

afzetting op grond van zijn fossielinhoud moet worden toegekend. Dit alles maakt dat diverse jaartallen in de tijdschaal nog min of meer arbitrair moeten worden vastgesteld.

Er wordt dan ook nog steeds verder gewerkt om de jaartallen in de Geologische Tijdschaal nader te preciseren. Hoewel de onzekerheden in de halveringstijden nu tot het verleden behoren, zullen toch als gevolg van dit verdere onderzoek diverse jaartallen in de Geologische Tijdschaal nog wel enigszins veranderen. Bijvoorbeeld door een nieuwe vondst van een vulkanische aslaag in een laagpakket dat door zijn fossielinhoud goed in de tijdschaal kan worden ingepast, zodat een nauwkeurige 'absolute' datering van de betreffende étage mogelijk is. De jaartallen van de in dit nummer weergegeven Geologische Tijdschaal representeren de huidige stand van zaken.

Enige literatuur

- H.N.A. Priem (1970), Radioactieve chronometers. *Natuur en Techniek* 38 (2) 58-70.
H.N.A. Priem (1973), Isotopen-geochronologie: methoden en resultaten. *Intermediair* 9e jaargang, 49, 14 december 1973.
H.N.A. Priem (1974), In de greep van de Tijd. *Geologie en Mijnbouw* 53, 133-139.
H.N.A. Priem (1976), Radioactieve tijdmeters in de geologie. *Gea* 9 (2) 44-50.
H.N.A. Priem (1979), De Geologische Tijdschaal. *Natuur en Techniek* 47 (9) 446-467.

Fossiele getuigen van het oudste leven (Precambrium en Cambrium)

door J. Stemvers-van Bommel

Het begin van het Cambrium, dat naar schatting zo'n 590 miljoen jaar achter ons ligt, wordt vaak voorgesteld als een soort jaar 0 van de paleontologische geschiedenis. Vrij plotseling blijken vele diergroepen zich een kalkskelet te hebben aangemeten, want in aardlagen vanaf Ondercambrische ouderdom kunnen fossielen met kalkige schalen, stekels en dergelijke in flinke hoeveelheden worden aangetroffen. Het lijkt daarom, of er in het begin van het Cambrium een explosie van leven is geweest. De grens tussen het Precambrium, de onafzienbaar lange tijd waarin zich de voorgeschiedenis van deze ontwikkeling heeft afgespeeld, en het Cambrium is dan ook gebaseerd op deze grote sprong voorwaarts in de evolutie. In de gesteenten uit de miljarden jaren die aan het Cambrium voorafgingen zijn fossielen slechts bij uitzondering bewaard. Dit ten eerste, omdat niet-gemetamorfoseerde Precambrische afzettingen schaars zijn en daarmee de mogelijkheden om sporen van fossiel leven te vinden, maar ook, omdat de Precambrische fauna grotendeels uit weke organismen bestond.

De kalkige fossielen uit het Cambrium tonen echter aan dat er, behalve een grote verscheidenheid van levensvormen, ook toen al een zekere graad van ontwikkeling en specialisatie was. Zeker zijn door het bezit van een stevig, kalkig omhulsel of andere vaste bestanddelen de levenskansen van de betrokken diergroepen vergroot. Zij konden zich hierdoor aan meer milieus aanpassen en de vele ecologische nissen opvullen die voordien nog onbezet waren — de evolutie kreeg door de toepassing van het kalkskelet een van zijn machtigste impulsen. Maar omdat organismen zonder stevige botten, schalen, pantserplaten, tanden of stekels nu eenmaal bij grote uitzondering fossiliseren, is de kennis van de levensvormen uit het verleden haast uitsluitend en zeer eenzijdig op de diergroepen met harde skeletdelen geconcentreerd. Een heel groot deel van de fauna van weleer — en dit geldt ook zeker voor de flora — blijft buiten het gezichtsveld. Want tegenover de succesrijke evolutie van het kalkskelet staat,

dat lang niet alle diergroepen deze steun en bescherming hebben aangegrepen en zich toch goed hebben weten te handhaven. Van het 30-tal phyla waarin het recente dierenrijk is ingedeeld blijkt zelfs ruim de helft geen harde delen te bezitten. Hoe deze verhouding aan het begin van het Cambrium was is niet bij benadering te zeggen. Wat kan er in 500 miljoen jaar en meer al niet gebeuren om een onverstevigd, gelatineus of dunwandig organisme totaal spoorloos te maken! Je moet wel verwachten, dat hoe ouder een afzetting is, hoe kleiner de kans is om van eventuele organismen nog iets te ontdekken.

Zoeken naar het begin

Maar dank zij enkele gelukkige vondsten zijn ons toch enkele blikken in de wereld van het oudste leven gegund. Zelfs is er een soort competitie gaande waarin naarstig naar steeds oudere levensvormen wordt gezocht. Er zijn de duidelijke, goedgeconserveerde vondsten van 2,7 miljard jaar oude stromatolieten in Slave Province en bij Steep Rock Lake in Canada en uit Belingwe, Zimbabwe Rhodesia. 2,9-3,0 miljard jaar ouderdom wordt aangenomen voor structuren die mogelijk stromatolieten zijn uit Pongola, Zuid-Afrika. Onlangs verschenen publicaties (*Nature*, 3 april 1980) vermelden twee onafhankelijk van elkaar gevonden stromatolietvoorkomens in het Pilbara-gebied van NW-Australië, die op 3,4 en 3,4-3,5 miljard jaar geschat worden. De kroon spannen wellicht de Isua-metasedimenten van W-Groenland. Wanneer de uitgevoerde chemische en isotopen-onderzoekingen juist zijn, zou uit deze gesteenten kunnen worden geconcludeerd dat tijdens de afzetting al organische koolstofverbindingen bestonden. Dat is dan 3,7 miljard jaar geleden. Zekerheid of het wel echt om levensvormen gaat is vaak moeilijk te verkrijgen bij zo oude gesteenten. Men onderscheidt dan ook wel mogelijk, waarschijnlijk en onweerlegbaar bewijs van de echtheid van de fossiele vondst. Wel is zeker, dat zo er leven was, dit nog lang

beperkt bleef tot het mariene milieu: land-, brakwater- en zoetwaterafzettingen tonen in het Precambrium, Cambrium en het daaropvolgende Ordovicium geen fossiele levenssporen.

