

براکیوپودها، شاخصی برای بررسی همزیستی در مطالعات بوم شناختی: مثالی از براکیوپودهای پرمین پسین شمال باختری ایران

عباس قادری، دانشجوی دکتری چینه‌شناسی و فسیل‌شناسی دانشگاه فردوسی مشهد*
علیرضا عاشوری، استاد گروه زمین‌شناسی دانشگاه فردوسی مشهد
محمد حسین محمودی قرائی، استادیار گروه زمین‌شناسی دانشگاه فردوسی مشهد

چکیده

توالی‌های رسوبی پرمین پسین منطقه جلفا در شمال باختر ایران، براکیوپودهای فراوانی از راسته‌های Athyridida، Orthotetida، Productida، Rhynchonellida و Spiriferida دارند که حفظ شدگی بسیار خوبی را نشان می‌دهند. این براکیوپودها فراوان‌ترین جانوران کفزی در توالی‌های رسوبی منطقه بوده و لذا اهمیت بسیاری در بررسی الگوهای همزیستی و انواع شناخته شده آن در فاصله زمانی بسیار اندکی نسبت به رویداد انقراضی پایان پرمین دارند. در میان نمونه‌های به دست آمده، پوسته برخی فسیل‌ها از گونه‌های *Permophricothyris ovata*، *Paraorthotetina glausi* و *Transcaucasathyris* sp. توسط دیگر جانوران همزیست، تحت تأثیر قرار گرفته‌اند. بررسی‌های انجام شده نشان می‌دهد اثر جانوران همزیست بر روی براکیوپودها غالباً در دو الگوی مسالمت‌آمیز خنثی یا همسفرگی (commensalism) و شبه انگلی (epibiosis) بوده است. در حالت اول، جانور همزیست مهمان به صورت قشری بر روی پوسته براکیوپود میزبان متصل شده و بدون این که به میزبان خود صدمه بزند، از زندگی روی آن سود می‌برده است. اتصال براکیوپودهای lytoniids بر روی نمونه‌هایی از گونه *Permophricothyris ovata* بهترین مثال از توالی‌های پرمین پسین منطقه جلفا برای این نوع زندگی است. در دومین حالت، جانور مهمان با شیوه زندگی شبه انگلی و حفاری بر روی پوسته براکیوپود، میزبان خود را تحت تأثیر قرار می‌داده است. این حفاری‌ها که عموماً ناشی از عملکرد کرم‌های پلی‌کیت (polychaete) بوده‌اند، به تشکیل اثر فسیل *Trypanites* بر روی پوسته سخت برخی از براکیوپودها منجر شده‌اند. در برخی از پروداکتیدا نظیر جنس *Sarytchevinella* و شماری از اورتوتتیداها همچون جنس *Orthotetina* نیز شواهدی از ترمیم و بازسازی مجدد پوسته دیده می‌شود که نشان‌دهنده سازوکار دفاعی جانور پس از آسیب محیطی و یا حمله موجودات حفار است. همچنین آثاری از شکارگری بر روی پوسته برخی اورتوتتیداها در زمان حیات جانور و نیز آثاری از لاشه‌خواری بر روی پوسته تعدادی دیگر از آنها دیده می‌شود که مربوط به حوادث تافونومیکی پس از مرگ جانور است.

واژه‌های کلیدی: براکیوپودا، پرمین، همزیستی، بوم‌شناسی دیرینه، تافونومی

مقدمه

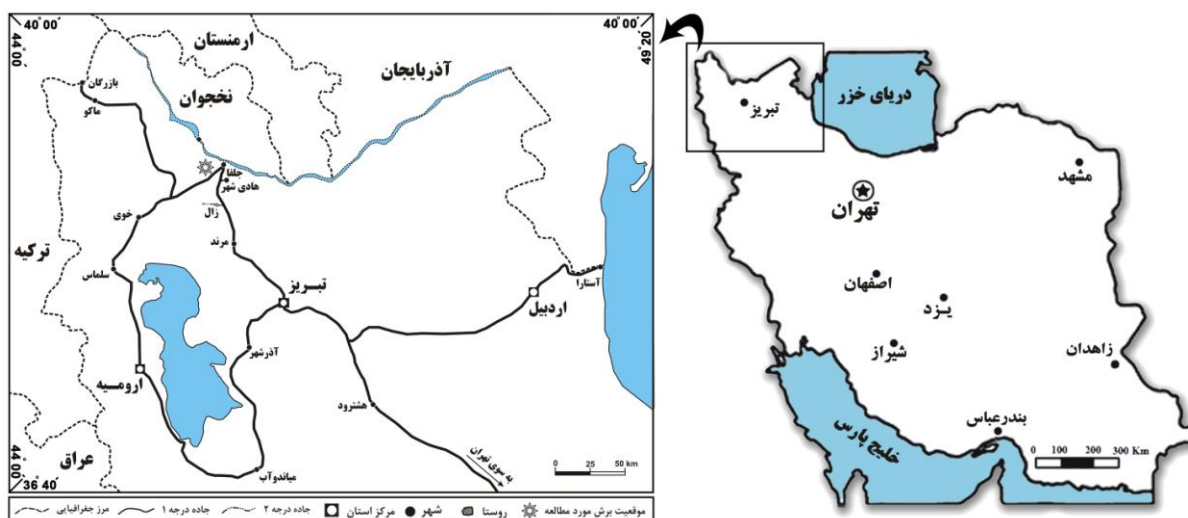
فعالیت‌های حیاتی متقابل میزبان و مهمان در زمان حیات (Ward & Thorpe 1991؛ Berkman 1994) و یا پس از مرگ (Pickerill 1976) و نوع رابطه آنها اعم از مسالمت‌آمیز (mutual)، خنثی یا همسفرگی (commensal)، شبه انگلی (epibiotic) و یا انگلی (parasitic) مشخص خواهد شد. در مطالعه حاضر، با جمع‌آوری براکیوپودهای پرمین پسین ناحیه جلفا در شمال باختر ایران، نقش آنها در تشکیل بسترهای سخت زنده و روابط همزیستی آنها با دیگر جانوران و نیز انواع مختلف آن مورد بررسی قرار می‌گیرد.

توالی‌های پرمین پسین شمال باختر ایران در کوه‌های علی‌باشی و ۹ کیلومتری شهر جلفا (شکل ۱)، از دهه ۱۹۶۰ تاکنون از دیدگاه‌های مختلفی مطالعه شده‌اند (برای مثال: Teichert et al. 1973; Stepanov et al. 1969; Shabanian & Kozur 2005, 2007; Partoazar 2002; Leda et al. 2013 Bagheri 2008). با وجود این، تنها مطالعه قابل‌ذکری که تاکنون بر روی براکیوپودهای این توالی‌ها انجام شده، مربوط به Stepanov et al. (1969) است. هرچند آنها نیز تنها به معرفی مختصر این فسیل‌ها و بیوزوناسیون کلی آنها پرداخته‌اند. هیچ‌گونه توصیف سیستماتیکی از براکیوپودهای ناحیه جلفا ارائه نشده و تنها توصیف موجود، مربوط به نمونه‌هایی از حاشیه شمالی مرز ایران و نخجوان و ناحیه دورآشام در حوضه قفقاز میانی است که توسط Ruzhencev & Sarycheva (1965) ارائه شده است. با این توضیح، اخیراً مطالعه جامعی بر روی براکیوپودهای ناحیه جلفا توسط نگارندگان این مقاله و همکاری پژوهشگران دانشگاه میلان ایتالیا انجام و برای اولین بار توصیف سیستماتیکی برای این فسیل‌ها ارائه شده است (Ghaderi et al. In press). همچنین شواهد مربوط به همزیستی بین براکیوپودها با دیگر جانوران قشرساز و حفار بررسی شده که در این جا مورد بحث قرار می‌گیرند.

جانوران دریایی از زمان پروتروزوئیک بر روی بسترهای رسوبی نرم و یا سخت گسترش یافته و بسیاری از فعالیت‌های حیاتی خود را با اتصال موقت و یا دائمی بر روی این بسترها انجام می‌داده‌اند. بسترهای رسوبی سخت شامل پهنه‌های سخت شده و سیمانی شده پایداری هستند که معمولاً در مقابل انرژی بالای محیط مقاوم بوده و بدون حرکت باقی می‌مانند. در مقابل رسوبات سازنده بسترهای نرم پایدار و متصل نبوده و در اثر آشفستگی‌های محیطی جابجا می‌شوند. به باور Taylor & Wilson (2003)، بسترهای سخت را می‌توان به دو گروه عمده زنده و غیر زنده تقسیم نمود؛ هر چند گاهی گروهی سومی را که شامل بسترهای سخت انسان‌زاد نظیر "ریف‌های مصنوعی" است نیز در این تقسیم‌بندی جای داده‌اند (Collins & Jensen 1996; Lam 2000, Svane & Petersen 2001). سنگ‌ها، چوب‌ها و صدف‌های سخت دیگر جانوران در زمره بسترهای سخت زنده قرار دارند و بسترهای سخت رسوبی یا هرادگراندها (hardgrounds) نیز بسترهای غیر زنده‌اند. جانوران مختلف با شکل‌های مختلفی بر روی این بسترهای سخت متصل شده و سکونت دائمی و پایداری می‌یابند. گاهی اتصال به واسطه اندام ساقه مانند (pedicle) و یا خارهای درشت (spine) بوده و گاهی نیز اتصال از نوع قشری و پوشاننده (encrustation) است. برخی جانوران نیز به واسطه حفاری (Boring) در بسترهای سخت زنده یا غیرزنده در کف حوضه استقرار می‌یابند (Taylor & Wilson 2003). در هر دو حالت، همیشه ممکن است اثراتی از نحوه و سازوکار اتصال به صورت فسیل حفظ شود که به دلیل برجا بودن چنین آثاری، شاهدی مستقیم برای تفسیر اکوسیستم‌های دیرینه در اختیار دیرینه‌شناس قرار می‌دهند. علاوه بر آن، با مطالعه بسترهای سخت زنده نظیر صدف بی‌مهرگان،

است. Shabaniyan and Bagheri (۲۰۰۸)، لایه‌های خاچیک و جلفا (واحد‌های B, C و D) را متعلق به زمان میدین تا جلفین دانسته و معادل با سازند نسن در حوضه البرز و سازند آباد و بخش پایینی سازند همبست در ایران مرکزی در نظر گرفته‌اند.

