

De Lepidocyclinidae komen voor van Midden-Eoceen tot in het Mioceen. Ze lijken qua bouw erg sterk op de Lepidorbitoiden uit het Krijt. Men plaatst ze vooral apart op grond van hun gescheiden voorkomen in de tijd. De ene familie was al van het toneel verdwenen, voordat de

ander verscheen. Ze hebben dan ook aantoonbaar een verschillende afstamming. Het embryo is het meest ontwikkeld bij *Eulepidina*, waarbij de tweede kamer de protoconch bijna geheel omvat.

Evolutie bij foraminiferen

door Y.A. Baumfalk en
A.R. Fortuin

Inleiding

Uit de geologische praktijk is gebleken dat men foraminiferen (met name de planktonische soorten) uitstekend kan gebruiken voor de ouderdomsbepaling van de afzettingen. Niet alleen het feit dat foraminiferen steeds een grote verspreiding hebben en in grote aantallen voorkomen, maar ook de eigenschap van vele groepen forams dat ze een snelle evolutie doormaken, heeft ervoor gezorgd dat de zonering (tijdsindeling) van het Krijt en het Tertiair nu grotendeels gebaseerd is op het voorkomen van foram-soorten.

Over het hoe en waarom van evolutie bestaat onder biologen en paleontologen geen eenstemmigheid (meer). Het idee dat sinds Darwin overheerst heeft, namelijk dat evolutie zeer geleidelijk en langzaam verloopt en dat de ene soort via vele op zich onbetekende stapjes overgaat in een andere soort, dit idee moet tegenwoordig hier en daar plaats maken voor nieuwere evolutie-theorieën. Verschillende onderzoekers zijn aan die geleidelijkheid gaan twijfelen. Misschien moet veeleer gedacht worden aan sprongwijze, relatief plotseling verlopende overgangen tussen de soorten.

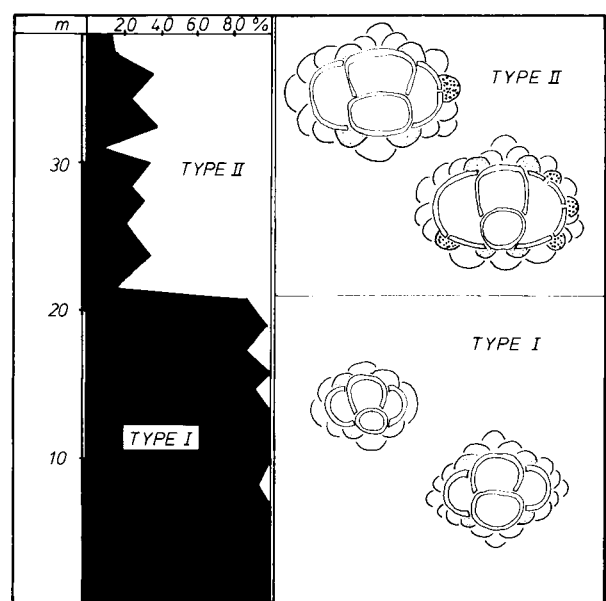
Tegenover het geleidelijke of het gradualistische model staat nu het evolutiemodel dat in het Engels de theorie van de "punctuated equilibria" wordt genoemd. Dit moeilijk vertaalbare begrip zou men wellicht het beste kunnen weergeven door "evenwichts-toestanden die, gescheiden door punten en komma's, elkaar opvolgen". Het basisidee van deze theorie is dat een gevestigde soort in evenwicht is met zijn omgeving en zichzelf blijft, niet evolueert. Wanneer door wat voor oorzaak dan ook het evenwicht verstoord raakt, zal de soort zich niet langzamerhand aan de nieuwe omstandigheden aanpassen. De milieu-verandering zal gewoonlijk tot resultaat hebben dat de soort in dat gebied waar de verandering plaatsvindt eenvoudigweg uitsterft. Vanuit een ander gebied zal de opengevallen plaats worden herbevolkt, misschien door dieren die sterk verwant zijn aan de uitgestorven groep, maar dit is niet noodzakelijk. De nakomelingen van de kolonisten van het lege gebied kunnen er gemiddeld totaal anders uitzien dan de gemiddelde vertegenwoordiger van de groep waaruit de kolonisten afkomstig waren. Op dit kolonisten-effect, het openvallen van ecologische ruimte en soortgelijke ideeën uit de moderne populatie-biologie zijn de nieuwe evolutie-theorieën gestoeld.

