

Samenvatting Paleontologie

1. Inleiding, tijdschaal en opkomst leven

Gestandaardiseerde geologische tijdschaal

Aarde is ongeveer 4,6 miljard jaar oud, heelal ongeveer 13,7 miljard jaar oud

Creationisten en getuigen van Jehova: aarde gecreëerd op 23 oktober 4004 BC, algemeen aanvaard tot 19de eeuw, bepaald door James Ussher (calvinist, aartsbisschop van Ierland)

Geologische tijdschaal: zie figuren

Tijdsvakken gedefiniëerd door golden spikes (yellow nail) → definiëren tijdsvak aan de basis dmv GSSP

GSSP

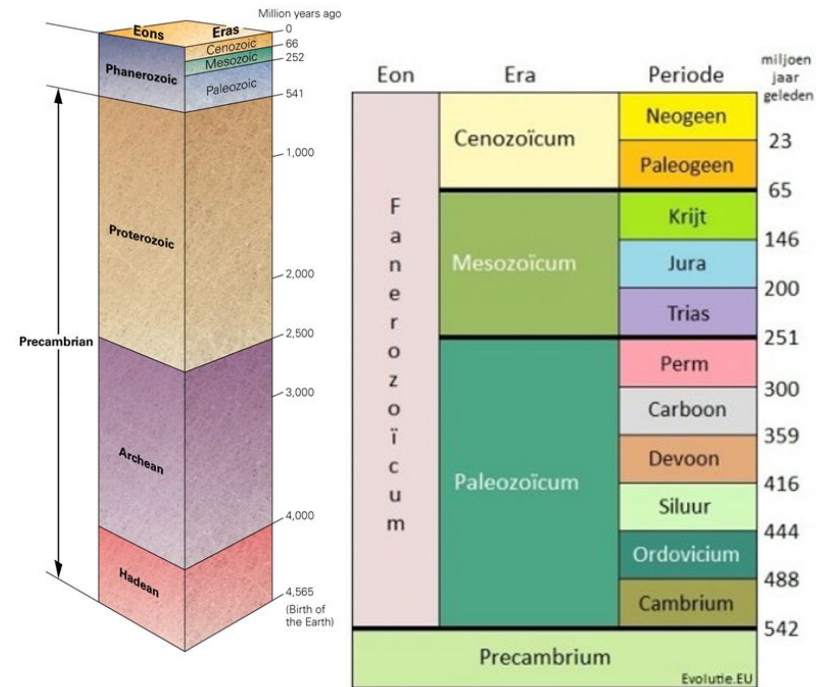
GSSP = Global boundary Stratotype Section and Point → formeel gedefiniëerde standaardreferentiesectie voor elke chronostratigrafische eenheid.

Gedefiniëerd voor de basis van elke fase en hogere niveaus: series (tijdvak, epoch), systeem (periode, period), erathem (tijdperk, era).

Waarom GSSP nodig?

- Criteria voor basis van elke etage, bepaald ook basis voor 'hogere' levels - bv Damian - Paleoceen - Paleogeen - Cenozoïcum
- Classieke stage stratotypes vertegenwoordigen maar beperkte delen van totale time scale, want vooral in West-Europa gedefiniëerd → inhibiteerd globale correlaties
- Meeste units reflecteren maximale transgressies in Europese bekkens
- Studies op meer continue sequenties op andere plaatsen en in diepzee tonen aan dat de Europese sequenties incompleet zijn

Gestandaardiseerde knooppunten voor link tussen tijd en gesteente te definiëren ⇒ GSSP



Criteria voor definiëren GSSP

- Veel criteria (oa geochemische signalen en paleomagnetische ontwikkelingen)
- Een “Golden Spike” in een gesteente sequentie determineert de positie van de GSSP
 - Referentiepunt: een bed in een sequentie, meestal de basis van een bepaald bed
 - Btw: gidsfossielen worden niet gebruikt om een GSSP te definiëren, wel om de correlatie tussen GSSP's wereldwijd te correleren
- GSSP's nooit op non-conformiteiten gelokaliseerd want hier bevindt zich vaak een hiaat, GSSP's altijd in complete sequentie geplaatst

Proterozoïcum: opkomst van het leven

(slide 19 hele evolutie)

Zuurstof in atmosfeer

- Vanaf 2,7 Ga: fotosynthetiserende cynobacteriën die dateerbare stromatolieten (algenmatten vormen sedimentpaketten) vormen, bij proces komt vrije zuurstof vrij
 - Stromatolieten groei: cyanobacteria filamenten vormen een mat, deze mat blijft vastzitten aan sediment en groei door groeilagen naar boven, vele lagen vormend die een 'dome' kan vormen door snelle groei van filamenten (slide 23)
 - Stromatolieten grotendeels verdwenen bij opkomst meercellig leven → afgrazen door predatorische metazoa?
- Begin Proterozoïcum: vanaf 2,4 Ga zijn stromatolieten talrijk → grote productie O₂
 - Afname CO₂ oa door silicaatverwerking (vooral vanaf Siluur, 420 Ma)
- 2,4 - 1,8 Ga: direct verbruik van meeste vrij O₂ bij oxidatie van Fe-ionen in zeewater → neerslag van hematiet in Banded Iron Formations (BIFs): benadering door afwisseling met vuursteen of dendritisch materiaal
 - BIFs belangrijke primaire bron als ijzererts
- Vanaf 1,8 Ga: rode continentale sedimenten (Fe oxidatie grondwater) en afwezigheid sedimentaire pyrietkorrels → vrije O₂ id atmosfeer

Snowball earth hypothesis

Laat-Proterozoïcum (Cryogenium): meerdere glaciale periodes: Sturtiaan, Marinoaan, Gaskiers glaciaties → oorzaak = gestage afname CO₂ (verwerking, begraving van C_{org}) → beperkt broeikaseffect → glaciaties

Waarom sneeuwballaarde?

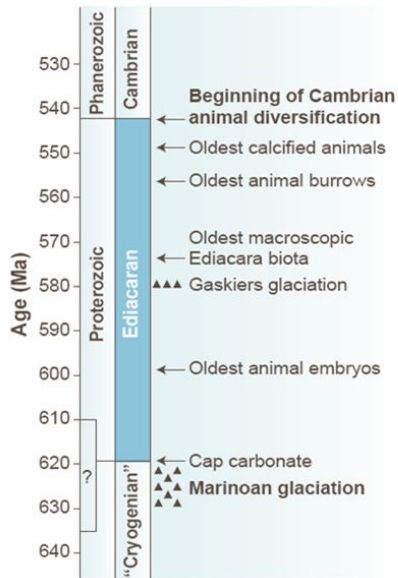
- Sleutelement: glaciale afzettingen (tillieten, dropstones) aangetroffen op lage paleobreedtegraden (oceanenplaten die in tropen lagen wanneer gletsjer erboven komt, gekend door paleomagnetisme)
- Modelling: gletsjers vanaf polen tot op 30° → zeer sterke albedo → dichtvriezen van volledige landoppervlak en oceanen (tipping point)
- Beëindiging: na 10 mj vulkanische CO₂ aanrijking (geen verwerking) → afsmelting
- Tegenargumenten: dateringen van glaciaties (diachronie), onbetrouwbare paleomagnetische constructies, glaciale indicatoren niet uniek voor glaciaties

Zie slide 25-28

Ediacara, Cambrische explosie

GSSP's van Ediacaran en Cambrian zijn formeel vastgesteld, standaard divisie van Cambrian staat nog onder discussie (want sterk provencialisme in fossielen → zie slide 29 tijdlijnen)

Ediacaran systeem



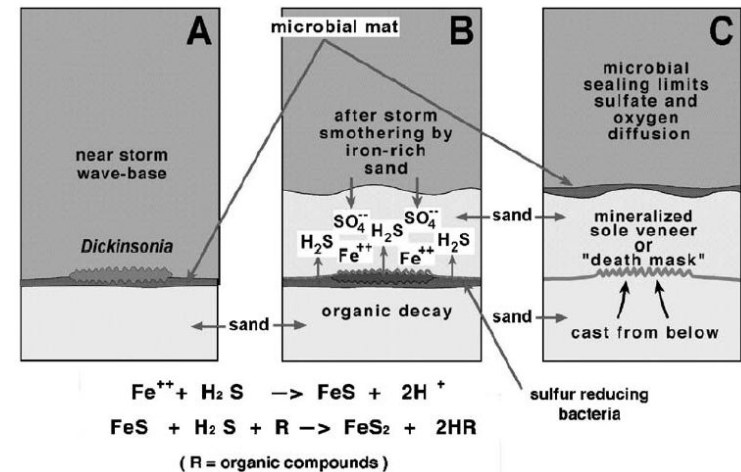
Golden Spike (GSSP) tussen de Marinoaan (Snowball) glaciale gesteenten en de cap carbonates, geplaatst in Enorama Creek in Australië

- GSSP leeftijd niet 100% bepaald, ligt rond 635 Ma
- Ediacara biota verschijnt pas na de Gaskiers glaciatie (rond 580 Ma)

Ediacara biota

Meestal imprintingen gevonden in zandsteen van wss dieren met zacht weefsel die vaak radiaal symmetrisch zijn, veel taxa hebben typische gesegmenteerde structuren → slide 32, 33, 35, 36

Taxa vernoemd naar plaats van ontdekking
Preservatiemodel:



Ediacaran dierlijke embryo's of cysts?

Zie slide 37 en 38 voor foto's

- Dierlijke embryo's:
 - In verschillende splitsingstadië (Doushantuo-fosforiet, China)
 - Eerste datering: embryo's van Ediacaran biota met een vergelijkbare leeftijd (~ 580 Ma)
 - Later datering: pre-Gaskiers leeftijd (~ 600 Ma = vroege Ediacaran), ruim voor enig bewijs van Ediacara macrofossielen (betwist door nog een latere datering)
- Cysts:
 - Vergelijkbare organisatie van celsplitsing in *Vo/vox* groene algen → geen relatie met embryo's ?? → Misschien gerelateerd aan groene algen of schimmels?
 - Maar huidige *Vo/vox* is veel kleiner (tientallen microns)

Verdwijnen Ediacara biota

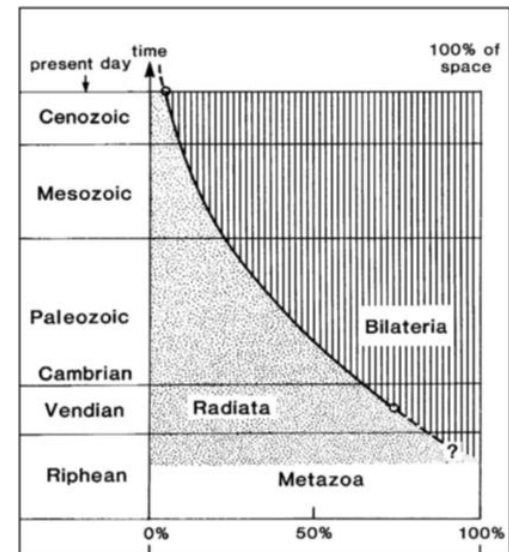
Progressieve afname van radiata suggereert (door extrapolatie) dat eerst de radiale symmetrie zich ontwikkelde en dat coelenteraten de oudste dieren zijn, Ediacara (Vendian) biota bevat al beide groepen en dus vond hun splitsing plaats vóór ~ 580 Ma.

Waardoor kon Ediacara biota verdwijnen?

Twee (speculatieve) opties:

- Zachte Ediacara geleidelijk vervangen door organismen die later harde schelpen produceren (incl. eerste aaseters / roofdieren)
- Ze raakten grotendeels uitgestorven en verlieten de ecospace aan enkele overlevenden die konden uitstralen → niches vrijkomen voor andere organismen

Opties speculatief want ontbreken fossielen en dus data van Boven-Ediacaran sequenties



Ediacaran oceanische oxygenatie

Geochemische proxy's (Fe-oxides, $\delta^{13}C$):

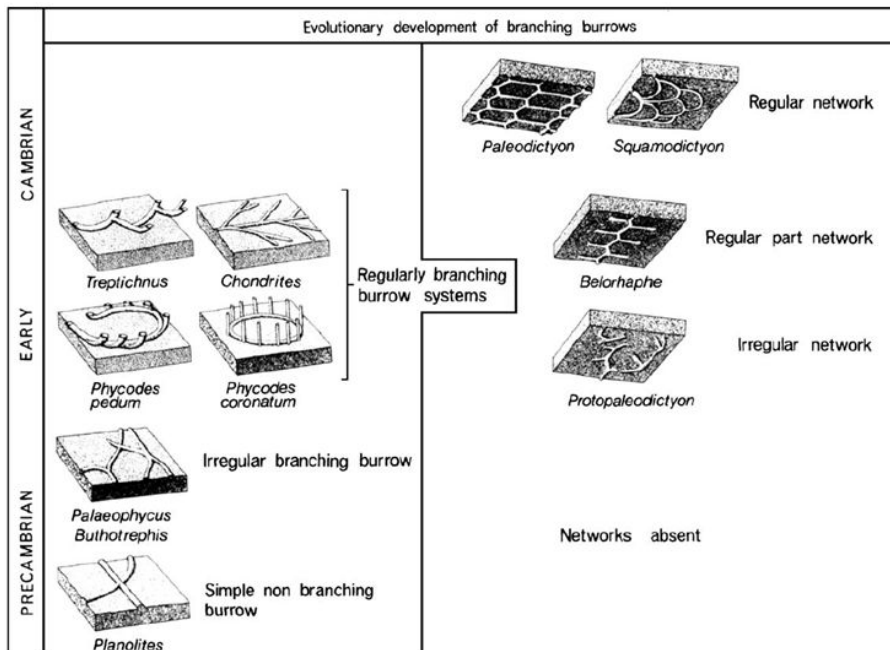
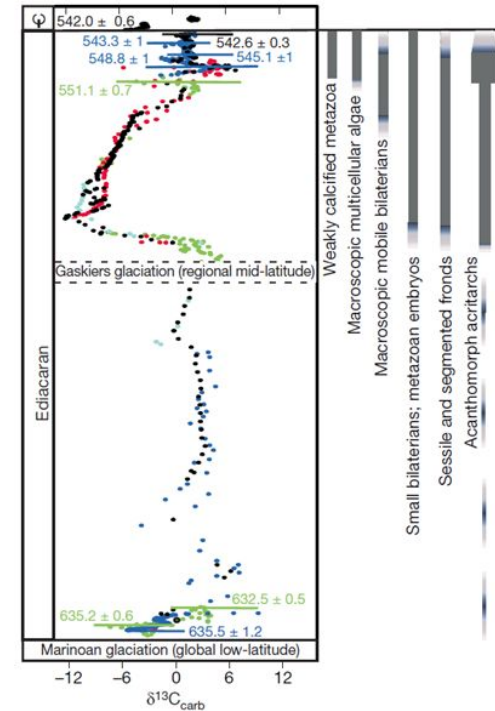
- Laat-proterozoïde ondiepe 'shelves': zuurstofrijk door golfwerking
- Diepe bekken en oceanen: zuurstofloos, waarbij C-12 verrijkte organische koolstof wordt verzameld

Glaciatie na Gaskiers: gedeeltelijke oxygenatie van diepe bekken door diepwatercirculatie
 Zuurstofvoorziening van diepzee Corg (C-12 in CO₂) → opname carbonaten in ondiep water
 → faciliteren van diversificatie en proliferatie van dieren die ademen (Ediacara biota)

Cambrische explosie

Cambrian GSSP

Op 541 Ma (vroeger GSSP van Fortunian Stage), bij eerste algemene verschijning van *Trichophycus pedum* (= *Phycodes pedum* = spoorfossil als gidsfossil)



