

Ammonieten en stratigrafie

Ammonieten zijn voor het Mesozoïcum de voornaamste biostratigrafische aanwijzers van mariene sedimenten. De Mesozoïsche etages worden gedefinieerd met behulp van ammonieten; in het Mesozoïcum is de stratigrafische resolutie met ammonieten - tot op 100.000 jaar nauwkeurig - nog steeds ongeëvenaard de fijnste.

Omdat hun stratigrafische waarde zo groot is, werd er veel onderzoek naar ammonieten gedaan. Hierdoor, en door hun grote verscheidenheid in schaalvorm en ornamentatie, hebben ze veel geleden door de taxonoom (de beschrijver van soorten), méér dan welke diergroep ook.

Veel te veel soorten

Ammonieten vertonen een grote intraspecifieke variatie, zoals dat heet. Dit komt erop neer, dat moeilijk is vast te stellen of bepaalde vormen slechts varianten zijn binnen één soort, of aparte soorten. Als je maar weinig individuen ter beschikking hebt, worden de varianten niet onderkend en als aparte soorten beschreven. Dit heeft geleid tot *splitting* tot in absurdum. Omdat macrofossielen toch relatief zeldzaam zijn (één ammoniet op een miljard planktonische foraminiferen is een redelijke benadering) is de grootte van de variatie inderdaad wel eens moeilijk vast te stellen. Het voorbeeld van *Neogastropilites* uit het Boven-Albien kan dit duidelijk maken. Afb. 24. Van dit geslacht werden in de USA, Western Interior, duizenden exemplaren onderzocht. Zij kwamen voor in vier lagen, er werd voor elke laag één soort gedefinieerd. In elk van de lagen zaten echter zowel dikke, als normale en platte exemplaren. Deze morfologische verschillen tussen de varianten zijn veel groter dan de verschillen tussen opeenvolgende soorten. Als er van *Neogastropilites* slechts kleine populaties van één tot drie exemplaren waren gevonden, dan waren er waarschijnlijk wel twaalf soorten onderscheiden.

In het begin van de 20^e eeuw is er verschrikkelijk gesplit. Dat hoeft nog niet verwerpelijk te zijn. Extensief *splitsen* is verre te prefereren boven ongefundeerd *lumpen* (bij elkaar voegen), zoals nu veel wordt gedaan. Tegenwoordig is het aantal verzamelde en bekende fossielen zo groot, dat gefundeerd *lumpen* voor vele soorten mogelijk wordt. Een extreem voorbeeld is het dimorfe paar *Sonninia adicra* (mannelijk) - *S. subdesorata* (vrouwelijk), dat thans één species vormt.

Binnen deze soort vallen nu 64 species van Buckmann, 9 andere Europese species en 5 subspecies, in totaal 78 species en subspecies (78 → 1).

Tulites modiolaris: Arkell beschreef 13 species in 2 subgenera (13 → 1), Buckmann vond 14 species in 6 genera (14 → 1).

Perisphinctes plicatilis: Arkell beschreef 27 species in 6 subgenera (27 → 1).

Dactyloceras van Yorkshire omvat nu 4 species, traditioneel zouden het er meer dan 20 zijn.

Macrocephalites: 37 species zijn gereduceerd tot 7 species en 2 transients (overgangsoorten).

Familie Echioceratidae: 19 species werden teruggebracht naar 5 species (+ 3 incertae sedis, met onbekende plaats in de systematiek).

Door de grote intraspecifieke variatie, zojuist omschreven, en de seksuele dimorfie, zijn er veel te veel soorten gecreëerd. Ongeveer de helft van het aantal soortnamen zullen synoniemen blijken te zijn. Bij seksuele dimorfen is het, binnen een genus, echter vaak moeilijk om te bepalen, welke macroconch en microconch een paar vormen. Sommige onderzoekers prefereren daarom met reden, de oorspronkelijke soortnamen te behouden.

Het creëren van verschillende species en genera waar het slechts varianten betreft verduistert het zicht op het synchroon lopen en de gelijkheid van fauna's.

