

Graptolieten onder de loep

door Dr. J. van Diggelen

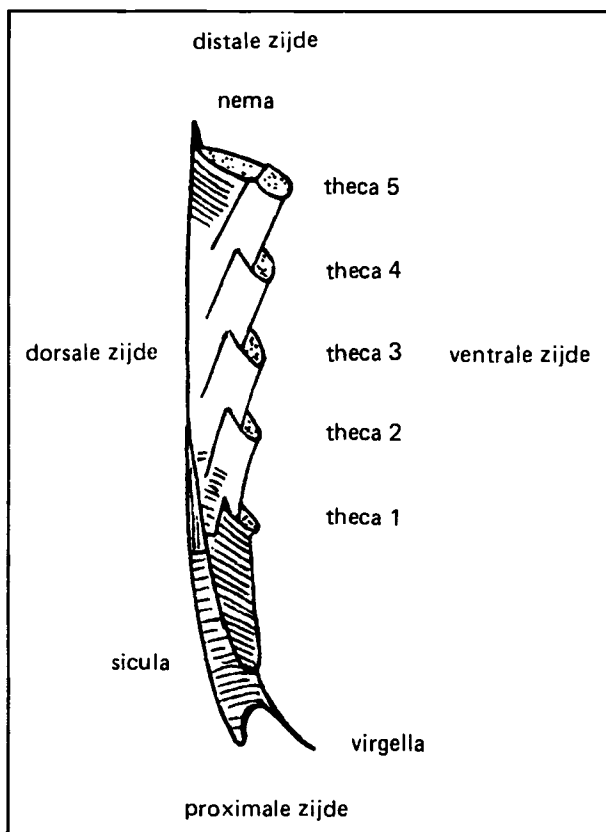
De bouw van een graptolietenkolonie

Tot de klasse der graptolieten (*Graptolithina*), behoort de orde der *Graptoloidea*. Deze wordt in een aantal families onderverdeeld, die bestaan uit verschillende genera. De genera zijn weer opgesplitst in soorten. Van een aantal soorten zijn de bouw en ontwikkeling goed bekend. Wat wij graptoliet plagen te noemen is eigenlijk het chitineuze uitwendige skelet van de oorspronkelijke kolonie diertjes. De kolonie wordt *rhabdosoom* genoemd en bestaat uit een of meer takken, waaraan bekervormige woonkamers, de *thecae*, zitten.

De thecae zijn smalle buisjes, in een rij gerangschikt en aan de bovenzijde open. Via een gemeenschappelijk kanaal zijn ze inwendig met elkaar verbonden. Er is een grote verscheidenheid in vorm en mate van overlapping van de thecae en dat is vaak een determinatiemogelijkheid.

Ook de opening van de thecae kan verschillende vormen vertonen en soms is die voorzien van een stekel. Een eerste indruk geeft afb. 1.

Afb. 1. De bouw van een graptoliet met een rij woonkamers (thecae) aan één kant van de nema. Het geheel wordt rhabdosoom genoemd. De Monograpti, een belangrijke groep graptolieten uit het Siluur, zien er vaak ongeveer zo uit.



Men denkt dat zo'n graptoliet zijn leven begon als een *prosicula* (afb. 2), waarvan verschillende stadia zijn te onderscheiden. Het vroegste stadium is een granaatvormig buisje van 0.4 à 0.5 mm lengte met de opening van onderen. Het oppervlak van het buisje is bedekt met een schroefvormige structuur. In een volgend stadium worden er enkele lengtestrepen op het buisje zichtbaar die van boven naar onder lopen. Daarna treedt een stadium op, waarbij aan de onderkant een verlenging is ontstaan, de *metasicula*, waarop in bepaalde gevallen soms zigzag verlopende lijnen te zien zijn. Aan de metasicula groeit vaak een soort stekel: de *virgella*. Als in het laatste stadium de metasicula volgroeid is en de *sicula* is ontstaan, dan ontwikkelen zich vaak stekels aan de dorsale kant van de opening onderaan de sicula, tegenover de virgella.

Aan het puntige boveinde van de *prosicula* — later *sicula* — zit bij veel graptolieten een soort draad: de *nema*. Bij klimmende vormen, zoals afb. 1 die toont, wordt deze "draad" ook *virgula* genoemd. Hiermee kan het rhabdosoom bevestigd zijn geweest aan de ondergrond, aan een drijvend voorwerp of mogelijk aan een eigen drijfsysteem.