Partoazar (۲۰۰۲)، لایه‌های جلفای پایینی (واحد C) را به دلیل برخورداری از براکیوپودهای فراوان به نام زون براکیوپودی (brachiopod zone) و مجموع لایه‌های جلفای بالایی (واحد D) و سازند علی باشی را به نام زون آمونیتی یا آمونوئیدی (Ammonite zone) خوانده



شکل ۱- موقعیت جغرافیایی منطقه مورد مطالعه در شمال باختر ایران

قرارداده و مجموعه واحدهای E و F معرفی شده توسط Stepanov et al. (1969) را به عنوان سازندی جدید به نام سازند علی باشی معرفی نموده‌اند (جدول ۱). نمونه‌های مورد بحث در مقاله حاضر عموماً از بخش‌های بالایی واحد C و بخش‌های ابتدایی واحد D به دست آمده‌اند. این لایه‌ها در برش دره اصلی کوه‌های علی باشی به خوبی رخنمون داشته و در صحرا به رنگ عمومی خاکستری تا سبز (در واحد C) و خاکستری، سبز، قرمز تا کرم (در واحد D) دیده می‌شوند. توالی مذکور با ضخامت مجموع حدود ۳۵ متر، در بردارنده تناوبی از سنگ آهک‌های مارنی و سنگ آهک‌های غالباً وکستونی / مادستونی گاهی بیوکلست‌دار با شیل‌های سبز و خاکستری هستند. لایه‌های جلفای پایینی بر روی واحد

مختصری از چینه‌شناسی منطقه مورد مطالعه توالی‌های پرمین - تریاس ناحیه جلفا و کوه‌های علی باشی در فاصله ۹ کیلومتری باختر شهر جلفا، برای اولین بار توسط Stepanov et al. (1969) مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. ایشان توالی‌های مذکور را در قالب ۸ واحد سنگی عمده شامل لایه‌های گنیشیک (واحد A)، لایه‌های خاچیک (واحد B)، لایه‌های جلفای پایینی (واحد C)، لایه‌های جلفای بالایی (واحد D)، لایه‌های دربردارنده مرز تدریجی پرمین - تریاس (واحد E)، لایه‌های سنگ آهکی حاوی آمونیت *Paratirolites* (واحد F)، سازند الیکای پایینی (واحد G) و سازند الیکای بالایی (واحد H) معرفی کرده‌اند (جدول ۱). Teichert et al. (1973) نیز منطقه کوه‌های علی باشی را مورد بازبینی مجدد

که حفظ شدگی بسیار خوبی را نشان می‌دهند. علاوه بر آن مرجان‌های روگوزا و تابولاتا نظیر جنس‌های *Pentaphyllum* و *Sinopora*، آمونوئیدهایی چون *Vedioceras* و *Pseudogastrioceras Araxoceras* و نمونه‌هایی از انواع کرینوئیدها، اسفنج و بروزوئر نیز در این سازند یافت می‌شوند. روزن‌داران، استراکودها، کنودونتها، بقایای ماهی‌ها و گاهی نیز جلبک‌های آهکی، مهمترین میکروفسیل‌های این مجموعه هستند.

سنگی *Codonofusiella limestone* مربوط به بخش انتهایی لایه‌های خاجیک (مطابق با تقسیم بندی Stepanov et al. 1969) قرار گرفته و لایه‌های جلفای بالایی نیز توسط واحد شیلی بی‌نام سازند علی باشی پوشیده می‌شوند. عمده ماکروفسیل‌های یافت شده از لایه‌های جلفا شامل انواعی از براکیوپودهای متعلق به راسته‌های آتیریدا (*Athyridida*)، اورتوتتیدا (*Orthotetida*)، پروداکتیدا (*Productida*)، رینکونلیدا (*Rhynchonellida*) و اسپیریفریدا (*Spiriferida*) هستند.

جدول ۱- تقسیم‌بندی چینه‌شناسی و سنگ‌شناسی توالی‌های پرمین - تریاس در کوه‌های علی باشی (نام واحدهای سنگی، فونا و ضخامت از گزارش Stepanov et al. 1969 گرفته شده است)

واحد سنگی	نام واحد	اشکوب	سنگ شناسی	فونا	ضخامت (متر)
H	سازند الیکای بالایی	ایندوئن	سنگ آهک‌های صفحه‌ای	دوکفه‌ای (<i>Claraia</i>)، آمونیت‌های سراتیتی	۲۰۰
G	سازند الیکای پایینی		سنگ آهک‌های نازک لایه با میان لایه‌هایی از شیل‌های صورتی تیره تا بنفش		۲۸۰
F	سنگ آهک‌های حاوی <i>Paratirolites</i>	چانگزینگین (دورآشامین)	سنگ آهک‌های قرمز رنگ صخره ساز	آمونوئیدهای سراتیتی، مرجان، براکیوپود	۳/۶۰
E	لایه‌های تدریجی مرز پرمین - تریاس		شیل‌های صورتی تا قرمز همراه بامیان لایه‌هایی از سنگ آهک و مارن	براکیوپود، آمونوئید	۱۷/۶۰
C-D	لایه‌های جلفا	ووچیاپینگین (جلفین)	سنگ آهک، مارن و شیل	براکیوپود، مرجان، بروزوئر، آمونوئید	۳۳/۳۰
B	لایه‌های خاجیک	گوادالوپین؟	سنگ آهک‌های خاکستری تیره حاوی ندول‌های چرتی سیاه رنگ	براکیوپود، مرجان، بریوزوئر، روزن-داران فوزولینیدی	۱۶۸
A	لایه‌های گنیشیک	گوادالوپین؟	سنگ آهک‌های خاکستری تیره	براکیوپود، مرجان، بریوزوئر، روزن-داران فوزولینیدی	۳۰۸

بحث

گسترش براکیوئیدها و ترجیح بوم شناختی آنها در طول ستون چینه شناسی

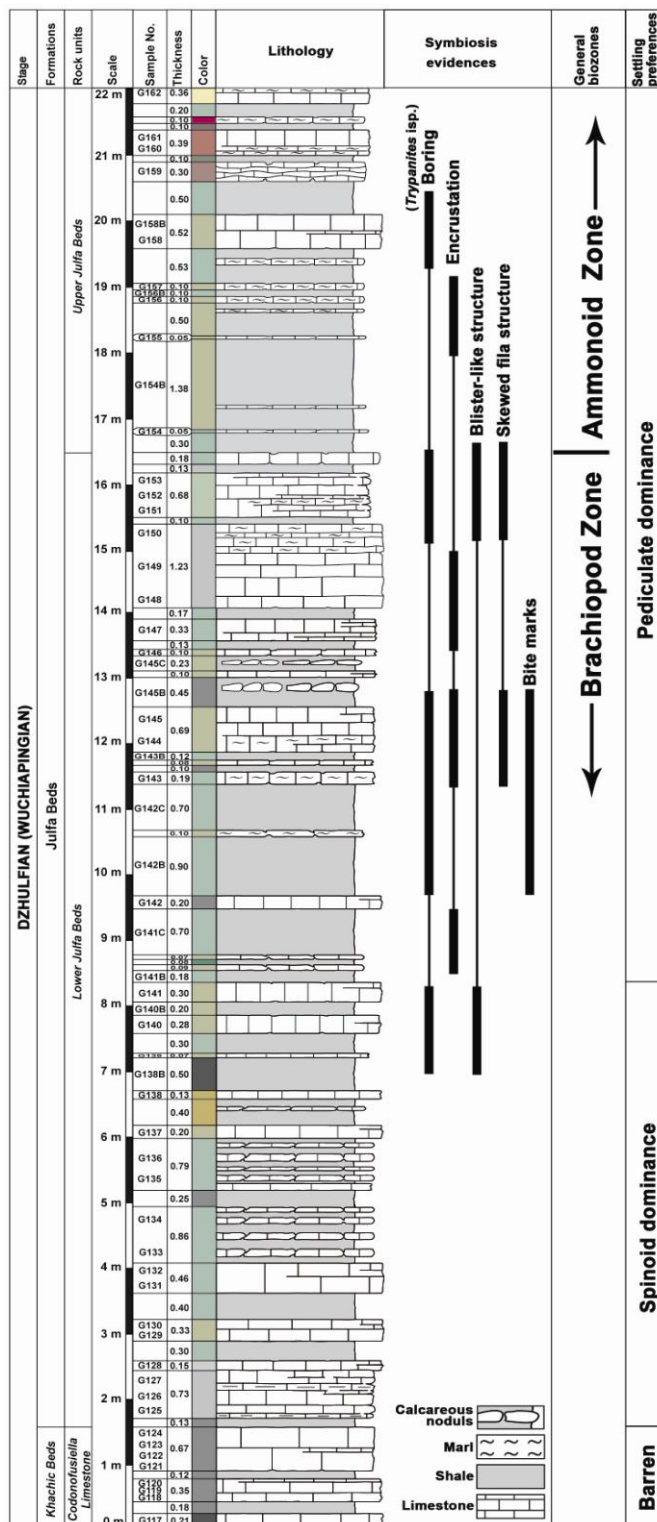
در یک نگاه کلی، زون براکیوئیدی لایه‌های جلفای پایینی را می‌توان به سه پهنه کوچکتر در طول ستون قائم چینه‌شناسی تقسیم نمود (شکل ۲). در پایین‌ترین پهنه که مستقیماً بر روی واحد سنگی *Codonofusiella* limestone لایه‌های خاچیک قرار می‌گیرد، براکیوئیدهای پروداکتید بزرگ خاردار و نیمه درون‌زی (-semi) *Arxilevis intermedius* نظیر جنس‌های *Tschernyschewia typica* غالب هستند (dominance). در بالاترین پهنه این توالی‌ها نیز براکیوئیدهای اسپیریفرید بزرگ پدیکولیت نظیر جنس‌های *Permophrichodothyris* و *Araxathyris* و گاهی هم فرم‌هایی از براکیوئیدهای *lyttoniids* که به سطح دیگر براکیوئیدهای بزرگتر متصل شده‌اند، در اکثریت هستند (pediculate dominance). ضمناً براکیوئیدهای کوچکتری از راسته‌های مذکور و نیز راسته‌های آتیریدیدا و رینکونلیدا در طول این سه پهنه منتشر شده‌اند. چنین انتشاری از براکیوئیدها، نشانگر محیط دیرینه دریایی با روند کلی کم عمق شونده‌گی به سمت بالا در زمان ووچیاپینگین (جلفین) است؛ چرا که اسپیریفریدهای پدیکولیت شاخص محیط‌های دریایی پرانرژی و کم عمق‌تر زیر سطح اثر امواج عادی روزانه، جانشین پروداکتیدهای بزرگ خاردار شده‌اند که به صورت نیمه درون‌زی معمولاً در محیط‌های دریایی عمیق‌تر زیر سطح اثر امواج طوفانی یافت می‌شده‌اند.