Small Shelly Fossils

= groep van kleine harde fossielen (mm of kleiner) die wereldwijd verschijnen in Vroeg-Cambrium (= harde delen van organismen gerelateerd aan mollusken, conodonten, sponzen)

Zie slide 45 voor vb

Fossiele lagerstätten Cambrium: Burgess, Chengjiang

Chengjiang biota

In Vroeg Cambrium (520 Ma) waar fossielen van weke delen en chitineuze structuren van organismen perfect bewaard zijn

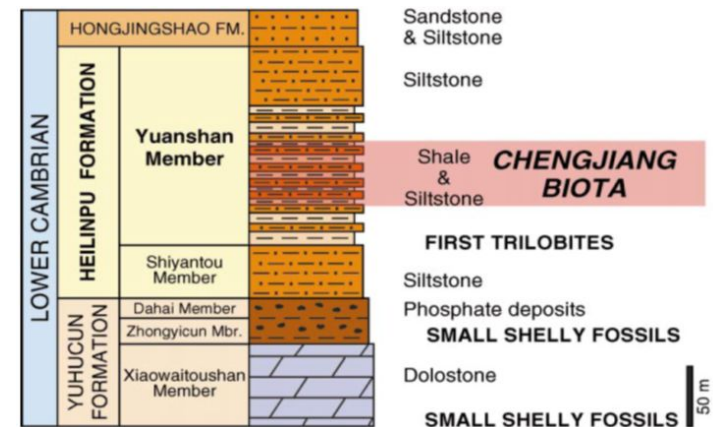
Voorbeelden slide 47 - 52 (arthropoden met chitineus exoskelet, mollusken, hyolithen, benthos, vrij zwemmende en planktonische organismen zoals kwallen en pijlwormen, interne organen ook bewaard)

→ kunnen divers foodweb vaststellen met 182 verschillende soorten in verschillende phyla en groepen

Burgess biota

In Midden Cambrium (505 Ma) → eerste gedetailleerde plan van soortendiversiteit en zeebodem-ecologie van het Cambrium, ontdekt in Canada in 1909

(slide 54 - 57) Veel trilobieten, oudst bekende vertegenwoordiger van Cephalochordata (*Pikaia*, verwant aan lancetvisje), toppredator van Cambrische zeeën (*Anomalocaris*) en *Opabinia*



	Burgess Shale	Chengjiang
Blue-green bacteria	X	X
Algae	X	X
Sponges	X	X
Cnidarians	X	X
Ctenophores	X	X
Brachiopods	X	X
Mollusks	X	absent
Hyoliths	X	X
Polychaete worms	X	X
Annelid worms	X	X
Lobopods	X	X
Arthropods	X	X
Echinoderms	X	absent
Hemichordates	X	X
Chordates	X	X

Hoe ontstaan fossielen lagerstätten

→ weinig O₂ en landslides ⇒ lagerstätten

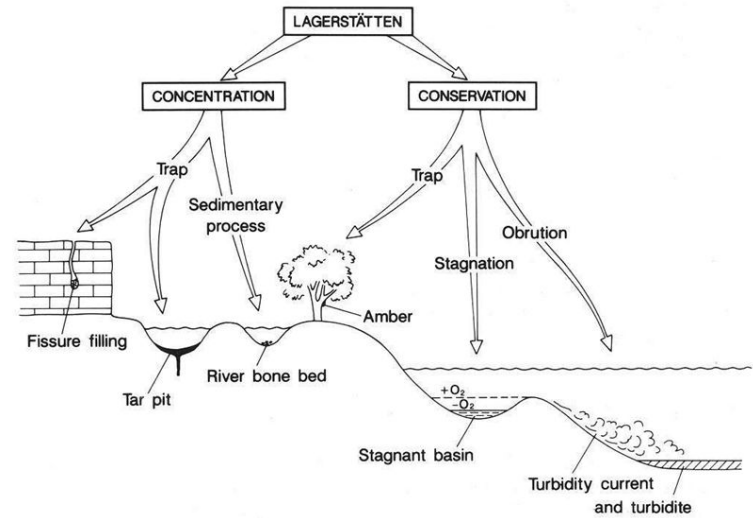
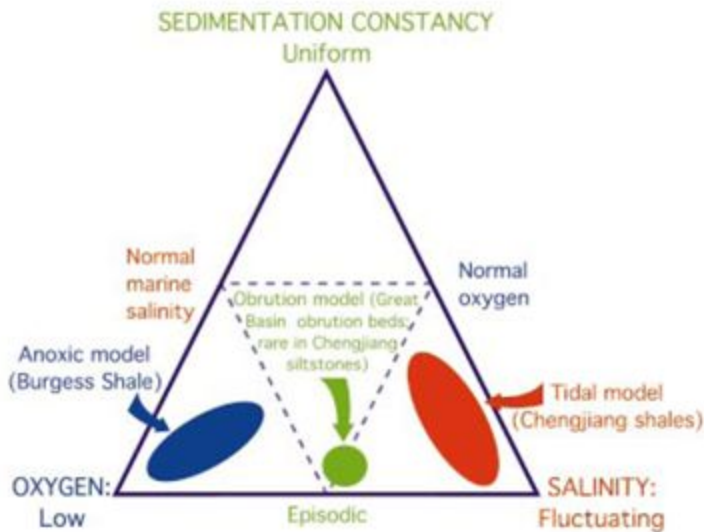


Figure 2.20 Types of Lagerstätte. Concentration Lagerstätten are important accumulations of fossils, usually their hard parts. Conservation Lagerstätten are records of exceptional preservation of hard and soft parts [Modified from: Seilacher et al., (1985), Philosophical Transactions of the Royal Society of London, **B331**, Fig. 1, p. 6]

Chengjiang vs Burgess biota



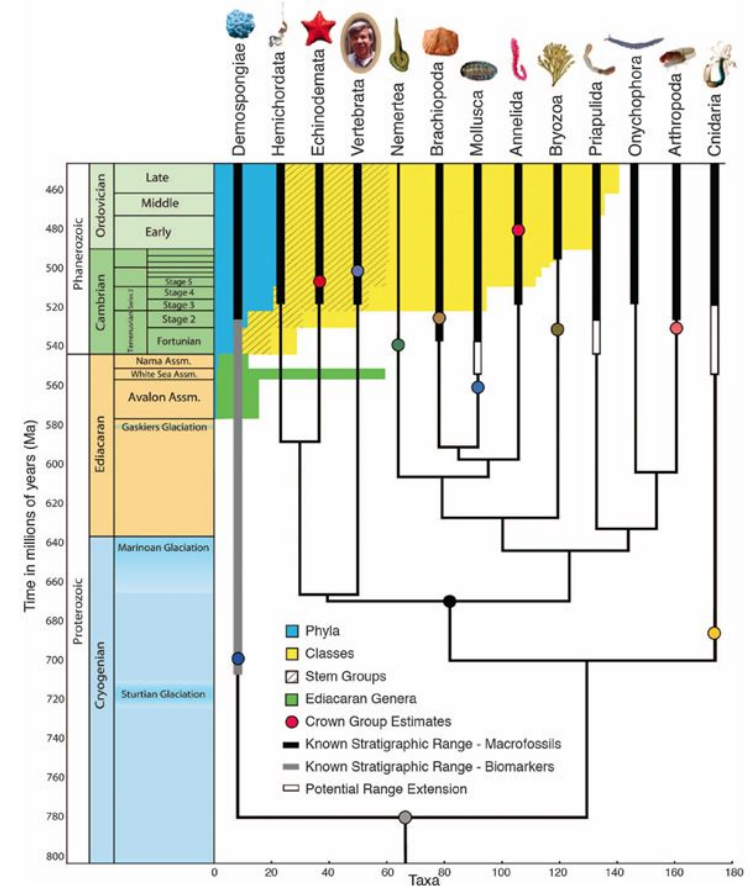
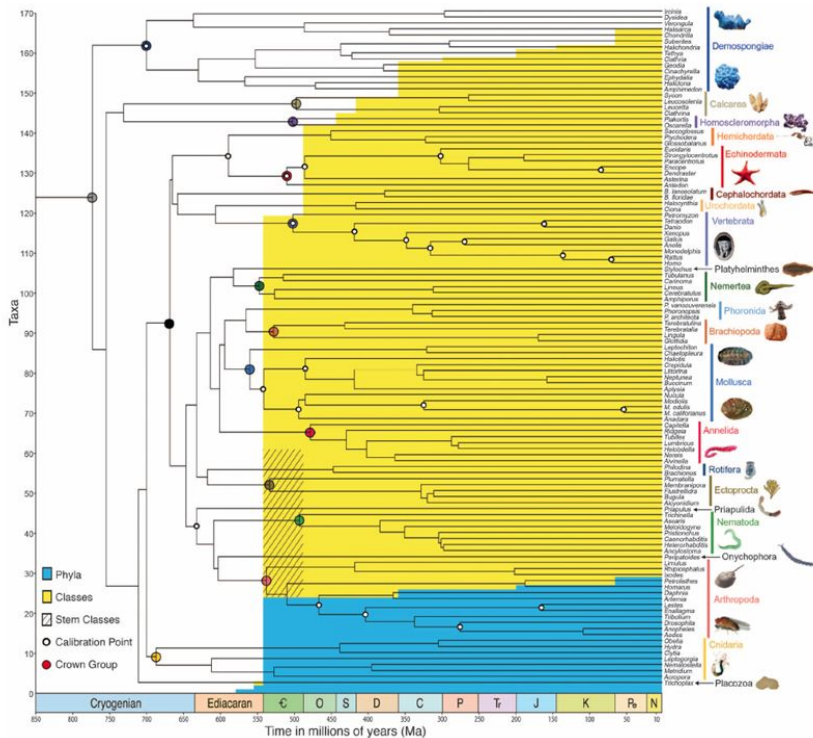
In Chengjiang → geen echinodermen of vroege mollusken → variabele saliniteit? Tidale werking en runoff variatie?

Sommige moderne mollusken zijn wel geadapteerd aan deze condities

Slide 61: Gegeneraliseerde Late Neoproterozoïcum (Ediacaran) naar Cambrische stratigrafie en biotisch record toont expansie van niet-mineraliserende (zachte lichamen) en mineraliserende (meestal met schelp) dieren en sporen van fossielen

Fossiel record vs moleculaire divergentie

- De meeste afstammingslijnen verschijnen in het Cambrium, in overeenstemming met het bekende fossielenbestand van alle dieren (geel en blauw)
- Stratigrafische bereiken lijken op moleculaire schattingen van respectieve 'crown'-groepen (common ancestor) → hoge nauwkeurigheid van de moleculaire klok.
- Cnidaria (incl. kwallen en koralen): onverwacht oude oorsprong op basis van moleculaire klok
- Oude demosponge-divergentie is in overeenstemming met de leeftijd van fossiele biochemische markers

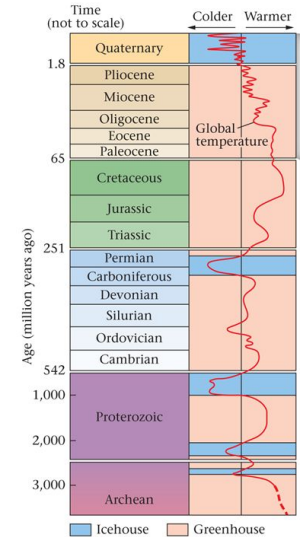


2. Paleozoïcum

Paleozoïcum ⇒ 541-252 Ma (Cambrium tem Perm)

Benamingen:

- Systemen (periodes):
 - Ordovicium en Siluur - Britse tribes
 - Cambrium en Devoon - Britse regio's
 - Carboon - Britse kool-bekkens
 - Perm - provincie in Rusland
- Series (Epochs):
 - Vroeg, Midden en Laat, maar in USA Mississippian en Pennsylvanian
- Stage namen:
 - Vaak van klassieke 19de eeuwse Europese 'outcrops', meer recente namen uit wereldwijde locaties



Paleogeografische en evolutionaire ontwikkelingen Cambrium (541-485 Ma)

Reconstructies van plaattektoniek - slide 3

- Onzekerheid neemt toe met leeftijd (bv Cambrium gelimiteerde reconstructies door gelimiteerde paleomagnetische en stratigrafische data zonder veel goede gidsfossielen) → zie slide 4&5!!

Cambrium klimaat

Vóór snowball earth:

- Herstellen van ice-house condities van laat Neoproterozoïcum
- Moeilijk te bepalen, maar klimaat gebaseerd op data uit klimaat-gevoelige gesteenten → was wss warm en zonder ijs op de polen
- Geochemische data geven nieuwe inzichten op het klimaat (zie slide 7):
 - Koolstof cyclus
 - Grote (deels mondiale) fluctuaties in koolstof → instabiele koolstofcyclus, is heel anders dan vandaag
 - Koolstofuitwisseling tussen verschillende reservoirs (bv. diepzee, shelf sedimenten, oceanische methaanhydraten, silicaatverwerking, ...)
 - Talrijke $\delta^{13}\text{C}$ -excursies → aanvullende stratigrafische beperkingen op biostratigrafie (cf. isotopische excursies tijdens Quartaire glacials-interglacials) → belangrijk voor Cambriëse stratigrafie

- Waarom moeten we voorzichtig zijn met dit soort geochemische gegevens?
 - Isotopische signalen hebben een > 500 m.j. geschiedenis van diagenetische overdruk (curves kunnen omgevormd zijn) → potentieel grote fouten (daarom $\delta^{18}\text{O}$ zelden gebruikt in paleozoïsche gesteenten).

Opkomst Small Shelly Fossils

In handboek Doyle basis van Cambrium hoger dan huidige data uitwijzen, huidig in vroeger midden Laat Proterozoïcum

Compositie van schelpjes (zie slide 9):

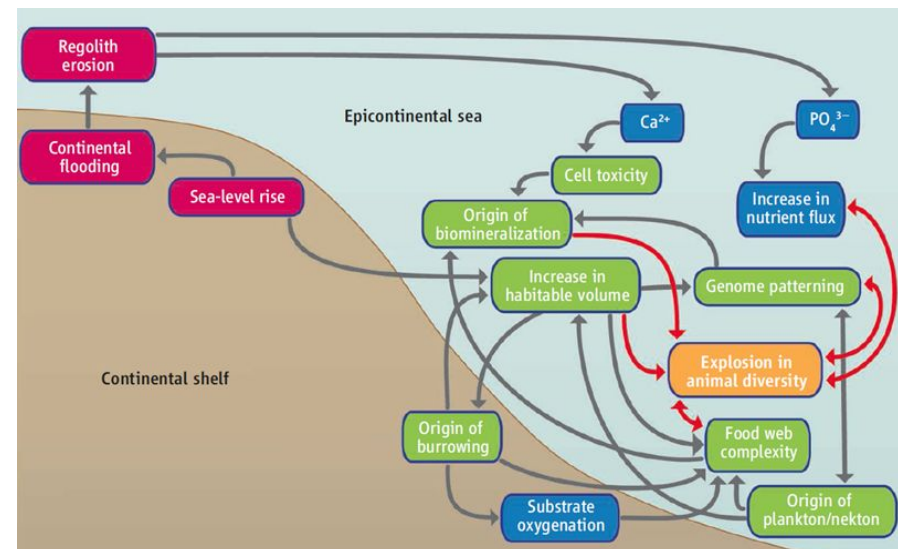
- 541-525 Ma: de meeste kleinschalige organismen zijn fosfatisch (bijv. Protoconodonten) of uit aragoniet (bijv. Weekdieren)
- Na 525 Ma: calcietschelpen (archeocyathiden, trilobieten) komen veel voor
- Meest voorkomende Cambrian macrofossielen:
 - Trilobieten
 - Archaeocyathids
 - Lingulate (niet-gearticuleerde) brachiopoden
- De meeste andere macro-ongewervelde groepen verschijnen in het Cambrium (behalve koralen, bryozoa, zee-egels) - geen hoge frequentie of diversiteit, gestage stijging biodiversiteit

Speelt het breken van het supercontinent Rodinia EN/OF het stijgen van de zeespiegel een rol in de stijging van Cambrische metazoa met schelp? Verschillende hypothesen:

- Overstroming van de shelf → creëren van overvloedige ecospace?
- Toename van opgeloste mineralen in zeewater → schelpen als afvalproduct blijkt nuttig tegen roofdieren?
- Evolutie en impact van filtervoedende sponzen → fixatie van organisch materiaal → beheersing van klimatologische en paleoceanografische veranderingen → uitstekende omstandigheden voor ecosysteemontwikkelingen?

