

Fossilisatie, stratigrafie, evolutie

door dr. R.J. Poort

De resten van trilobieten die gevonden worden zijn ofwel afkomstig van een gestorven dier, ofwel het zijn onderdelen van de vele vervellingen die een trilobiet gedurende zijn leven meemaakte. Het gesteente waarin de trilobiet gevonden wordt geeft veel aanwijzingen over het leefmilieu, maar ook over de omstandigheden waarin de trilobiet begraven is geraakt en de daaropvolgende fossilisatie. In de schaarse gevallen waarin weke delen bewaard gebleven zijn moet het wel gaan om het echte dier. Het lichaam moet snel zijn bedekt door sediment, waardoor aaseters geen kans hebben gehad. Ook moet het lichaam zodanig diep begraven zijn geweest dat gravende organismen het niet konden bereiken. Als er bovendien weinig of geen zuurstof aanwezig was, waren de condities optimaal voor fossilisatie. Dit alles betekende niet noodzakelijkerwijs dat dit ook de leefomgeving van het dier was. Het dier kan hier na te zijn gestorven naar getransporteerd zijn door sedimentstromen of het kan, wanneer het een zwemmende leefwijze had, uiteindelijk naar de bodem zijn gezakt. Ook opgerolde exemplaren die worden gevonden zijn afkomstig van het dier zelf en niet van zijn vervelling. Het oprollen is waarschijnlijk een reactie op ongewone omstandigheden in de leefomgeving.

Wanneer de trilobiet eenmaal is gefossiliseerd kan er nog de nodige vervorming optreden door de geschiedenis die het gesteente vervolgens doormaakt. Barrande constateerde al dat veel exemplaren van eenzelfde soort in zijn collectie alleen maar van elkaar verschilden in het feit dat ze soms langer en smaller waren dan andere exemplaren. Dit is toe te schrijven aan de vervorming van het gesteente.

Ook uit andere vindplaatsen is dit fenomeen bekend.

Hier volgt eerst een gedetailleerde indeling van het Paleozoïcum, als hulp bij het plaatsen van trilobieten die in de literatuur genoemd worden. Zoveel mogelijk is gekozen voor wereldwijd herkende mariene etages in plaats van de vaak beter bekende, maar op continentale afzettingen gebaseerde, Europese stratigrafische benamingen (vgl. het Midden-/Laat-Carboon waar in Europa de indeling Stephanien, Westfalien en Namurien gebruikelijk is). De indeling van het Cambrium is gebaseerd op de Noord-Amerikaanse stratigrafie. Ouderdommen zijn in miljoenen jaren, gebaseerd op de in 1999 gepubliceerde revisie van de Geological Time Scale (Geological Society of America).

Trilobieten verschijnen als een van de eerste fossielgroepen met harde delen in het Onder-Cambrium. Ze komen alleen in het Paleozoïcum voor en vormen een sleutelgroep voor de stratigrafie van het Onder-Paleozoïcum. In feite beleven trilobieten hun grootste veelzijdigheid in het Cambrium en Ordovicium. Als het aantal herkende families tegen de tijd wordt uitgezet, dan ontstaat het volgende beeld (Murray, 1985):

| | |
|------------|-------|
| Perm | 2 |
| Carboon | 3 |
| Devoon | 12 |
| Siluur | 18 |
| Ordovicium | 33-48 |
| Cambrium | 7-60 |

Voor het Cambrium en Ordovicium is de uitbreiding in aantal families gedurende de periode aangegeven.

Zoals al eerder betoogd zijn trilobieten alleen bekend uit mariene afzettingen. Daarbinnen komen zij echter in alle milieus voor, van ondiep marien en riffen tot aan dieper marien. Ook wordt van sommige groepen aangenomen dat zij vrijzwemmend of planktonisch leefden.

| | | | |
|---------------|------------|---|-----|
| Mesozoïcum | | 248 | |
| PALEOZOÏCUM | Perm | Tatarien Ufimien/Kazanien Kungurien Artinskien Sakmarien Asselien | 290 |
| | Carboon | Gzelien Kasimovien Moscovien Bashkirien Serpukhovien Viseen Tournaisien | 354 |
| | Devoon | Famennien Frasnien Givetien Eifelien Emsien Praghien Lockhovien | 417 |
| | Siluur | Pridolien Ludlovien Wenlockien Llandoveryen | 443 |
| | Ordovicium | Ashgillien Caradocien Llandeillien Llanvirnien Arenigien Tremadocien | 490 |
| | Cambrium | Sunwaptien Steptoen Marjumien Delamarien Dyerien Montezumien | 590 |
| Proterozoïcum | | | |

Evolutie van trilobieten

Over de voorlopers van trilobieten is vrijwel niets bekend (Clarkson, 1979). Net als voor andere arthropoden wordt echter ook voor trilobieten aangenomen dat zij, samen met de wormen, een gemeenschappelijke voorouder hebben.