Ammonieten als gidsfossielen

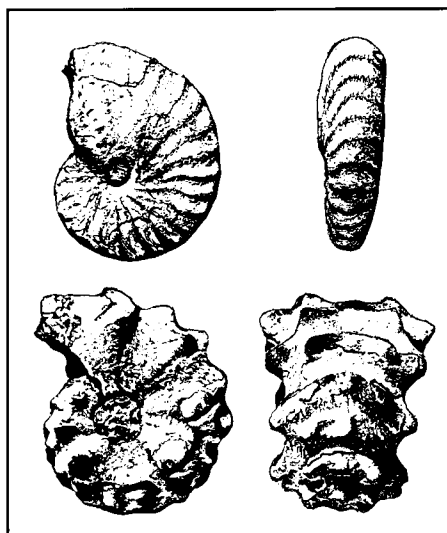
Ammonieten zijn traditioneel de klassieke voorbeelden van ideale gidsfossielen, en wel om uiteenlopende redenen.

1. Zij hadden een groot verspreidingsgebied, dat snel werd bevolkt.
2. Zij maakten een snelle evolutie door.
3. Zij fossiliseerden vrij gemakkelijk; vaak zijn zelfs fragmenten identificeerbaar.
4. Er is een grote verscheidenheid in schaalvorm en ornamentatie.
5. Ze komen relatief veel voor.
6. Ze waren in hoge mate onafhankelijk van de faciës.
7. Kenmerkend is de korte bestaansduur van de soorten.

Maar zo eenvoudig en exact als het hier staat ligt het in werkelijkheid niet altijd. Daarom zijn enkele kanttekeningen op hun plaats.

De preservatie (bij punt 3)

Ammonietenschalen zijn van aragoniet. Aragoniet heeft, net als calciet, de chemische formule CaCO_3 , maar is instabiel. Het wordt op den duur vervangen, en omgezet in een ander mineraal, bijvoorbeeld in de stabiele vorm: calciet. Beneden een zekere zeediepte kunnen de



Afb. 24. Twee zeer verschillende exemplaren van *Neogastropilites muelleri*, uit het Boven-Albien van Montana, USA. Dit is een voorbeeld van **intraspecifieke variatie**. Dank zij het voorkomen van een grote reeks tussenvormen kunnen zij tot **dezelfde soort** worden gerekend. Had men alleen deze twee exemplaren gevonden, dan waren ze vast als aparte soorten beschreven! (Naar Kennedy en Cobban, 1976)

aragonieten schalen van organismen niet bewaard blijven. Deze grens heet de aragoniet-compensatiediepte; deze kan sterk variëren. Aragonitisch pteropodenslik komt thans in de Atlantische Oceaan niet dieper voor dan 2500 m, maar het aragoniet-compensatieniveau kan ook slechts enkele honderden meters bedragen. Dat verschil zit hem in de graad van oplosbaarheid. De oplosbaarheid wordt verhoogd door temperatuurverlaging en drukverhoging, die beide met de diepte toenemen. Ook is een verlaging van de pH (hoe lager, hoe zuurder) van invloed. Voor aragoniet liggen de waarden gevoeliger dan voor calciet: de CCD (calciet-compensatiediepte) ligt meestal veel dieper dan de ACD en is thans ongeveer 4000 m. Dit verklaart waarom in vermoedelijke diepwater-afzettingen soms uitsluitend aptychi en andere calcitische fossielen zijn te vinden, zoals brachiopoden, veel bivalven en de rostra van belemnieten, en geen ammonieten-schalen: deze zijn opgelost. Ook wordt zo duidelijk waarom in het Boven-Krijt de calcitische krijtgesteenten (*chalks*) ammonietloos zijn, behalve in bepaalde horizonten en in hardgrounds.

Homeomorfie en convergentie (bij punt 4)

Homeomorfie is gelijkvormigheid van niet-verwante soorten. Ze verschillen slechts in kleine details. Deze schijn-gelijkheid komt bij ammonieten veel voor, waardoor een onbehoedzame stratigraaf gemakkelijk in de val kan lopen, vooral als het beschikbare materiaal klein en slecht bewaard is.

Zo meende Douvillé in Salinas, Angola, de Onderkrijt-etages Barremien en Albien, en de Bovenkrijt-etages Cenomaan en Turoon te herkennen. Later bleek er alleen Boven-Cenomaan voor te komen!

Zulke gelijkvormigheid ontstaat door **convergentie**: parallele evolutie. Een gladde, platte ammoniet uit de Jura kan heel veel lijken op een uit het Krijt, bijvoorbeeld. Probeer eens een *Dactylioceras* (Toarciën, Onder-Jura) van een *Perisphinctes*-soort (Kimmeridgien, Boven-Jura) te onderscheiden! (zie afb. D - 16 en H - 8). Of een *Pseudolioceras* en een *Graphoceras* (E - 4 en E - 11). Om deze reden is het heel belangrijk, dat bij het determineren van ammonieten de ouderdom van de gesteente-laag bij benadering bekend is.