Cambrische explosie: intergeconnecteerde oorzaken?

(rood: geologisch; blauw: geochemisch; groen: biologisch)



Fossielgroepen

Trilobita

⇒ phylum Arthropoda

Typische kenmerken van Cambrische trilobita:

- Groot hoofd, kleine staart
- Glad en plat exoskelet
- Variabel aantal segmenten in thorax
- Uitzondering: Agnostigen (vooral aangetroffen in schalies)
 - Extreem klein (< 1 cm)
 - Hoofd en staart gelijk in lengte en vorm
 - 2-3 segmenten in thorax
 - Geen ogen (dus wss planktonische organismen)

Radiatie: slide 13

Stratigrafie en distributie

In Laet Cambrium 3 major turnovers (extinctie golven van trilobieten) (grafieken → zie slide 14)

Verspreidingspatroon: trilobieten kunnen geen oceaan oversteken, maar dezelfde groepen fossielen komen toch voor aan de noordelijke Europese en Amerikaanse kust → dus bestonden 2 trilobiet provincies die tegenwoordig deels aangeplakt aan elkaar zitten op een andere plaats dan de vorige oceaan

Archaeocyatha

⇒ phylum Porifera

Typische kenmerken:

- Filtervoeders
- Typisch voor Vroeg en Midden Cambrium
- Eerste rif-bouwers (door carbonaat platformen)

Zie ook slide 18

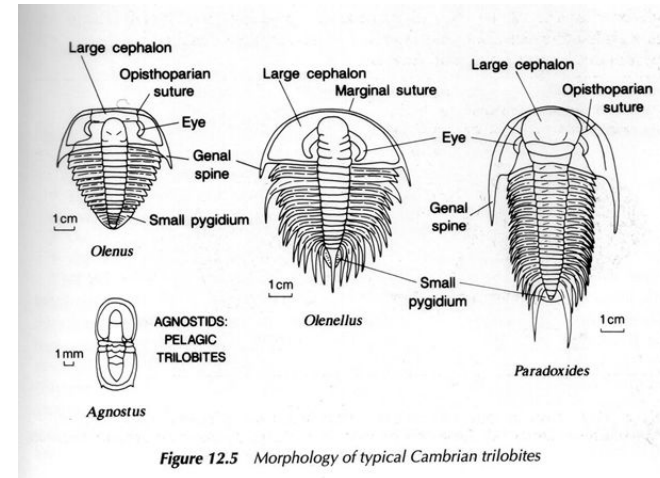
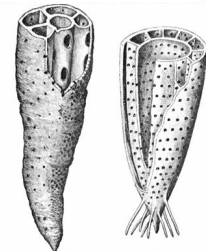
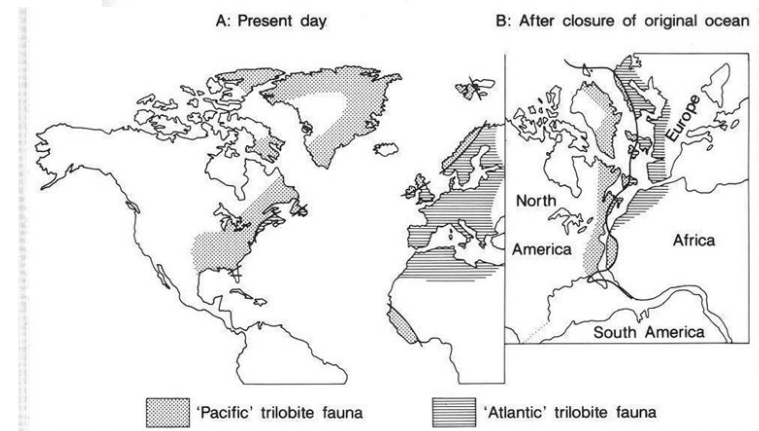


Figure 12.5 Morphology of typical Cambrian trilobites



Paleogeografische en evolutionaire ontwikkelingen Ordovicium (485-444 Ma)

Algemeen:

- Noordelijke continenten assembleren gradueel (Laurentie, Siberia, Baltica - slide 21)
- Meest voorkomende macrofossielen: Trilobieten, Graptolieten, Nautiloïden, Articulate Brachiopoden
- Alle andere macro-invertebrate hoofdgroepen verschenen op het einde van deze Periode (koralen, bryozoa, zee-egels)

Biostratigrafie → zie slide 26 en 27 (1ste grote massaextinctie, wss door glaciatie aan zuidpool)

Fossilgroepen

Post-Cambrische trilobieten

⇒ phylum Arthropoda

Algemene kenmerken Post-Cambrische trilobita:

- Hoofd en staart van gelijke lengte
- Rollen zich op
- Komen in verschillende vormen
- Groter oppervlakte-reliëf
- Goed ontwikkelden ogen

Door vele vervellingen komen er wss meer fossielen van vervellingen voor in verhouding tot het aantal trilobieten dat effectief heeft bestaan

Graptolieten

= Ordovicium-Siluur gidsfossielen

Algemene kenmerken:

- Enkele cm groot
- Vaak teruggevonden in zwarte schalies (want afkomstig van koolstofrijk organisch materiaal en pyriet/sulfiet in gecompacteerd klei; weinig O₂ dus organisch materiaal breekt niet af en organismen dwarrelen neer uit hoger deel van waterkolom)
- Morfologie en diversiteit: zie slide 24 en 25
 - Reductie van vertakkingen en toenemende complexiteit van theca-structuur

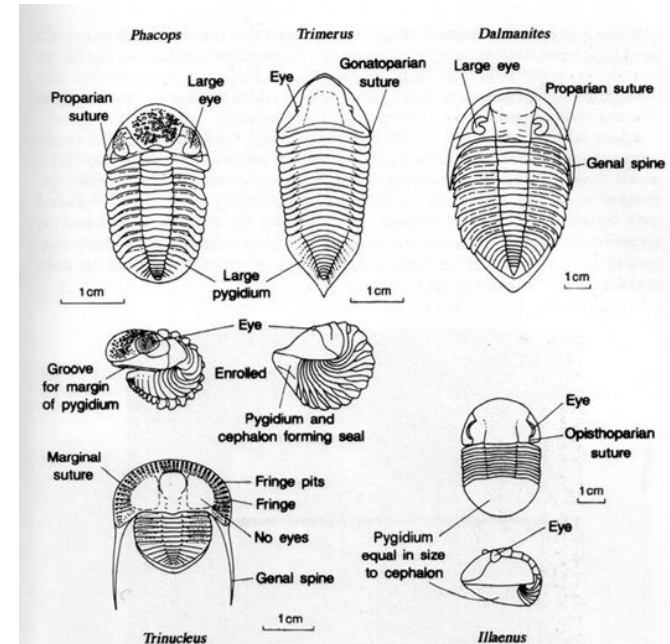


Figure 12.7 Morphology of typical post-Cambrian trilobites. Trinucleus is Ordovician in age; the remainder are all typically Silurian

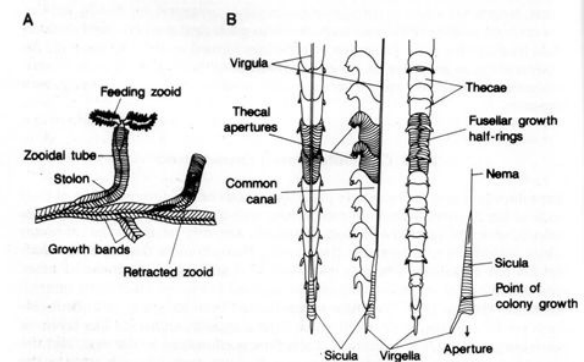


Figure 14.1 Morphology of living and fossil hemichordates. A: The living genus Rhabdopleura. B: The fossil genus Monograptus [Modified from: Berry (1987) in Boardman et al., (Eds) Fossil Invertebrates, Blackwells, Figs 19.3 and 19.9, pp. 613 and 617]

Paleogeografische en evolutionaire ontwikkelingen Siluur (444-419 Ma)

Algemeen (zie slide 28, 29):

- Iapetus oceaan gesloten → Caldonische, Oost-Laurentië en delen van West-Europa orogenese
- Bloei van koralen (Rugosa, Tabulata), crinoïden, brachiopoden, stromatoporidae (Porifera)
- Graptolieten nemen af
- Vertebrate vissen nemen toe
- Eerste terrestrische planten

Fossilgroepen

Zie slide 30 - veel brachiopoden, crinoidea, sponzen, tabulata koralen, trilobita

Biostratigrafie - zie slide 32

1ste Big Five extinctie Laat Ordovicium, maakt vrij voor begin Siluur (slide 42)

Paleogeografische en evolutionaire ontwikkelingen Devoon (416-359 Ma)

Algemeen (zie slide 33):

- Graduele sluiting van Rheic oceaan
- Bloei van Tabulata, Rugosa, ostracoden, brachiopoden, crinoïden, conodonten (zie slide 34)
- Toename van goniatitids (ammonoiden), gepantserde vissen (pantservis), amfibieën, gymnospermen (coniferen, Ginkgo)

Fossilgroepen

Brachiopoden

Komen voor van midden Ordovicium tot nu

Morfologie en evolutie → zie slide 36 en 37!!!

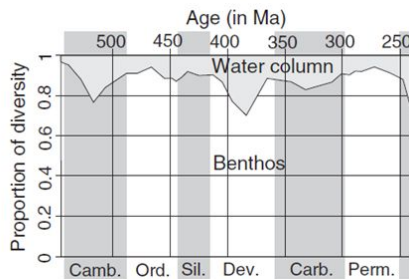
Ammonoidea en conodonten

= goede gidsfossielen voor Devoon

- Ammonoidea: macro-fossielen, vinden niet overal terug
 - Veel verschillende soorten, doormaken evolutie doorheen Devoon (slide 38!)
- Conodonten: microfossielen, vinden vaker terug, bestaan continue opeenvolgingen
 - = microscopisch kleine op tanden lijkende structuren, nog geen duidelijkheid wat het zijn want vertonen geen slijtage dus mss geen tanden? Indien wel, wss van primitieve vissen (vertebraten) (slide 38)
 - Obv conodonten GSSP van 'Belgisch' Frasniaan en Famenniaan stages in Zuid-Frankrijk (slide 40)

Nekton

= actief zwemmende organismen → hoge diversiteit (vissen, Ammonoidea, conodonten)



→ closed sum effect: nekton + benthos = 1

Bv piek in waterkolom (nekton, graptolieten) door weinig diversiteit benthos in Cambrium

Laat Devoon: 2de 'Big Five' extinctie (Frasniaan/Fameniaan grens) → vanaf hier geen grote riffen meer

Paleogeografische en evolutionaire ontwikkelingen Carboon (359-299 Ma)

Algemeen (zie ook slide 43 - 47):

- Variscan orogenese: finale sluiting van oceaan tussen Gondwana en Euramerica
- Laat Carboon glaciaties, gelijkaardig aan Quaternaire glaciaties
- Hernieuwde bloei van Tabulata, Rugosa, brachiopoden, goniatitiden, conodonten (gigantisme)
- Op land: boomvarens, reptielen, insecten (gigantisme)

Biostratigrafie: obv benthische foraminiferen, GSSP in China (slide 48)

3. Korallen en rifsystemen

Nomenclatuur moderne rifsystemen

Gerelateerde en overlappende termen: riffen, carbonaathopen, modderhopen, biohermen, biostromen, carbonaathellingen, carbonaatplatforms, ...

Rif (algemeen): biogene structuur van carbonaat producerende macro- en micro-organismen, hoog boven de zeebodem

Biogene sedimenten

Kalksedimenten = biogene carbonaten door kalkafscheidende organismen

Koraalriffen: sterke verticale opbouw (dus geen duidelijke gelaagdheid); riffen ⇒ biodiversiteit hotspots en carbonaاتفabriek mbv fotosymbionten (veel kleuren)

Bv papegaaivis → vorming koraalzand door uitwerpselen

Bv devonisch koraalrif Ardennen, Beauchateau (horizontale slechte gelaagdheid)

Kalkplatforms zonder sterke verticale groei, kalkproducerende vnl algen, foraminiferen, invertebraten ⇒ vorming in ondiepe warme zeeën

Oöidenzanden: concentrische kalkneerslag in suspensie rond kern (bv schelpfragment) in oververzadigd warm zeewater → kalk en grindfractie

Gezonde riffen → snelle groei (cm/jaar) → belangrijke kustbescherming bij zeespiegelstijging

Fossielen koraalriffen: horizontaal sediment met af en toe een rif

Slide 4-7

Stromatolieten: opbouw door vnl fotosynthetiserende cyanobacteriën dmv kalkafscheiding en sedimentaflegging

Vandaag: enkel nog in Shark Bay Australië

= levende fossielen, kwamen vooral voor in Proterozoïcum (2500-542 Ma) → zeer belangrijke rol in koolstof en zuurstof cyclus

Slide 8

Moderne warm water riffen

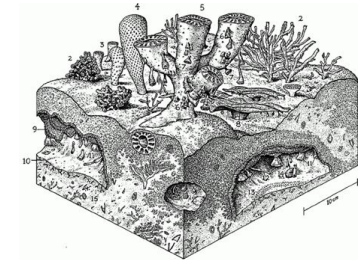
- Biodiversiteit-hotspots: de meest diverse mariene ecosystemen op aarde
 - Belangrijk voor algemene biodiversiteit door verspreiding van organismen
- Warme, voedselarme omgeving in de fotische zone. Sponzen: sleutelorganismen voor de concentratie van organische stof in rifsystemen - in het Caribisch gebied nemen ze ook de rol van habitatcreatie (filteren van water) over van koralen
- Korallen tegenwoordig belangrijkste rifbouwers. Kleine organismen en geërodeerd materiaal vullen veel van de open ruimtes in de enorme structuren van riffen.