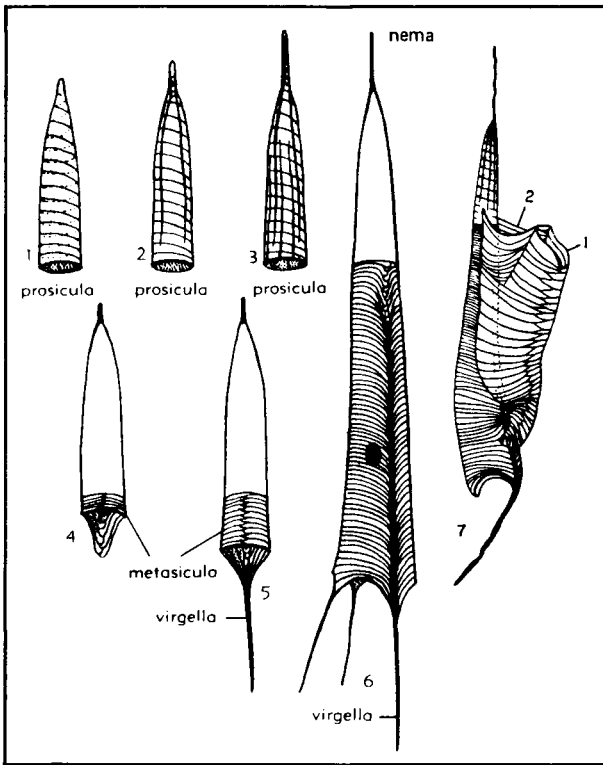
Was de sicula eenmaal gevormd, dan bouwde het organisme via een opening in de zijkant van de sicula (de *porus*, zie afb. 2 nr. 6) de eerste theca (afb. 2 nr. 7). Via theca 1 ontwikkelde zich theca 2, en zo vervolgens. De ontwikkeling van de daaropvolgende thecae is nu bij meer dan veertig soorten bekend en is bij al die soorten verschillend.

Graptolietenrelaties in het dierenrijk

Zoals bij zoveel uitgestorven diergroepen is de verwantschap met recente levensvormen, vanwege het ontbreken van weke lichaamsdelen, moeilijk na te gaan. Wel vertonen graptolieten sterke overeenkomsten met een andere uitgestorven groep, de *Dendroidea*, waarvan eveneens alleen uitwendige skeletresten bekend zijn.

Dendroidea en hun verwanten

De *Dendroidea* zijn geen echte graptolieten. Zij behoren weliswaar tot de klasse der *Graptolithina* maar worden in een aparte orde ondergebracht. Ze verschenen reeds in het Ordovicium (of misschien zelfs in het Boven-Cambrium) en leefden tot in het Carboon. Ze wijken in bouw nogal wat af van gewone graptolieten. Voor een voorbeeld zie afb. 3. Hun rhabdosoom bestaat uit een groot aantal takken, die voorzien zijn van drie soorten thecae, die een regelmatig wisselende reeks vormen. De takken zijn vaak verbonden door dwarstakjes. De grootste thecae (*autothecae*) zijn flesvormige structuren (afb. 4), die wel wat lijken op gewone graptolietenthecae. De thecae van de tweede soort worden *bithecae* genoemd en zijn net zo gebouwd maar kleiner. De derde soort bestaat uit inwendige buizen waaruit de vorige groepen ontspruiten: de *stolothecae*. Langs de as loopt de *stolon*; deze vormt dunne takken naar de basis van ieder van die soorten thecae.



Afb. 2. De ontwikkeling van een graptoliet in zijn eerste levensstadium. Voor verklaring: zie de tekst. Nr. 7 is een *Monograptus*.

Men dacht aanvankelijk dat deze Dendroidea rondrijvende dieren waren, die vastgehecht zaten aan grote bossen drijvende algen. Misschien zaten ze ook wel eens aan op de bodem groeiend zeewier of andere vastzittende objecten, maar als zulke wieren na stormweer losbraken, werden de Dendroidea meegevoerd en zo verklaart men hun geografische verbreiding. Ze worden namelijk over de gehele wereld gevonden en schijnen niet aan bepaalde plaatsen gebonden. Toch waren het misschien van oorsprong wel vastzittende dieren, iets wat tegenwoordig gewoonlijk wordt aangenomen. Dat concludeert men uit een zorgvuldige studie van allerlei verschillen tussen aanvankelijk tot dezelfde soort gerekende exemplaren, die van de ene vindplaats anders blijken te zijn dan van de andere. Nadat men erin was geslaagd onbeschadigde exemplaren van de Dendroidea los te maken uit hun matrix bleek dat hun bouw overeenkwam met de *Pterobranchia*, (afb. 5). *Pterobranchia* zijn vastzittende dieren met een chitineus exoskelet (uitwendig skelet). Dat vertakt zich in een aantal buizen, iedere buis bevat een diertje. Deze dieren tonen duidelijk een tweezijdige symmetrie in hun bouw en zijn vergroeid met een inwendig lichaam, de *stolon*. Zij voeden zich met micro-organismen, die ze met behulp van tentakeltjes vangen en filteren. Een recente *Pterobranchia* is de *Rhabdopleura*, die in de Noordelijke Atlantische Oceaan en in de Noordzee voorkomt.