Beter dan het oprapen van wat losse exemplaren hier en daar is dan ook het verzamelen van de hele voorkomende fauna.

Het is mogelijk, dat sterk op elkaar lijkende ammonieten door de tijden heen een vergelijkbare ecologische nis innamen.

Faciës-onafhankelijkheid is maar betrekkelijk

(bij punt 6)

Over het algemeen is de verspreiding van een ammonietensoort niet gebonden aan de lithologie van de zeebodem. Toch zou men, zeker van vormen die van bodemdieren leven, een bepaalde afhankelijkheid van de bodemsamenstelling kunnen verwachten. Het is mogelijk dat post-mortem-transport, d.w.z. het wegdrijven van schalen na de dood, deze afhankelijkheid verdoezelt, omdat het de schaal buiten de leefomgeving kan brengen. Schalen van *Nautilus* worden tot duizenden kilometers van het leefgebied aangetroffen.

Niettemin zijn er zijn ammonieten die tot een bepaalde lithofaciës beperkt blijven, bijvoorbeeld:

Anaklinoceras reflexum - kustnabije zandstenen;
Flickia, *Fischeuria*, *Neosaynoceras*, *Prionocycloides* en

ettelijke andere - allemaal in kleiige faciës;

Budaiceras - kalkzandstenen;

Scaphitodites scaphitoides:

dikke, pure kleien;

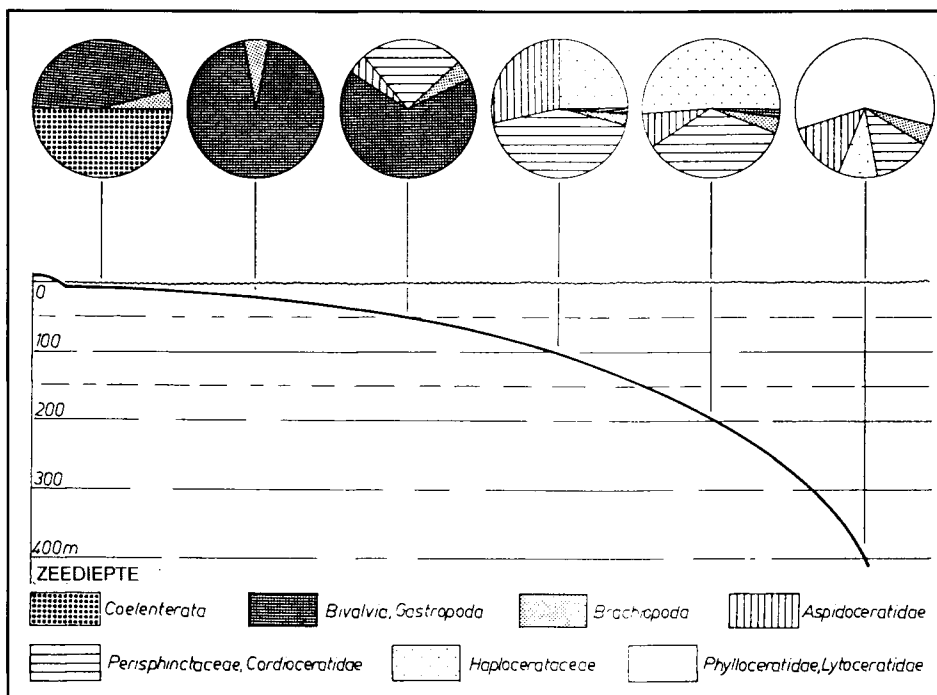
Popanites paturattensis -

ijzeroëliet-faciës.

Het belang van temperatuur en waterdiepte

Wel kan vaak een uitgesproken afhankelijkheid van de watertemperatuur en de waterdiepte worden aangetoond. Wat dat betreft waren de ecologische analyses van Ziegler (1967) voor ammonitologen een openbaring. Hij kon aantonen dat vele, maar lang niet alle, species tot tamelijk nauw begrensde gebieden beperkt bleven (zij zijn alleen maar bekend uit enkele localiteiten) en dat slechts sommige soorten over grote gebieden verspreid waren.

Bij zijn analyse gebruikte Ziegler vier vormgroepen, namelijk: 1. Phylloceraten en Lytoceraten; 2. Oppelien; 3. Aspidoceraten; 4. Perisphincten en Stephanoceraten.