Evolutie riffen en rifbouwers doorheen de tijd

Cambrium

1ste riffen (naast stromatolieten) grotendeels gebouwd door calcifiërende organismen (indien samenleven met algen konden deze ook felle kleuren hebben) → biohermen (biogenische structuren zonder duidelijke interne lagen)

Figuur: Vroeg-Cambrium rif - zie ook slide 9



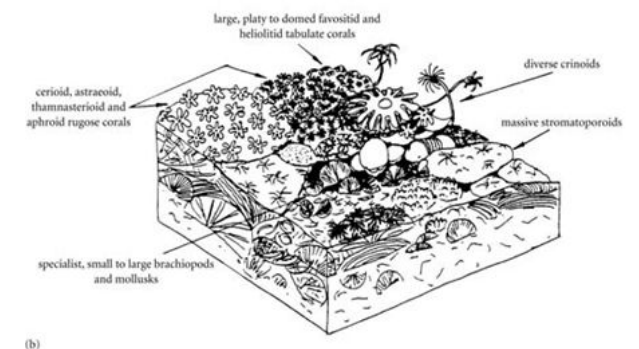
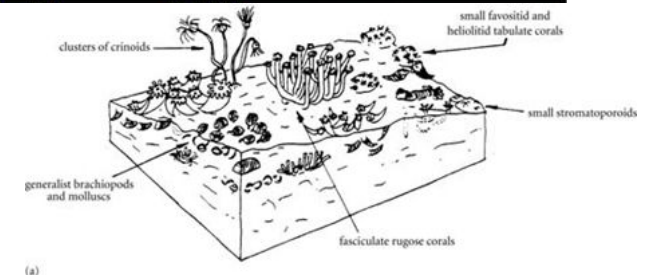
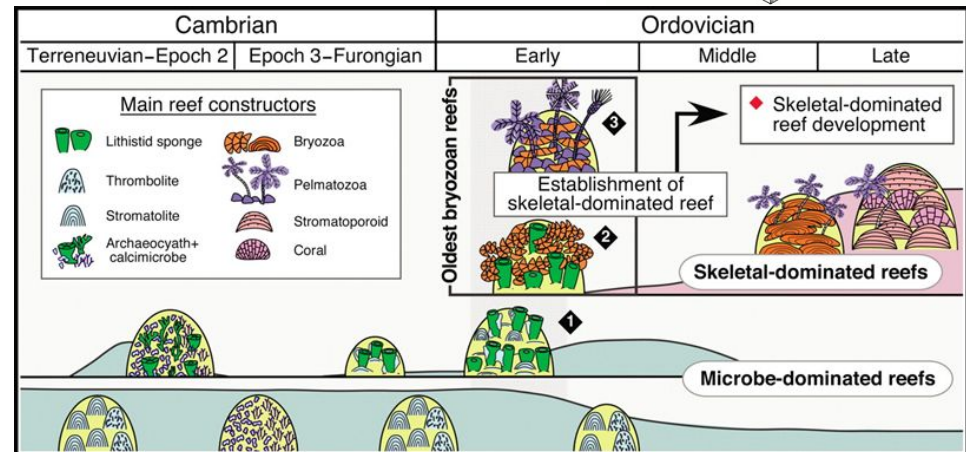
Ordovicium

Innovaties van rifbouwers: bryozoa, crinoïden, koralen, stromatoporoiden

Verticale structuren → reductie waterstroom → sedimentatie (depositie van modder) → verhoogde heuveltjes en riffen

Succes van Ordovicium riffen door (slide 11):

1. Productie van crinoïde puin zorgt voor een stabiel grof sediment
2. Korstvorming door stromatoporoiden en bryozoa → koralen groeien over elkaar door kalk over elkaar te sproeien
3. Diversificatie (rijping) door tal van verschillende organismen
4. Overheersing door stromatoporoiden zodra het rif erg ondiep wordt



Siluur

Dominantie van Tabulata en Rugosa koralen (typisch Paleozoïsch) → slide 12, 13

Devoon

Wijdverspreide bloei van koraal-stromatoporoiden riffen, waarbij crinoïden voor gigantische hoeveelheden grof puin zorgen (bovenste: pionier fauna, onderste: climax fauna)

Ook vorming van biohermen (100 m dik en 10-tal m boven zeebodem), bv Frasnian riffen oa in Ardennen (Zie slide 13-15)

Carboon

Biostromen = vast platform carbonate (zie slide 19)

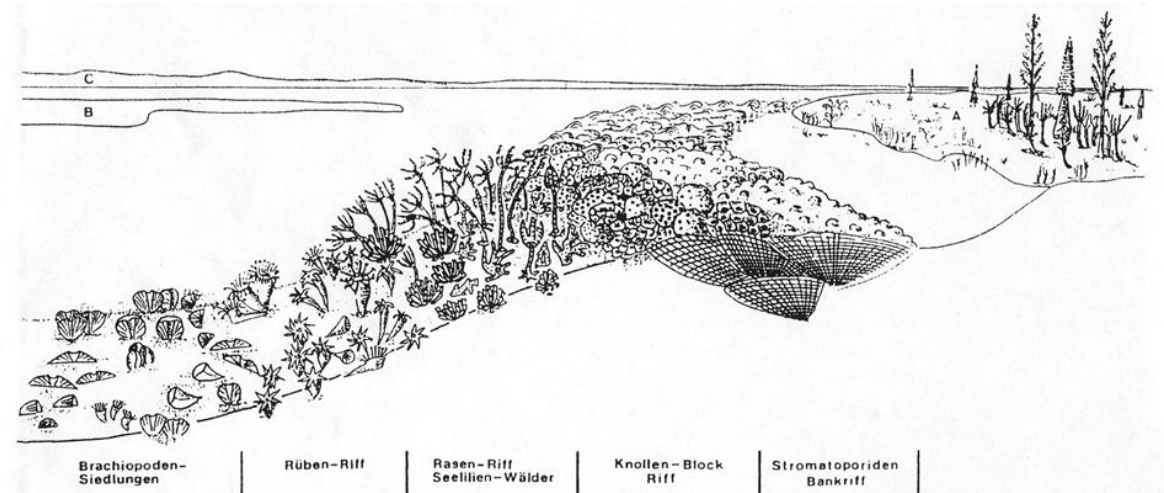
Perm

Carbonaat platformen opgebouwd in stapelpatronen

Rifbouwers

Kenmerken:

- In de surf zone: compacte soorten en vormen → zodat vertakkingen niet door golven worden afgebroken
- Onder de golfbasis: vertakkende soorten en vormen → oppervlaktevergroting voor opvangen voedsel/licht (want hier voedselarmer)
- Hetzelfde geslacht kan soorten in de surf zone en onder de golfbasis voortbrengen



Doorheen de tijd: zie slide 17 en 18!!!

Systematiek steenkoralen

Paleozoïsche en moderne koralen: Rugosa, Tabulata, Scleractinia - slide 21

Modern vs paleozoïsch (slide 24)

- Modern: geen epitheca → mantel van koralen faciliteert aragoniet secretie en incrustatie op andere koralen en organismen
- Paleozoïsch: altijd externe wand → eerder opeenstapeling dan incrustatie, veel soorten vertakken

Morfologie (zie slide 22, 23 en practicum):

- Rugosa koralen:
 - Meestal calcietschalen, maar mogelijk ook aragonietschalen omgezet in stabiel calciet (diagenese)
 - Classificatie gebaseerd op interne microscopische structuren (externe structuren minder nuttig want vorm kan heel variabel zijn afhankelijk van milieufactoren, dus inwendige structuren zijn meer karakteristiek)
 - Insectie van septa tijdens de groei → functi: aanhechting van weke delen aan harde delen (hoe groter organisme, hoe meer septa)
- Analoge vorm ontwikkeling tussen moderne en oude koralen maar geen verwantschap, tenzij misschien niet-kalkmakende organisme in Pre-Cambrium (zie slide 25)

Groei en heden steenkoralen

Fotosymbiose met protisten maakt snelle groei mogelijk (tot ~ 10 cm/jaar) → gemeten door monitoring of via groeiringen in fossielen

Massieve Paleozoïsche koralen: lichtjes trager dan moderne koralen (tot ~ 2 cm/jaar)

Vertakkende en solitaire koralen groeiden sneller (tot ~ 3 cm/jaar)

Paleozoïsche koralen hadden weinig tot geen fotosymbiose

met protisten en groeiden wss ook dieper dan moderne koralen

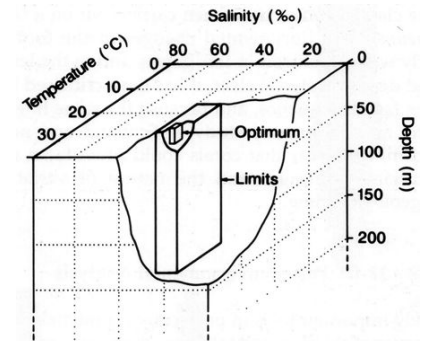
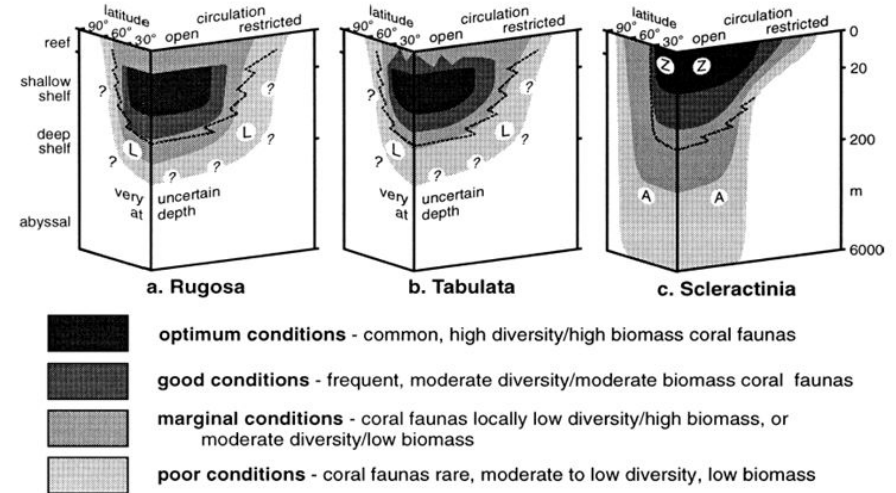
Slide 28 en 31

Bleaching steenkoralen en klimaatverandering

Scleractinia is modern koraal, heeft een temperatuur maximum van 30°C en een minimum van 21°C onder een saliniteit van 30-40‰ en een maximaal dieptepunt tot ~ 130 m (anders niet genoeg licht) - slide 29

Temperatuur > 30°C → bleaching, waarbij koralen dikwijls geen hersteltijd krijgen om poliepen te verspreiden en te laten groeien

Een recent (2015) gevonden soort (*Symbiodinium thermophilum*) overleeft tot 36°C



4. Paleoecologie en paleomilieu's

Taxonomisch uniformitarianisme

Principe van uniformitarianisme (actualisme): processen die nu aarde vormen en veranderen doen dit al vele miljoenen jaren op gelijkaardige wijze

The present is the key to the past → The past is the key to the future (Hutton)

Kennis van huidige ecosystemen, morfologie en gedrag van soorten → inzicht in levenscondities en interacties van fossiele organismen en associaties

Algemene assumptie: gelijkaardige vormen en fenomenen → gelijkaardige levenswijzen en condities

Bv nautilus = levend fossiel

Taxonomisch uniformitarianisme = instrument voor functionele morfologie → basis voor interpretatie van inter-relaties in fossiele assemblages: paleoecologie

→ basis voor paleomilieu interpretaties

Slide 6: heel lang geleden: eerder well-educated guesswork

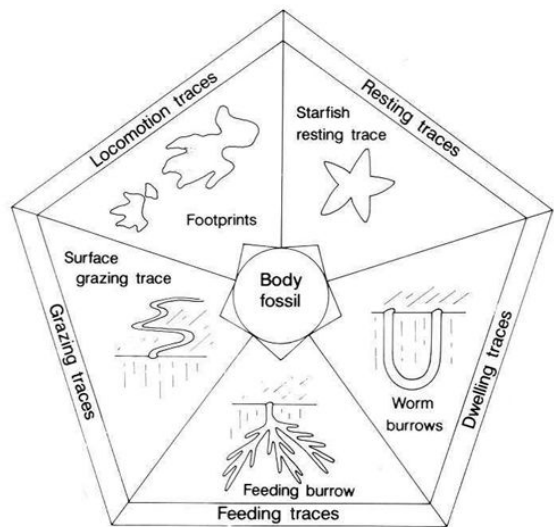


Figure 3.5 The ethological classification of trace fossils

Gedragssporen: potentieel goede paleoecologische indicatoren

Bv: afstand tussen voetafdrukken dinosauriër → meten van grootte individu; in combinatie met diepte en vorm van sporen → schatting van snelheid van voortbeweging

Bv: diepe feeding burrows wijzen op een diepe begraving van voedsel in sediment

Van ecologie naar paleoecologie

Synecologie: relatie van groepen van organismen tegenover elkaar en hun omgeving

Autecologie: relatie van individuele taxa tot hun omgeving (gemakkelijker bestudeerd in labo, bv temperatuur, saliniteit, O₂, ...)

Paleosynecologie: paleogemeenschappen, fossiele gemeenschappen, van organismen die in een bepaalde omgeving leefden (bv rif-, meer-, kust-, of diepzeesystemen)

Zie slide 10, 11 en 12

Slide 12: lagerstätten → goed bewaarde deposits van hele gemeenschappen

De taphocoenosis (begraven gemeenschap) is enkel een reflectie van de biocoenosis (levende gemeenschap) - zie ook notities

Symbiotische relaties

Symbiose

2 of meer soorten leven in associatie

Slide 13 - zeepokken op walvis

Commensalisme

Soorten leven in associatie waarvan 1 soort voordeel uithaalt en de ander noch voordeel noch nadeel

Slide 14 - brachiopoden op stam crinoïden

Mutualisme

2 of meer soorten leven in associatie en ondervinden er allemaal voordeel aan

Slide 15 - scleractinia koralen en zooxanthellae in hun weefsel, grote schelp en kleine visjes - zie notities

Parasitisme

Soorten leven in associatie waarbij 1 soort voordeel ondervindt en 1 soort nadeel ondervindt

Slide 16&17 - gastropode parasitisme op echinodermen

Slide 18 - op crinoiden

Predatie

De ene soort eet de andere op

Slide 19 - gastropode predatie op bivalven en brachiopoden

Slide 20 - vermoedelijk predatie door nematoden op foraminiferen

Slide 21 - predatie door mosasaurus, krabben, vissen of gastropoden op nautiloiden

Slide 22 - vermoedelijk predatie door belemnieten op ammonieten (systematisch gebroken achterkant van schelp, dus mss langs achter aangevallen)

Reconstructie paleomilieus: zeespiegelfuncties en paleoklimaat

Paleobathymetrische distributie van spoorfossielen → empirisch distributiemodel kan worden gebruikt om paleodiepte in onbekende sedimentaire eenheden te schatten

Brachiopoden gebruikt voor zeespiegel tijdens het Siluur te reconstrueren - indicator voor kustlijnen (zie slide 24)

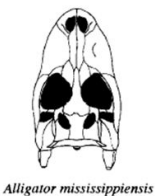
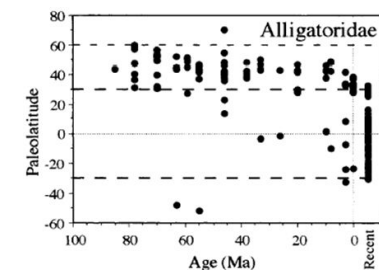
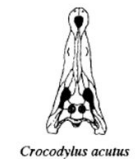
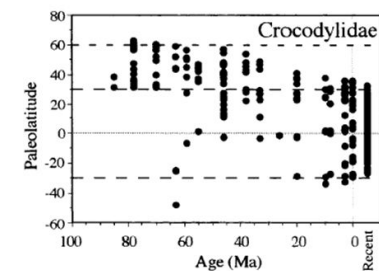
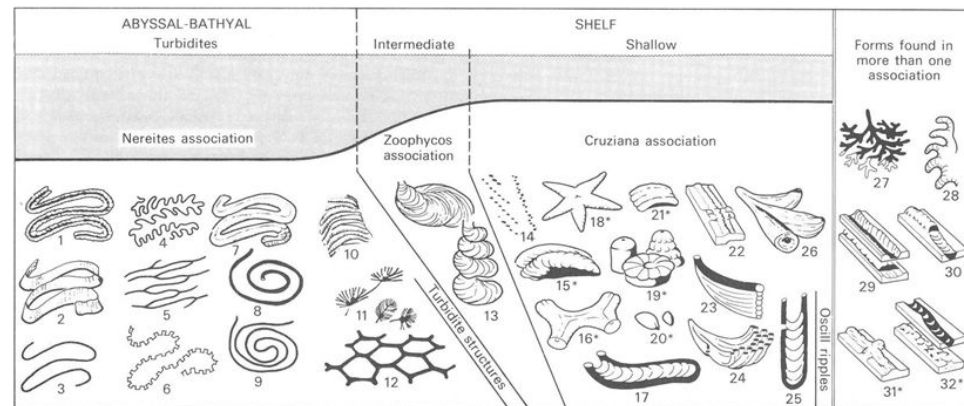
Distributie van krokodilachtigen voor paleoklimaat te traceren

Distributie van krokodilachtigen traceert paleoklimaat veranderingen - laterale expansie in functie van voorbije klimatische condities (zie slide 25, 26 en 27)

Krokodillen overleven alleen korte polaire vortexen, geen lange harde winters - dus indien fossielen van krokodilachtigen gevonden → geen harde winter

Figuur (zie ook slide 29):

- Vóór 40 Ma: brede distributie tot 70° Noord en 50° Zuid
- Het record op het zuidelijk halfrond is over het algemeen slecht bekend
- Ongeveer 40 Ma: verdwijning uit subpolaire gebieden
- Tijdens het Quartair verdwijning van de middelste breedtegraden incl. NW Europa



Paleoklimatische veranderingen getraceert door krokodilachtigen

Figuur:

- Cenozoïsche koeling gebaseerd op $\delta^{18}\text{O}$ -records
- De stapsgewijze samentrekking van de krokodil-verdeling volgt twee hoofdstappen in de cenozoïsche koeling
- Omgekeerd: fossielen leveren start- of ondersteunend bewijs voor klimatologische omstandigheden en klimaatverandering
- In tegenstelling tot $\delta^{18}\text{O}$ -records bieden krokodilfossielen fragmentarische records → microfossielen veel geschikter

Vroeg-Paleogeen (Paleogeen-Eoceen): broeikas met hyperthermalen (korte periodes van snelle opwarming); vooral PETM (Paleocene-Eocene thermal maximum → meest extreme hyperthermaal)

Laat-Paleogeen (Oligoceen): abrupte overgang naar ijstijdvlak: glaciële Antarctica

$\delta^{18}\text{O}$: afkoeling en ijskapeffect

Tijdens Oligoceen: talrijke individuele koude pieken → uitbreidingen van ijskap → controle door orbitaalparameters?