Oudste leven: bacteriën en blauwalgen

De zeer oude Precambrische vondsten van organismen betreffen bacteriën en blauwgroene algen, die vaak pas bij honderden malen vergroting onder de mikroscoop iets van hun structuur prijsgeven. Blauwgroene algen en bacteriën hebben echter structuren opgebouwd door sediment te binden en kalk af te scheiden. Het zijn uit lagen opgebouwde, vaak halfbolvormige structuren, stromatolieten genoemd, die in de getijdzone en in ondiepe kustgebieden werden afgezet (afb. 1). Stromatolieten kunnen aanzienlijke oppervlakten beslaan; het waren de eerste riffen. Ook nog recent worden er stromatolietformaties gevormd, en wel in het kustgebied van West-Australië.

Uit wat van de celbouw van de genoemde Precambrische organismen gereconstrueerd kon worden blijkt, dat de cellen nog geen kernen bezaten en dat hun DNA nog niet in chromosomen was vastgelegd. Zulke organismen noemt men *prokaryoten*; ook de recente bacteriën en blauwgroene algen — en alleen deze — zijn prokaryoot georganiseerd.

Bijna 2½ miljard jaar lijkt er geen evolutie in deze levensvormen te zijn geweest. De grote explosie in evolutiemogelijkheden ontstond pas, toen een andere celbouw zijn opmars begon: die van de *eukaryote* cellen. Bij deze cellen zitten de chromosomen in celkernen met een membraan; de cellen bevatten "organellen", die gespecialiseerde functies hebben en waardoor o.a. seksuele reproductie tot de mogelijkheden behoort.

Alle hogere organismen, planten zowel als dieren, zijn eukaryoot. De oudste bekende eukaryoten zijn 1000 miljoen jaar oud. Het zijn mariene algen uit de Bitter Springs Formatie van Centraal-Australië.

Door de fotosynthese van deze met chlorofyl uitgeruste algen steeg het gehalte aan vrije zuurstof in de atmosfeer. Dit zal ertoe hebben bijgedragen, dat zich dierlijk leven kon ontwikkelen. Hebben bepaalde Precambrische algen hun chlorofyl verloren — konden zij gedijen door andere organismen te consumeren en is zo het ontstaan van de Protozoa (eencellige dieren) te verklaren? Zijn uit "klontjes" Protozoa, die samen bleven na de celdeling, de Metazoa (meercellige dieren) voortgekomen? De eenvoudigste Metazoa, de sponzen, in aanmerking genomen, lijkt zoiets niet onwaarschijnlijk.

Oudste dieren

Tot voor enkele tientallen jaren waren de vondsten van dierlijke fossielen uit het Precambrium erg schaars; ze betroffen voornamelijk kwalachtigen, sponzen en radiolariën. Maar in 1947 kwam er een rijke en goed geconserveerde Precambrische fauna aan het licht. Deze "soft-bodied animals" uit de Ediacara Hills van Zuid-Australië zijn vooral door Glaessner (1961, '62) bestudeerd. Radiometrisch is de ouderdom bepaald tussen de 680-700 miljoen jaar. Het betrof een 1400 exemplaren, behorend tot ongeveer 30 soorten, die naderhand met verwante soorten uit Engeland, ZW-Afrika en Rusland zijn aangevuld. De "Ediacara-fauna" omvat voor het grootste deel medusoiden (kwalachtigen) en zachte Pennatulacea (zeepen-achtigen), dus Coelenterata — een phylum waartoe ook de koralen behoren. Verder vond men Annelida (gesegmenteerde wormen) en enkele bijzondere organis-



afb. 1. Stromatoliet (*Cryptozoon*), uit het Cambrium van New York, ongeveer ware grootte.

men, die een nog onbekende verwantschap hebben. Van de 15 soorten kwallen is *Mawsonia* tot 12½ cm groot; de zeeveerachtige *Arborea* meet tot 60 cm, de andere zijn doorgaans veel kleiner. Veel speculaties zijn gemaakt rond *Tribrachidium*, een rond plaatje met daarop drie spiraalvormige armen die uit het centrum komen. Is dit een drietallige Eoasteroïde, de oudste stekelhuidige dus? Bij de Ediacara-fossielen en hun tijdgenoten elders zijn nog geen harde delen te bekennen.

Opbloei in het Cambrium

Pas uit het Cambrium dateren zoals gezegd de vondsten van fossielen met kalkschalen. Men kent uit die periode sponzen, Archaeocyatha (een groep organismen die iets lijkt op zowel sponzen als koralen en die voorkwam van Onder- tot Midden-Cambrium), mollusken, wormen, stekelhuidigen, brachiopoden, koralen, arthropoden. Met deze arthropoden of geleedpotigen zijn dan vooral de trilobieten bedoeld, die met ongeveer 900 soorten in het Cambrium een flink aandeel in de wereldpopulatie hadden.