Afb. 25. Het verband tussen zeediepte en de aard van de organismen die op de bodem leven. Tot ± 50 m diepte overheersen koralen, tweekleppige schelpen en slakken en zijn er weinig ammonieten; bij 100 m diepte zijn de ammonieten, vooral de perisphincten, ver in de meerderheid; bij 200 m is het aantal ammonietengeslachten maximaal; in de diepzee heersen phylloceraten en lytoceraten. Voor de Boven-Jura van Midden-Europa samengesteld door B. Ziegler (1972).

De fauna-spectra van deze groepen vertoonden grote verschillen, die niet op stratigrafische, maar op ecologische verschillen zijn terug te voeren. Afb. 25. Zo kon de diepte waarop een ammoniet voorkomt afgeleid worden van **bathymetrische** gidsfossielen. Enkele resultaten:

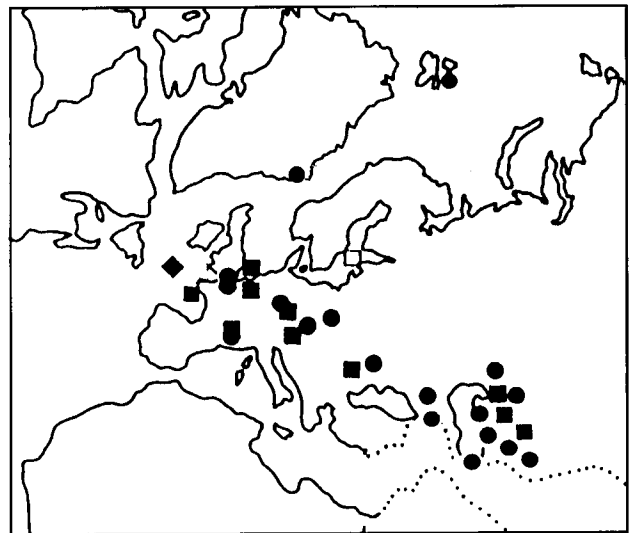
- 0 - 20 m: ammonieten zo goed als niet aanwezig;
- 20 - 30 m: ammonieten zeldzaam. Perisphincten en/of Aspidoceraten;
- 40 - 70 m: ammonieten 20 - 39% van de fauna; alleen Perisphincten en Aspidoceraten;
- 80 - 100 m: voornamelijk Perisphincten, ook wat Aspidoceraten en de eerste Oppelien;
- 150 - 200 m: voornamelijk Oppelien (= bodemgebonden), maar ook nog Perisphincten en Aspidoceraten;
- 300 - 550 m: voornamelijk Phylloceraten en Lytoceraten.

Omdat er in de loop der tijden veranderingen optreden in de externe omstandigheden, zoals waterdiepte, temperatuur, lithofaciës, voedselrijkdom en zuurstofgehalte, veranderen ook de verspreidingsgebieden van de ammonieten met de tijd. Dit heeft belangrijke consequenties voor de biostratigrafie en de tijdsrelatie. De *ranges* van species en genera zijn dan voor verschillende localiteiten ongelijk, en ook kunnen in de diverse localiteiten verschillende species en genera voorkomen.

Toch zijn er zeker nog species die een wereldwijde verspreiding hebben. Dit geldt vooral voor species die leefden vóór het uiteenvallen van Pangea, het grote continent dat in de Trias nog een geheel was. In de loop van de Jura-periode zou dit supercontinent uiteenvallen in een noordelijk Laurentia en een zuidelijk Gondwanaland. Het provincialisme bij ammonieten nam duidelijke vormen aan in de Midden- en Boven-Jura en in het Onder-Krijt. Vooral in de bovenste Jura en in het Neocom was de boreale (noordelijke) zee nagenoeg geheel gescheiden van de Tethys (de grote oceaan die tussen het noordelijke en het zuidelijke continent lag); alleen via Alaska en Oost-Siberië bestond een open verbinding. Zie afb. 26. Hierdoor ontstonden volkomen eigen fauna's met eigen fylogenieën (ontwikkelingen van diergroepen), met het gevolg dat correlaties met behulp van ammonieten in dat geval praktisch onmogelijk zijn.