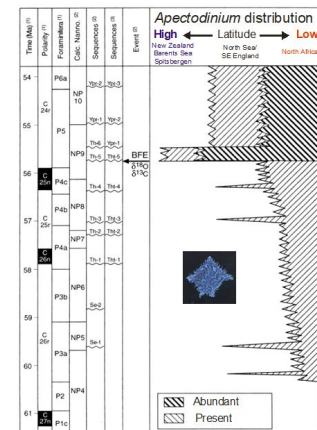
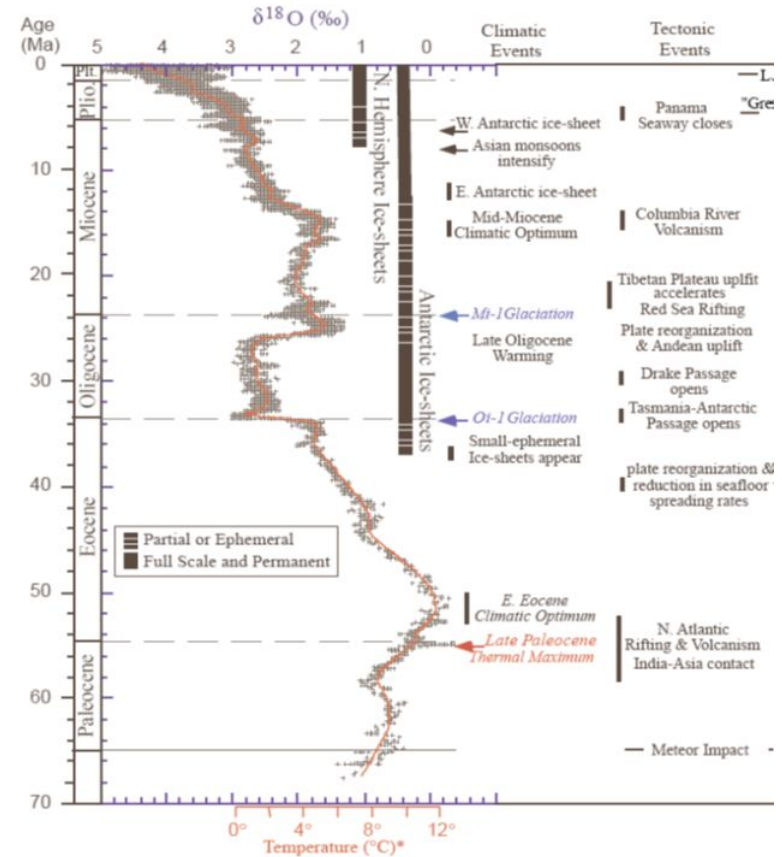
Plotselinge glaciatie Antarctica: thermische isolatie van Antarctica door circum-Antarctische oceanische oppervlaktecirculatie ipv N-S toevoer van warm oppervlaktewater

- Ook atmosferische circulatie ontkoppeld van tropen → geen warme vochtige lucht → Antarctica zeer droog

Paleoklimaat reconstructies obv microfossielen

Bv *Apectodinium*: tropische marker van organische dinoflagellate cysten in Paleoceen en Eoceen

Globale expansie gedurende Paleoceen-Eoceen thermale maximum (PETM)



5. Systematiek - taxonomie en Cephalopoda

Systematiek en naamgeving

Biologie → paleontologie

Termen:

- Taxonomie = wetenschap van ordening. In biologie: beschrijven, benamen en toewijzen van organismen in een hiërarchisch systeem; gewoonlijk gebaseerd op assumpties van natuurlijke verwantschap tussen taxa
- Systematiek = wetenschap van organismen plaatsen in een classificatiesysteem gebaseerd op voorouders

Vb. slide 7

Klassieke subdivisie van levensvormen:

- Plantae: autotrofe multicellulaire eukaryoten → bestudeerd in Paleontologie
- Fungi: niet-mobiele heterotrofe eukaryoten
- Animalia: mobiele heterotrofe multicellulaire eukaryoten → veel bestudeerd in Paleontologie
- Monera: ééncellige prokaryoten (tegenwoordig opgesplitst in Bacteria en Archaea)
- Protocista: alle andere eukaryoten (meestal ééncellig) → beetje bestudeerd in Paleontologie

Holotypes:

= één specimen die de morfologische karakteristieken van een soort definiëert, toegepast op alle levende en fossiele organismen → beschrijven van een soort gebeurt dus obv een holotype

- In paleontologie → holotype moet goed en juist geprepareerd zijn (slide 9), indien niet goed geprepareerd is het holotype slecht te gebruiken voor moderne toepassingen en bij het vinden van nieuwe exemplaren kan er verwarring ontstaan over nieuwe soorten
 - In micropaleontologie: slide 10 - SEM gebruikt voor gedetailleerde beschrijvingen (voor SEM, in 18de en 19de eeuw, gebruik van microscopen met slechte kwaliteit, dus slechte holotypes)
 - Paratypes gebruikt: extra aangewezen specimens voor holotype vanaf dezelfde locatie door dezelfde auteur, bij voorkeur uit hetzelfde sediment / gesteentelaag.
 - Functie: beoordeling van morfologische variatie van soorten op deze locatie en tijdseenheid door de primaire auteur. Latere auteurs kunnen beweren dat (sommige) paratypes verschillen van het holotype en voor deze specimens nieuwe soortnamen creëren → slide 11

Geschiedenis van fossielen als voormalig levende organismen:

- Conrad Gesner (1516-1565; arts): bouwde het eerste Europese onderzoeksnetwerk in de natuurwetenschappen
 - Eerste poging tot vergelijkende anatomie van fossielen en levende organismen → Classificatie van fossielen op vorm en functie van hun onderdelen → Fossielen als archaische biologische soorten
- Opgevolgd door Niels Stensens (Nicolaus Steno, 1638-1686): systematisch vergelijkend onderzoek naar fossiele haaiantanden ('tongstenen') in Toscane → sterke basis van paleontologie, geologie en stratigrafie - zie slide 13

Bepaling van paleontologische soortconcepten

In biologie: soortconcept = groep van individuen die op elkaar lijken en met elkaar fertiele nakomelingen kunnen reproduceren (bv muilezel is geen soort want kan zich niet reproduceren)

In paleontologie: reproductie of fertiele nakomelingen kan niet worden bepaald uit fossielen, dus andere aanpak voor soortconcept:

1. Morfologische gelijkheidsanalyse
 - Menselijk oog: uitstekend uitgerust om morfologieën te differentiëren op basis van subtiele verschillen → training!
 - Onderscheidingscriteria: zeer subjectief en verschillend tussen experts
 - Om subjectiviteit te overwinnen: talrijke atlas-projecten waarbij een groot aantal specialisten betrokken zijn: bv 'Verhandeling over de paleontologie van ongewervelden': voor alle fossiele geslachten
2. Biometrie: metingen van dimensies van morfologische karakteristieken van heel het specimen of delen van het specimen
 - Voor taxonomische differentiatie en demonstratie van evolutionaire patronen → zie slide 18
3. Vorm analyse: 2D of 3D geautomatiseerde biometrie (vaak van microfossielen)
 - Bv met AMOR → zie slide 19

Vormvariatie:

- Hoeveelheid variatie of vormvariatie binnen fossiele soorten kan niet worden getest zoals bij levende soorten.
- Vormvariatie kan sterk afhangen van omgevingsomstandigheden, bv:
 - Grootte kan variëren met de hoeveelheid beschikbaar voedsel;
 - De dikte van schelpen kan verband houden met het zoutgehalte of de pH van zeewater;
 - Vertakking van koralen is afhankelijk van golfenergie en stromingen.
- Sedimentologische, geochemische of paleo-ecologische gegevens: ondersteuning voor omgevingsfactoren die tot morfologische factoren leiden
- Paleontologische taxonomen:
 - Splitters: smal bereik van vormvariatie tot soort. Kleine verschillen → nieuwe soorten (leidend tot proliferatie van beschreven taxa)
 - Lumpers: breed scala aan variatie opgenomen in soortconcepten
- Gevolgen voor kwantitatieve studies van fossiele assemblages?
 - Splitters definiëren meer soorten dan lumpers. Wanneer fossiele conservering slecht is, kunnen soortconcepten van splitters vaak niet worden overgenomen.

Variatie en seksueel dimorfisme

Zie slide 21 - 25 → voorbeelden

- In ammonieten (slide 23 grafiek): Oorspronkelijk beschreven als 3 kleine en 3 grote soorten (midden Jura, Polen). Populatiemetingen → jongeren evenredig in proportie. Voortplantingsstadium: vrouwtjes veel groter, ontwikkelen grote broedruimte in de woonkamer.
- In belemnieten (slide 24): massa accumulatie kerkhof van belemnieten rostra → sedimentair en/of gevolgen van massa reproductie en dood zoals moderne inktvissen

Hoe variatie en seksueel dimorfisme onderscheiden van nieuwe soorten?

- Biometrie van grote aantallen fossielen uit bedding planes
 - Bedding planes: levensassociaties, vooral wanneer er geen aanwijzingen zijn voor allochtonie (erosie, afronding, disarticulatie, etc)
 - Rijke 'fossiele lagerstätten': beste gelegenheid om vormvariatie en potentieel dimorfisme te definiëren

Cephalopoda - koppotigen

Moderne fylogenie cephalopoden → obv moleculaire data

Palaeontologische fylogenie cephalopoden → obv Paleobiology Database → slide 28 boom

Morfologie cephalopoden → zie slide 34-39!!! → veel figuren, kan niet samenvatten maar **STUDEER HET B*TCH** (zijn laatste slides van hoofdstuk, zie ook notities)

Nautiloidea en Ammonoidea: hebben een externe schelp onderverdeeld in kamers

Coleoidea: hebben interne (Belemnieten) of geen schelp (octopus)

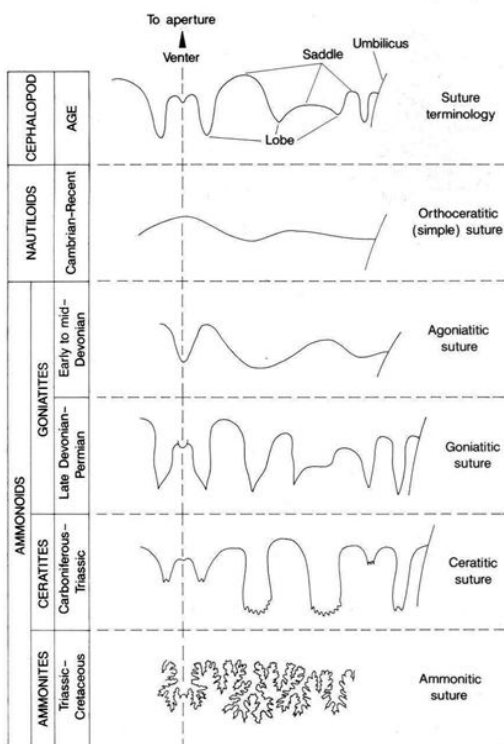


Figure 9.7 Morphology of typical suture patterns in ectocochleate cephalopods [Modified from: Pojeta et al. (1987) In Boardman et al. Fossil Invertebrates, Blackwell, Fig. 14.51, p. 336]

Zie ook slide 30-33 → evolutie en fylogenie

Flessenhals op Perm/Trias grens - Xenodiscacaea is mss voorouder van alle Mesozoïsche ammonoiden

Septa en sutuurlijnen ⇒ septa = scheidingswand tussen kamers, sutuurlijn is expressie van scheidingswand op buitenkant schelp. Functie septa = gasregulatie voor drukresistentie in diepzee (niet imploderen) → hoe sterker geplooid, hoe drukresistenter

Algemene toename van het aantal lobben op de primaire hechting (tussen 1e en 2e kamer) en vermindering van het aantal in Ancyloceratina (= heteromorfen)

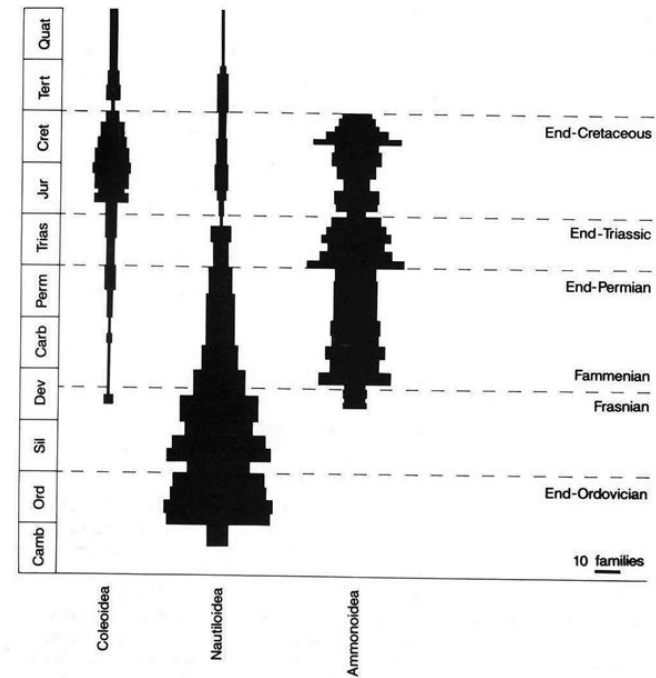


Figure 9.12 The diversity of cephalopod families through geological time. The main extinction events are indicated [Compiled by A.L. Holder from: Benton (1993) The Fossil Record 2, Chapman & Hall]

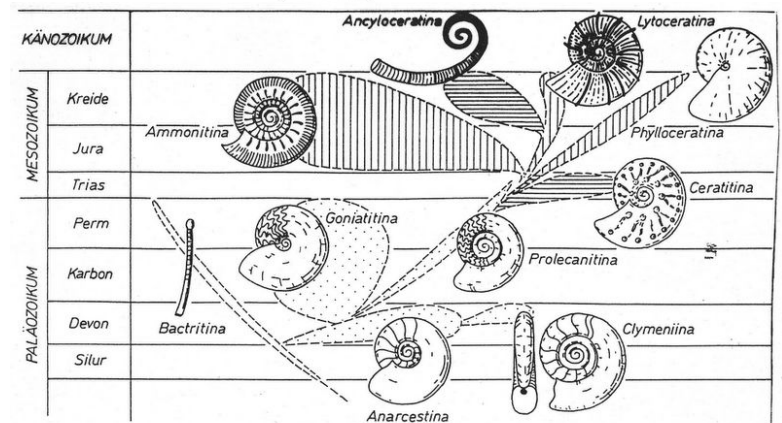


Abb. 314. Die Stammesgeschichte der Ammonoiden und die Verbreitung ihrer Hauptgruppen. Punktiert: Gruppen mit dreilobiger Primärsutur; waagrecht schraffiert: Gruppen mit vierlobiger Primärsutur; senkrecht schraffiert: Gruppen mit fünf- oder sechslöbiger Primärsutur.