در ارتباط با چنین ترجیح بوم شناختی باید یادآور شد براکیوئیدهای پدیکولیت درشت به دلیل برخورداری از

پدیکل قوی توانایی اتصال به بسترهای سخت رسوبی در محیط‌های پرانرژی‌تر را دارند چرا که به کمک این عضو ساقه مانند خود را به روی کف بستر متصل می‌کنند (Angiolini & Carabelli 2010). در مقابل، فرم‌های خاردار فاقد پدیکل تنها به کمک خارهای هالتروئید درشت خود که عموماً روی کفه و تترال آنها گسترده شده‌اند، به کف بستر رسوبی می‌چسبند (Angiolini & Carabelli 2010). در چنین حالتی، برای اتصال براکیوئید خاردار به کف بستر نیاز به رسوبات نرم‌تری است که طبیعتاً در بسترهای رسوبی سخت وجود ندارند. لذا ترجیح بوم شناختی این گروه بسترهای رسوبی نرم‌تر و در عین حال استوار و تقریباً پابرجا (firmgrounds) است که معمولاً در محیط‌های دریایی عمیق‌تر یافت می‌شوند.

همزیستی با براکیوئیدها

از آن جا که در توالی‌های پرمین پسین ناحیه جلفا، براکیوئیدها فراوان‌ترین جانوران کف‌زی در محیط رسوبی دیرینه بوده‌اند و دیگر نرم‌تنان کف‌زی به نسبت کمتری در محیط حضور دارند، اهمیت بسیاری در بررسی فرآیندهای همزیستی و انواع الگوهای آن دارند. علاوه بر آن، با توجه به این که فسیل‌های مذکور در فاصله زمانی اندکی نسبت به رویداد انقراضی پایان پرمین قرار دارند، نمایندگان بسیار خوبی برای شناخت الگوهای همزیستی و فرآیندهای شکارگری در اکوسیستم‌های پایان پالئوزوئیک هستند (Leighton et al. 2013; Zonneveld & Bistran 2013).



شکل ۲- ستون چینه شناسی لایه‌های جلفای پایینی در برش دره اصلی کوه‌های علی باشی، نحوه اتصال براکیوپودها به کف بستر در طول ستون قائم و مهمترین شواهد همزیستی آنها با دیگر جانوران دریایی

Taylor & Wilson 2003; Spies) باشند (endobiont) (2007).

همزیستی خنثی بدون آسیب به میزبان

در میان براکیوپودهای جمع‌آوری شده از لایه‌های جلفا، شواهدی از نحوه زندگی همزیستی خنثی بدون آسیب و آثار تخریبی برای میزبان دیده می‌شود. در این جا، برخی از براکیوپودهای یافت شده از پهنه pediculate dominance متعلق به گونه *Permophricothyris ovata* (شکل ۳a-c) به عنوان میزبان و فرم‌هایی از براکیوپودهای lyttoniids به عنوان اسکلتوبیونت قشرساز مهمان حضور دارند. همچنین گونه *Spinomarginifera spinoid* (شکل ۳d-e) از فرم‌های کوچک که در طول ستون چینه شناسی لایه‌های جلفا، هم در پهنه pediculate dominance و هم در پهنه spinoid dominance یافت می‌شود، بعضاً میزبان براکیوپودهای lyttoniids بوده است.

نکته جالب در ارتباط با این اتصال قشری، حضور lyttoniid اپی‌بیونت در لبه جلویی صدف در بخش نزدیک به کومیشر براکیوپود و روی کفه و نترال است، جایی که به طور طبیعی محل ورود جریان‌های حاوی مواد غذایی معلق به درون بدن جانور میزبان است. از آن جا که اسکلتوبیونت مهمان نیز در این جا همانند میزبان در زمره جانوران معلق‌خوار است، با اتصال در محل نزدیک به کومیشر، دسترسی آسانتری به جریان مواد غذایی ورودی به درون حفره بدنی براکیوپود میزبان دارد. این ویژگی بر روی براکیوپودهای رینکونلیدی عهد حاضر نیز مشاهده شده است (Rodrigues 2007).

در نمونه‌ای دیگر از همین پهنه، اثری از اتصال ویژه شبیه به پایه کورالیوم مرجان تابولاتای *Sinopora*? مشاهده می‌شود که بسیار نادر است. این مرجان که پیش‌تر نیز توسط Ezaki (1991) از منطقه جلفا معرفی

براکیوپودها به عنوان جانوران معلق‌خواری که بعضاً به صورت سطح‌زی (epifaunal) زندگی می‌کنند، میزبان مناسبی برای جانوران سطح‌زی متمایل به بسترهای سخت زنده هستند (Taylor & Wilson 2003). همچنین، به دلیل برخورداری از اندام نرم داخلی بیشتر نسبت به دیگر بی‌مهرگان دریایی پالئوزوئیک، میزبان مناسبتری برای جانوران انگل و شکارچی بوده‌اند (Harper & Wharton 2000). به باور Bordeaux & Brett (1990)، سطح براکیوپودهای با پوسته‌های صاف، بدون چین و خارهای درشت و فاقد تزئینات مشخص و نوک تیز (که به واسطه پدیکل به بستر متصل می‌شوند)، بستر مناسب‌تری برای رشد جانورانی هستند که به صورت قشرساز (encruster) و یا حفار (borer) گسترش می‌یابند. در چنین حالتی، یک نوع زندگی همزیستی که معمولاً از نوع همزیستی خنثی یا همسفرگی (commensalism) و یا شبه انگلی یا اپی‌بیوسیس (epibiosis) است، شکل می‌گیرد. در هم‌زیستی خنثی دو گونه بدون این که یکی به دیگری صدمه بزند در کنار هم زندگی می‌کنند. در این حالت یک گونه از دیگری بهره‌مندی برد در حالی که گونه دیگر هم از این هم‌زیستی صدمه‌ای نمی‌بیند. در هم‌زیستی شبه انگلی، یک گونه بر روی گونه دیگر می‌چسبد و ممکن است در نهایت از بدن وی برای سکونت یا تغذیه خود استفاده کند مانند لانه‌سازی کرم‌ها در سطح صدف دو کفه‌ای‌ها و براکیوپودها. در این حالت یک گونه را میزبان (host) و دیگری را مهمان یا مهاجم (infester) می‌نامند. این نوع زندگی بیشتر گرایش به هم‌زیستی نوع انگلی (Parasitism) دارد و لذا شبه انگلی هم خوانده می‌شود. به طور کلی به جانور مهمان در هر دو صورت قشرساز و یا حفار، اسکلتوبیونت (skeletobiont) گویند. اسکلتوبیونت‌ها می‌توانند شامل انواع سطح‌زی یا اپی‌بیونت (epibiont) و گاهی درون‌زی یا اندوبیونت

میزبان و مهمان می‌باشد، به طوری که گونه قشرساز بدون آسیب رساندن به میزبان، از ارتباط سود می‌برده است (Leighton 2001). بنابراین، اتصال مذکور قطعاً در زمان حیات جانور بوده است.

