetroffen. Waar globella uit de cortex losgebroken zijn, is een ondervlak van komvormige afdrukken zichtbaar. Dit ondervlak – door Rhebergen "binnenmembraan" genoemd (Afb. 15C) – moet niet verward worden met de subcorticale wand die iets dieper ligt. Afbeelding 16AB toont deze subcorticale wand met sporen van kwartaire lateralen, die aantonen dat ook bij *A. rotundum* globella in groepjes van 4 of 5 zijn geordend. In de cortex is hier echter niets van te zien omdat de hexagonale globella naadloos aaneensluiten, als in een bijenraat. Wel wordt de regelmatige rangschikking van globella hier en daar doorbroken door intercalatie (tussenvoeging) van nieuwe rijen. Dit gebeurt waar een rij zich

Afbeelding 13. | *Apidium sp. "sleutelvorm". Coll. Rhebergen, catalogusnr. Ue 14.131. Beeldhoogte 5 mm. Wilsum.*

Afbeelding 14. | *Apidium sp. Wilsum. Beeldhoogte 14 mm.*

ter hoogte van een bovengemiddeld groot globellum in tweeën splitst. De extra rij dwingt aangrenzende rijen naar boven en onder af te buigen. Bij *receptaculieten* (bol-, cilinder- of kegelvormige organismen, gebouwd rondom een centrale holte, waarvan het skelet bestaat uit "meromen" [lateralen] die aan de buitenzijde eindigen in dakpansgewijs liggende kapjes) is er sprake van regelmatige intercalatie als onderdeel van een spiraalsgewijs groeipatroon vanuit de apex. Bij *A. rotundum* laten zich echter geen duidelijke spiralen in de rangschikking van globella vaststellen. Het beeld van de cortex is veeleer dat van een lappendeken bestaande uit verschillend georiënteerde velden globella, als gevolg van onregelmatige intercalatie en andere verstoringen (Afb. 15A, 17). Een verklaring voor deze verschijnselen zou kunnen zijn dat tijdens de groei de diameter van de thallus toeneemt, waarbij nieuwe globella tussen de bestaande ingevoegd worden.

A. rotundum uit het WWW-gebied is ofwel geheel gevuld met melkachtige chalcedoon óf hol waarbij de binnenkant van de holte met kwartskristalletjes is bekleed. In zeldzame gevallen zijn slanke tertiaire en kwartaire lateralen zichtbaar (Afb. 18). Overblijfselen van de centrale as heb ik nooit waargenomen. Bij een exemplaar met een holte aan de basis lijkt een steel te zijn afgebroken (Afb. 19). Bartholomäus et al. (1995) interpreteren een pijpje naast een apidium van Sylt als een steelfragment.
Bij sommige exemplaren wordt de cortex bedekt door kronkelige buisjes. Vermoedelijk zijn ze na de dood van de alg gevormd door een wormachtig organisme.

In het Oslogebied wordt *A. rotundum* in vast gesteente gevonden. Hier treedt de alg op in de Boven-Ordovicische Bønsnesformatie, die uit ongeveer dezelfde periode stamt als onze Pirgu-hoornsteen. De meeste exemplaren bestaan uit gerekristalliseerde calciet. Alleen de apidiums uit de donkere kalksteen van Store Svartøy bevatten zwarte, organische restanten van het inwendige skelet. Spjeldnaes & Nitecki (1990) konden met behulp van slijpplaatjes van dit materiaal het systeem van lateralen deels reconstrueren.

In Pirgu-hoornsteen van het WWW-gebied wordt *A. rotundum* regelmatig vergezeld door de staafvormige alg *Vermiporella fragilis*, minder vaak door *Palaeoporella variabilis*.