6. Evolutiepatronen

Macro-evolutie patronen

Macro-evolutie = morfologische veranderingen in organismen in de tijd - op taxonomisch niveau boven soorten

Grote patronen in ontwikkeling van (marien) leven: radiaties, extincties, diversificaties, etc

Hierdoor ontwikkeling van klassen, ordes, families, etc - zie slide 4 - 6 voorbeelden

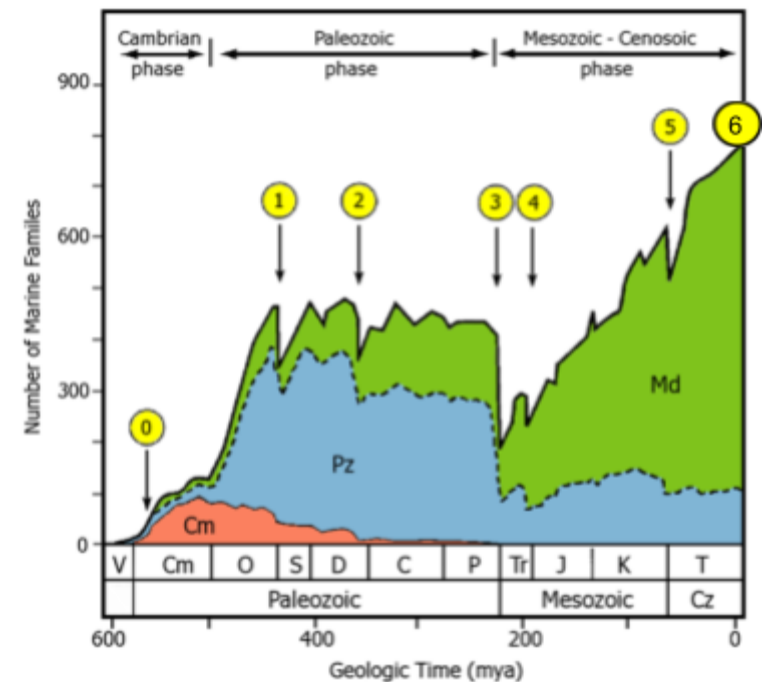
Mariene biodiversiteit sinds 541 Ma

John Sepkoski (jaren 80-90): Databanken van stratigrafische bereiken van alle beschreven genera in de literatuur → Ontwikkeling van het concept van mariene evolutionaire fauna's: = fauna's die bestaan uit hogere taxa (ordes, klassen, phyla) die een gemeenschappelijke geschiedenis van evolutie, diversificatie en uitsterven delen en die dominant waren gedurende een specifiek tijdsinterval → Cambrische fauna, Paleozoïcum fauna, Moderne fauna (slide 7)

Over het algemeen neemt de diversiteit toe, onderbroken door talrijke massa-extincties (5 grote massa extincties, 6de is nu bezig als gevolg van habitatvernietiging en -versnippering, overbejaging en -bevissing, grootschalig gebruik pesticiden, mondiaal transport exoten, schimmels, ziektes, etc, klimaatverandering).

Massa-extinctie: geologisch korte periode (<2 mj) waarin een groot aantal organismen uit verschillende phyla uitsterven, veroorzaakt door samenspel tussen externe (impact, klimaat, oceaancirculatie, ..), interne (vulkanisme, verspreiding, ..) en biologische factoren.

Massa-extincties → herschikken ecosystemen (in oude slides, na slide 10)



Micro-evolutie patronen

Fylogenie = evolutionaire ontwikkeling en geschiedenis van soorten en hogere taxonomische groeperingen van organismen

Fyletisch gradualisme (phyletic gradualism)

Fyletisch gradualisme: 'Darwiniaans'-type van geleidelijke morfologische verandering door opeenstapeling van talloze kleine stapjes. Combinatie van twee processen: anagenese en cladogenese

- Anagenese: geleidelijke morfologische verandering binnen populaties (sympatrische soortvorming) → vertakkingen
 - Voorbeeld: de nek van een giraf?
- Cladogenese: vertakking door reproductieve (bv geografische of ecologische) isolatie van kleine populaties (allopatrische soortvorming) → splitsingen
 - Voorbeeld: ijsbeer?

Voorbeeld (slide 13 & 18): evolutie van *Gryphaea* (oester uit Jura) klassiek voorbeeld van fyletisch gradualisme, maar heeft mss ook aspecten van onderbroken evenwicht

Voorbeeld (slide 14): biometrische analyse van Mioceen slakjes van het Vienna Basin → graduele vertakking van 2 morphosoorten van een ancestraal taxon

Onderbroken evenwicht (punctuated equilibrium)

= morfologische stase op lange termijn (stabiliteit) en snelle morfologische verandering op korte termijn (geen stratigrafische resolutie dus 'bruuske' veranderingen)

Omvat alleen cladogenese (vertakking van perifere populaties) - geen accumulatie van talrijke kleine evolutionaire stappen door anagenese.

Model zou kunnen verklaren waarom ontbrekende schakels ontbrekende schakels blijven (bijvoorbeeld tussen *Compsognathus* of vergelijkbaar reptiel en *Archaeopteryx*)

→ want tijdsspanne tussen veranderingen zou heel kort kunnen zijn

Voorbeeld (slide 17): evolutie van *Micraster* (zee-egel uit Krijt) klassiek voorbeeld van gradualisme, maar moderne biometrische studies zeggen dat het discrete morfologische stappen zijn → dus onderbroken evenwicht

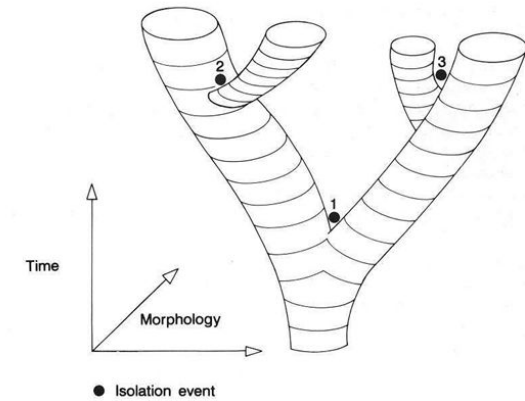


Figure 4.3 Phyletic gradualism. Evolution proceeds through either gradual morphological change (anagenesis) or lineage splitting through the isolation of peripheral populations (cladogenesis) [Modified from: Skelton (1993), *Evolution: a Biological and Palaeontological Approach*, Addison Wesley, Fig. 10.20A, p. 487]

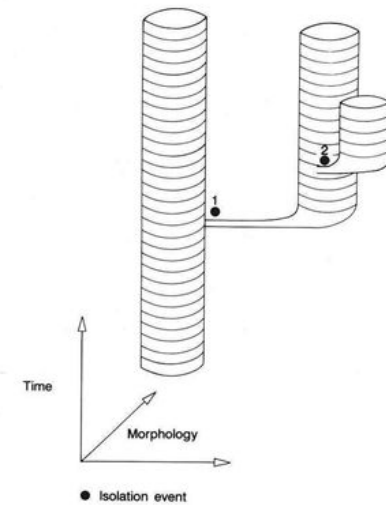


Figure 4.4 Punctuated equilibrium. Evolution proceeds through rapid morphological change after isolation of peripheral populations. No gradual changes occur in between these events [Modified from: Skelton (1993), *Evolution: a Biological and Palaeontological Approach*, Addison Wesley, Fig. 10.20C, p. 487]

Fyletisch gradualisme vs onderbroken evenwicht

Modellen sluiten elkaar niet uit!

Foraminifera zijn ideaal voor evolutionaire modellen te testen door biometrische studies (want deze fossielen zijn abundant en aanwezig in continue lagen in diepzee sedimenten) → hoge resolutie van metingen ondersteund beide stasis binenn soorten en (snelle) graduele veranderingen tussen soorten → vb slide 19-20

Discussies rond valide evolutionaire modellen draait vaak rond het subjectieve “hoeveel variatie binnen een soort is toegelaten” - slide 20

Eventueel nog een alternatief: punctuated anagenesis

- = hybride tussen fyletisch gradualisme en onderbroken evenwicht hypotheses
- Echter niet zoveel gebruikt in biologische wereld

Krijt-Tertiair grens

Zie slide 23 - evolutieboom met extincties foraminifera en brachiopoden

Sedimentologie

Op Krijt-Tertiair grens → sterke indicatie voor een plotse globale catastrofe want zeer plotse overgang (voorzichtig want vaak zijn plotse overgangen te wijden aan hiaten)

- Slijpplaatjes van planktonische foraminiferen (slide 24): Krijt → diverse tropische planktische foraminifera-assemblages met kleine en grote soorten - sterke nis- en habitatdifferentiatie in waterkolom; Tertiair → slecht diverse kosmopolitische planktische foraminifera-assemblage met slechts minuscule overlevende soorten - slechte nis- en habitatdifferentiatie in de bovenste waterkolom

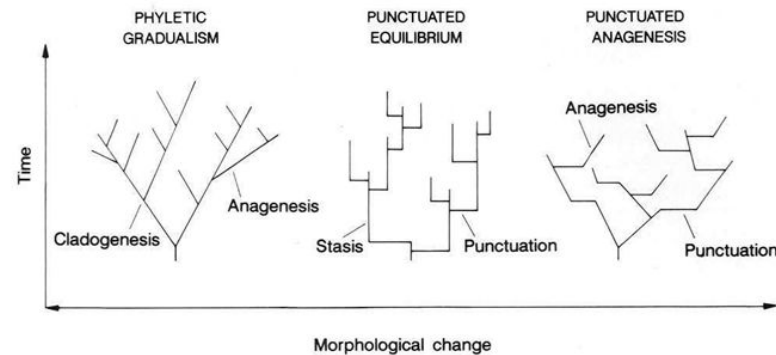


Figure 4.8 Contrasting modes of microevolution: phyletic gradualism, punctuated equilibrium and punctuated anagenesis

Abrupt/katastrofisch uitsterven op Krijt-Tertiair grens

Echt signaal toont geleidelijke vervanging, hiaten versterken de schijnbare verandering van soortensamenstelling (verklarende figuren slide 25)

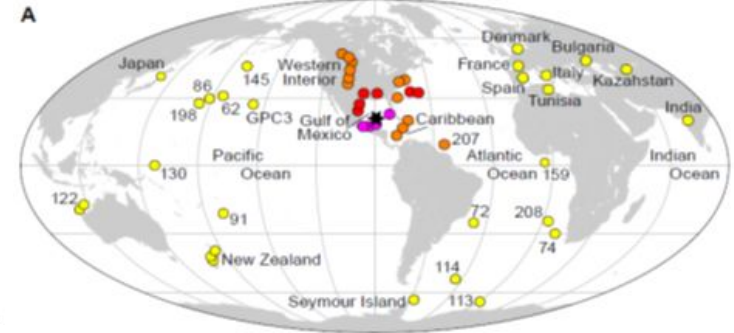
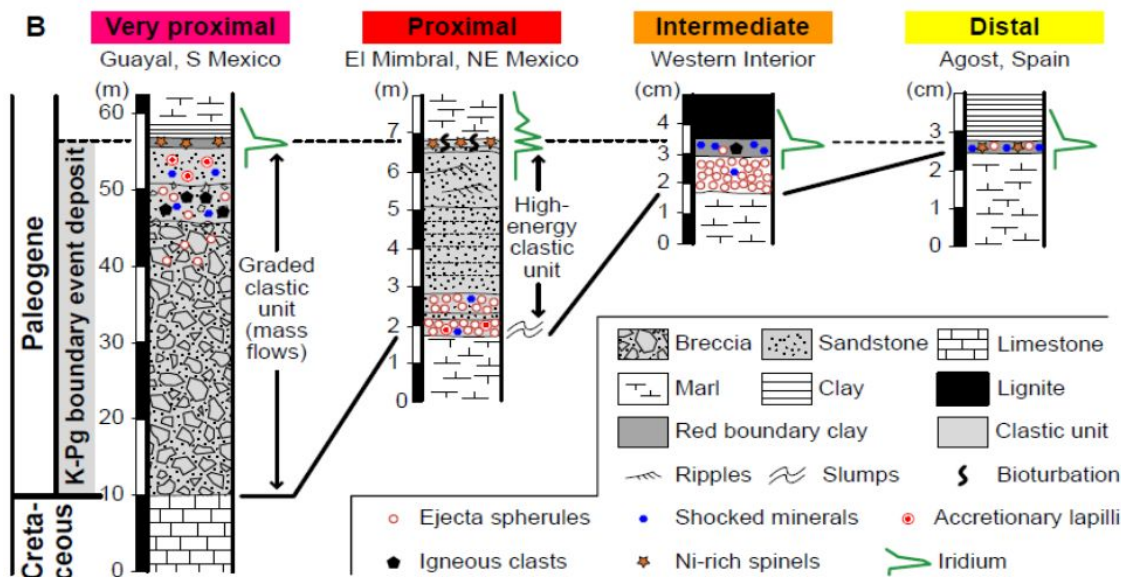
Hiaten / stratigrafische hiaten zijn mogelijk erg moeilijk te onderscheiden en gaan mogelijk niet gepaard met een duidelijke sedimentologische breuk → foutieve interpretaties van catastrofische extinctions ipv graduele extinctions (hoewel niet voor K / T → dit is echt een catastrofisch extinctie event veroorzaakt door asteroïde - slide 26 en 27)

Criteria voor inslag

Bewijs van inslag (niet enkel grens) → 3 criteria (slide 28):

- Aangerijkt in iridium (en andere PGE's - platinum elementen typisch voor meteorieten)
- Microtektieten (ejecta glasbolletjes uit gecondenseerd gas)
- Geschokte kwarts

Sedimentologie



+ Artikel op Toledo

Kwalitatieve vs kwantitatieve benaderingen

Zie slide 31 - groeve Maastricht

Holdover taxa: tijdelijke overlevenden (bv *Eubaculites carinatus* in Curfs Quarry)

Progenitor taxa: nieuw ontwikkelende lijnen tijdens de biotische crisis (*Praemurica* - planktonische foram)

Disaster taxa: komen slechts sporadisch voor, bloeien tijdens crisis (bijvoorbeeld *Thoracosphaera* - nannofossil)

Survivor taxa: diversificatie van afstamming na crisis (bv bepaalde haaien)

Lazarus taxa: tijdelijke verdwijning, overleving in refugia

Elvis taxa: nieuw ontwikkelde look-alike door convergente evolutie binnen een afstamming

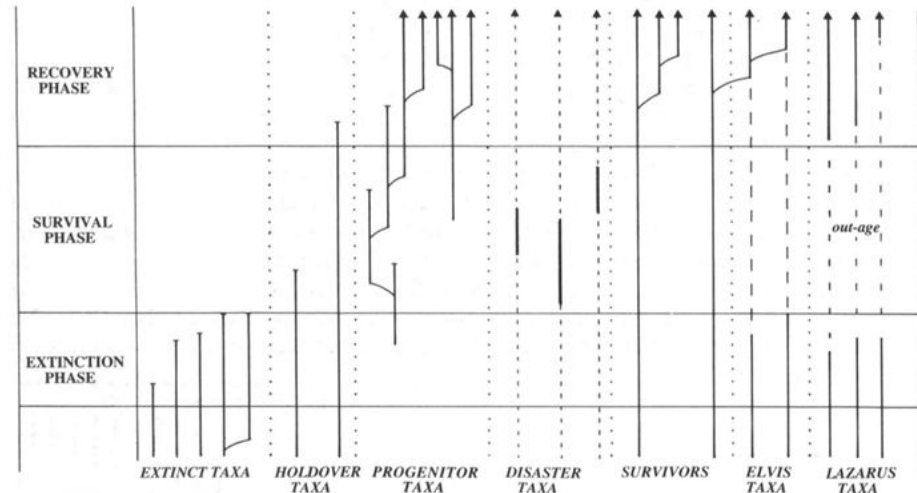


Fig. 1.7 Generalised model showing typical phases and the range of responses of species during and after a mass extinction. Based, in part, on Kauffman and Erwin (1995).