Zowel deze *Pterobranchia* als de alleen recent bekende *Enteropneusta* (eikelwormen in onze taal) behoren tot het phylum van de *Hemichordata*. De klasse *Graptolithina* wordt nu tot ditzelfde phylum gerekend op grond van hun grote overeenkomst in bouw en structuur. Zo bestaan de wanden van de thecae bijvoorbeeld uit twee lagen (afb. 6); de binnenlaag is opgebouwd uit op elkaar gestapelde halve ringen, die met een zigzaglijn aan elkaar sluiten; de buiten-

laag overdekt die ringen en bestaat ook uit een aantal lagen. Dezelfde gelaagde structuur vertonen *Rhabdopleura* en andere *Pterobranchia*.

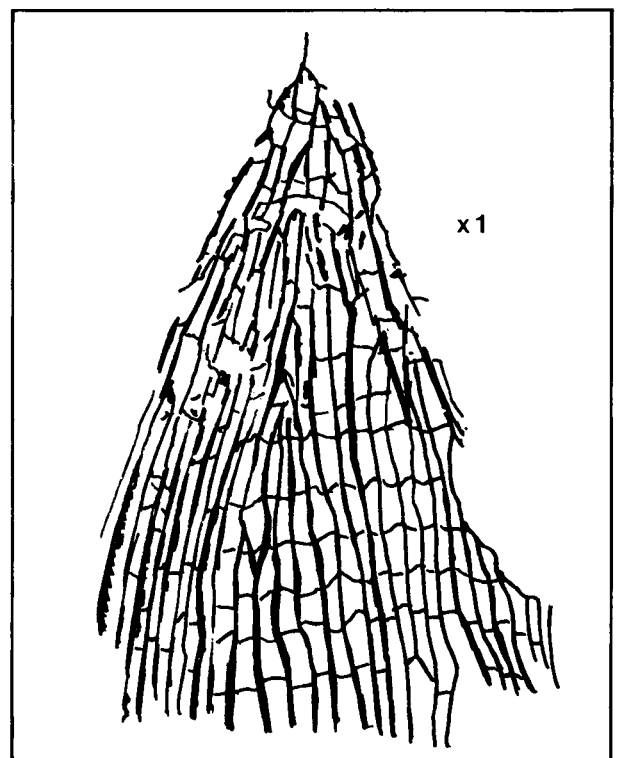
De chemische samenstelling van het materiaal waaruit de graptolieten bestaan is vaak in discussie geweest. Meestal wordt het opgegeven als chitine, het materiaal dat ook voorkomt in het skelet van arthropoden. Florkin en zijn medewerkers toonden echter aan dat bij twee soorten graptolieten de chitine ontbrak, maar ze vonden wel andere aan chitine verwante chemische stoffen, zoals bijvoorbeeld serine en glycine.

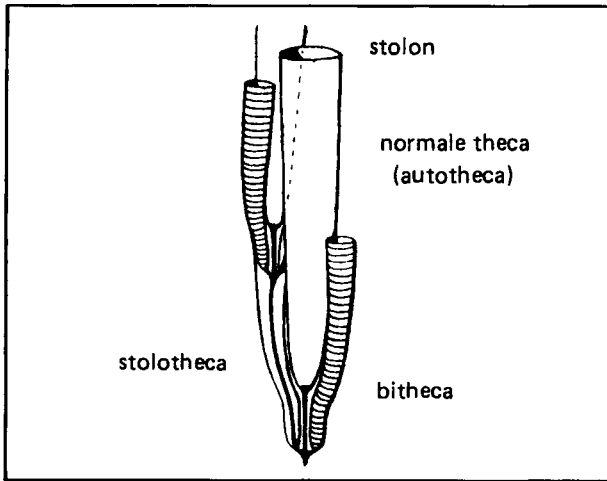
Levenswijze van graptolietachtigen

De *Graptolithina* worden in zes orden verdeeld, waarvan wij er slechts twee noemen, namelijk de *Dendroidea* en de *Graptoloidea*. Omdat beide zijn uitgestorven weet men maar weinig over hun bouw en levenswijze. Over de diertjes die in de thecae leefden kan men hoofzakelijk iets zeggen naar analogie van de *Pterobranchia*. Men vermoedt dat ze ook tweezijdig symmetrisch zijn geweest met twee armen of een even aantal armen, terwijl ze mogelijk ook een *lofofoor* bezaten, waaraan tentakels bevestigd zaten die dienden om het voedsel te bemachtigen, terwijl daar ook de zuurstof werd opgenomen.