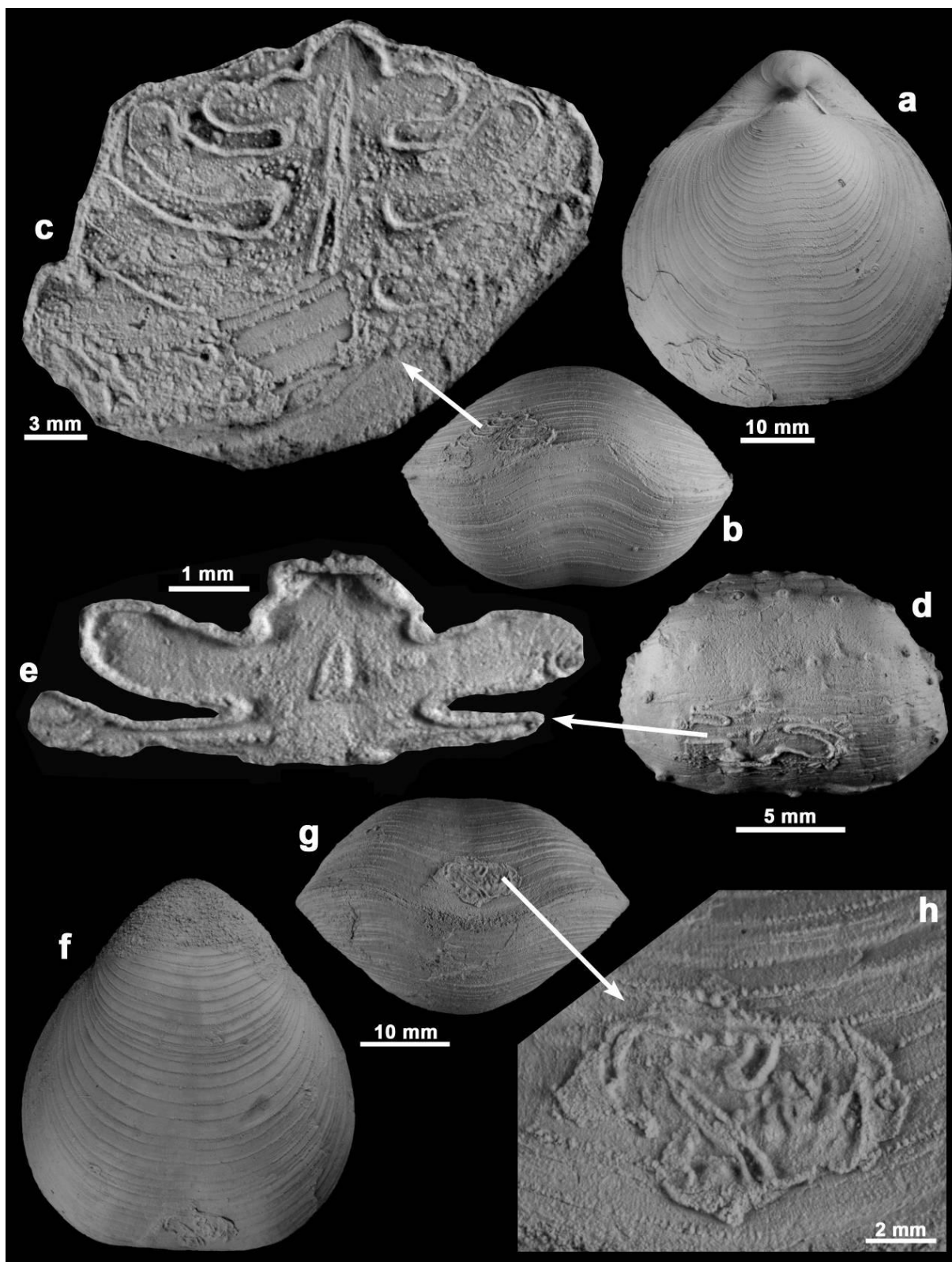
پیش‌تر نیز اتصال مشابهی بین مرجان تابولاتای *Aulocystis commensalis* و براکیوپودهای میزبان *Spinocyrtia clintoni* توسط Pitrat & Rogers (1978) از دونین میشیگان معرفی شده بود. همچنین آثاری از استقرار فسیل‌های *cornulitid* (گروهی از جانداران منقرض شده پالئوزوئیک میانی از رده *Tentaculita* که نحوه زندگی آنها به صورت اتصال قشری روی پوسته‌های سخت‌تر بوده است) و نیز مرجان تابولاتای *Aulopora microbuccinata* بر روی براکیوپودهای *Paraspirifer* دونین میانی اوهایو (Sparks et al. 1980) و نیز کورنولیتیدهای مستقر روی براکیوپودهای متنوع اردوویسین از استونی گزارش شده است (Vinn 2013).

همزیستی اپی‌بیوسیس آسیب رسان به میزبان

در برخی از نمونه‌های جمع‌آوری شده از لایه‌های جلفا، آثار متنوعی از حفاری (boring) موجودات احتمالاً مهاجم نظیر کرم‌های پلی‌کیت (polychaete) دیده می‌شود که به دلیل آسیب رساندن به میزبان زنده، قطعاً برای ادامه حیات آن مضر بوده‌اند. لذا این نحوه زندگی گرایش به حالت اپی‌بیوسیس آسیب رسان تا انگلی (parasitic) داشته است. مطالعات انجام شده نشان می‌دهد به طور کلی دو دسته آثار بورینگ بر روی براکیوپودهای منطقه وجود دارد:

شده بود، بسیار کوچک و با قطر کورالیوم متوسط ۱/۵ میلی‌متر است. مرجان *Sinopora* دارای کورالیت‌های گرد تا بیضوی منشعبی است که در جهات مختلف گسترش یافته‌اند. در عین حال، قطر دیواره در مرجان *Sinopora* نسبتاً ضخیم است و تقریباً نیمی از قطر کورالیت را اشغال می‌کند. نمونه یافت شده در این جا از نظر شکل کورالیت‌ها، اندازه و جهت یابی آنها به *Sinopora* توصیف شده توسط Ezaki (1991) شباهت دارد، اما قطر دیواره‌های آن کمتر از مقداری است که توسط Ezaki معرفی شده است. لذا نمی‌توان با قطع و یقین فسیل قشرساز حاضر را به مرجانهای تابولاتا نسبت داد. نکته قابل توجه در این است که این جا هم مشابه نمونه قبلی، فسیل به ظاهر مرجان اپی‌بیونت قشرساز در محل سولکوس و نزدیک به کومیشر گونه براکیوپودی بر روی کفه و نترال قرار گرفته است تا همانند نمونه قبلی از جریان مواد غذایی ورودی به بدن میزبان بهره‌مند گردد (شکل ۳f-h).

به باور Alexander & Scharpf (1990)، موجودات قشرساز نظیر برخی از مرجان‌های تابولاتا، غالباً براکیوپودهای درشت‌تر را برای زندگی ترجیح می‌دهند. علت این ترجیح انتخابی طول عمر بیشتر و در نتیجه سطح وسیعتر این براکیوپودها نسبت به فرم‌های کوچکتر است. اتصال شناسایی شده در این جا نیز بر روی نمونه‌ای از گونه *Permophricodothyris ovata* است که در میان براکیوپودهای یافت شده از لایه‌های جلفا در زمره بزرگترین‌هاست (با طولی برابر با ۴۲/۰۶ میلی‌متر). علاوه بر موارد فوق، حضور گونه‌های قشرساز (*encruster*) بر روی سطح پوسته و به صورت سطح‌زی و نه درون‌زی و نبود آثار مربوط به حفاری، نشان دهنده همزیستی مسالمت‌آمیز خنثی و نه انگلی بین دو جانور



شکل ۳- (a-c) همزیستی گونه *Permphricodothyris ovata* میزبان (a) و براکیوپود lyttoniids به عنوان مهمان قشرساز (c); (d-e) همزیستی مشابه در براکیوپود قشرساز lyttoniids (e) با گونه میزبان *Spinomarginifera spinosocostata* (d); (f-h) همزیستی مشابه با فسیل‌هایی شبیه مرجان‌های تابولاتا؟ بسیار کوچک. در هر سه نمونه، مهمان قشرساز معلق‌خوار در محل نزدیک به کومیشتر میزبان متصل شده تا از جریان آب ورودی غنی از مواد غذایی به درون میزبان بهره‌مند شود.

دوم حفاری‌ها در محل خطوط رشدی هم‌مرکز نزدیک کومیشتر متمرکز شده‌اند (شکل ۴۱-۱). گسترش حفاری‌های نزدیک کومیشتر در راستای آخرین خطوط رشدی نشان دهنده هجوم جانور انگل حفار در مراحل پایانی زندگی براکیوپود میزبان بوده است. شیارهای هم‌جهت با ریب‌ها و آنهایی که جهت‌یابی خاصی را نشان نمی‌دهند نیز می‌توانند حاصل حفاری‌های پراکنده ناشی از لاشه‌خواری و مربوط به زمان پس از مرگ جاندار باشند. چنین حفاری‌هایی شباهت بسیار به ایکنوجنس *Vermiforichnus* Cameron (1969) دارند. این ایکنوجنس حاصل حفاری‌های اندولیتیک (endolithic) کرم‌های پلی‌کیت درون سنگ‌های سخت و یا بی‌مهرگان با پوسته سخت نظیر براکیوپودها و مرجان‌هاست (Hoare & Walden 1983). مشابه این آثار پیش‌تر نیز از براکیوپودهای دونین اوهایو توسط Hoare & Walden (1983) با نام *Vermiforichnus* و از براکیوپودهای اردوویسین استونی و روسیه توسط Vinn (2004) با نام *Trypanites* معرفی شده‌اند؛ هرچند امروزه *Vermiforichnus* نیز به عنوان یک هم‌نامی کوچک در زیر مجموعه اثرفسیل *Trypanites* قرار می‌گیرد.

مثال دیگر از این قبیل حفاری‌ها بر روی نمونه‌ای از گونه *Transcaucasathyris* sp. رخ داده است. در این نمونه شدت حفاری به حدی است که پوسته جانور تا حد زیادی از بین رفته است (شکل ۵). این آثار بسیار نامنظم، تک ردیفی، منشعب و با زوایای تند در محل انشعاب بوده و از آن جا که به هم ریختگی در این جا بسیار شدید است، نمی‌توان در مورد زنده یا مرده بودن جانور در زمان هجوم اظهار نظر دقیقی نمود. در عین حال، پراکنده بودن و نبود نظم مشخص در جهت‌یابی حفاری‌ها ممکن است ناشی از پدیده لاشه‌خواری باشد و لذا به حوادث تافونومیکی پس از مرگ جانور مرتبط است.