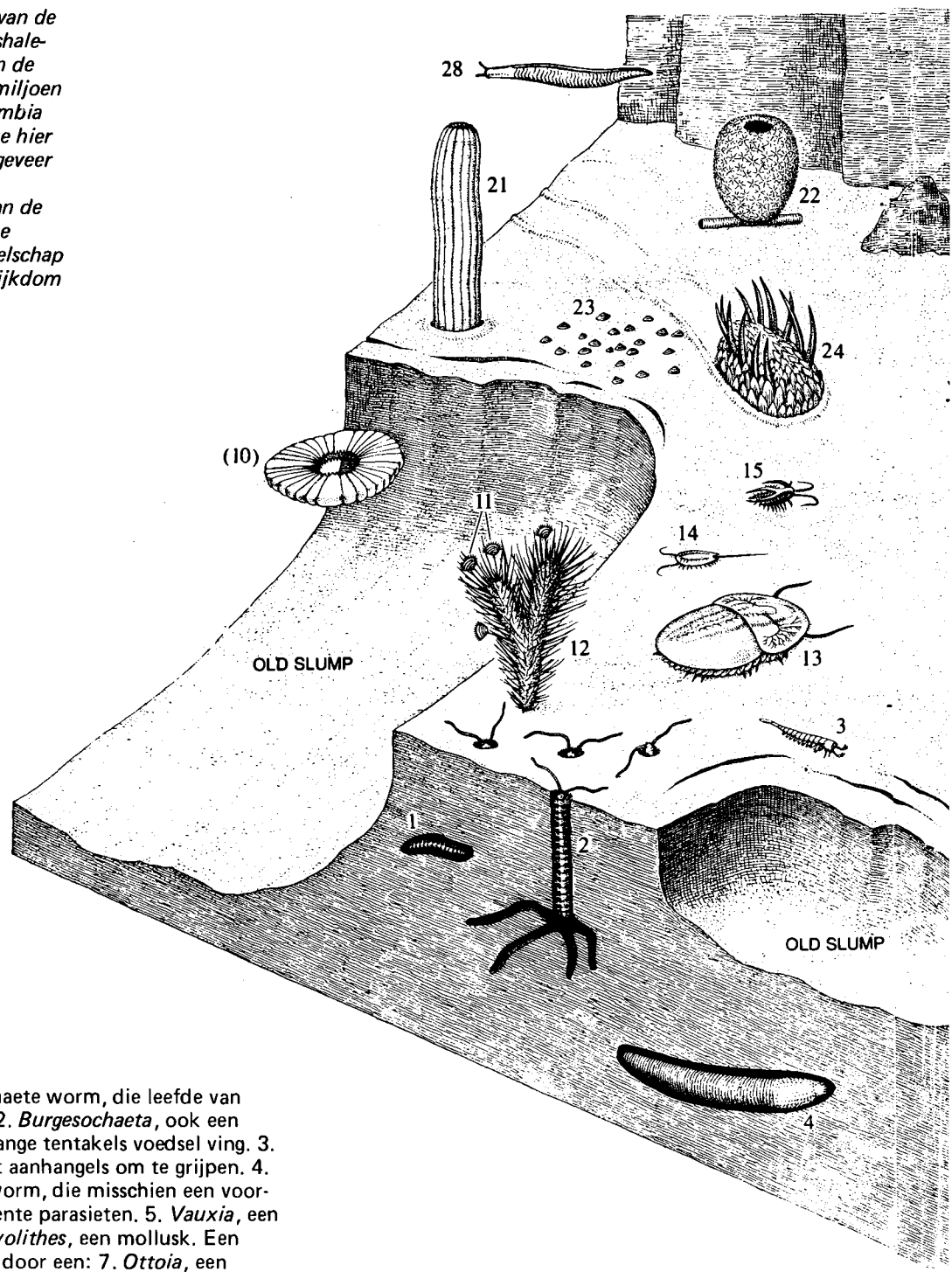
Dank zij de kalkopname in het — meestal uitwendige — skelet is niet alleen de expansie van veel diergroepen naar nieuwe milieus een feit geworden, maar is ook een reconstructie van de ontwikkeling van het leven sinds het Cambrium mogelijk geworden. Een redelijk overzichtelijk beeld is ervan ontstaan, een beeld, dat door paleontologen wordt gepresenteerd in boeken en musea en dat ook aan vele amateurs inmiddels aardig bekend is. Maar dat dit beeld sterk vertekend is door de afwezigheid van de organismen zonder harde delen blijft een feit. Hoe hebben de recente skeletloze diergroepen zich ontwikkeld? Ook zij zullen toch niet honderden miljoenen jaren hetzelfde gebleven zijn. Een toevalsvondst gaf een uniek entree in deze materie.

De Burgess shale-fauna

In de herfst van 1909 was de secretaris van het Smithsonian Institution te Washington, Charles Doolittle Walcott, in British Columbia (Oost-Canada) op zoek naar fossiel-