Apidium cf. *sororis* Stolley 1896

Het enige Stolley bekende, thans helaas onvindbare, exemplaar betrof een zuiver peervormige alg, 9 bij 12 mm, met als onderscheidend kenmerk een opwelving in het centrum van de apicale lacune. De naam doet vermoeden dat Stolley deze *Apidium* als een zustersoort van *A. krausei*, die in dezelfde publicatie onmiddellijk voorafgaand aan *A. sororis* beschreven wordt, beschouwde (Latijn *soror* = "zuster"). Stolley's exemplaar was afkomstig uit grijsblauwe kalk van Sylt uit de Jöhvi (Jewe)-etage (D_1). Misschien komt de alg ook voor in de veel jongere (verkiezelde) Öjlemyrkalk uit het WWW-gebied (F_{1c}). De verdrukte apidiums in dit gesteente lijken op *A. rotundum* maar vertonen een bol schijfje in de apicale

Afbeelding 15. | *A: Apidium rotundum. Complete thallus, zijaanzicht. Exemplaar vrij geprepareerd uit de zachte uitgeloogde korst van bruine Pirgu-hoornsteen. Lengte thallus 1 cm. Itterbeck. B: Zelfde exemplaar. Bovenaanzicht, met apicale lacune. Beeldbreedte 9 mm. C: Zelfde exemplaar, detail. Waar globella zijn verdwenen is het binnenmembraan zichtbaar. Beeldbreedte 1 mm.*

lacune. Aanvankelijk interpreteerde ik dit schijfje als een sedimentrestant, maar nauwkeurige inspectie wijst uit dat het om een onderdeel van de thallus gaat (Afb. 20). Hoe de opwelving te rijmen valt met groei vanuit de apicale lacune is moeilijk in te zien.

Taxonomie

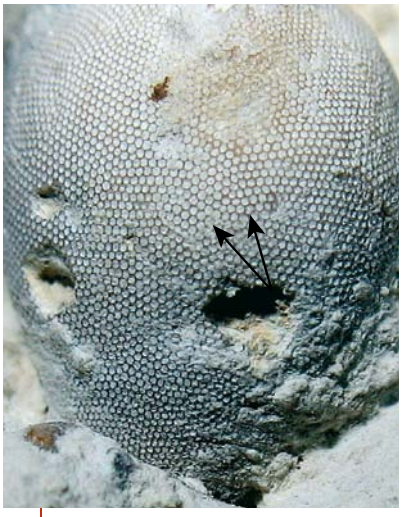
Zoals bij de meeste Ordovicische algen zijn bij *Apidium* de taxonomische problemen groot. Meestal wordt *Apidium* gerekend tot de cyclocrinieten, Ordovicische en Silurische kalkalgen met een bolronde, compacte thallus en een centrale as waaruit kransgewijs lateralen ontspringen. In deze groep worden, naast het naamgevende genus *Cyclocrinites*, ook *Coelosphaeridium* en *Mastopora* wel ondergebracht. Kenmerkend voor cyclocrinieten is dat lateralen eindigen in zeshoekige facetten die een aaneengesloten cortex vormen.
Verschillen en overeenkomsten tussen deze genera kunnen iets zeggen over hun onderlinge fylogenetische relatie. Om de relatie tussen *Apidium* en andere cyclocrinieten te bepalen zijn de volgende aspecten van belang:

- Evenals *Cyclocrinites* en *Mastopora*, maar anders dan *Coelosphaeridium*, bezit *Apidium* globella.
- Evenals bij *Mastopora*, maar anders dan bij *Cyclocrinites*, ontbreken bij Apidium cribella (dekseltjes op de globella met een soortenspecifiek gaatjespatroon). *Coelosphaeridium* heeft geen globella en dus ook geen cribella.
- In tegenstelling tot *Cyclocrinites* en *Coelosphaeridium* bezit *Apidium* vertakkende lateralen. De lateralen van Mastopora *(concava)* zijn nooit waargenomen.
- De apicale lacune komt alleen bij *Apidium* (en *Mastopora*?) voor.
- Anders dan *Cyclocrinites* en *Coelosphaeridium* bezit *Apidium* geen centrale as met een bolrond uiteinde, maar een cilindervormige, doorlopende as. De centrale as van *Mastopora* is onbekend.