۱- بورینگ‌های منفرد بزرگ و گرد در نمای از بالا و با قطر حداکثر یک میلی‌متر که به صورت قائم به درون صدف براکیوپود نفوذ می‌کنند. این آثار که در حقیقت گویای اثرفسیل *Trypanites* بر روی صدف سخت براکیوپودها هستند، بر روی برخی از نمونه‌های متعلق به گونه *Permophricodothyris ovata* متعلق به پهنه pediculate dominance دیده می‌شوند (شکل ۴۱-۲). مشابه این بورینگ‌ها از براکیوپودهای کربونifer کتاکی در ایالات متحده توسط Baumiller et al. (1999) و نمونه‌های اردوویسین استونی و روسیه توسط Vinn (2004, 2005) معرفی شده است.

۲- بورینگ‌های فراوان لوله‌ای و کشیده تک ردیفی تا منشعب با قطر ۰/۱ تا ۰/۸ میلی‌متر که در نگاه اول بر روی سطح پوسته به حالت افقی دیده می‌شوند و به نظر می‌رسد که عمق نفوذ چندانی ندارند. این آثار غالباً در لایه‌های جلفا بر روی گونه‌هایی از جنس‌های *Orthotetina* و *Transcaucasathyris* در پهنه‌های pediculate dominance دیده می‌شوند. بررسی‌های دقیق‌تر نشان می‌دهد چنین حفاری‌هایی برخلاف تصور اولیه، عمیق بوده و بعضاً در اثر فرسوده شدن بخشی پوسته میزبان و حتی بدون نیاز به تکنیک‌های خاص اسیدشویی کاملاً در زیر پوسته اصلی براکیوپود آشکار می‌شوند. لذا این آثار را نمی‌توان به فعالیت موجودات سطح‌زی یا اپی‌زوئن (epizoan) انگل در سطح پوسته‌ها نسبت داد.

در یکی از نمونه‌های به دست آمده از سازند جلفا متعلق به گونه *Paraorthotetina glausi*، حفاری‌های انجام شده بر روی کفه دورسال با اشکال تک ردیفی، لوله‌ای شکل قوسی و اندکی متورم در محل تغییر جهت، Y شکل و منشعب و با قطر متوسط ۰/۵ میلی‌متر بسیار فراوان بوده و در دو جهت کلی گسترده شده‌اند. در حالت اول، گسترش در امتداد ریب‌ها بوده و در حالت

به راحتی می‌توانند مورد هجوم قشرسازان، شکارچیان و لاشه‌خواران قرار گیرند. با این توضیح می‌توان ادعا کرد کرم‌های سازنده اثر *Trypanites* نیز در این جا تاحدی به صورت آگاهانه میزبان خود را انتخاب می‌کرده‌اند (host-specific) به طوری که بیشتر پوسته‌های فاقد خار نظیر *Transcaucasathyris* و *Permophricodothyris* حفاری شده‌اند. جالب آن که میزبان‌های زنده به صدف‌های مرده ترجیح داده شده‌اند چرا که بیشتر صدف‌ها دارای آثار مرمت گونه (repair marks) نیز در سطح خود هستند که نشان دهنده ترمیم پوسته در زمان حیات میزبان است. الگوی مشابهی در انتخاب آگاهانه میزبان، از براکیوپودهای اورتید و استروفومینید اردوئیسین ولز توسط Pickerill (1976) و همچنین از براکیوپودهای رینکونلید عهد حاضر جزایر سن‌خوان ایالات متحده توسط Rodrigues (2007) معرفی شده است.

نکته قابل ذکر دیگر در خصوص جنس‌های با تزئینات کمتر نظیر *Transcaucasathyris*، *Rostranteris* و *Permophricodothyris* کاهش میزان حفاری و آسیب در مورفوتایپ‌های با پوسته‌های تیغه تیغه (lamellose) است. به نظر می‌رسد برخی از فرم‌های این گروه نسبت به دیگر شکل‌ها پوسته‌های لاملوزی دارند که به نوعی با افزایش ضخامت، مانع از فعالیت موجودات مهاجم شده است؛ هرچند این فرضیه نیاز به بررسی‌های بیشتر دارد.

آثار مربوط به ترمیم در پوسته (repair marks)

پوسته براکیوپودها می‌تواند آسیب‌های موقت و زودگذر با منشأ بیرونی را در خود حفظ کند. اکثر این آسیب‌ها ناشی از شکستگی و گاهی نیز ناهنجاری‌های رشدی در پوسته صدف می‌باشند. فرآیند ترمیم شامل توقف موقت پوسته سازی، اصلاح و بازسازی و سرانجام شروع مجدد و افزایش پوسته سازی جدید است (Williams et al.

دیگر براکیوپودها درشت‌تر است و پوسته کفه و نترال آن ضخیم‌تر است (پوسته‌های ضخیم برای هم‌زیستی‌های قشرساز و حفاری‌هایی که بیشتر جنبه سکونتی دارند مناسب‌تر و مطلوب‌ترند)، کمتر مورد آسیب و هجوم قرار گرفته است.

برای این امر می‌توان به سه دلیل عمده اشاره کرد:

۱- پوشیده شدن سطح جانور زنده با خارهای درشت که موجب جلوگیری از حملات کارساز شکارچیان می‌شوند چرا که مهاجم برای نفوذ به بدن جانور نیاز دارد تا در ابتدا خارهای سطح براکیوپود را حذف کند. این امر هم زمان‌بر است و هم ممکن است به مهاجم آسیب برساند.

۲- نقش استتارگونه‌ای که خارها برای پنهان کردن بدن براکیوپود از دید شکارچیان و اپی‌بیونت‌هایی نظیر جلبک‌ها ایفا می‌کنند.

۳- قرار گرفتن فرم‌های خاردار درشت نظیر *Araxilevis* در اعماق بیشتر آن چنان که در ابتدای بحث بدان اشاره شد و این نکته مهم که عموماً فعالیت‌های منجر به قشرسازی و نیز بورینگ در اعماق کمتر روی می‌دهد.

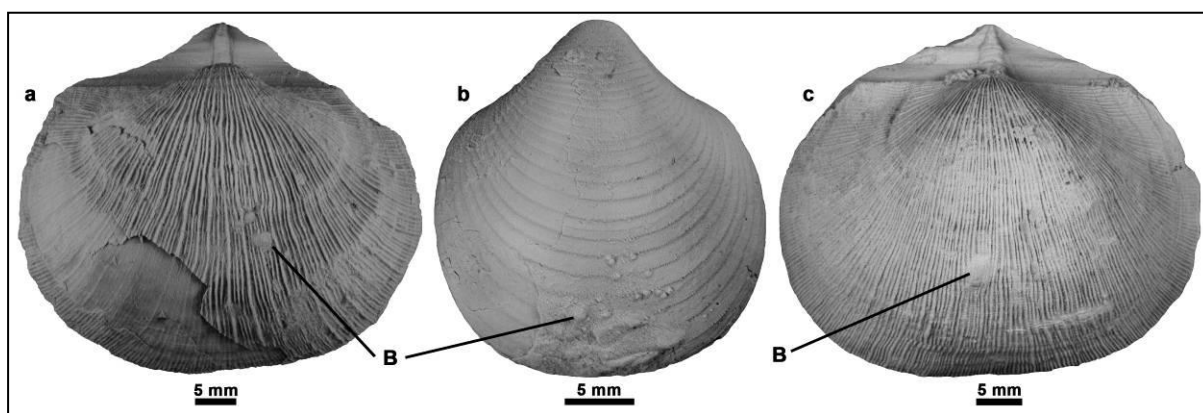
الگوی نسبتاً مشابهی برای آن چه درباره جنس خاردار *Araxilevis* مطرح شد، در مورد براکیوپودهای پردوکتید و استروفومینید دونین آیوا در ایالات متحده توسط Leighton (2001) معرفی شده است. در این الگو نیز، درصد موفقیت حفاری بر روی پوسته‌های براکیوپودی خاردار دونین به مراتب کمتر از پوسته‌های فاقد خار بوده است. در بین پوسته‌های خاردار نیز حفاری شدیدتر روی گونه‌های با پوسته ضخیم‌تر اتفاق افتاده است. به عبارت دیگر در این جا هم پوسته‌های ضخیم‌تر برای کرم‌ها مطلوب‌تر بوده‌اند.

برخلاف جنس *Araxilevis* بیشترین میزان فعالیت‌های قشرسازی و حفاری بر روی صدف‌های پدیدکولیت و فاقد خار روی داده است. از آن جا که پوسته در این براکیوپودها فاقد تزئینات خار مانند و درشت است، لذا

(1997).

مطالعه براکیوپودهای به دست آمده از لایه‌های جلفا نشان دهنده آثار مربوط به ترمیم در پوسته است. این آثار نشان می‌دهند که جانور در دوره‌ای از زندگی خود تحت تأثیر مهاجمینی (احتمالاً کرم‌های پلی‌کیت سازنده *Trypanites*) بوده که در سطح صدف جانور مستقر شده و به حفاری بر روی آن پرداخته‌اند و یا به صورت شکارگر به صدف آن حمله کرده‌اند، اما در ادامه براکیوپود میزبان موفق به دفع اثر شده و اقدام به بازسازی و ترمیم پوسته خود از درون نموده است. برخی از آثار ترمیمی نیز ممکن است نشان دهنده بازسازی زخم‌های حاصل از تنش‌های غیر زیستی باشند. به طور کلی دو اثر متفاوت که نشان دهنده فرآیند ترمیم پوسته باشند، در نمونه‌های مورد بررسی شناسایی شده است:

۱- ساختمان‌های تاول مانند (Blister like) که گاهی اوقات در سطح کفه‌ها دیده می‌شوند، با حفاری‌هایی از نوع *Trypanites* همراهند و کاملاً نزدیک به سطح صدف رخ داده‌اند. این ساختارها که در حقیقت واکنش براکیوپود زنده به مزاحمت ایجاد شده توسط کرم حفار هستند، به واسطه ترشح املاح پوسته ساز از جبهه ایجاد شده‌اند. ساختمان‌های تاول مانند در براکیوپودهای مورد مطالعه با قطر ۰/۵ تا ۳ میلی‌متر، در سطح نمونه‌هایی از جنس‌های *Orthotetina*، *Perigeyerella* و *Permophricodothyris* دیده می‌شوند (شکل ۶a-c). مشابه این آثار در گذشته نیز از براکیوپودهای دونین چین (Brice & Hou 1992) و اردوویسین استونی (Vinn 2005) گزارش شده‌اند.