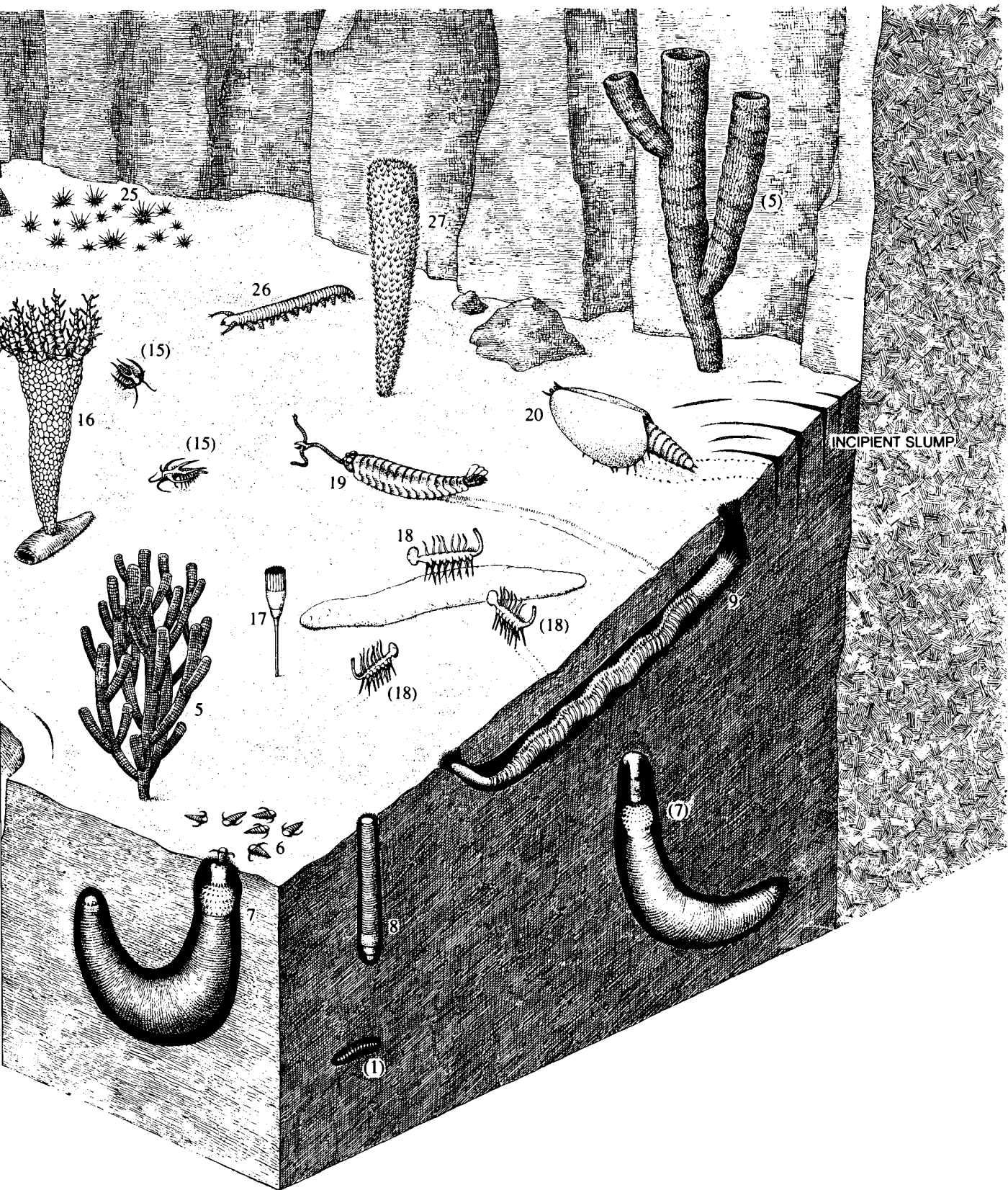
vervolg pag. 104

afb. 2. Onderwater-tafereel van de Middencambrische Burgess shale-fauna, zoals die mogelijk aan de voet van een groot rif, 540 miljoen jaar geleden, in British Columbia (W-Canada) geleefd heeft. De hier getekende dieren maken ongeveer 1/5 van het aantal gevonden soorten uit. Verscheidene van de reconstructies zijn met ruime fantasie uitgevoerd. Het gezelschap is wel in een ideale soortenrijkdom bijeen!



1. *Peronochaeta*, een polychaete worm, die leefde van voedseldeeltjes uit het slib. 2. *Burgessochaeta*, ook een polychaete worm, die met lange tentakels voedsel ving. 3. *Yohoia*, een arthropode met aanhangels om te grijpen. 4. *Ancalagon*, een priapulide worm, die misschien een voorouder was van sommige recente parasieten. 5. *Vauxia*, een spons (zie ook afb. 3). 6. *Hyolithes*, een mollusk. Een ervan wordt juist opgegeten door een: 7. *Ottoia*, een priapulide worm. 8. *Selkirkia*, eveneens een priapulide worm, hier naar beneden gravend. 9. *Louisella*, nog een priapulide worm, die in een aan twee zijden open graafgang leefde en door kronkelen van zijn lijf zijn kieuwen van zuurstofrijk water voorzag. 10. *Peytoia*, geen schijf ananas maar een vrijzwemmende coelenteraat. 11. brachiopoden, die een verheven standplaats uitzochten op de spicula van: 12. *Pirania*, een spons. 13. *Naraoia*, een ongewone trilobiet, die enkele larvale trekken behouden had. 14. *Burgessia*, een arthropode, die grotendeels schuilging onder een bol schild, had een lange, achterwaarts gerichte stekel. 15. *Marrella*, een trilobietachtige die mogelijk juist boven de zeebodem zwom. 16. *Echmatocrinus*, een primitieve crinoïde (zeelelie), hier vastgehecht op een lege wormbuis. 17. *Dinomischus*, een organisme dat tot een dusver onbekend phylum behoort. 18. *Hallucigenia*, een wonderlijk schepsel, eveneens nergens bij onder te

brengen. Het is wel gevonden in de buurt van een worm, samen met soortgenoten, wat de gedachte gewekt heeft dat deze worm tot aas diende. 19. *Opabinia*, verwantschap onbekend. Met zijn ene, gevorkte uitsteeksel pakt hij juist een wormpje. 20. *Canadaspis*, een vroege Crustacee (schaaldier). 21. *Mackenzia*, een vastzittende coelenteraat. 22. *Eiffelia*, een spons. 23. *Scenella*, een mollusk, met een schelpje als een Chinese hoed, zie ook afb. 5. 24. *Wiwaxia*, mogelijk een mollusk, bedekt met schaaltes en voorzien van stekels tot afweer, trekt hier een spoor over de zeebodem. 25. *Choia*, een in groepen levende spons, vergelijk afb. 4. 26. *Aysheaia*, een Onychophora, is een tussenvorm tussen annelide wormen en arthropoden en lijkt veel op *Peripatus*, een recent landdier. 27. *Chancelloria*, een



spons. 28. *Pikaia*, het zwemmende dier linksboven, is de enige vertegenwoordiger in de Burgess Shale van het phylum Chordata, waartoe ook de Vertebrata, de gewervelden, behoren. Deze kwamen later tot ontwikkeling.

Afb. 2 werd ontleend aan: The animals of the Burgess Shale, door Simon Conway Morris en H.B. Whittington. Copyright okt. 1980 door Scientific American, Inc. Alle rechten voorbehouden.

houdende gesteenteformaties in de Middencambrische lagen. Hij volgde een voetpad langs de westhelling tussen Wapta Mountain en Mount Field en struikelde over een brok schalie dat vanaf de helling boven hem op het pad gevallen was. Hij bekeek het gemakkelijk spijgende gesteente en vond fossielafdrukken van een aantal weke organismen op de laagvlakken. Hiermee had hij, zoals later bleek, een van de meest opzienbarende vondsten van de paleontologie gedaan. Hij bleef er enige dagen zoeken en rapporteerde, dat hij "enkele zeer interessante dingen had gevonden". Het volgende jaar keerde hij terug om bergopwaarts naar de schalielaag te zoeken vanwaar zijn omlaaggevallen steen afkomstig was. Hij vond twee fossielhoudende schalieontsluitingen, gescheiden door een afstand, vertikaal gemeten, van ongeveer 20 m. In beide maakte hij ondiepe groeven; de onderste ontsluiting bleek het rijkst te zijn. Duizenden fossielen borg hij uit zijn "Phyllopod Bed", een naam die sloeg op bepaalde arthropoden, die wellicht de voorlopers zijn van nu levende crustaceën. Deze laag wordt niet meer zo genoemd, maar is als de Burgess Shale intussen wereldberoemd geworden, dank zij de vele, tot dusver onbekende diervormen, die voor een groot deel weke organismen zijn. Walcott dekte zijn groeven weer af en begon aan een werk dat vele jaren zou vergen: de bestudering en beschrijving van de Middencambrische Burgess shale-fauna. Maar ondanks zijn studies en die van anderen bleven er lacunes in de kennis, met name omtrent het leefmilieu in de tijd van fossilisatie, zodat een nieuw onderzoek nodig werd gevonden. In 1966 en '67 werden Walcotts groeven weer geopend door de Geological Survey van Canada, onder leiding van J.D. Aitken, en veel nieuw materiaal werd verzameld. Sindsdien zijn de groeven weer dichtgemaakt.