Als de voornoemde overeenkomsten en verschillen alle als fylogenetisch relevant worden beschouwd, lijkt de taxonomische afstand van *Apidium* tot *Coelosphaeridium* het grootst en tot *Mastopora* het kleinst. Pia (1927), Deloffre (1988) en Berger & Kaever (1992) brengen *Apidium* dan ook samen met *Mastopora* onder in een hoger taxon (Pia: subtribus Mastoporinae; Deloffre en Berger & Kaever: tribus Mastoporeae). Spjeldnaes & Nitecki (1990) gaan een stap verder door een aparte familie Apidiaceae, met *Apidium* als enig genus, op te richten. Het voert hier te ver om alle taxonomische vraagstukken die met *Apidium* en de cyclocrinieten samenhangen, aan de orde te stellen, laat staan op te lossen.

Biologie

Aangezien het gehele oppervlak van *Apidium* uit globella bestaat, ligt de veronderstelling voor de hand dat de fotosynthese waarvan de alg afhankelijk was in deze structuren moet hebben plaatsgevonden. De facetten zijn dan als lichtvensters te interpreteren, en de lateralen als houders van de fotosynthetische haren die in de globella uitmonden. In globella van Noorse apidiums vonden Spjeldnaes & Nitecki (1990) echter met bolletjes gevulde zakachtige structuren die deze onderzoekers interpreteerden als *gametangia*, geslachtsorganen. Indien de



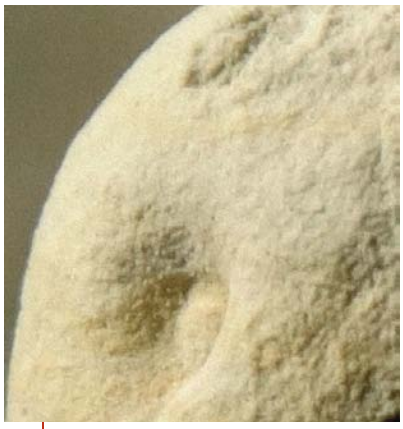
Afbeelding 17. | *Apidium rotundum, complete thallus met velden verschillend georiënteerde globella. De facetten van de globella ontbreken. De pijlen wijzen naar intercalatiepunten. Uit hetzelfde stuk als exemplaar op afbeelding 15ABC. Beeldhoogte 9 mm.*

waarneming en interpretatie daarvan juist zijn (wat m.i. twijfelachtig is), vond fotosynthese waarschijnlijk niet in de globella maar elders op de thallus plaats. Spjeldnaes & Nitecki (1990) zochten deze plek in een toef fotosynthetische haren rond de apicale lacune. Dat idee gaat uit van een analogie met recente algengroepen van de Dasycladales, zoals *Cymopolia*, waarbij een dergelijke toef haren, in feite verlengde lateralen, vanuit de apex groeit. Buiten de apex verwelken de haren en vallen af, waarbij ze een puntvormig litteken *(hair scar)* achterlaten op de facetten van de primaire lateralen. Op facetten van *Apidium (rotundum)* heb ik niets kunnen ontdekken dat

Afbeelding 16AB. | *Apidium rotundum in bruine Pirgu-hoornsteen, onder verschillende hoek en belichting gefotografeerd. De afbeeldingen tonen de subcorticale wand met een raster van stoppels, de uiteinden van kwartaire lateralen. Vaag zichtbaar is dat deze zijn gegroepeerd als kruisen of sterretjes. Dit toont aan dat ook bij Apidium rotundum globella in quadrupels staan. Rechts, waar de subcorticale wand gedeeltelijk is afgebroken, zijn tertiaire lateralen in dwarsdoorsnee te zien. Beeldhoogte afbeelding 16A: 8 mm. Wilsum.*

Afbeelding 18. | *Apidium rotundum in bruine Pirgu-hoornsteen. Natuurlijk breukvlak. In het inwendige, gevuld met melkachtig doorschijnende chalcedoon, zijn draadvormige tertiaire en kwartaire lateralen zichtbaar. Beeldhoogte 11 mm. Kloosterhaar.*

Afbeelding 19. | *Apidium rotundum in bruine Pirgu-hoornsteen. Onderzijde met holle voet, waarschijnlijk de steelaanzet. Beeldbreedte 8 mm. Itterbeck.*