Hieronder zal een drietal voorbeelden worden gegeven van evolutie in de groep van de foraminiferen. Eén voorbeeld geeft de resultaten van onderzoek aan de kleine bentonische foram *Uvigerina* (Boven-Tertiair), dat werd gedaan met in het achterhoofd de klassieke, geleidelijke evolutie-opvatting. Een tweede voorbeeld is de evolutie van het ge-

slacht *Orbitoides*, een grote foraminifeer in het bovenste Krijt, waarbij voorlopige resultaten erop duiden dat de oudere opvattingen over geleidelijke ontwikkelingen binnen deze groep onjuist zijn. In het laatste voorbeeld kijken we naar de ondergang van het overgrote deel van de Krijt-foraminiferen en de kolonisatie van de lege ecologische ruimte in het allereerste begin van het Tertiair en naar de opkomst daarna van de typische Tertiair-foraminiferen.

De evolutie van Orbitoides

Orbitoiden zijn lensvormige foraminiferen die behoorlijk groot kunnen worden (0,5 - 1,5 cm). Soorten uit het Boven-Krijt hebben een opbouw uit drie lagen: een boven- en een onderlaag die bestaan uit zeer kleine hokjes en die een nogal massieve indruk maken, en een zeer dunne middenlaag die uit concentrische ringen van grotere kamers bestaat, gerangschikt rond een embryo bij de megalosferen. In afb. 6 en 25 kan men zien hoe zo'n orbitoid in elkaar zit.



Afb. 26. Vereenvoudigde weergave van de ontwikkeling binnen de populatie van *Orbitoides* media gedurende het Campanien (Boven-Krijt) in Aubeterre, ZW-Frankrijk.