Nieuwe dieren ontwikkelden zich behalve geslachtelijk waarschijnlijk ook langs vegetatieve weg door middel van knopvorming. Zowel bij de recente *Rhabdopleura* als bij de fossiele graptolieten zijn daarvoor aanwijzingen gevonden. Bij hogere organismen is het voorkomen van twee vormen van hetzelfde dier vaak een identificatie van twee verschillende sexen en Kozlowski verklaarde de *autothecae* en de *bithecae* aan de takken van sommige soorten *Dendroidea* als een verschil in verblijf van mannelijke

Afb. 3. *Dictyonema flabelliforme*, een tot de *Dendroidea* behorende voorloper van de "echte" graptolieten.



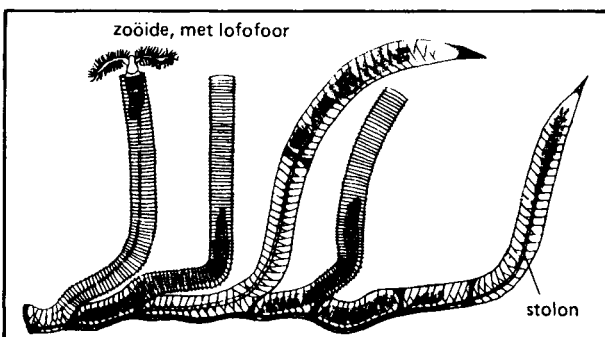


Afb. 4. Een Dictyonema is anders gebouwd dan de graptolieten. Behalve gewone thecae zijn er nog twee andere soorten buisjes, de bithecae en de stolothecae.

en vrouwelijke diertjes. De juiste wijze van voortplanting lijkt nog niet geheel opgelost. De prosicula maakt de indruk van een larve, die zich uit een bevrucht ei heeft ontwikkeld. Er is echter een groot verschil met de metasaccula, zodat o.a. Kozłowski meent dat het niet twee ontwikkelingsfasen van hetzelfde dier zouden zijn maar jonge dieren van verschillende soorten.

De wereldwijde geografische verspreiding van bepaalde soorten graptolieten gaf aanleiding te veronderstellen dat ze epiplanktonisch zouden geleefd hebben, net als de Dendroidea. De meeste kwamen voor in de bovenste 200 meter van de tropische randzeeën, die voor een groot deel geïsoleerd lagen van de diepere oceanen. Door de geringe verticale waterbeweging in die zeeën bestond er op grotere diepte een zuurstofarm milieu. Door verrotting van gestorven planten en dieren uit de hogere lagen door de werking van anaerobe bacteriën werd er op de bodem o.a. zwavelwaterstof en ammoniak gevormd. Deze gassen spelen een rol bij het fossilisatieproces, waardoor in de afgezette kleilagen resten van graptolieten bewaard werden. Slechts op bepaalde plaatsen, waar het water zuurstofrijker was, leefden de graptolieten ook op de bodem, waarschijnlijk in kustgebieden. Bij sommige soorten zijn lengte en gewicht zo groot dat mechanisch gezien een vastgehechte levenswijze onwaarschijnlijk lijkt.

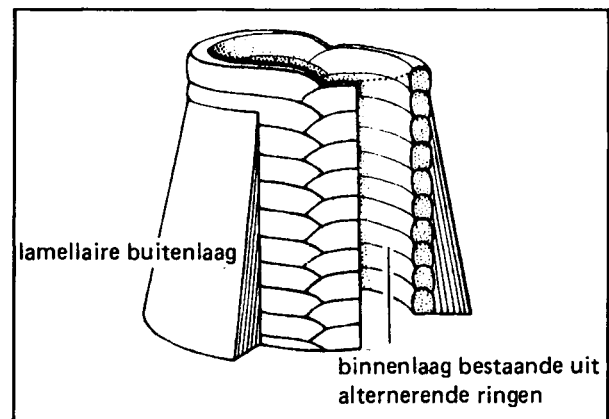
Afb. 5. Rhabdopleura, een recent op de zeebodem levende vertegenwoordiger van de Pterobranchia, is ook uit buisjes opgebouwd, waarin zoöiden leven. Zijn bouw heeft overeenkomst met die van de Dendroidea.