Enkele voorbeelden van noordelijke koudwater-ammonietengroepen:

- Amaltheidae (afb. D - 13); Kosmoceratidae (G - 8);
- Cardioceratinae (G - 12); Virgatitidae (vnl. Russische

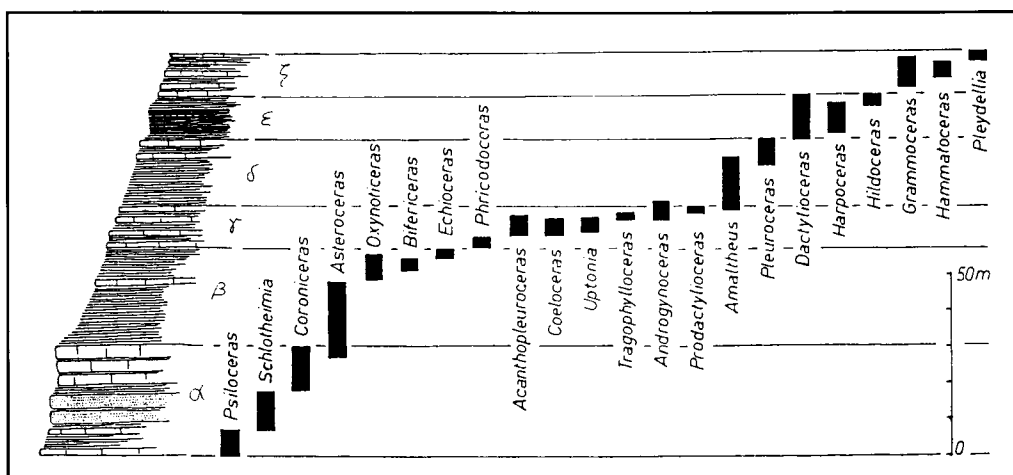


Afb. 26. Het voorkomen van twee genera van de boreale (noordelijke) familie Hoplitidae uit het Midden-Albien: Hoplites (rond) en Anahoplites (vierkant).

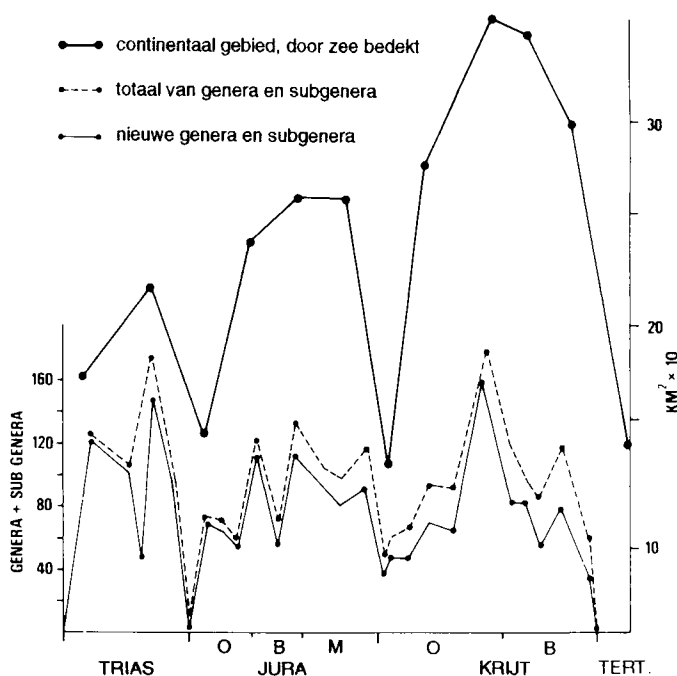
Perisphinctaceae); Hoplitidae (I - 6 t.e.m. 11 en afb. 26). Enkele voorbeelden van tropische tot subtropische warmwater-ammonietengroepen: Dactyloceratidae (D - 16); Hildoceratidae (E - 5); Hecticoceratidae (F - 6); Streblitinae (F - 11); Macrocephalitidae (G - 4); Reineckeidae (H - 4); Berriassellidae (H - 21).

Korte bestaansduur van de soort (bij punt 7)

Al kunnen graptolieten zich erop beroemen dat zij voor Ordovicium en Siluur indelingen met een duur van 2 miljoen jaar hebben mogelijk gemaakt, de ammonietensoorten leefden gemiddeld nog korter en spanden wat betreft de kroon. Hun bereik in de tijd was overwegend korter dan 5 Ma, met een zeer hoge piek tussen de 1 en 2 Ma. Afb. 27. Daardoor ligt de gemiddelde duur van ammonieten-subzones tussen 0,5 en 0,7 Ma en varieert deze van 0,2 tot 0,9 Ma. De subzones kunnen veelal nog worden onderverdeeld in zg. horizonten, die een gemiddelde duur hebben van 100.000 jaar, wat voor geologische begrippen extreem kort is.