Fossielenbestand

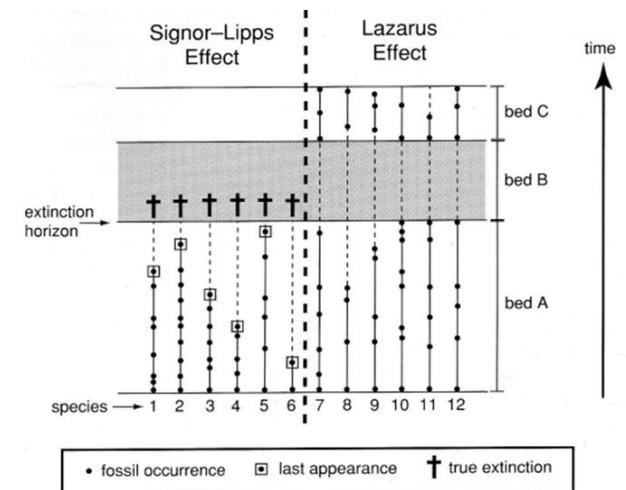
Onvolledige fossiele archieven als gevolg van een lage overvloed of een laag bewaarpotentieel → problematisch voor macrofossielen; voor microfossielen een probleem met zeldzame taxa (anders potentieel continue records met hoge resolutie (cm bij cm = k.y. bij k.y.)-

Signor-Lipps-effect: hoogste voorkomen is zelden extinctieniveau → schijnbare (?) graduele extinctie (zie slide 36-37)

Compilatie van data van verschillende locaties biedt echte extinctieniveaus

Voorbeeld slide 38 foraminiferen - kwantitatieve vs kwalitatieve grafieken

→ kwantitatieve gegevens van planktonische foraminiferen over K/T (in El Kef) tonen een scherpe overgang (binnen 10 cm <5 k.y.) en een sterke vermindering van het absolute aantal schelpen → herwerken van een beetje foramrijk Krijtachtig sediment leidt tot een sterk schijnbaar 'overlevingssignaal' in het foramarme Paleoceen sediment → kwantitatieve gegevens bieden betere inzichten in primaire en secundaire processen dan eenvoudige kwalitatieve bereikgrafieken



7. Bivalven en Gastropoden

Meeste gastropoden en bivalven zijn mariene organismen maar niet bruikbaar als indicator voor mariene afzettingen, want sommigen komen voor in zoetwater en sommigen zijn terrestrisch (bv travertijnafzettingen - continentale kalkwaterafzettingen)

Bivalven en gastropoden horen onder stam Mollusca (weekdieren)

Bivalven

Klassa Bivalvia = Pelecypoda = Lamellibranchiata

Komen voor sinds Onder-Cambrium, bloeiperiode sinds Trias (vooral bloeiperiode in Cenozoïcum)

- Stratigrafische onderverdeling van Cenozoïum in epoches oorspronkelijk gebaseerd op mate van overeenkomst met moderne bivalvenfauna's: grotere overeenkomst → jongere chronostratigrafische eenheid
- 4500 genera beschreven, waarvan 2600 fossiel

Morfologie en systematiek bivalven

Morfologie

Innerlijke morfologie (slide 7): weke delen doorgaans gedomineerd door kieuwen, spieren (adductoren, hebben geen deductoren) en voet; bij diepgravende soorten komen ook lange siphonale buizen voor die meestal niet volledig intrekbaar zijn

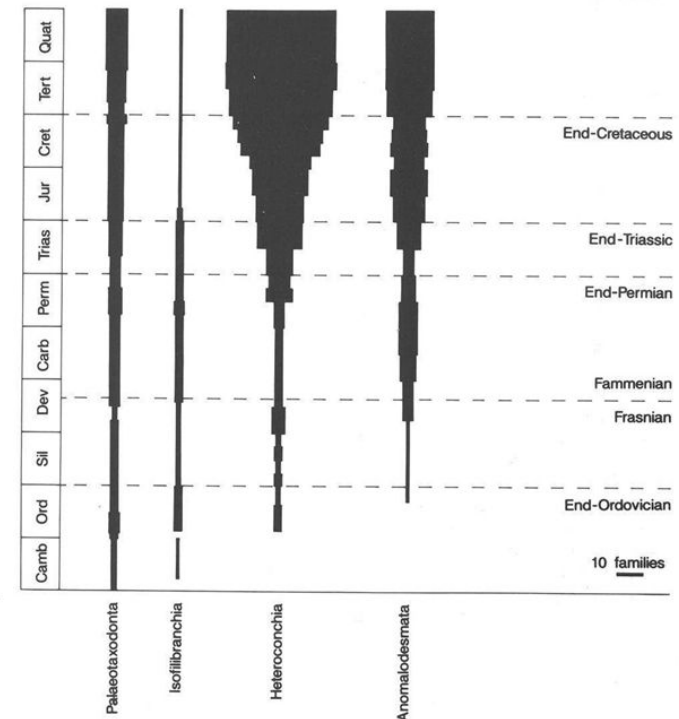


Figure 8.10 The diversity of bivalve families through geological time. The main extinction events are indicated [Compiled by A.L. Holder from: Benton (1993) The Fossil Record 2, Chapman & Hall]

Systematiek

Besproken subklassen uit Cambrium en Ordovicium:

- Paleotaxodonta (slide 9)
 - Oudste subklasse (sinds vroeg Cambrium), Aragonitisch, Taxodont slot, vnl. endobenthos (= “infaunaal”), uitsluitend marien - tegenwoordig vooral algemeen in de diepzee, 150 genera, 500 levende soorten, moderne *Glycymeris* met taxodont slot behoort niet tot deze subklasse
- Isofilibranchia (slide 10)
 - Sinds vroeg Cambrium, aragonitisch of gemengd aragoniet/calciëet, eenvoudig slottype, vnl. epibenthos (= “epifaunaal”) - vastgehecht met byssusdraden, vooral ondiep marien - maar ook brak- en zoetwater, 140 genera, 250 levende soorten (e.g. mosselen)
- Heteroconchia (slide 11)
 - Sinds vroeg Ordovicium, meestal aragonitisch, diverse slottypen, diverse levenswijzen - recent meest endobenthische gravers, vooral ondiep marien - maar ook de meeste zoetwatersoorten in deze groep, 2000 genera, 5000 levende soorten, fossiel: o.a. rudisten, *Trigonia*
- Pteromorphia (slide 12)
 - Sinds vroeg Ordovicium, aragonitisch of calcitisch of gemengd, diverse slottypen, diverse levenswijzen - vooral epifaunaal, vooral ondiep marien, 900 genera, 1200 levende soorten, fossiel: o.a. oesters, *Gryphaea*, *Inoceramus*, *Glycymeris* (met taxodont slot, behoort niet tot Paleotaxodonta)
- Anomalodesmata (slide 14)
 - Sinds laat Ordovicium, aragonitisch, geen of nauwelijks tanden in slot, vooral diepe gravers, uitsluitend marien, 100 genera, 400 levende soorten

Functionele morfologie bivalven

Kenmerken van fossiele schalen geven sleutel informatie over levenswijze en leefmilieu in verleden (slide 16 tekeningen)

- Levenswijze:
 - epibenthisch (epifaunaal: op de zeebodem - losliggend of vastgehecht)
 - endobenthisch (diep infaunaal: ingegraven in het sediment)
 - shallow infaunal (half ingegraven in het sediment)
- Voedselopname: meestal uit suspensie via filtervoeding, soms uit of van het sediment

Kenmerkende morfologie voor levenswijze:

- Epifaunaal en gelijkkleppig: vrij dunne schelpen, bv mosselbank in getijdenzone (marien tot brak water) - slide 18
- Epifaunaal en ongelijkkleppig: enorm dikke schelpen (bescherming tegen predatoren), bv oesterbank - slide 19
- Gravende levenswijze: schelpen hebben meestal opening voor siphon - zie figuren
- Borende levenswijze: bioerosie van kalkgesteenten (door afscheiden zuur in kalk) en hout, vaak opening in schelp - slide 22

Dominantie van levensvormen: in relatieve aantallen vindt er een shift plaats van epifauna naar endofauna → zie grafiek slide 23

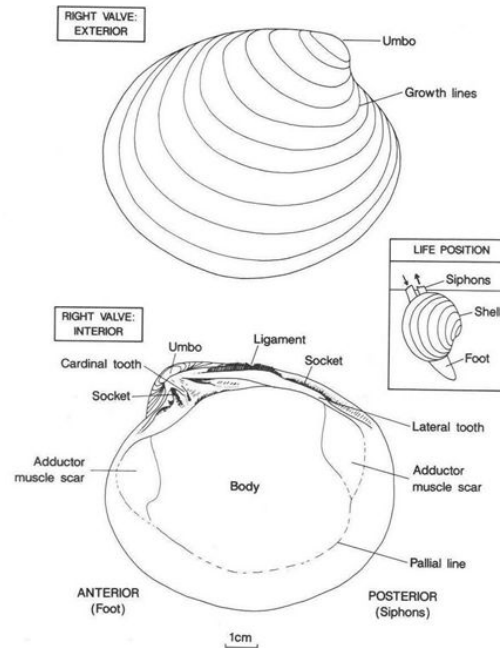


Figure 8.5 Shell characteristics of a typical shallow-burrowing bivalve, *Arctica*

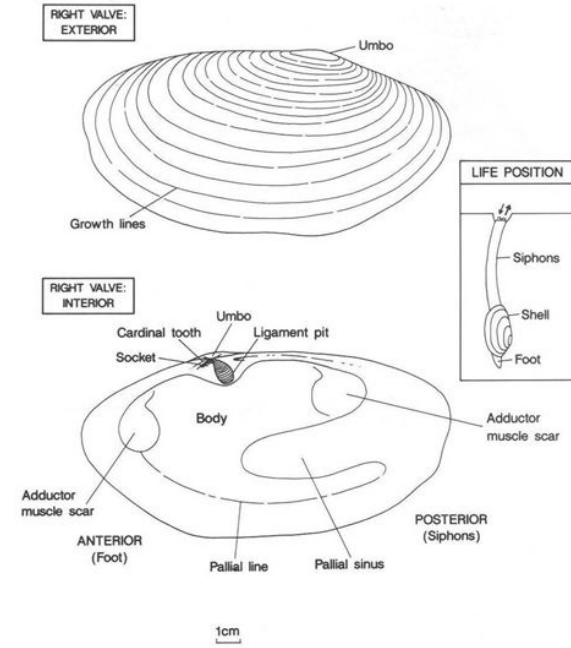


Figure 8.6 Shell characteristics of a typical deep-burrowing bivalve, *Lutraria*

Gastropoden

Klasse Gastropoda

Gemeenschappelijk met andere mollusken: schaal, gespierde voet, mantelholte met voedingssysteem en kieuwen

Specifiek slakken: torsie van lichaam, maag/darm systeem boven de kop → winding van schaal (soms secundair verdwenen)

Schaal: Meestal aragonitisch, soms calcitisch, trochospiraal (ruimtespiraal) gewonden, hoog of laag. Zelden (bijna) planspiraal (posthoornslak, *Bellerophon*), of met een conische schaal (*Patella*)

Oermollusk: Latouchella; Onder-Cambrium, Tommotium; small shelly fauna (mm-grootte) - slide 26

Ammonieten vs gastropoden: ammonieten hebben septa, gastropoden niet (zie vb slide 27)

Morfologie en systematiek gastropoden

Morfologie

Windingen meestal rond centrale as, columella (indien deze ontbreekt: navel (umbilicus) zichtbaar aan onderzijde)

Vrijwel altijd dextraal gewonden (rechtsdraaiend, met klok mee) → opening rechts in frontaal aanzicht.

Zeldzame uitzonderingen (sinistraal): fossiele *Neptunea angulata*, talrijk in het Pliocen van Antwerpen (maar niet moderne *N. antiqua*); alle Pteropoda (planktonische slakjes)

Holostomaat of siphonostomaat: in siphonostomaat bevindt er zich in de holte een aperture waar de siphon doorheen ligt

Operculum: (vooral) bij ondiepwater- en non-mariene slakken kan de voet worden ingetrokken in de schaal en een organisch of aragonitisch dekseltje gemaakt worden ter afsluiting van de holte → voorkomen uitdroging in getijdenzone of overwintering, evt ter bescherming tegen predatoren

Systematiek

Tegenwoordig indeling in onderklassen en ordes van levende soorten obv: morfologie weke delen, schaalkenmerken voor onderverdeling in geslacht of soort

Fossielen: ingedeeld obv morfologie van schaal (→ niet verwante groepen met dezelfde schaalvorm - homeomorfie - → fylogenetisch verkeerde klassering)

Besproken onderklassen - ordes:

- Ophistobranchia (achterkieuwigen), slide 31, 32 → minstens sinds Carboon, 800 genera, meestal marien, soms zoetwater, herbivoren en carnivoren, meest zonder schaal: uitzondering o.a. pteropoden (planktonisch)
 - Pteropoda → microfossielen met aragonitische schaal (plankton), soms biostratigrafische markers in Neogene sedimenten, o.a. tafonomische indicator en indicatief voor oceanische verzuring oppervlakte en/of bodemwater
- Pulmonata (longslakken), slide 33 → sinds Carboon, 2500 genera, alle landslakken, meeste zoetwaterslakken, sommige mariene slakken, meest herbivoren, soms aaseters, hermafrodiet
- Prosobranchia (voorkieuwigen), slide 34-37 → sinds Cambrium, fossiel de talrijkste groep, 4500 genera, meestal marien, meestal benthisch, gescheiden geslachten
 - Archaeogastropoda - sinds Onder-Cambrium → meestal lage spiralen, marien, meestal ondiep, meestal herbivoor, (grazers), meestal holostomaat, vooral Paleozoïsch, 1300 genera
 - Mesogastropoda - sinds Midden-Ordovicium → meestal marien, meest benthisch, soms planktisch of gecementeerd, grazers, jagers, boorders, filteraars, holostomaat of siphonostomaat, algemeen sinds Mesozoïcum, 2000 genera
 - Neogastropoda - sinds Krijt → marien, carnivoren en omnivoren, schalen hoge spiralen, meestal siphonostomaat, radula aan slurf, talrijk sinds Krijt, 1200 genera