Na allerlei onderzoeken is men tot de slotsom gekomen dat vele soorten graptolieten inderdaad gedreven hebben. De tot nu toe gevonden drijfinrichtingen zijn zeer gevarieerd. Soms lijken ze op een soort zwemblaas met een parachute-achtige structuur, waaraan de nema vastgehecht zat. Soms bestond het drijfapparaat uit twee of drie vaantjes, die aan de nema gehecht waren. Tot 1942 waren die drijfinrichtingen volkomen onbekend, maar daarna ontdekte men ze bij doorlichting met ultraviolet licht, soms bij individuele exemplaren en soms ook bij een groep graptolieten. Zo'n groep vormde dan blijkbaar een verzameling kolonies aan een gemeenschappelijke zwemblaas: een *synrhadosoom*. Daarnaast schijnen veel soorten graptolieten ook binnenin het organisme holle ruimten te hebben gehad, die, met lucht gevuld, konden helpen als drijfmechanisme.

Evolutietendenzen

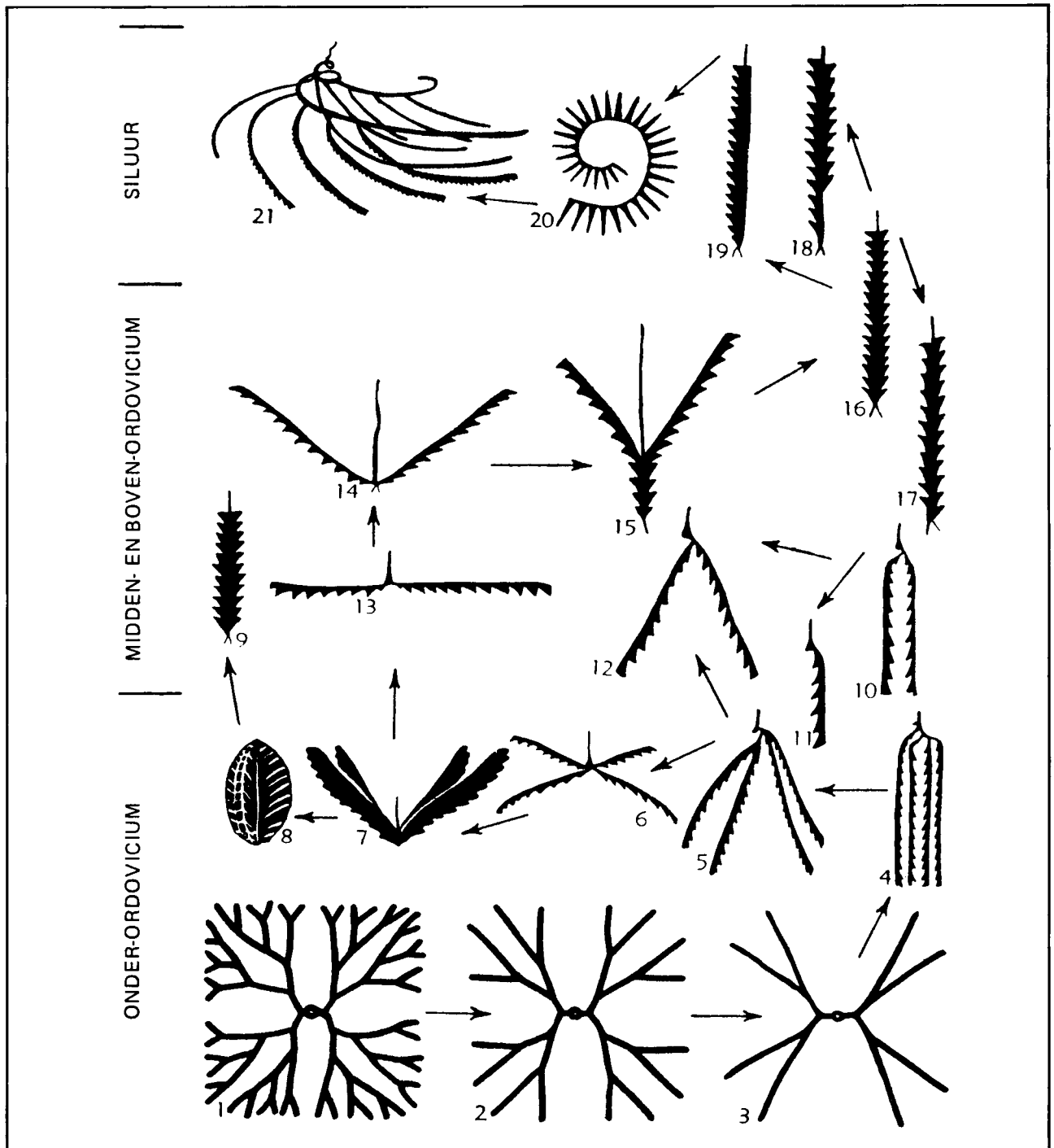
De graptolieten hebben een duidelijke evolutie doorgeemaakt. Ten eerste is de vermindering van het aantal thecae opvallend. *Dictyonema flabelliforme* bevat 20 000 thecae, volwassen graptolieten slechts enkele honderden, terwijl bij typische Monograptidae in het Siluur soms niet meer dan 10 à 20 thecae voorkomen. Bulman en Wedekind stelden een evolutiestamboom van