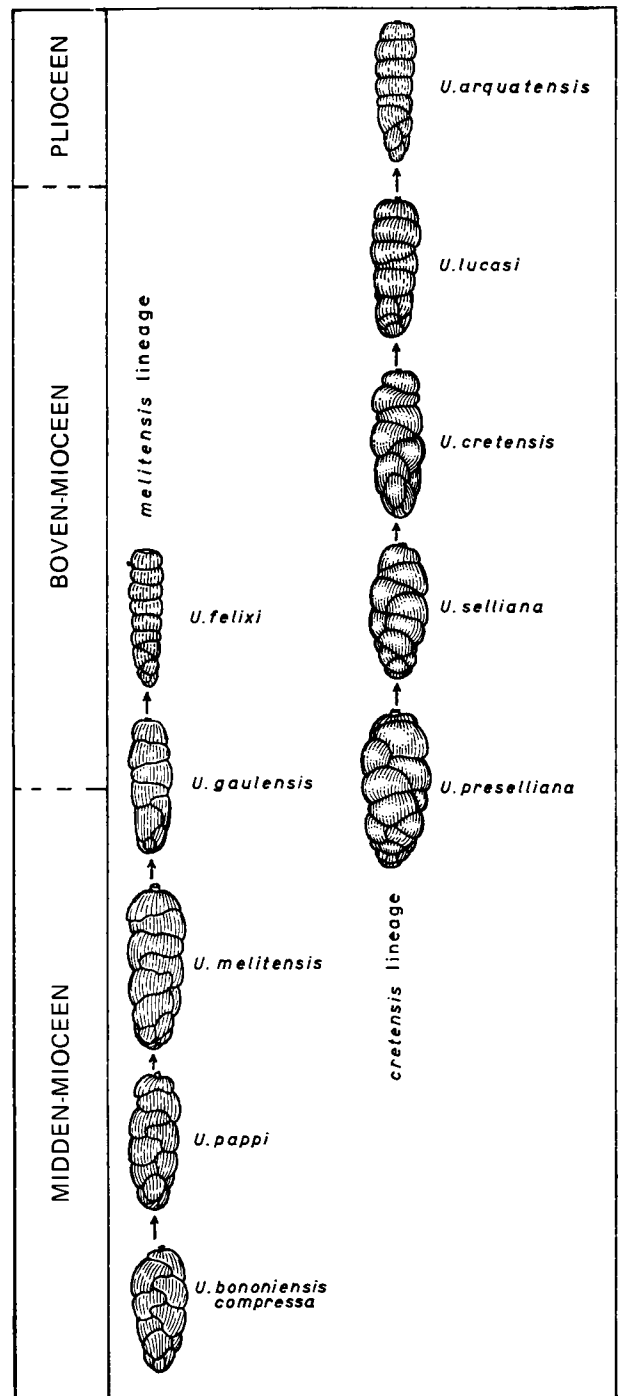
Aan de evolutie van dat embryo is één van ons (YAB) bezig onderzoek te doen. Er was uit de literatuur al bekend dat dit embryo in de loop van de tijd groter geworden was en bovendien dat het aantal kamertjes dat direct vanuit het embryo ontstaat ook in aantal toenam (zie afb. 26). Op grond van een beperkt aantal monsters en een beperkt aantal exemplaren per monster kan men gemakkelijk de indruk krijgen door allerlei statistische toevalligheden, dat er bij de evolutie van het embryo sprake is van een geleidelijke ontwikkeling. Wanneer men een sectie waarin deze dieren in grote aantallen voorkomen echter in detail onderzoekt, blijkt van die geleidelijkheid maar weinig meer. In afb. 26 is weergegeven hoe in een sectie in zuidwest Frankrijk bij het stadje Aubeterre de verandering in grootte van het embryo en het aantal kamertjes volgend op het embryo verloopt. Men kan zien dat in het hele onderste stuk van de sectie er eigenlijk niets verandert. De waarden schommelen rond een constant gemiddelde. Over een traject van maar een paar meter blijkt dan echter een plotselinge verandering op te treden: de dieren met een klein embryo nemen sterk in aantal af en die met een groot embryo nemen hun plaats in. In het grote stuk daarboven verandert er evenwel weer zo goed als niets. Variaties die kunnen worden waargenomen zijn net zo goed toe te schrijven aan statistische toevalligheden als aan werkelijke veranderingen in de populatie. Uiteraard kan men op grond van één sectie en de ontwikkeling van één diersoort nog geen algemene uitspraken doen over de juistheid van de theorie van de "punctuated equilibria", daarvoor zal nog veel meer onderzoek gedaan moeten worden, maar wel kan men uit dit geval leren dat men uit moet kijken met zg. voorbeelden van geleidelijke evolutie. Soms zijn de opgestelde evolutielijnen gebaseerd op te weinig materiaal en blijkt de geleidelijkheid niet te bestaan wanneer men er in meer detail naar kijkt.

De „evolutie“ van Uvigerina

In het Neogeen van het Middellandszegebied komt een groep uvigerinen voor, die een ontwikkeling vertonen van een triseriaal beginstadium, via een biseriaal tussenstadium, naar uniseriaal, zie afb. 27. Vooral Utrechtse micropaleontologen hebben aan deze groep de nodige aandacht geschonken. Het vermoeden bestond namelijk dat er een evolutionaire ontwikkeling was naar een steeds toenemend aantal uniseriale kamers met het jonger worden van de lagen. Toen het onderzoek speelde, in de tweede helft van de zestiger jaren, bestond de aanname dat geleidelijke evolutie algemeen voorkwam. Uniseriale Uvigerina's leenden zich, door de diverse goed waarneembare en dus goed meetbare stadia in de kamerrangschikking, in principe goed voor biometrisch onderzoek. Na onderzoek van secties in Italië, op Malta en vooral op Kreta, kwam Meulenkamp (1969) tot de slotsom dat er twee aparte ontwikkelingslijnen binnen deze uvigerinen bestonden. Beide voerden van een nauwelijks uniseriaal type naar een geavanceerd type met een sterk ontwikkeld uniseriaal deel (zie afb.27). De eerste ontwikkelingslijn begon in het Midden-Mioceen van Malta (daarom de *U. melitensis* lineage gedoopt) en liep door tot in het eind Mioceen. De tweede begon wat later, bij de overgang Midden- Boven-Mioceen en kon vooral op Kreta vervolgd worden tot boven in het Plioceen (daarom de *U. cretensis* lineage gedoopt). Eén van ons (A.R.F.) kon de door Meulenkamp opgestelde ontwikkelingslijnen voor ouderdomsbepaling van lagen in andere delen van Kreta toepassen. Hij vond bovendien zeer primitieve typen, met nauwelijks uniseriale kamers, die hij interpreteerde als de voorloper van de *cretensis* lineage.