Wegens zijn hoge wetenschappelijke waarde is het gebied beschermd — het ruige, moeilijk toegankelijke berggebied met zijn ruwe klimaat nodigt ook niet bepaald tot een toeristisch uitstapje. Hoe moet men zich het leefmilieu van de Burgess shale-fauna voorstellen? McIlreath en Fritz toonden aan, dat de dieren op of in een modderige bodem leefden, waar sediment werd gedeponneerd aan de basis van een gigantisch rif, dat op zijn beurt was opgebouwd uit door algen afgescheiden materiaal. Dit rif zou steil opgerezen zijn uit een diep bassin, dat geleidelijk met sediment werd gevuld en waar blijkbaar een beperkte watercirculatie was. Het water zou er rijk aan H₂S en arm aan zuurstof geweest zijn. Daar waar het modderige sediment hoog genoeg tegen het rif lag om vrij te blijven van het stagnerende bodemwater leefden de Burgess shale-invertebraten, ongeveer 160 m onder zeeniveau. Verscheidene malen gleden sedimentmassa's vanaf de voorkant van het rif dieper het bassin in. De dieren die in de modderstroom werden meegesleurd stierven tijdens of kort na hun begraving, als het al niet was door de afglijding zelf dan toch door het anaerobe (zuurstofloze) milieu waarin ze terechtkwamen. Het fijne silt waarin ze belandden en diezelfde zuurstofloze omgeving zorgden ervoor, dat de weke delen tot in de fijnste details bewaard bleven. Toen de modder vast werd en geleidelijk versteende werden de begraven dieren platgedrukt. De weke delen, zoals opperhuid, bosjes haren, kieuwpoten, gingen over in dunne films van calciumaluminiumsilikaat. De lichaamsinhoud is veelal weggesijpeld in het omringende slib. Door hun begraving in turbulente modderstromen zijn de dieren over het algemeen niet in hun levenshouding bewaard gebleven, maar in alle mogelijke oriëntaties, waardoor meer details van de anatomie aan het licht konden komen dan bij uitsluitend horizontale afzetting het geval zou zijn geweest. De modderafglijdingen, die zo'n 540 miljoen jaar

geleden het dierenleven in bepaalde ecologische milieus vernietigden, fixeerden daarmee de samenstelling van deze fauna's van dat ogenblik.

Het is de vraag, hoever de Burgess shale-fauna representatief is voor het Midden-Cambrium.

Omdat het rif en de Burgess Shale in een bocht van de open zee lagen, kunnen vrijzwemmende larven uit andere gebieden zijn toegestroomd en er zich verder hebben ontwikkeld. Aan de andere kant ontbreken er groepen weke organismen, zoals bepaalde wormphyla. Mogelijk zijn die er in het Midden-Cambrium wel geweest maar gedijden zij niet in dit typische milieu vóór het rif. Onder voorbehoud kan worden gezegd, dat de Burgess shale-dieren een redelijke doorsnee zullen vormen van wat er in hun tijd zoal leefde.

Wanneer de Burgess shale-fauna vergeleken wordt met die van de Ediacara Hills, die een 150 miljoen jaar ouder is, dan blijkt, dat er sinds de tijd dat de Ediacara-fauna leefde een reusachtige evolutie is geweest. Ten eerste wat de verscheidenheid aan soorten zelf aangaat: de Ediacara-fauna omvat voornamelijk Coelenterata, die bij de Burgess shale-fauna van heel ondergeschikt belang zijn. Ten tweede steekt de Ediacara-fauna maar pover af tegen de veelsoortige, specialistische aanpassingsvormen van de Burgess shale-dieren. Als we aannemen dat er in het begin van het Cambrium een grote snelle evolutie bij de Metazoa (meer-celligen) optrad, dan laat de Burgess shale-fauna zien, dat zij zich al sterk hadden gespecialiseerd betrekkelijk kort nadat deze gebeurtenis plaatsvond.

De soorten van de Burgess shale-fauna

In de tekening van afb. 2 is een deel van de meer dan 120 soorten Burgess shale-fossielen samengebracht.

Van deze 120 soorten zijn er minstens 15 genera Porifera (sponzen), afb. 3 en 4.

De Coelenterata, het phylum waartoe bijvoorbeeld koralen en kwallen behoren, hebben misschien 4 vertegenwoordigers.

Van de Echinodermen (stekelhuidigen), met recent o.a. zeesterren, zeelelies, zeeëgels, zijn er eveneens 4 in de Burgess Shale.

Mollusken, die over het algemeen wel het grootste aandeel in de gehele fossielenschat hebben, leverden maar 3 soorten op in de Burgess Shale, Afb. 5.

Arthropoden: vertegenwoordigd door een 30-tal soorten, waaronder Aysheaia, een peripatus-achtig dier, dat een interessante tussenvorm tussen wormen en geleedpotigen is. Verder trilobieten (afb. 6) en vooral trilobietachtigen.

Brachiopoden: aanwezig in de Burgess Shale.