Afb. 6. De wand van de thecae van de graptolieten vertoont dezelfde structuur als die van de Pterobranchia en is uit twee lagen opgebouwd.

de graptolieten op, die uit enkele parallel verlopende evolutiereeksen bestaat (afb. 7). Uit de veeltakkige vormen, zoals *Dictyonema*, ontstonden types met steeds minder takken (8, 4, 2 en tenslotte 1). Daarnaast is er een ontwikkeling van hangende takken naar meer horizontale en tenslotte omhoog gerichte takken. Bij de thecae is er een ontwikkeling van eenvoudig naar meer ingewikkeld en van dicht bijelkaar naar verder uiteenstaand. In het Siluur ontwikkelden zich als eindstadium eentakkige Monograptidae met ronde of kurketrekkerachtige vormen. Kort voor het uitsterven trachtten zich weer veeltakkige soorten uit te breiden (*Rastrites*, *Cyrtograptus*), maar deze zijn anders in bouw dan hun Ordovicische voorgangers.

(vervolg op pag. 79)



Afb. 7. Evolutie in aantal en stand van de takken bij graptolietenkolonies in de loop van hun bestaan. Sommige tekeningen representeren een enkel genus, andere vertegenwoordigen een bepaalde groep genera. De vorm van de thecae en andere details zijn gestileerd. De volgende evolutietendenzen kunnen opgemerkt worden:

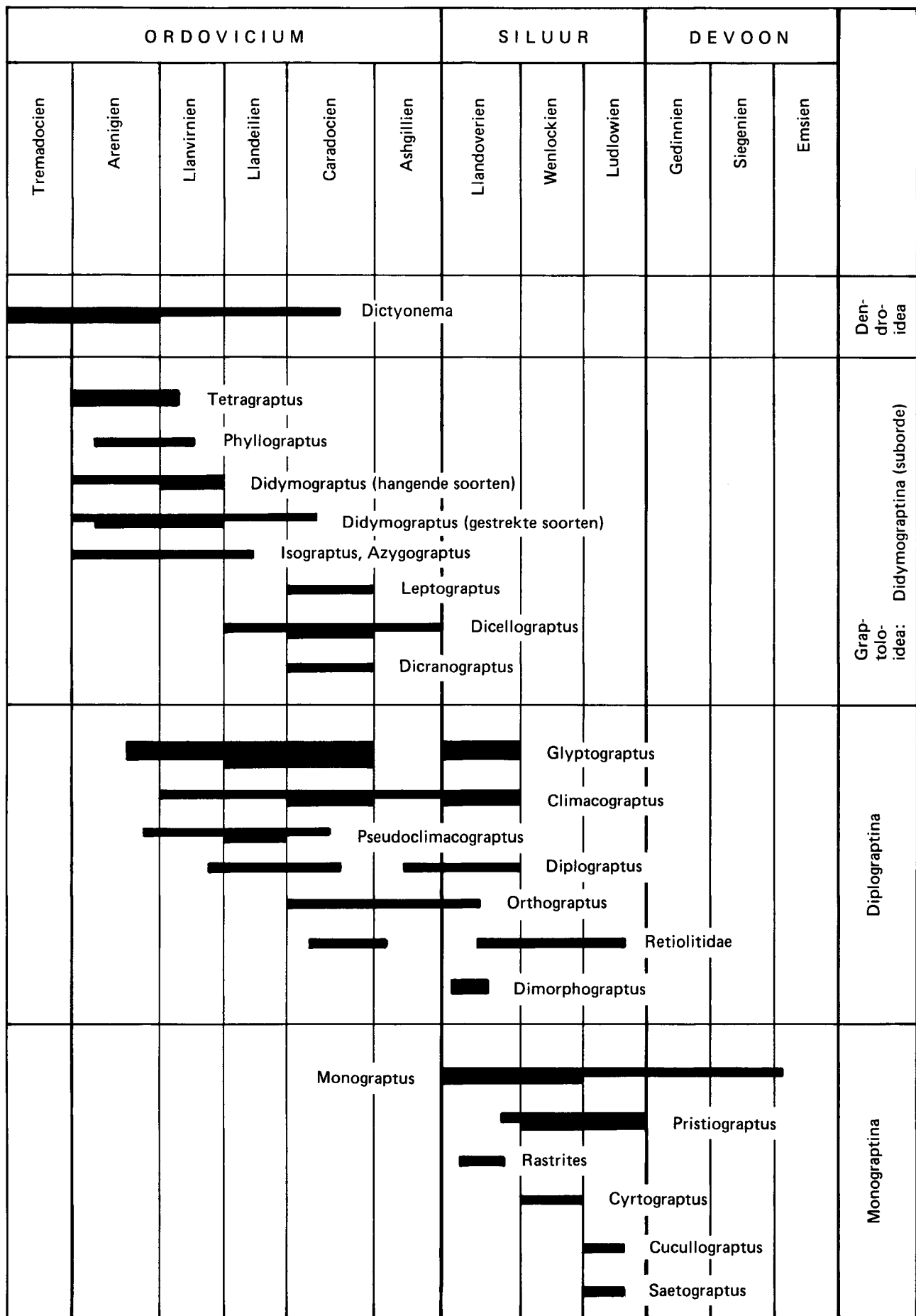
1-4. Vermindering van het aantal takken van talloos veel naar vier.
 4-8. Ontwikkeling van vormen met 4 takken vanaf hangend (4) naar hellend (5), horizontaal (6), omhooggebogen (7) en klimmend (8). (4-6: Tetragraptus; 7, 8: Phyllograptus).
 8, 9. Verlies van twee rijen thecae gaat samen met de vorming van vroege tweezijdige vormen (9: Glossograptus).
 4, 10, 11. Verlies van takken resulteert in vormen met twee takken (10: Didymograptus) en met één tak (11: Azyograptus).

10, 12-17. Oprichting van de takken bij de vormen met twee takken. Eerst hangend (10), daarna hellend (12), dan horizontaal (13), omhooggebogen (14), gedeeltelijk klimmend (15) tot klimmend (16, 17). 12, 13: Didymograptus; 14: Dicellograptus; 15: Dicranograptus; 16: Diplograptus; 17: Climacograptus.

16-18. Verlies van een rij thecae, waardoor een eenrijig, klimmend type ontstaat: (18: Monograptus).

19-21. Veranderingen bij het monograptide type, gaande van onvertakt gewonden (20: Rastrites) naar vertakt gewonden (21: Cyrtograptus).

Naar Moore, Lalicker, Fischer, in: *Invertebrate Fossils*. Copyright McGraw-Hill, New York, 1954. In hoofdstuk II, dat de systematiek van de graptolieten illustreert, is de hier geschetste vormverandering duidelijk te zien.



Graptolieten determineren

Het is meestal niet eenvoudig om de juiste naam van een gevonden fossiel vast te stellen. Soms is daarvoor het bestuderen van allerlei literatuur nodig. Ook bij graptolieten is dat eerder regel dan uitzondering. Eenvoudige gidsjes geven vaak alleen maar een plaatje van enkele soorten. Standaardwerken, zoals het traditionele boek van Elles en Wood of het deel over graptolieten van de Treatise van Moore en Teichert vermelden vaak zoveel dat de gemiddelde amateur er in verdwaalt. Bovendien wordt de nomenclatuur steeds verbeterd en bijgeschaafd, maar dat maakt de zaak alleen nog maar ingewikkelder. In veel gevallen is het mogelijk een juiste determinatie sterk te vereenvoudigen als we weten uit welk deel van het Ordovicium of het Siluur de gevonden graptoliet afkomstig is. Kaarten of gidsen van de vindplaats kunnen ons in dit opzicht een stuk op weg helpen. Zodra we dat weten, proberen we vast te stellen met behulp van afb. 8 tot welke familie of welk genus (geslacht) het gevonden fossiel zou kunnen behoren. Zo behoort een graptoliet uit het Boven-Siluur bijna altijd tot de familie der Monograptidae en meestal tot het genus *Monograptus*, hoewel daarmee de nodige voorzichtigheid is geboden, omdat verschillende soorten, die vroeger bij het geslacht *Monograptus* werden ondergebracht tegenwoordig tot een apart nieuw genus zijn verheven. Zo'n beest is echter nooit een *Didymograptus* of een *Pseudoclimacograptus*. In het Oslogebied daarentegen vindt u graptolieten uit het Ordovicium. Een brokstuk met één rij thecae aan één kant (afb. 14) dat wij daar vonden, is beslist geen *Monograptus* maar kan bijvoorbeeld een deel zijn van een lange *Didymograptus*.