شکل ۶- ساختمان‌های تاول مانند (B) در سطح نمونه‌هایی از گونه‌های (a) *Orthotetina persica*، (b) *Permophricodothyri ovata* و (c) *Perigeyerella* aff. *P. miriae*

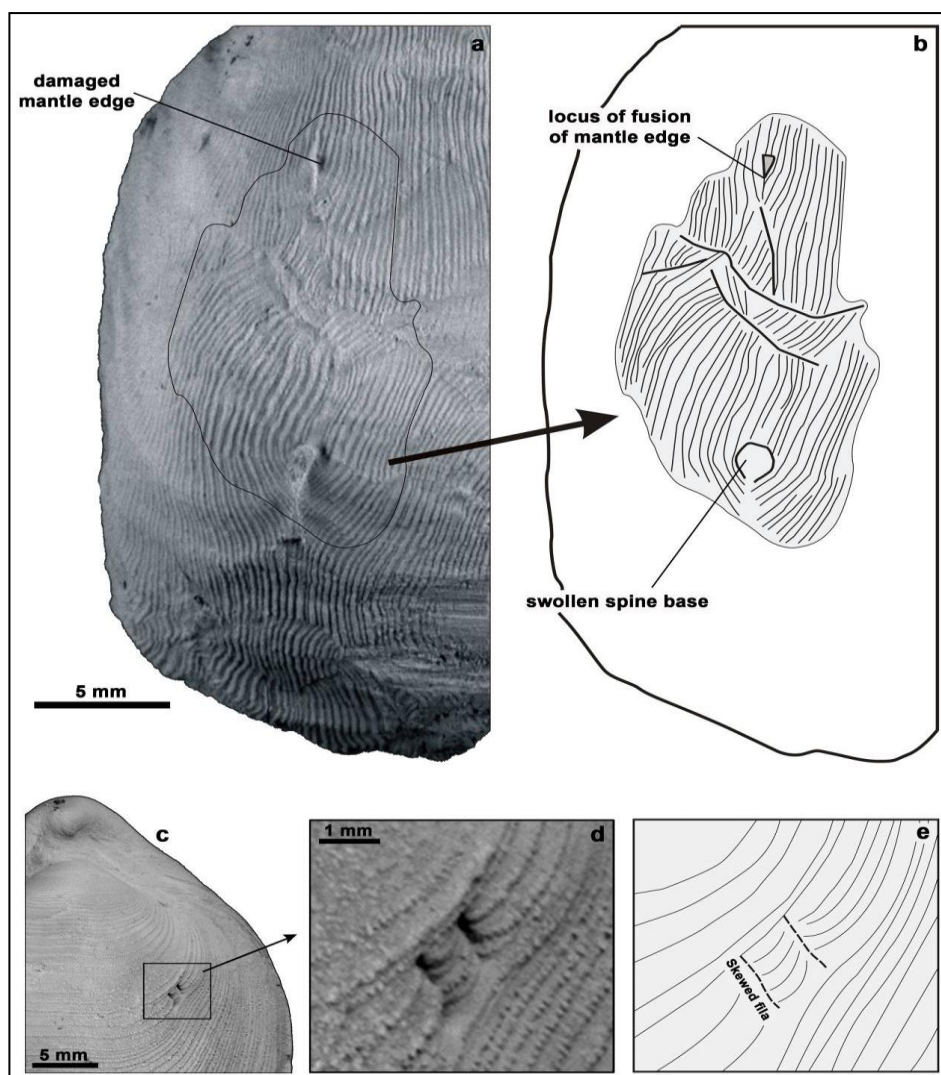
(c)

بوده‌اند، بهتر قابل درک است (شکل ۷a). وقتی که آسیب وارده با منشأ بیرونی به لایه خارجی جبهه (که می‌تواند ناشی از تهاجم موجودات حفار و شکارچی و یا تنش‌های محیطی باشد) به اندازه کافی شدید باشد که فرآیند رشد را متوقف کند، پوسته در فضای جلویی نزدیک منطقه آسیب دیده منقبض شده و با جوش خوردن قسمت‌های جانبی سالم‌تر آن، به هم متصل

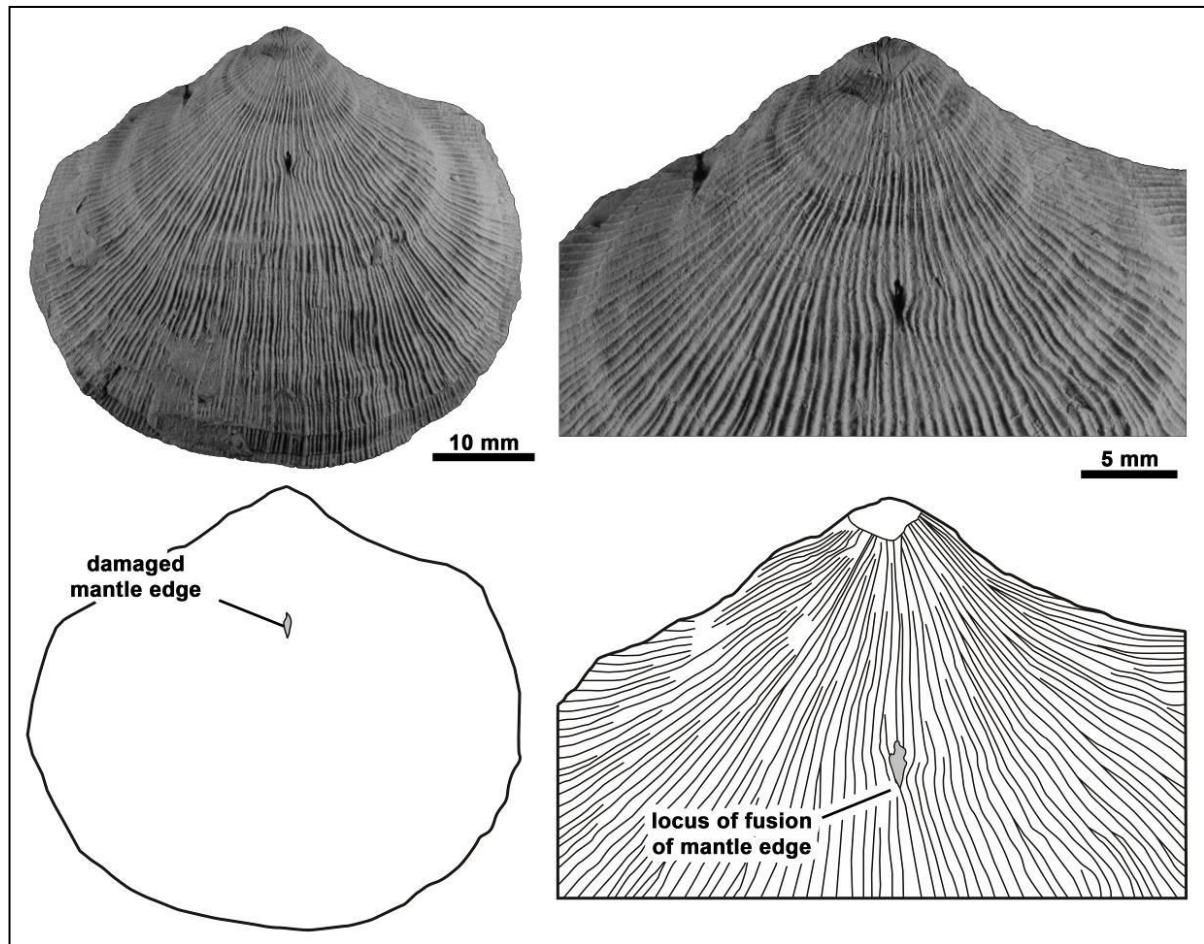
۲- خطوط رشدی به هم ریخته و کج شده در سطح پوسته اولیه (Skewed primary shell (fila) که نشان‌دهنده آسیب به جانوری است که هنوز زنده بوده است. ماهیت و نحوه ترمیم پوسته در سطح پوسته‌های کلسیتی‌شکننده نظیر جنس‌های *Sarytchevinella* و گاهی *Orthotetina* به دست آمده از بخش میانی لایه‌های جلفای پایینی، که دارای ریب‌های ظریف‌تری

شکل کوچکی با نوک تیز به طرف لبه جلویی صدف دیده می‌شود که در حقیقت همان بخش آسیب دیده است (شکل ۸). آثار مشابهی از ترمیم شکستگی‌های سطحی براکیوپودهای اسپیریفرید کربونیفر منطقه یوتا در ایالات متحده توسط Alexander (1981) معرفی شده است.