Het is waarschijnlijk dat de voorlopers van de echte trilobieten bestonden uit organismen met alleen weke delen, die misschien ook wel tot de trilobieten gerekend moeten worden. Dit is aannemelijk, aangezien in verschillende vindplaatsen lagen met sporen van de activiteiten van trilobieten worden gevonden onder de lagen waarin trilobieten zelf voorkomen. Sommige wetenschappers (Gould, 1991) beschouwen vormen zonder harde lichaamsdelen, zoals *Naraoia* uit de Burgess Shale, als echte trilobieten. Anderen bestrijden dit. Als eerste groepen verschijnen de Olenellina en de Agnostida. Tijdens hun radiatie in het Onder-Cambrium krijgen de Olenellina en

Agnostida gezelschap van de Corynexochida en Ptychopariida. Deze laatste groep domineert het Boven Cambrium. Dan zijn de Olenellina al weer op hun retour. Kenmerkend voor het Boven-Cambrium is dat de vormenrijkdom beperkt is in vergelijking tot het daaropvolgende Ordovicium. Een verklaring voor dit verschijnsel kan zijn dat er in het Boven-Cambrium een hoge selectiedruk is en dat alleen de meest geschikte vormen overleven. Een alternatieve verklaring is dat er in het Boven-Cambrium evolutionaire stagnatie optrad en er weinig genetisch potentieel aanwezig was. Aan het eind van het Cambrium treedt een serieuze crisis op, waarbij slechts weinig groepen de overgang naar het Ordovicium doorstaan. Oorzaken van de crisis worden gezocht in de wereldwijde regressie die optrad en in het opkomen van mogelijke predatoren als de Cephalopoden. Ook zou een verandering in de temperatuur van het zeewater een verklaring kunnen zijn.

Het Ordovicium is een periode waarin veel verschillende vormen een kans krijgen. De Illaenina, Phacopida en Trinucleina domineren het Ordovicium. In deze periode ontstaan, meer dan in enige andere periode daarna, vele nieuwe vormen. Later wordt er eerder verder voortgebouwd op de toen gevormde thema's dan dat er nog compleet nieuwe bouwplannen ontstaan. Met uitzondering van de Phillipsiidae uit het Boven-Devoon, ontwikkelt er zich na het Vroeg-Ordovicium geen nieuwe trilobietenfamilie meer.

In het Ordovicium gaan de trilobieten ook een grotere diversiteit aan leefomgevingen bevolken. Zo worden ze voor het eerst aangetroffen in rifmilieus. Toch vormt de groep van de trilobieten als geheel vanaf het Midden-Ordovicium niet langer de dominante groep in de dan aanwezige fauna's. De opkomst van de vissen is hiervan waarschijnlijk de oorzaak.

Na het verdwijnen van een aantal groepen aan het eind van het Ordovicium, treedt in Siluur en Devoon een dominantie op van groepen als de Harpidae, Cheiruridae, Calymenidae, Dalmanitidae en Phacopidae. De fauna's in Siluur en Devoon vertonen soms op het eerste gezicht een dermate grote gelijkenis, dat makkelijk vergissingen kunnen optreden. Aan het eind van het Devoon verdwijnen de meeste groepen trilobieten. De Proetidae gaan echter door tot in het Boven-Perm. Het uiteindelijke uitsterven van de trilobieten wordt

geweten aan de wereldwijde zeespiegelval aan het eind van het Perm. Een fenomeen dat ook veel andere groepen invertebraten noodlottig is geworden.

Grootschalige evolutionaire trends die in trilobieten kunnen worden aangetroffen zijn:

- Het ontstaan van nieuwe typen ogen.
- Het verbeteren van het vermogen om het lichaam op te rollen.
- Betere articulatiemechanismen (methode waarmee de verschillende lichaamssegmenten ten opzichte van elkaar kunnen bewegen).
- Een trend van micropygous naar isopygous.
- Reductie van de rostrale plaat.
- Ontwikkelen van extreem gestekelde vormen.