In alle gevallen is het nodig de graptoliet nauwkeurig te bekijken met een flink vergrotende loep of een eenvoudige stereomicroscop. Een aantal bruikbare kenmerken zijn dan:

1. De lengte, L, van de graptoliet. Vaak kunnen we hier moeilijk mee werken, omdat we alleen maar een gedeelte van het fossiel hebben gevonden. Dan kan men misschien alleen maar een schatting van een ondergrens van L aangeven. Bovendien is een graptoliet een kolonie diertjes geweest, die tijdens zijn ontwikkeling is uitgegroeid, zodat we wel rekening moeten houden met het feit dat de opgegeven waarde van L betrekking zal hebben op een volwassen of althans een goed uitgegroeid exemplaar.

2. De breedte, B, die echter in veel gevallen niet over de gehele lengte van het rhabdosoom constant hoeft te zijn. Neemt B toe vanaf de sicula dan geven we dat met het symbool \uparrow aan. Is de breedte constant dan is B een goed bruikbaar kenmerk, ook als we slechts een deel van de graptoliet gevonden hebben.

3. Het aantal thecae per centimeter (th/cm) kan sterk variëren bij verschillende soorten maar is in veel gevallen toch te gebruiken als een determinatiekenmerk. Ook hier geldt weer: meet volwassen fossielen en geen kleinere exemplaren en bedenk dat als men slechts over één dier beschikt, het wel eens onvolwassen zou kunnen zijn. Dat dit kenmerk lang niet altijd betrouwbaar is zal straks bij de bespreking van *Didymograptus* wel blijken.

4. De vorm van de graptoliet als geheel is uiteraard vaak een direct bruikbaar kenmerk. Ook hier zijn twijfels mogelijk vooral bij de Monograpti, waar men onderscheid maakt tussen rechte en enigszins gebogen soorten. De mate waarin het rhabdosoom gebogen is, is niet altijd overtuigend.

5. Een goed kenmerk is in veel gevallen de vorm van de thecae. Wel dient men dan het fossiel onder een flinke vergroting te onderzoeken en meerdere thecae te vergelijken. Sommige soorten hebben namelijk verschillende vormen thecae. Zie afb. 39.

6. De lengte, l, en de breedte, b, van de individuele thecae kan in veel gevallen een goed bruikbaar determinatiekenmerk opleveren.

7. Een aanvullend gegeven bij veel soorten is nog de lengte van de sicula, de vorm en ligging daarvan en eventuele andere bijzonderheden. Helaas is de sicula lang niet altijd duidelijk genoeg zichtbaar.

Een moeilijkheid die er bovendien in veel gevallen nog bijkomt is het feit dat zo'n graptoliet bij fossilisatie niet altijd in de gunstigste stand voor determinatie terecht komt. Een mooi voorbeeld daarvan is de *Pseudoclimacograptus scharenbergi* (foto 24), die in het Oslogebied nogal eens voorkomt. Soms ziet u de graptoliet fraai afgedrukt met een dubbele rij thecae, maar in andere gevallen ligt het fossiel dwars op zijn kant en vertoont een soort ladderachtig profiel. Een scalariform aanzicht, zoals zo'n ventrale positie genoemd wordt, ziet er heel anders uit dan het normale beeld, maar het is toch hetzelfde soort fossiel (foto 23). Ook bij andere soorten komt zo iets voor, zie afb. 40 en foto 28.

Het is uiteraard onmogelijk hier alle soorten graptolieten te bespreken. Toch zullen wij trachten een representatief determinatieoverzicht te geven zodat u de meeste in West-Europa voorkomende graptolieten zult kunnen thuisbrengen.

Afb. 8. Stratigrafische verdeling van de in hoofdstuk II besproken graptolietgenera. Deze behoren tot de suborden Didymograptina, Diplograptina en Monograptina. Van een vierde, kleine, suborde: Glossograptina, werden geen voorbeelden opgenomen.