Afbeelding 20. | *Apicale lacune van Apidium cf. sororis in Öjlemyr-kalk (catalogusnr. öj27d). Beeldhoogte 5 mm. Wilsum.*

met zulke littekens in verband te brengen is, maar het is denkbaar dat ze zijn uitgewist door het verkiezelingsproces.
De analogie tussen *Apidium* en *Cymopolia* strekt zich misschien verder uit. Geert-Jan Brummer veronderstelt dat *Apidium* een gelede alg was (pers. com.) zoals *Cymopolia* en *Palaeoporella*. Bij exemplaren van *Apidium* zou het om segmenten gaan die oorspronkelijk via de apicale lacune met elkaar verbonden waren. Anders dan bij *Palaeoporella* [vgl. Van Keulen (2012), Afb. 6], zijn van *Apidium* tot dusver echter geen gestapelde exemplaren gevonden.

Vermoedelijk hechtte *Apidium* zich aan de bodem met behulp van *rhizoïden*, wortelvormige uitgroeisels, zoals die bij recente Dasycladales voorkomen. Bij *A. rotundum* zullen deze uit de onderkant van de "steel" zijn gegroeid. Rhizoïden verkalken niet. Daarom worden er geen fossiele sporen van aangetroffen. Indien *Apidium* een gelede alg is, zullen bij de meeste afzonderlijke segmenten rhizoïden überhaupt ontbroken hebben.
Voor de paleo-ecologische aspecten van *Apidium* verwijs ik naar het artikel over *Palaeoporella* en *Vermiporella* van mijn hand (2012), omdat al deze algen in een soortgelijk milieu leefden.

Slot

De slotsom moet wel luiden dat van de anatomie, biologie en taxonomie van *Apidium* nog veel onduidelijk en onbegrepen is. Als verzamelaars bijzondere apidiums in hun collectie hebben, verneem ik dat graag. Dergelijke exemplaren kunnen het onderzoek wezenlijk verder helpen.
Freek Rhebergen en Geert-Jan Brummer dank ik voor stimulerende discussies. Voor het uitlenen van materiaal ben ik naast eerstgenoemde de familie Hofman (Oosterbeek) en Bart van der Zee (Meppel) erkentelijk.

LITERATUUR

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

Berger, S. & Kaever, M.J., 1992.
Dasycladales, an illustrated monography of a fascinating algal order. Thieme, Stuttgart.

Deloffre, R., 1988.
Nouvelle taxonomie des algues dasycladales. Bull. Centr. Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine, 12: pp. 165-217.

Høeg, O.A., 1932.
Ordovician Algae from the Trondheim Area. Skrifter Norske Videns. Oslo: pp. 63-96.

Keulen, P.S.F. van, 2012.
Staafvormige algen uit het Ordovicium: Palaeoporella en Vermiporella. G&H 66: pp. 454-461.

Kiesow, J., 1893.
Die Coelosphaeridiengesteine und Backsteinkalke des westpreussischen Diluviums, ihre Versteinerungen und ihr geologisches Alter. Schr. Naturfor. Gesell. Danzig, N. F. Band VIII (3): pp. 1-30.

Kiesow, J., 1899.
Bemerkungen zu den Gattungen *Cyclocrinus, Coelosphaeridium* und *Apidium*. Schr. Naturfor. Gesell. Danzig, N. F. Band X (1): pp. 1-17.

Kummerow, E., 1937.
Die Bruteinrichtungen paläozoischer Ostracoden, sowie über Receptaculites und einige ordovizische Kalkalgen der Gattung Apidium. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. 57: pp. 465-474.

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

Rhebergen, F., 1994.
Ordovicische algen I. Cyclocrinieten. G&H 48: pp. 97-106.

Spjeldnaes, N. & Nitecki, M.H., 1990.
Anatomy and relationship of the Ordovician algal genus Apidium. Inst. Geol. Univ. Oslo. Intern skriftserie nr. 61.

Stolley, E., 1896.
Untersuchungen über Coelosphaeridium, Cyclocrinus, Mastopora und verwandte Genera des Silurs. Arch. Anthrop. Geol. Schleswig-Holsteins, Band I (2): pp. 177-282.