Afb. 27. Schematisch profiel van de Lias (Zwarte Jura = Onder-Jura) in Zuid-Duitsland, met voor de stratigrafie belangrijke ammonietengeslachten (naar Ziegler, 1975). In de Duitse literatuur worden de Jura-etages doorgaans met Griekse letters aangeduid: Lias α - Hettangien; β - Sinemurien; γ - Onder-Pliensbachien; δ - Boven-Pliensbachien; ϵ - Toarcien; ζ - Aalenien.



Afb. 28. Verschijnen en verdwijnen van ammonieten in relatie tot door de zee bedekte continentale gebieden gedurende het Mesozoicum (onderste curves). De bovenste lijn laat het cyclische verloop van de grote transgressies en regressies zien. Het samenvallen van sterke regressies en dieptepunten in aantallen geslachten suggereert een verband. Ook de pieken in de curves tijdens het Albien (Onder-Krijt) zijn opmerkelijk. (Naar Kennedy, Hallam).

Opvallend is, dat de soorten met een lange bestaansduur, de zg. doorlopers, beperkt blijven tot slechts enkele families: Phylloceraten; Lytoceraten, waaronder Tetragonieten; Desmoceraten/Pachydiscussen en Haploceraten. Dit zijn allemaal vormen die beschikken over: 1. een dunne, dikwandige siphon; 2. een dikke schaal; 3. een ronde tot ovale windingsdoorsnede; 4. sterk geplooide sutuurlijnen. Ze zijn typisch geconstrueerd om hoge drukken te weerstaan.

Deze doorlopers komen in groten getale voor in diepwater-sedimenten, maar plaatselijk ook veel in ondiepwater-sedimenten. Ze zijn nagenoeg alle bewoners van de open zee, nektonisch (actief zwemmend) en konden mogelijk tot grote diepte onder de fotische zone afdalen. De omstandigheden in de ecologische nissen in de open oceaan veranderen slechts langzaam. Daarom is er daar weinig selectie-druk en daarmee weinig morfologische verandering in de loop van de tijd.

Associaties

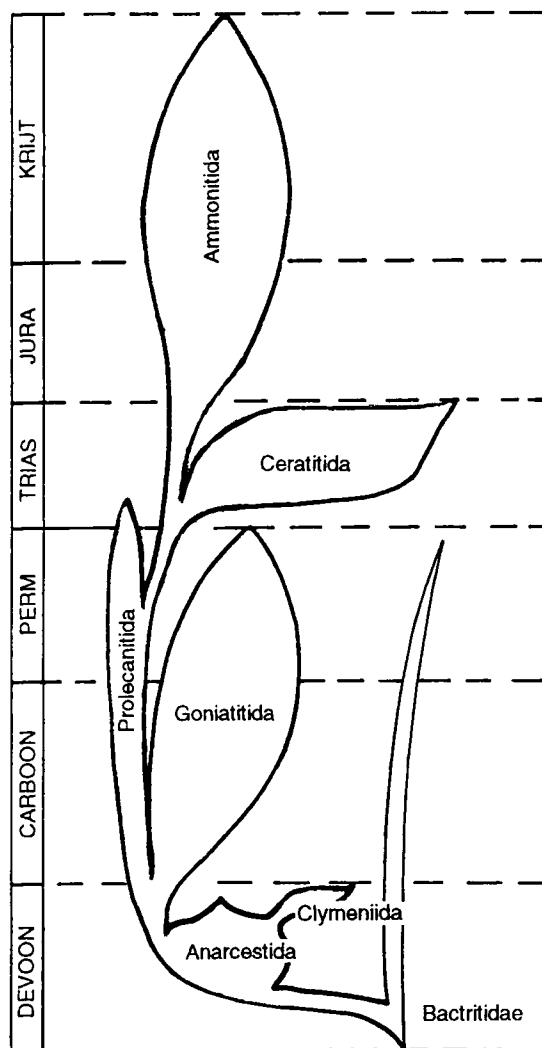
De stratigrafische betekenis van de plaatselijke verticale verdeling over de lagen van een bepaalde ammonietensoort is voor de ammonieten-stratigraaf slechts beperkt. Zoals we al zagen kan dit verticale bereik van plaats tot plaats verschillen. Ook is het zo, dat ammonieten lang niet overal voorkomen. Waar dit wel het geval is, is dat doorgaans toch mondjesmaat, zodat het bepalen van een *range* (verticaal bereik) in een sectie vaak bestaat uit het verbinden van gemiddeld zo'n drie of vier punten. Moeten er tijd-correlaties worden verricht, dan is het effectiever om alleen **associaties** van ammonieten en de samenstelling van de gehele fauna te vergelijken. Een

ammonieten-stratigraaf zal dan ook geen *range-zones*, maar wel *Oppel-zones* gebruiken. Dit zijn zg. *multifossil range zones*: range-zones die elkaar overlappen. In het artikel "Wissant-ammonieten" zullen verscheidene van deze stratigrafisch belangrijke fossielen-associaties worden genoemd.