می‌شود. به این ترتیب پوسته آسیب دیده ترمیم شده و رشد آن به سمت لبه جلویی صدف ادامه می‌یابد. چنین جوش خوردن‌هایی، حالتی غیرعادی را روی بافت پوسته نشان داده به طوری که افزایش شمار ریب‌های کج شده و نزدیک شدن آنها به یکدیگر محدوده آسیب را مشخص می‌کند (شکل ۷b). گاهی نیز محدوده مثلی



شکل ۷- (a-b) خطوط رشدی به هم ریخته و کج شده در سطح پوسته در جنس *Sarytchevinella* که نشانه ترمیم پوسته در زمان حیات جانور است. (c-e) ریب‌های کج شده و نزدیک شدن آنها به یکدیگر که محدوده آسیب را در جنس *Permophricodothyris* مشخص می‌کند.



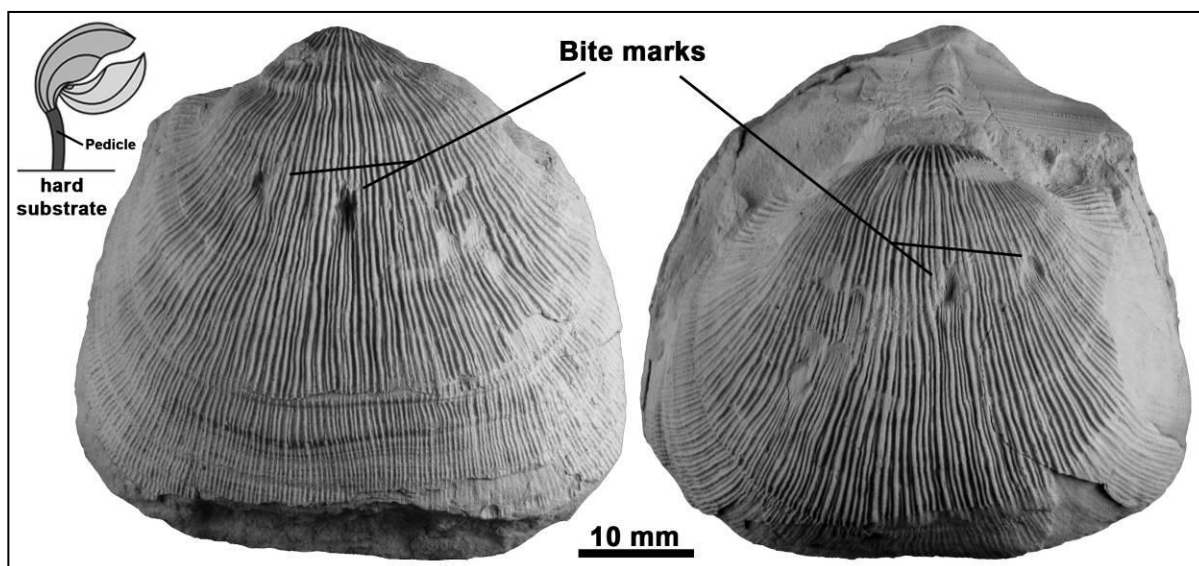
شکل ۸- محدوده مثلثی شکل کوچک با نوک تیز به طرف لبه جلویی صدف *Orthothetina* که نشان دهنده جمع شدن بخش‌های جانبی سالم تر پوسته برای جوش دادن و ترمیم بخش آسیب دیده است. بخش تیره درون حفره مثلثی شکل لبه خارجی جبهه را نشان می‌دهد.

دو دندان میانی با حاشیه‌های تقریباً چهارگوش جانور شکارچی که احتمالاً از ماهیان پرمین پسین بوده است، بسیار نیرومند بوده که توانسته در اثر دندان‌های بزرگتر، گودی با عرض ۲ میلی‌متر، درازای ۴ میلی‌متر و عمقی در حدود ۲/۵ میلی‌متر را بر روی پوسته سخت برآکیوپود به وجود آورد. ظریفتر بودن آثار دندان‌های دیگر در حاشیه فسیل نشان دهنده کوچکتر بودن دندان‌های جانبی و البته کوتاه‌تر بودن آنهاست چرا که با توجه به محدب‌الطرفین بودن صدف برآکیوپود مورد بحث، دندان‌های جانبی به دلیل کوتاهی قد نمی‌توانسته‌اند به خوبی سطح فسیل را لمس و اثر عمیقی بر روی آن بگذارند و لذا تنها آثار

در میان فسیل‌های جمع‌آوری شده از لایه‌های جلفا، نمونه منحصر به فرد دیگری از گونه *Orthothetina eusarkos* با حفظ شدگی بسیار عالی مورد شناسایی و بررسی قرار گرفته است. بر روی سطح هر دو کفه و نترال و دورسال این فسیل که در زمره درشت‌ترین برآکیوپودهای به دست آمده از این توالی می‌باشد (با طول ۴۵/۹۳، عرض ۴۸/۳۱ و ضخامت ۳۲/۱۹ میلی‌متر)، آثاری از گاز گرفته شدن (bite mark) توسط یک شکارگر دریایی بزرگ کاملاً مشخص است (شکل ۹). در این اثر، حداقل تعداد ۵ جای دندان کاملاً مشخص به طور تقریباً متقارن در طرفین فسیل دیده می‌شود. مشخصاً

توانسته بخش اعظم براکیوپودی با چنین ابعاد را در دهان خود جای دهد. با توجه به این که آثاری از ترمیم پوسته نظیر کج شدگی و تغییر جهت ریب‌ها در این نمونه دیده نمی‌شود، نمی‌توان به درستی درباره زنده بودن جانور در لحظه حمله شکارچی اظهار نظر کرد. با وجود این، ابعاد بزرگ فسیل و ناموفق بودن شکارچی در شکستن پوسته سخت و دست‌یابی به قسمت نرم بدن براکیوپود، می‌تواند نشانه‌ای از زنده بودن در هنگام حمله باشد. یافته‌های مشابهی نیز از اثر گاز گرفتن بر روی سطح براکیوپودهای اسپیریفرید دونین لهستان معرفی شده است (Balinski 1993).

خراش ماندی را ایجاد کرده‌اند. نکته قابل ذکر دیگر، امتداد مسیر فرود آمدن دندان‌ها بر سطح فسیل است که تقریباً قوسی شکل با رأس انحنایی به سمت لبه پشتی و نوک امبوی فسیل است. از آنجا که این فسیل جزو فرم‌هایی است که به کمک پدیکل به کف بستر متصل می‌شده‌اند، احتمالاً در هنگام گاز گرفته شدن در موقعیت برجای خود با امبوی به طرف بستر و کومیشر به طرف سطح آب مستقر بوده و لذا بخش اصلی پهنای صدف در هنگام گاز گرفته شدن در داخل دهان شکارچی قرار گرفته است. با توجه به پهنای $48/31$ میلی‌متری صدف، یقیناً ماهی شکارچی دارای آرواره بزرگی بوده است که



شکل ۹- اثر گاز گرفته شدن (bite marks) توسط یک شکارگر دریایی بزرگ بر روی سطح گونه *Orthothetina eusarkos*. این اثر با الگوی تقریباً متقارن در سطح هر دو کفه و تترال و دورسال فسیل دیده می‌شود. امتداد مسیر فرود آمدن دندان‌ها بر سطح فسیل تقریباً قوسی شکل با رأس انحنایی به سمت لبه پشتی و نوک امبوی فسیل است.

نتیجه‌گیری

جانوران کفزی در توالی‌های رسوبی پرمین پسین منطقه جلفا در شمال باختر ایران بوده و لذا اهمیت بسیاری در بررسی الگوهای همزیستی و انواع شناخته شده آن دارند. مطالعات انجام شده نشان می‌دهد اثر جانوران همزیست بر روی براکیوپودها غالباً در دو الگوی مسالمت‌آمیز

براکیوپودهای به دست آمده از راسته‌های آتیریدا، اورتوتتیدا، پروداکتیدا، رینکونلیدا و اسپیریفریدا با حفظ‌شدگی بسیار خوب و فاصله زمانی بسیار اندکی که نسبت به رویداد انقراضی پایان پرمین دارند، فراوان‌ترین

جناب آقای دکتر عادل نجف زاده معاونت محترم فرهنگی، اجتماعی و گردشگری سازمان منطقه آزاد تجاری - صنعتی ارس، آقایان مهندس مهدی عباسی و مهندس حسین حُبی به جهت همکاری‌های بی‌دریغشان در پشتیبانی عملیات صحرایی کمال تشکر را دارند. همچنین از آقایان مهندس مهدی بادپا، بابک ایمان‌پور و داوود راه‌دان که در برداشتهای صحرایی و نمونه‌برداری یاری‌گرمان بوده‌اند، صمیمانه قدردانی می‌شود.