Er rezen echter wel problemen bij de toepassing in verder van Kreta afgelegen gebieden, bijvoorbeeld in het Zuidspaanse Neogeen. Er was echter nog geen aanleiding het ontwikkelingsmodel te wantrouwen; integendeel, het lukte op Kreta heel aardig om de zonerings op basis van planktonische foraminiferen te koppelen aan die van *Uvigerina*.

In de tweede helft van de zeventiger jaren besloot men in Utrecht om de *Uvigerina*-evolutie eens aan een zeer gedetailleerde analyse te onderwerpen. Duizenden exemplaren van monsters uit een tijdsinterval van ongeveer 8 miljoen



Afb. 27. Vereenvoudigde weergave van de ontwikkeling van de Uvigerina melitensis- en de U. cretensis-groepen in het jongere Tertiair van het mediterrane gebied.

jaar werden gemeten. De resultaten van het onderzoek (E. Thomas, 1980) waren schokkend, vooral voor de eigen geleerden. In plaats van de evolutie van stap tot stap te kunnen volgen, kwam de vraag boven of er wel evolutie in het spel was. Er viel geen regelmatige ontwikkeling zonder fluctuaties van betekenis te onderkennen. Het leek eerder dat er twee vormvarianten van één en dezelfde soort zijn, een dikke „primitieve“, met weinig uniseriale kamers en een slank type met een regelmatig kamerpatroon. Deze beide typen komen om kennelijk ecologische redenen bij voorkeur niet samen in hetzelfde monster voor. Kortom, vooral de invloed van het milieu op de morfologie schijnt een belangrijke rol te hebben gespeeld.

Het gaat dus niet altijd meer op te zeggen dat lagen even oud zijn bij het vinden van overeenkomstige *Uvigerina*-vormen. Wel zal dit in het algemeen zo zijn bij regionale correlaties (op Kreta lukte het dan ook best aardig), maar voor interregionale correlaties van laagpakketten is dat niet meer betrouwbaar.

Wat moeten we nu met zulke bevindingen? Een logische verklaring lijkt de veronderstelling dat de *uvigerinen* binnen het onderzochte tijdsgewricht deel uitmaakten van een evenwichtsfase in het genoemde „punctuated equilibrium“ evolutiemodel. Een „punctuation“ (dus plotselinge evolutionaire verandering) zou de ontwikkeling van deze *uvigerinen* uit hun waarschijnlijke voorloper, *U. bononiensis* kunnen zijn. Meer moeizaam onderzoek hiernaar zal nog noodzakelijk zijn.

Evolutie na een catastrofe

De abrupte faunaveranderingen die zich voordoen bij de Krijt - Tertiair grens hebben paleontologen al heel lang geïntrigeerd. Kortgeleden promoveerde aan de Gemeente Universiteit van Amsterdam Dr. Jan Smit op het proefschrift „A catastrophic event at the Cretaceous - Tertiary boundary“, waarin de auteur zich diepgaand met dit grensprobleem bezig houdt en ook aandacht besteedt aan evolutieaspecten van de planktonische foraminiferen. In het decembernummer (Gea 1980, vol. 13, nr. 4, inclusief foramaafbeeldingen) werd u al op de hoogte gebracht van Smits onderzoek, dat aanwijzingen geeft dat een hemellichaam de aarde trof, met alle desastreuze gevolgen van dien.