Bloei, neergang en uitsterven

In de loop van het ammonietenbestaan is het verscheidene malen voorgekomen, dat na een grote bloeiperiode een diepe inzinking volgde, die de hele groep aan de rand van de ondergang bracht; tenslotte werd zo'n inzinking definitief fataal.

Wat de precieze oorzaken van dit herhaaldelijk bijna-uitsterven zijn geweest is nog steeds niet helemaal opgehelderd. Opvallend is wel het samenvallen van extreme regressies (terugtrekken van de zee) en "slechte tijden" voor ammonieten (en ook voor andere groepen mariene organismen). Door het dalen van de zeespiegel zullen dan veel ondiepe shelfzeeën zijn drooggevallen, waardoor belangrijke leefmilieus wegvielen. Zie afb. 28.



Afb. 29. De tylogenetische samenhang van de Ordes binnen de Ammonoidea.

Na hun ontstaan in het vroege Devoon moesten de ammonieten aan het eind van het Devoon al hun eerste crisis het hoofd bieden. Het grote uitsterven vond toen plaats aan het begin van het Famennien, het verdwijnen van veel ammonieten viel echter aan het eind van die etage. Het grote uitsterven wordt door sommigen toegeschreven aan het neervallen van een reusachtige meteoriet, anderen houden het op een wereldwijde temperatuursverlaging. Dit laatste idee heeft duidelijk de meeste aanhangers. Het vreemde is, dat de Anarcestida ook allemaal uitstierven, maar dat er in het Famennien twee nieuwe groepen ontstonden: de Goniatitida, met een heel ander type sutuurlijn, en de Clymeniida, aberrante vormen die een rugstandige siphon hebben. Deze kregen de kans te evolueren. Zie afb. 29.

Van de goniatieten, die kort geleden waren ontstaan, passeerde slechts één soort de Devoon/Carboon-grens. Aan de clymeniiden was geen lang leven beschoren, want ze stierven aan de grens van Devoon en Carboon uit. In het Carboon en Perm ondergingen de goniatieten een hernieuwde radiatie en kwamen de Prolecanitida er als een klein, aberrant groepje bij.

Het uitsterven aan het eind van het Perm betekende het einde voor vele diergroepen. Ook de goniatieten stierven uit. De prolecanieten passeerden met één geslacht de grens, om niet lang daarna van de aardbodem te verdwijnen. Net op tijd hadden de eerste Ceratitida zich uit de prolecanieten ontwikkeld. Deze overschreden de Perm/Trias-grens en maakten in de Trias een grandioze ontwikkeling door, waarbij een ongekend aantal nieuwe soorten ontstonden.

De oorzaak van de grote crisis in het aardse leven aan de Perm/Trias-grens is nog in discussie. Algemeen wordt aangenomen dat hier geen temperatuursverlaging een rol speelde, maar dat de hoofdoorzaak waarschijnlijk een extreme daling van de zeespiegel was, die allerlei nevenoorzaken creëerde. Mogelijk was een verergerende factor, dat grote hoeveelheden CO₂ ontsnapten aan uitgestrekte bazaltuitvloeiingen in Midden-Siberië. Hierdoor kan een broeikas effect zijn ontstaan, dat met hoge temperaturen gepaard ging.

Aan het einde van de Trias-periode stierven de ceratieten uit. Ook de oorzaak van dit uitsterven is een