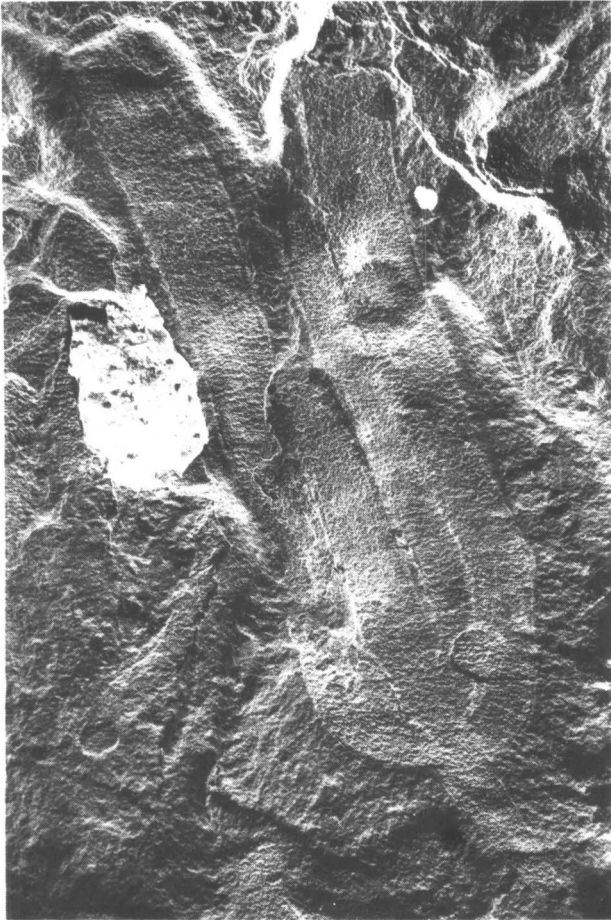
Priapuliden: een klein phylum van ongesegmenteerde mariene vormen, met wel 7 soorten in de Burgess Shale.

Anneliden: gesegmenteerde wormen. Dit phylum heeft 6 soorten Burgess Shale-fossielen opgeleverd.

Chordata: ons eigen phylum, dat behalve de Gewervelde dieren ook nog merkwaardige recente vormen als *Amphioxus* (het lancetvisje) en de zakpijpen omvat. Er is één (ongewervelde) vertegenwoordiger van de Chordata in de Burgess Shale gevonden.

In het geheel zijn er 9 bekende phyla vertegenwoordigd. Maar er zijn ook nog 10 voordien onbekende phyla gevonden met diersoorten, die in het evolutieproces mogelijk niet zo'n succes bleken en weer van het levenstoneel verdwenen.

De meeste dieren uit de Burgess Shale waren bodembewoners. In de modder waren gravende organismen actief, voornamelijk priapulide wormen. Vastgehecht aan de

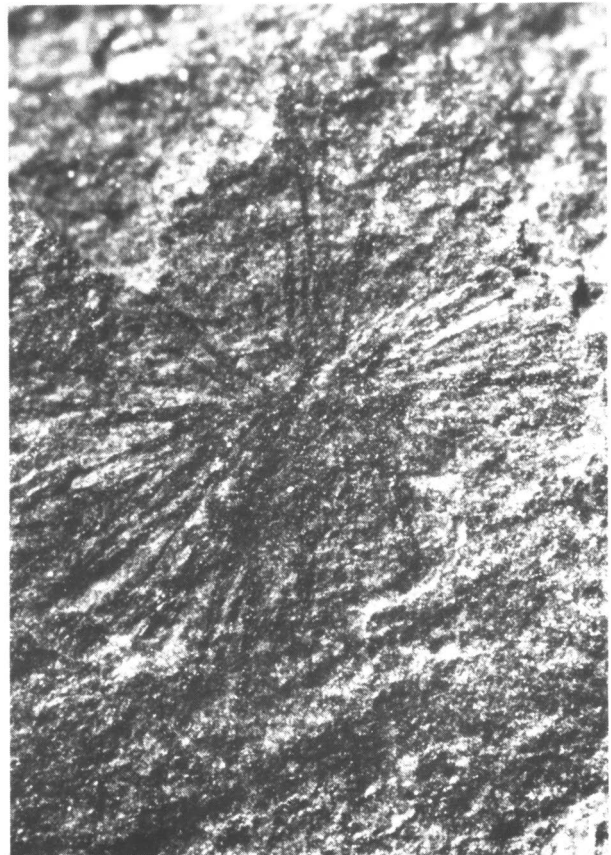


afb. 3. *Vauxia gracilentia*, een spons uit de orde der *Hyalospongea*, totale hoogte 45 mm.

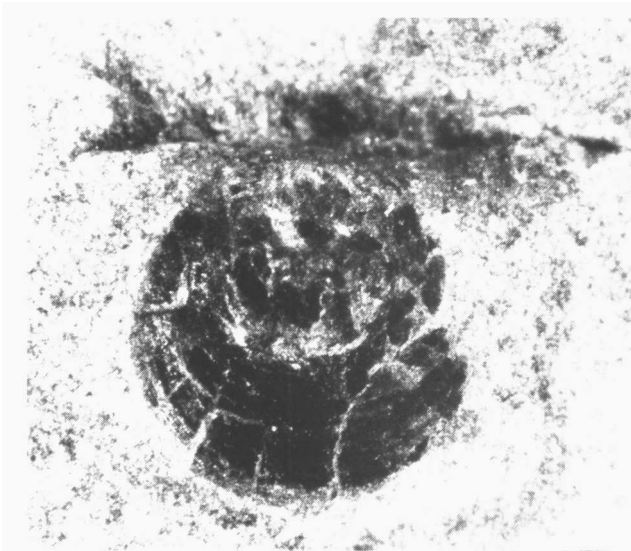
bodem zaten o.a. sponzen. Door of over de modder kruipend leefden de arthropoden. Ook vrijzwemmende soorten bewoonden het gebied langs het rif. Helaas zijn hiervan maar zeldzame exemplaren teruggevonden. Het zijn dieren die bij toeval in de afgeglede sedimenten begraven raakten. Vergeleken met andere Cambrische fossielgezelschappen valt op, dat in de Burgess shale-fauna het aandeel van de trilobieten vrij beperkt is. *Olenoides* is hier een uitzondering op. Hiervan zijn exemplaren gevonden met prachtige, tot in de fijnste details bewaarde uitsteeksels, zoals antennes, en ledematen. Verreweg de meeste arthropoden wat aantal soorten en exemplaren betreft zijn de Trilobitomorpha, de trilobietachtigen. *Marrella* bijvoorbeeld, was een arthropode met een wigvormige kop die twee paar lange, naar achteren gebogen stekels droeg. Hij tastte de zeebodem af met een paar antennes en transporteerde voedseldeeltjes naar zijn mond met de dichtstbijzijnde veervormige uitsteeksels (afb. 2, nr. 15). *Canadaspis* (20) verborg alles behalve het achterdeel van zijn lichaam onder een dubbele schaal. *Sidneyia* herinnert aan de nog recent levende degenkrab *Limulus*. Het is mogelijk geweest iets van de darminhoud van *Sidneyia* te identificeren als schaalfragmenten van brachiopoden, zodat deze arthropode in staat moet zijn geweest om een prooi met harde delen te verbrijzelen. Vele van de trilobietachtigen hadden een hoge graad van specialisatie bereikt, maar bleken toch niet voldoende levenskansen te hebben. Zij stierven spoedig weer uit – zijn althans nergens anders ooit meer gevonden. Deze