Door nauwkeurige stratigrafische analyse van diverse secties waarin de Krijt - Tertiair grens ontsloten is (vooral die bij Caravaca in Spanje, waar de best bewaarde fauna's voorkomen) is Smit in staat gebleken de diverse laagpakketjes om te rekenen in tijdsintervallen. Op die manier kan hij aannemelijke uitspraken doen over het tijdsverloop waarin de evolutionaire veranderingen zich voltrokken. Door nieuwe gegevens kan Jan Smit tot wat nauwkeuriger

aannames komen dan die in het genoemde decembernummer (voor het overige geldt de daar gegeven beschrijving van de sectie).

In het kort komen de bevindingen hier op neer: Tengevolge van de kosmische ramp stierven de meeste planktonische foraminiferen uit. De belangrijkste ontwikkeling van het plankton na deze gebeurtenis vindt plaats in een tijdsbestek van naar schatting 33.000 jaar, oftewel de onderste 50 cm van het Tertiair. Dit is niet gering, want in de laatste 1.5 miljoen jaar van het Krijt en de overige 5 miljoen jaar van het onderste Tertiair verschijnen veel minder soorten dan in het geologisch gezien zeer korte tijdsbestek na „de ramp“. Of zoals Smit het uitdrukt: „90% van de soortvorming in deze periode van 6.5 miljoen jaar vindt plaats gedurende 0.5% daarvan. Kennelijk weerspiegelt deze abrupte toename van soortvorming de snelle herpopulatie van vakante ecologische ruimtes, na eliminatie van de vroegere soorten die deze ruimtes bezetten.

Nu iets over de veranderingen in de planktonfauna. De Krijtsoorten, zoals deze in de bovenste 40 m van de Krijtopenvolgving voorkomen, zijn relatief groot en kenmerkend voor de tropische diepwaterfauna's van die tijd. Ze moeten in volle ontwikkeling plots aan hun eind gekomen zijn. Maar één soort, *Gümbelitra cretacea*, overleefde de grenscrisis en komt als enige planktonische foram direct daarna voor. *Gümbelitra*, die in de Krijtfauna's steeds met een uiterst bescheiden fauna-aandeel genoeg moest nemen, kreeg nu de kans te „bloeien“ en zich in de eerstvolgende 50 cm sediment in enkele andere soorten te ontwikkelen. In ditzelfde interval, maar pas vanaf 10 cm boven de grens manifesteert zich ineens ook ander plankton, van het *Globigerina* type. Er zijn meteen al enkele soorten te onderscheiden, waarbij *Globigerina eugubina*, een kleine soort met een nogal variabele vorm (illustratie in Gea 13), het meest algemeen is. Geen enkele van die *globigerinen* vertoont overeenkomst met de iets oudere Krijtvormen. In de loop van dit 40 cm dikke interval doet zich dan verdere soortvorming voor, met name bij de groep van *G. eugubina* en *Gümbelitra*. Daarna gaat één van de afstammelingen van *G. eugubina*, de grotere en steviger gebouwde *G. pseudobulloides* al spoedig overheersen en verdwijnt *G. eugubina* al vrij gauw van het toneel. Er lijkt dan een soort evenwichtssituatie bereikt te zijn en vanaf dat moment treden nog slechts weinig morfologische veranderingen op. Het belang van dit onderzoek voor de evolutietheorieën is dat we hierbij duidelijk zien hoe, na een plotselinge gebeurtenis van massale uitsterving van bepaalde diergroepen, de overlevende soorten kans zien in een geologisch zeer korte tijd de vrijgekomen ecologische plaatsen in te nemen, een proces dat gepaard gaat met snelle veranderingen in de morfologie („evolutie“). Evolutie kan in elk geval zeer snel verlopen en dat is meer dan men vroeger voor mogelijk hield.