References

- Alexander, R.R. and C.D. Scharpf, 1990, Epizoans on late Ordovician brachiopods from southeastern Indiana: *Historical Biology* v. 4, p. 179–202.
- Alexander, R.R., 1981, Predation scars preserved in Chesterian brachiopods: Probable culprits and evolutionary consequences for the articulates: *Journal of Paleontology*, v. 55 (1), p. 192–203.
- Alvarez, F. and P.D.Taylor, 1987, Epizoan ecology and interactions in the Devonian of Spain: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 61, p. 17–31.
- Angiolini, L. and L. Carabelli, 2010, Upper Permian brachiopods from the Nesen Formation, North Iran: *Palaeontology*, v. 84, p. 41–90.
- Balinski, A., 1993, A recovery from sublethal damage to the shell of a Devonian spiriferoid brachiopod: *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 38 (1/2), p. 111-118.
- Baumiller, T.K., L.R. Leighton, and D.L. Thompson, 1999, Boreholes in Mississippian brachiopods and their implications for Paleozoic gastropod drilling:

خشتی (قشرساز) و یا شبه انگلی (حفار) بوده است. اتصال براکیودیوهای *lyttoniids* و مرجان‌های تابولاتا؟ بر روی محلی نزدیک به کومیشتر نمونه‌هایی از گونه *Permophricodothyris ovata* بهترین مثال برای این نوع زندگی در الگوی اول است. در این حالت جانور همزیست مهمان که از نوع معلق خوار بوده، به صورت قشری بر روی پوسته براکیوپود میزبان متصل شده تا از جریان مواد غذایی ورودی به بدن میزبان بهره‌مند گردد. در الگوی دوم، جانور مهمان نظیر کرم‌های پلی‌کیت با شیوه زندگی انگلی و حفاری بر روی پوسته براکیوپود، میزبان خود را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این حفاری‌ها عموماً به اشکال عمودی و یا لوله‌ای شکل افقی تا عمیق بوده و منجر به تشکیل اثرفسیل *Trypanites* بر روی پوسته براکیوپودها شده‌اند. آثاری از ترمیم پوسته نیز در برخی از پروداکتیداها نظیر جنس *Sarytchevinella* و شماری از اورتوتیتیداها همچون جنس *Orthotetina* دیده می‌شود که غالباً از نوع ساختمان‌های تاول مانند (Blister like) و خطوط رشدی به هم ریخته و کج شده هستند و نشان دهنده ساز و کار دفاعی جانور پس از آسیب محیطی و یا حمله موجودات شکارچی و حفار می‌باشند. همچنین شواهدی از اثر گازگرفته شدن توسط شکارگرهای بزرگی نظیر ماهی‌ها بر روی پوسته نمونه‌ای از اورتوتیتیداها دیده می‌شود که مربوط به زمان حیات جانور است. آثاری لاشه‌خواری نیز بر روی پوسته برخی دیگر از براکیوپودها دیده می‌شود که مربوط به حوادث تافونومیکی پس از مرگ جانور است.

سپاس‌گزاری

نگارندگان از خانم دکتر Lucia Angiolini از دانشگاه میلان ایتالیا و آقای دکتر Vinn Olev از دانشگاه Tartu استونی به خاطر راهنمایی‌های سودمند علمی و نیز از

- Hoare, R.D., and R.L. Walden, 1983, Vermiforichnus (Polychaeta) Borings in Paraspirifer Bownockeri (Brachiopoda: Devonian): Ohio Journal of Science, v. 83 (3), p. 114-119.
- Kozur, H.W., 2005, Pelagic uppermost Permian and the Permian–Triassic boundary conodonts of Iran. Part II: Investigated sections and evaluation of the conodont faunas: Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften B, Beiheft, v. 19, p. 49–86.
- Kozur, H.W., 2007, Biostratigraphy and event stratigraphy in Iran around the Permian–Triassic Boundary (PTB): Implications for the causes of the PTB biotic crisis: Global and Planetary Change, v. 55, p. 155–176.
- Lam, K.K.Y., 2000, Algal and sessile invertebrate recruitment onto an experimental PFA-concrete artificial reef in Hong Kong: Asian Marine Biology, v. 17, p. 55–76.
- Leda, L., D. Korn, A. Ghaderi, V. Hairapetian, U. Struck, and W.U. Reimold, 2013, Lithostratigraphy and carbonate microfacies across the Permian–Triassic boundary near Julfa (NW Iran) and in the Baghuk Mountains (Central Iran): Facies, Doi: 10.1007/s10347-013-0366-0.
- Leighton, L.R., 2001, New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopod spines on predator success: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 165, p. 53–69.
- Leighton, L.R., A.E. Webb, and J.A. Sawyer, 2013, Ecological effects of the Paleozoic–Modern faunal transition: Comparing predation on Paleozoic brachiopods and molluscs: Geology, v. 41 (2), p.275–278.
- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 147, p. 283–289.
- Berkman, P.A., 1994, Epizoic zonation on growing scallop shells in McMurdo Sound, Antarctica: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, v. 179, p. 49–67.
- Bordeaux, Y.L., and C.E. Brett, 1990, Substrate specific associations of epibionts on Middle Devonian brachiopods: implications for paleoecology: Historical Biology, v. 4, p. 221–224.
- Brice, D., and H.F. Hou, 1992, Blisters in a Famennian cyrtospiriferid brachiopod from Hunan (South China). Palaeogeography: Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 94, p. 253-260.
- Cameron, B., 1969, Paleozoic shell-Boring Annelids and their Trace Fossils: American Zoology, v. 9 (3), p. 689-703.
- Collins, K.J., and A.C. Jensen, 1996, Artificial reefs. In: Summerhayes, C.P., and Thorpe, S.A.,(Eds.), Oceanography, an Illustrated Guide. Manson Publishing, London, p. 259–272.
- Ezaki, Y., 1991, Permian corals from Abadeh and Julfa, Iran, West Tethys: Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV, v. 23 (I), p. 53-146.
- Ghaderi, A., C. Garbelli, L. Angiolini, A.R. Ashouri, D. Korn, R. Rettori, and M.H. Mahmoudi Gharaie, 2013, Upper Permian brachiopods from the Ali Bashi Mountains, Julfa, NW Iran: Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (In press).
- Harper, E.M., and D.S. Wharton, 2000, Boring predation and Mesozoic articulate brachiopods: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, v. 158, p. 15–24.

- Stepanov, D.L., F. Golshani, and J. Stöcklin, 1969, Upper Permian and Permian–Triassic Boundary in North Iran: Geological Survey of Iran, Report, v. 12, p. 1–72.
- Svane, I., and J.K. Petersen, 2001, On the problems of epibioses, fouling and artificial reefs, a review. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli: I, Marine Ecology*, v. 22, p. 169–188.
- Taylor, P.D., and M.A. Wilson, 2003, Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities: *Earth-Science Reviews*, v. 62, p. 1–103.
- Teichert, C., B. Kummel, and W.C. Sweet, 1973, Permian-Triassic strata, Kuh-e-Ali Bashi, northwestern Iran: *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v. 145, p. 359-472.
- Vinn, O., 2004, The earliest known Trypanites borings in the shells of articulate brachiopods from the Arenig (Ordovician) of Baltica: *Proc. Estonian Acad. Sci. Geol.*, v. 53, p. 4, 257–266.
- Vinn, O., 2005, The distribution of worm borings in brachiopod shells from the Caradoc Oil Shale of Estonia: *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Article, 2005/03 (CG2005-A03), p. 1-11.
- Vinn, O., 2013, Cornulitid tubeworms from the Ordovician of eastern Baltic: *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology*, Brest, Letter 2013/03 (CG2013-L03), p. 131-138.
- Ward, M.A., J.P. Thorpe, 1991, Distribution of encrusting bryozoans and other epifauna on the subtidal bivalve *Chlamys opercularis*: *Marine Biology*, v. 110, p. 253–259.
- Williams, A., C.H.C. Brunton, S.J. Carlson, F. Alvarez, A.D. Ansell, P.G. Baker, M.G. Bassett, R.B. Blodgett, A.J. Boucot, J.L. Partoazar, H., 2002, Permian-Triassic boundary conodonts from Julfa-Abadeh Belt along Northwest and Central Iran: *Permophiles*, v. 41, p.34-40.
- Pickerilla, R.K., 1976, Vermiforichnus borings from the Ordovician of central Wales: *Geological Magazine*, v. 113 (2), p. 159-164.
- Pitrat, C.W., and F.S. Rogers, 1978, Spinocyrtia and its epibionts in the Traverse Group (Devonian) of Michigan: *Journal of Paleontology*, v. 52, p. 1315–1324.
- Rodrigues, S.C., 2007, Biotic interactions recorded in shells of recent Rhynchonelliform brachiopods from san Juan Island, USA: *Journal of Shellfish Research*, v. 26 (1), p. 241-252.
- Ruzhencev, V.E., and T.G. Sarycheva, 1965, Razvitie i smena morskich organismov na rubezhe paleozoja i mezozoja. *Trudy Paleont: Inst. AN SSSR*, v. 108, p. 431 pp.
- Schindel, D.E., G.J. Vermeij, and E. Zipser, 1982, Frequencies of repaired shell fractures among the Pennsylvanian gastropods of North-Central Texas: *Journal of Paleontology*, v. 56, p. 729–740.
- Shabanian, R., and M. Bagheri, 2008, Permian in Northwest of Iran: *Permophiles*, v. 51, p. 28-31.
- Sparks, D.K., R.D. Hoare, and R.V. Kesling, 1980, Epizoans on the brachiopod *Paraspirifer bownockeri* (Stewart) from the Middle Devonian of Ohio: *Papers on Paleontology*, v. 23, p. 1-105.
- Spies, R.B., 2007, Long-term Ecological Change in the Northern Gulf of Alaska: Chapter 3, Agents of Ecosystem Change: Elsevier Science, p. 171–257.

Carter, L.R.M. Cocks, B.L. Cohen, P. Copper, G.B. Curry, M. Cusack, A.S. Dagens, C.C. Emig, A.B. Gawthrop, R. Gourvenec, R.E. Grant, D.A.T. Harper, L.E. Holmer, H. Hong-Fei, M.A. James, J. YU-GAN, J.G. Johnson, J.R. Laurie, S. Lazarev, D.E. Lee, S. Mackay, D.I. Mackinnon, M.O. Mancenido, M.M. Ergl, E.F. Owen, L.S. Peck, L.E. Popov, P.R. Racheboeuf, M.C. Rhodes, J.R. Richardson, J. Rong, M. Rubel, N.M. Savage, T.N. Smirnova, S.D. Li, D. Walton, B. Wardlaw, and A.D. Wright, 1997, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H: Brachiopoda: Introduction: The Geological Society of America, INC and The University of Kansas, v. 1, p. 1-539.*

Zonneveld, J. P., and R. Bistran, 2013, *Bored Bivalves in Upper Triassic (Norian) Event Beds, Northeastern British Columbia, Canada: Ichnos, v. 20, p. 88-98.*