kortstondigheid hebben ze gemeen met veel andere groepen die een snelle evolutie doormaakten. Er zijn 10 of zelfs meer geslachten uit de Burgess shale-fauna, die in geen enkel bekend phylum ondergebracht kunnen worden; ze schijnen ieder voor zich de enige vertegenwoordigers van hun stam te zijn geweest. Mocht het zo zijn dat in deze ongewone verschijningen een alternatieve vormgeving gestalte kreeg, dan was hun "experiment" waarschijnlijk niet functioneel genoeg en zijn ze door gebrek aan doelmatigheid weer verdwenen. Zie *Hallucigenia* (18) bijvoorbeeld! *Pikaia* (28) daarentegen heeft overeenkomst met de primitieve recente chordaat *Amphioxus*, het lancetvisje. Deze heeft evenals *Pikaia* een chorda, een buisvormig orgaan ter versteviging, waaraan het phylum der Chordata zijn naam dankt. *Pikaia* is, dank zij zijn goede conservering, het eerste duidelijke voorbeeld van het phylum waartoe ook de Vertebraten, de mens inbegrepen, behoort. Zijn oplossing van het probleem van een stevige ruggesteun heeft zeker succes gehad.

De studie van de Burgess shale-fauna heeft intussen wel aangetoond, dat het niet alleen de organismen met een kalkskelet waren, die in de stroomversnelling van de evolutie werden meegezogen. Alleen omdat getuigenissen van leven zonder harde delen niet algemeen voorhanden waren leek het, of het begin van het Cambrium vooral de periode van hardschalige fossielen inluide. Ook de "soft-bodied" organismen maakten een sterke ontwikkeling mee. De hele Cambrische fauna weerspiegelt een aanpassing en kan gezien worden als een eerste reactie op het beschikbaar komen van nieuwe levensmogelijkheden en



afb. 4. *Choia carteri*, een spons uit de orde der *Demospongea*, doorsnee 1½ mm.



afb. 5. *Scenella*, oftewel "Chinese hoed", een mollusk van 1 mm, waarschijnlijk een slak.

andere mariene ecologische nissen. Veel dieren bleken al te vooruitstrevende pioniers te zijn en waren voorbestemd om verdrongen te worden door beter aangepaste soorten. Naderhand schijnt de trend geweest te zijn, dat betrekkelijk weinig groepen succes en bloei beleefden ten koste van vele andere.

afb. 6. Een Agnostide, mogelijk *Pagetia*, een trilobietje van 4 à 5 mm lengte.



Voor dit artikel werd geput uit o.a. de volgende literatuur:
 E.N.K. Clarkson — Invertebrate palaeontology and evolution, uitg. George Allen & Unwin, Londen, 1979.
 S. Conway Morris en H.B. Whittington — The animals of the Burgess Shale, in: Scientific American, vol. 241, nr. 1, juli 1979;
 E.G. Nisbet — Archaean stromatolites and the search for the earliest life, uit: Nature, vol. 284, 3 april 1980.

Afb. 3, 4, 5 en 6 zijn exemplaren uit een handstuk van 15x15x0,8 cm van H.C. Sjollema, Amsterdam; foto's P. Stemvers.

Cambrische voorkomens in Europa

In Europa zijn op verscheidene plaatsen Cambrische formaties ontsloten. Hierover zullen we met enkele kanttekeningen volstaan.

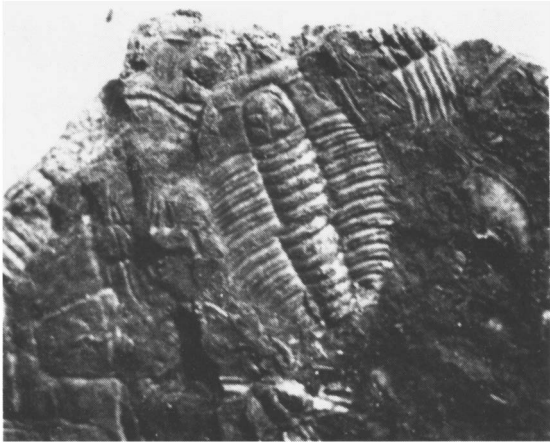
De naam Cambrium, voor de eerste periode van het Paleozoicum, is ontleend aan de oude Latijnse benaming voor Wales: Cambria. Het is dan ook in Wales, dat de voornaamste type-secties van het Cambrium beschreven zijn, nl. Harlech Dome, St. Davids Head en Shropshire. Andere voorkomens liggen o.a. aan de Botnische Golf: het gebied van Estland tot Leningrad; op de Zweedse eilanden Gotland en Öland en in Zuid-Zweden: Schonen, Väster- en Östergötland en Dalarna; in de Oslo-slenk; in NW-Schotland; Normandië; Belgische Ardennen.

De sedimenten worden gevonden rondom de Precambri-sche schilden of vormen een doorgaande serie met Laat-precambri-sche afzettingen. Ze zijn marien, waaruit blijkt, dat in deze periode de zee sterk transgressief was. Het Cambrium doet zich in deze streken kennen als een rustige periode met weinig gebergtevorming en vulkanisme. Door het ontbreken van hoge gebergten was er blijkbaar weinig klimaatsverschil. Wel vormde zich een diep oceanisch dalingsgebied bij Noorwegen en W-Engeland, waarin dikke pakketten sediment werden gedeponeerd.