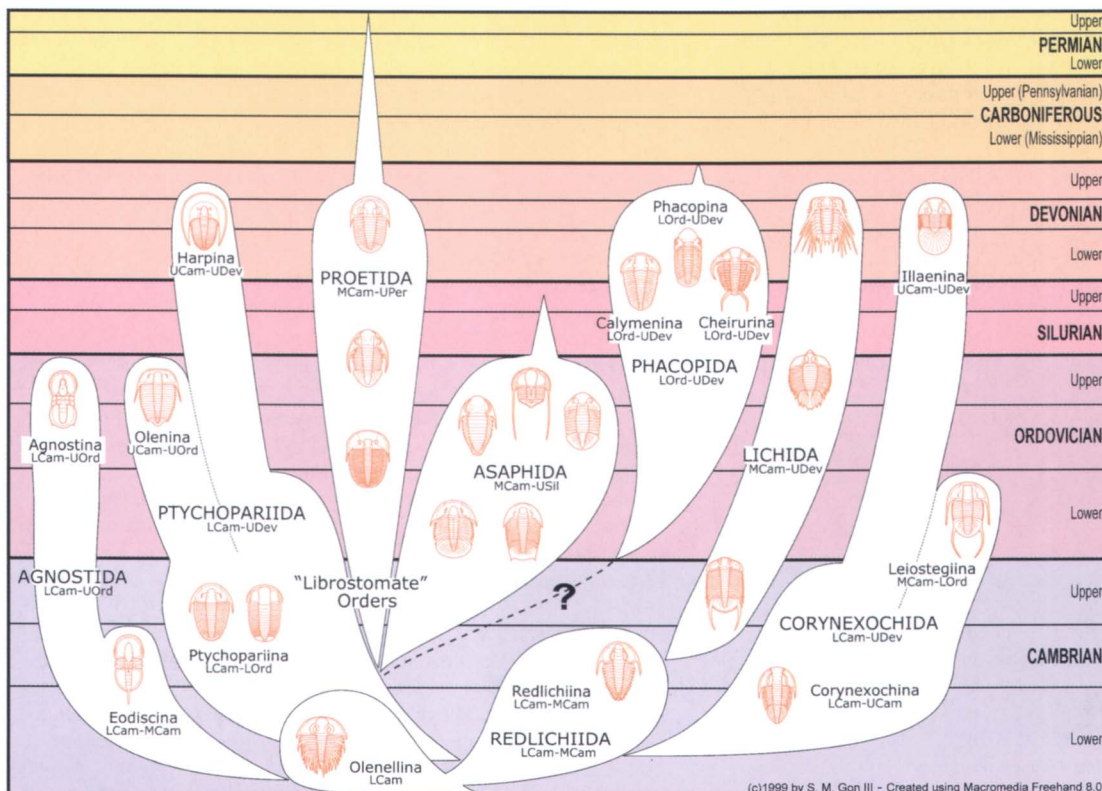
Trilobieten werden lang beschouwd als de primitiefste arthropoden. Dit blijkt nu echter meer een preservatie-artefact te zijn; in veel afzettingen worden namelijk veel trilobieten gevonden omdat zij makkelijker fossiliseerden dan vormen zonder harde delen. In fauna's waar laatstgenoemden wel fossiliseerden, Burgess Shale (Canada), Chengjiang (China) en Sirius Passet (Groenland), blijkt dat er veel meer arthropodengroepen voorkwamen. In de Burgess Shale nemen trilobieten met 19 soorten weliswaar een substantiële plaats in (Gould, 1989), maar worden zij vergezeld van een groot aantal andere groepen. Op grond van dit soort nieuwe informatie worden trilobieten nu als relatief geavanceerde vormen gezien. Verondersteld wordt dat de gemeenschappelijke voorouder van de arthropoden en verwante groepen in het Precambrium gezocht moet worden.

Geraadpleegde literatuur/websites

- Fortey, R., Knopf, A.A., 2000. Trilobite!: Eyewitness to Evolution.
 Gould, S.J. (1989) Wonderful Life, The Burgess Shale and the Nature of History, W.W. Norton & Company.
 Whittington, H.B., 1992. Fossils illustrated, volume 2 Trilobites, The Boydell Press.

Guide to the Orders of Trilobites
<http://www.aloha.net/~smgon/ordersoftrilobites.htm>; website van Sam Gon III.

Systematic Relationships and General Chronological Extent of the Eight Trilobite Orders



In het schema wordt de evolutie van de trilobieten en de onderlinge samenhang van grote groepen nog eens samengevat.