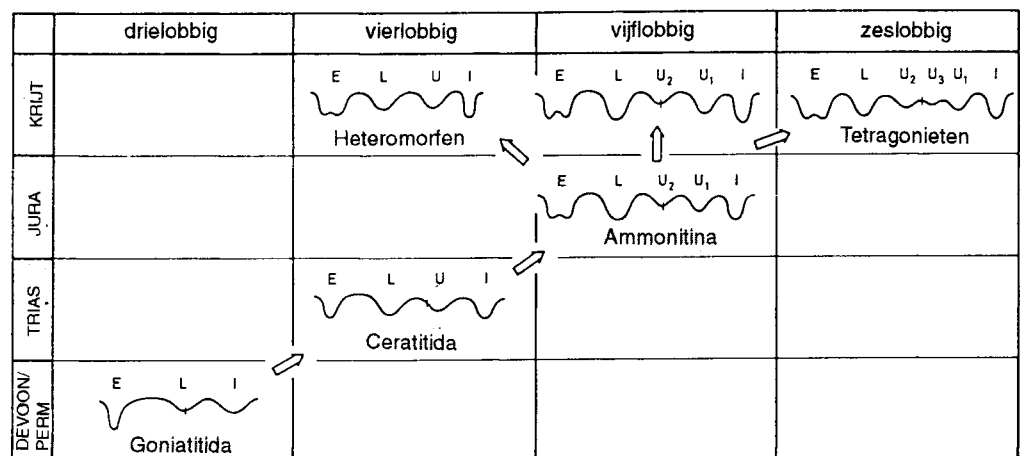
kwestie waarover heftig wordt gedebatteerd. Een daling van de zeespiegel met het daarbij horende terugtrekken van de zee speelde waarschijnlijk ook hier de hoofdrol. Door sommigen wordt in dit verband natuurlijk weer aan een meteorietinslag gedacht. Waarschijnlijk overschreden slechts twee of drie groepen de barrière naar de Jura-periode, van iedere groep mogelijk maar één soort. De eerste groep is die der Phylloceratina, een zeer conservatieve

groep, die zonder veel vormveranderingen tot aan het eind van de Krijtperiode is blijven doorleven. De andere groep is die der Lytoceratina. Deze wordt door velen als stamgroep van alle Ammonitina gezien. De lytoceraten op zich zijn eveneens tamelijk conservatief; ze ontwikkelden lang niet zo'n vormenrijkdom als de Ammonitina.

Het aantal ammonieten in de Jura- en Krijtzeeën was buitengewoon groot. In de loop van het Boven-Krijt kwam daarin een kentering. Afgezien van een duidelijke regressie en dus een beperkte ruimte op de shelf, is er de opkomst van "moderne" diergroepen, die de ammonieten kunnen hebben gedecimeerd. Opmerkelijk is, dat in de loop van het Boven-Krijt de Neogastropoden ("nieuwe" slakken) in opkomst waren. Dit zijn, in tegenstelling tot de meeste andere slakken, geduchte carnivoren; ze waren daardoor concurrenten van de ammonieten. Hetzelfde geldt voor de moderne Dibranchiaten (inktvisen). De Teleosten (moderne beenvissen) kregen in die tijd een enorme radiatie. Mogelijk zijn vooral de kwetsbare larven en jonge ammonieten een weerloze buit geweest van deze goed toegeruste groepen predatoren. Zeker waren deze groepen ook voedselconcurrenten.

Door factoren als deze was er mogelijk al een zekere teruggang. Toch waren er in het late Krijt nog enkele vitale groepen over, zoals *Sphenodiscus* (afb. J - 11) en diverse goed aangepaste heteromorfen.

Op het ogenblik wordt het uitsterven van de Ammonitina, Lytoceratina en Phylloceratina op de grens van het Krijt en het Tertiair toegeschreven aan het neerkomen van een zeer grote meteoriet (10 km doorsnee) op het schiereiland Yucatan (Mexico). Dit zou mondiaal verstrekkende gevolgen van allerlei aard hebben gehad, die elkaar op verschillende manieren versterkten. Het belangrijkste gevolg was de verduistering van de hemel door opgespat puin van de inslagkrater, dat enkele maanden lang in de stratosfeer bleef rondcirkelen. Het werd daardoor zo donker, dat er geen fotosynthese meer kon plaatsvinden. Hierdoor stierf het plantaardige plankton grotendeels uit, waardoor de voedselketens in de oceaan volledig werden verstoord. De reeds kwijnende ammonieten kregen de genadeslag en het doek viel definitief voor hen, nadat ze 335 miljoen jaar lang de zeeën bevolkt hadden.



Afb. 30. De eerste sutuurlijn bij verschillende ammonietengroepen. Er is een evolutie geweest van driellobbig naar veellobbig, al bleven er heteromorfen bij vierlobbigheid steken (naar Wiedmann). Zie ook afb. 9. E = externe lob; L = laterale lob; U = umbilicale lob(ben); I = interne lob. Het verticale streepje in de suturen van de opgerolde ammonieten is de umbilicale naad.