Op veel plaatsen ging na het Cambrium de sedimentatie door. Het pakket van Cambrische, Ordovicische en Silurische afzettingen samen wordt wel Cambro-Siluur genoemd. In de loop van het Siluur, tijdens de Caledonische Plooiingsfase, zouden deze sedimentpakketten geplooid worden en uit de dalingsgebieden als gebergten oprijzen. Het Cambrische gebied van Estland en meer oostelijk, naar Leningrad, bleef sinds zijn afzetting onbewogen; de fossielen zijn daar in de klei uitstekend bewaard gebleven. Maar ook dicht bij huis zijn Cambrische fossielen te vinden. Door het voorkomen van goede gidsfossielen, voornamelijk trilobieten, is een fijne stratigrafische indeling mogelijk.

De meest voorkomende Cambrische fossielen zijn: trilobieten, o.a. *Agnostina* (Camb.-Ord.) en *Eodiscina* (O.-en M.-Camb.), deze groepen omvatten kleine exemplaren (nog geen cm), het kop- en staartstuk is bijna gelijk van vorm, er zijn 2 resp. 3 thoraxsegmenten. Verder: *Olenellus* (O.-Camb.), *Paradoxides* (M.-Camb.), *Olenus* (B.-Camb.), afb. 7.

Brachiopoden zijn niet zeldzaam. Ook moeten genoemd worden de kruip- en andere levenssporen, vooral van wormen. Deze hebben o.a. bepaalde buisvormige structuren in het sediment achtergelaten.



afb. 7. *Olenus truncatus*, een trilobiet uit het Boven-Cambrium van Andrarum, Zuid-Zweden, afm. 1 cm, collectie en foto: J. van Diggelen.

GROEILIJNTJES: fossiele en recente organismen leveren belangrijke astronomische gegevens

door Dr. J. van Diggelen

De belangstelling van geologen en geofysici voor groeilijntjes in fossiele en recente organismen ontstond door een idee van Wells (1963). Hij beweerde dat die **groeilijntjes op fossiele koraaltakken dagelijks ontstonden** en dat ze verenigd waren in groepen, die blijkbaar jaarlijkse groeibandjes vormden.

Die jaarlijkse groeibandjes worden naar men denkt veroorzaakt door verandering in de kalkafzetting van de poliep tengevolge van temperatuursinvloeden. Tijdens de koudere periode wordt de kalkafzetting minder of houdt geheel op. Reeds Whitfield stelde in 1898 voor dat de evenwijdige concentrische merktekens op de epitheca (dat zijn de buitenwanden van de skeletten) van goed geconserveerde koralen jaarlijkse groeilijnen zouden zijn, ontstaan tengevolge van seizoenveranderingen van de temperatuur. Wells controleerde het aan de hand van recente koralen. Als de hypothese juist is dan moeten de jaarringen het duidelijkst te zien zijn bij koralen die zover mogelijk van de evenaar af groeien, omdat daar de jaarlijkse temperatuurverschillen het duidelijkst zijn. Omgekeerd moeten bij de evenaar, waar die jaarlijkse temperatuursschommelingen klein zijn, de jaarbandjes afwezig zijn of zeer slecht zijn ontwikkeld. Het is daarom interessant te zien dat koralen uit het Viséen en Namurien uit Noord-Engeland geen aanwijzingen van groeibandjes vertonen. Die groeiden dan ook op plaatsen binnen 10° verwijderd van de evenaar uit het Carboon. De fossiele koralen van Wells met duidelijke jaarbandjes komen van een plaats, die bijna 40° ten zuiden van de Devonische evenaar ligt.

Zijn idee vond gehoor bij de geofysici, die belangstelden in de geschiedenis van het stelsel aarde-maan en in de invloed van de getijdekrachten op de aardrotatie in het geologisch verleden. Ze ontwikkelden de gedachte dat deze gegevens over de invloed van de getijdewerking in het verleden bijeen zouden kunnen worden gezocht door vergelijking van groeiverschijnselen in fossiele en recente organismen. De maan oefent de belangrijkste invloed uit op de getijden en koraalgroeilijntjes zouden dan die getijdeactiviteit weergeven, omdat ze duidelijk laten zien dat de dagen

langer zijn geworden omdat het aantal uren in een dag in het geologische verleden minder was dan 24. Zie fig. 1 en 2.

De dagen waren korter

Wells beschikte over weinig experimentele gegevens om daarop zijn denkbeelden te baseren betreffende het dagelijks aspect van de groeilijntjes, die hij waarnam. De belangrijkste steun ondervond zijn idee van de nauwe overeenkomst tussen het aantal groeilijntjes dat in een jaarring geteld werd op bepaalde epitheca van Devonische koralen en het aantal dagen in het jaar in het Devoon dat berekend was uit astronomische gegevens. Die lieten zien dat de rotatiesnelheid van de aarde afnam met 2 sec per dag in 100.000 jaar, geëxtrapoleerd tot in het Devoon. Wells telde ongeveer 400 dagen in het jaar in het midden van het Devoon uit zijn groeilijntjes op koralen en hij wees er op dat dit aantal klopte met de astronomische extrapolatie, aannemende dat de tegenwoordig waargenomen vertraging van de aardrotatie gelijk is gebleven sinds het Paleozoicum.

De grafiek waarin Wells het aantal dagen in het jaar uitzette tegen de geologische tijd was een rechte lijn en daaruit volgt een constante vertraging van de aardrotatie gedurende het Phanerozoicum: 19.29 sec/My (miljoen jaar). (Hij gebruikte radiometrische ouderdomsbepalingen van Kulp uit 1961, die intussen zijn verbeterd door Lambert. Deze revisie reduceert de vertraging van 20.8 tot 19.29).

Met behulp van de tellingen van Johnson en Nudds (1974) kan de vertraging van de aardrotatie tussen nu en het Viséen (Onder-Carboon) worden bepaald en dan vindt men 17.18 sec/My. Blijkbaar was de vertraging ongewoon groot tussen Devoon en Carboon (35.45 sec/My). Een groot deel van die vertraging wordt toegeschreven aan wrijving van de getijden in ondiepe randzeeën en wijde estuariën. Paleogeografie van Boven-Devoon en Onder-Carboon laat een universele mariene transgressie zien, die leidde tot uitgebreide lage kustvlakten en veel ondiepe