Toepassingen en fait-divers gastropoden

Voeding gastropoden: met radula (rasptong) ⇒ chitineus membraan met fijne biominerale tandjes met verschillende vormen en aanpassingen → meestal voeding obv planten en algen, soms predatie (slide 41) of aaseters (slide 39)

Predatie door gastropoden:

- Naticiden (Mesogastropoda) en muriciden (Neogastropoda):
 - Geduldige boorders/carnivoren van bivalven, zeepokken en andere gastropoden (rasptong en zuurafscheiding).
 - Sinds Jura algemeen, talrijk sinds Eoceen.
- Positionering van boorgaten op bivalven lijkt soms niet random. Volwassen exemplaren ontwikkelen voorkeurspositie.
- Holostomate vormen: doorgaans herbivoren, of detritivoren.
- Naticiden ('moon shells' conische boorgaten) uitzondering op regel.
- Meeste carnivoren en omnivoren siphonostomaat (e.g. muriciden – rechte boorgaten), leven vaak (deels) ingegraven
- Siphon en eventuele andere attributen (bv. harpoen) steken boven sediment uit.
 - Waarom? → O₂ uitwisseling en voedselsensor

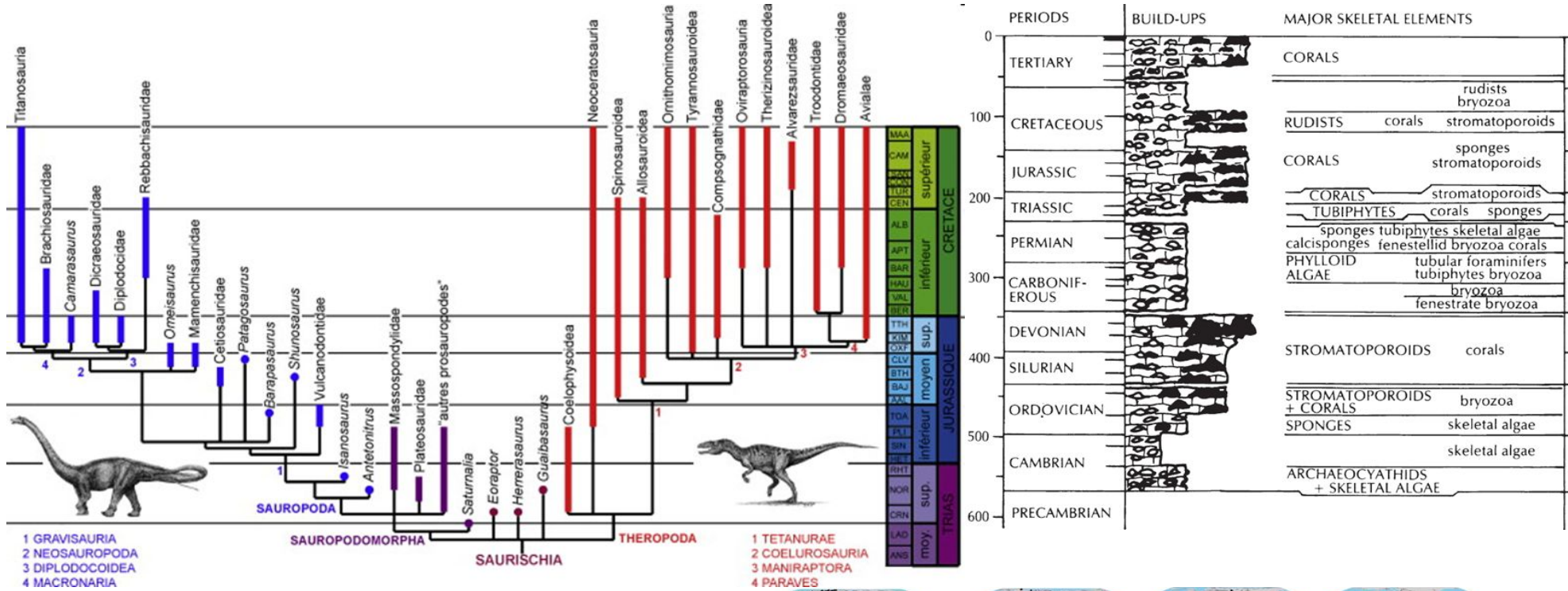
Fait divers

- Buitenbeentje *Xenophora* = epibenthische suspensievoeder, agglutineerd objecten (zoals schelpen van dode organismen) voor stabilisatie van groeiende schaal → slide 45
- Steenkernen en primaire schalen
 - In kleien (bv. Boomse Klei): vaak bewaring van originele schalen.
 - In kalkstenen: vaak bewaring van originele calcietschalen, maar niet van aragonietschalen.
 - In zandstenen meestal alleen afdrukken (doorstroming van kalk-onderverzadigd grondwater).
- Gigantisme - slide 47-49 → Zeer hoge groeisnelheid (~50 cm/jaar) potentieel extreem hoge resolutie van reconstructie levensomstandigheden (uren-dagen! → vastlegging van weerfenomenen, hittegolven, stormen)

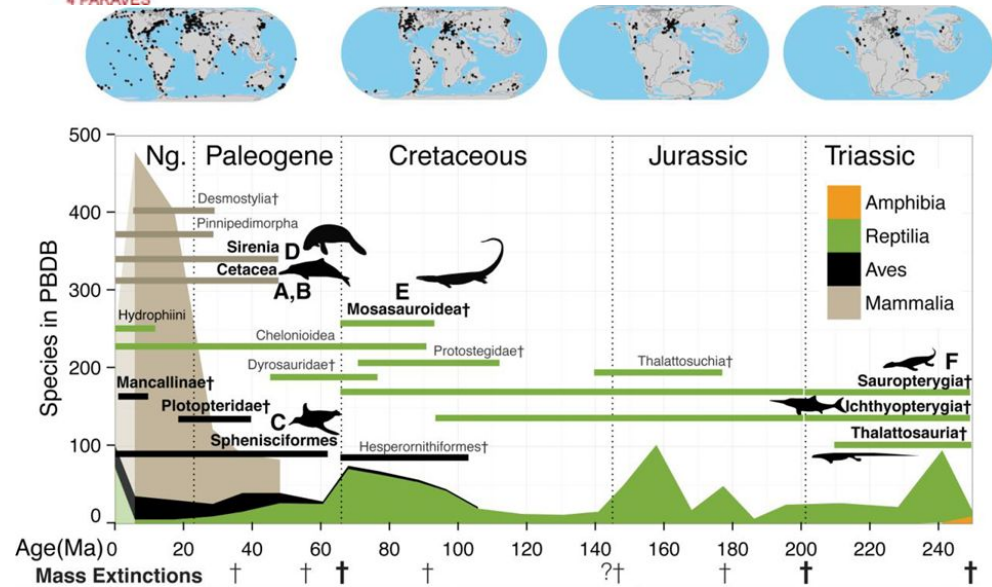
(economisch) Nut gastropoden

- Kleurstof purpur afkomstig van klier van *Haustellum (Murex) brandaris* (brandhoorn) → extreem kostbaar tijdens Romeinse tijd en Middeleeuwen → gewaden van kerkelijken
- Voeding
- Toepassing in paleoklimaatsonderzoek: Cyclische variatie in $\delta^{18}\text{O}$ en $\delta^{13}\text{C}$ patronen van aragoniet van schaal → Registratie van seizoenale veranderingen in o.a. temperatuur en evt. zoutgehalte zeewater

8. Mesozoïcum



Mesozoïcum is verder opgedeeld in Trias, Jura en Krijt, verder besproken



Trias: ontwikkelingen in paleogeografie, -klimaat en biosfeer

Naamgeving: Gebaseerd op klassieke driedeling in Buntsandstein, Muschelkalk en Keuper in het Germaanse Bekken

Tijdens Trias: Pangea (zie slide 6-8 voor veranderingen geografie)

Paleoklimaat:

- Vroeg Trias:
 - In het interieur: heet en droog (vb Buntsandstein - continentale rode zandsteen door rivieren en duinen)
 - Warme temperaturen aan de polen (geen ijs)
 - Mogelijks de warmste periode in het Phanerozoïcum
- Midden Trias:
 - Meer tropisch klimaat
- Laat Trias:
 - Veel meer tropisch klimaat, meer riffen en woud afzettingen

Biosfeer:

- Perm/Trias grens → grote extinctie (slide 9) & evolutionaire flessenhals (slide 11)
- Macroevolutionaire patronen Sepkoski (slide 10)
- Veel ammonieten (slide 12)
- Vooral koralen en tubiphyten als riffenbouwers (slide 13)
 - Geleidelijke expansie van carbonaatriffen (s.l.) tijdens Trias - voornamelijk langs de Tethyan-grenzen - na volledige uitroeiing bij P/T-grens - slide 14
 - Voornamelijk microbiële riffen (cf. stromatolieten) en enkele door spons gedomineerde riffen tijdens de overlevingsfase
 - Eerste koraalriffen pas na 5 miljoen jaar, overheersing in het late Trias

Biostratigrafie:

Slide 18!!!

Jura: ontwikkelingen in paleogeografie, -klimaat en biosfeer

Naamgeving: naar ontsluitingen in Jura gebergte aan noordwestkant van Alpen

Tijdens Jura: nog steeds Pangea (zie slide 20-21 voor veranderingen geografie)

Paleoklimaat:

- Vroeg en Midden Jura: interieur van Pangea nog steeds heet en zanderig, met woestijnen die de huidige Amazone en Congo regenwouden bedekken → (sub-)tropische vegetatie rond de oceaan Tethys die open is aan het gaan
- In Laat Jura: wijd verspreide zwarte schalie deposits in Europa (Posidonia schalie - slide 24, 25)
 - Het globale klimaat verandert door de opsplitsing van Pangea → interieur van Pangea wordt minder droog, er komt seizoenale sneeuw en de polen liggen onder ijs

Biosfeer:

- Trias-Jura diversificatie
 - Late Trias: eerste grote koraalriffen - Scleractinia (hexakoralen) in symbiose met algen
 - Vanaf het Jura begon het leven op de zeebodem op het moderne leven te lijken: tweekleppigen, slakken, koralen, sponzen, zee-egels, geleedpotigen
 - Jura: opkomst van verschillende moderne mariene planktongroepen: kalkhoudend nannoplankton, dinoflagellaten (belangrijke primaire producenten)
- Mesozoïsche veranderingen in zeebodem leven
 - Laat Paleozoïcum (Carboon): grotendeels epibenthisch (filtervoeders), weinig endobenthische organismen
 - Jura: epibenthische en endobenthische organismen even divers en abundant
 - Sinds het begin van het Mesozoïcum: intensieve exploitatie van endobenthische habitats door aanwezigheid van voedsel (voeden zich met afzettingen, bijv. 'wormen') en beschutting tegen roofdieren
 - Vereiste: vermogen om in het sediment te graven - tweekleppige dieren, onregelmatige echinoïden, geleedpotigen (niet in staat om te graven: articulaire brachiopoden, crinoïden, koralen) → zie slide 28 en 29 mesozoïsche declinatie van brachiopoden en opkomst van bivalven
 - Vb zee-egels slide 29-30: regular (radiaal symmetrisch) graast op zeebodem; irregular (bilateraal symmetrisch) kan graven en daar detritus eten

Biostratigrafie:

Slide 31!!!

Krijt: ontwikkelingen in paleogeografie, -klimaat en biosfeer

Naamgeving: naar lithologie van typische gesteenten in NW Europa (creta in Latijn)

Tijdens Krijt: Pangea splitst verder op (zie slide 33 - 37)

Paleoklimaat (zie ook slide 38-40 (uit Geologie - Paleoklimaat)):

- Vroeg Krijt: mild ice-house → kleine ijskappen over de polen (gekend door vorming van het mineraal glendoniet, welke primair gevormd wordt in zout water rond het vriespunt), bossen die tegen koude temperaturen kunnen dichtbij de polen; wijdverspreide steenkoolhoudende afzettingen (continentale Wealden facies) ook in West-Europa (vb Mons Basin)
 - Wealden facies: klei-zand afzettingen met houtresten
 - Veel bedektzadigen en insecten
- Laat Krijt: piek greenhouse opwarming rond 95 Ma, geen of weinig ijskappen op de pool, krokodilachtigen als paleoklimaat indicators

Biosfeer (zie ook slide 42-53):

- Jura (of Trias?) ontstaan eerste bedektzadigen (bloemplanten), tijdens Vroeg-Krijt sterke radiatie bedektzadigen en hun bestuivers
- Inoceramid: veel voorkomende open mariene bivalven, komen voor in diepe water schalies en kalken → gebruikt als gidsfossielen (slide 43)
- Vooral rudisten als riffenbouwers, ook koralen, stromatoporoïden en bryozoa
 - Rudist bivalven (mollusken): belangrijkste 'rif'-bouwers op lage breedtegraad van het late Krijt: eerder weilanden met losjes gecementeerde individuen, lijken op moderne oesterbanken - slide 45
- Gastropode *Campanile giganteum* - slide 46; foraminiferen en mosasaurus slide 49
- Pelagische kalkmodder - slide 48 (Bedekt 50% oceaانبodem; >95% skeletten van planktonische microfossielen; Coccolieten – kalkalgen (1-10 µm); Foraminiferen (30-500 µm); Gelithificeerd: krijtrotsen)

Biostratigrafie:

Slide 41!!!

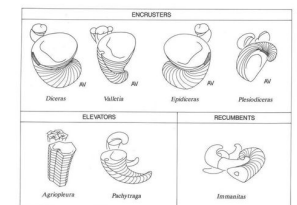
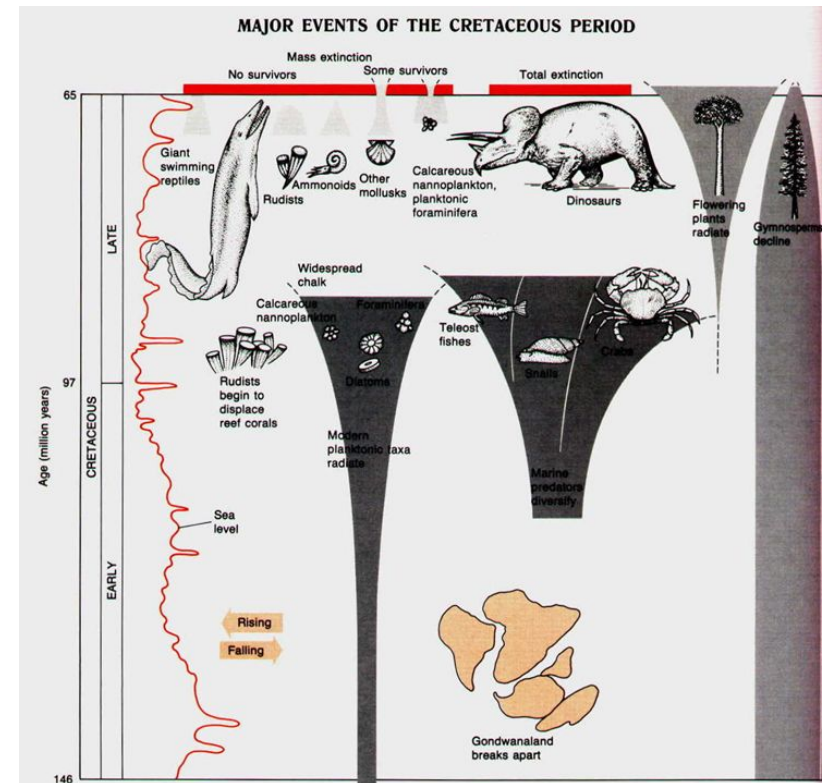


Figure 8.12. The main morphological type of rudist bivalve shells. AV is the attached valve. (Reprinted from: Sclafon (1981) Special Papers in Paleontology 33, Fig. 1, p. 141.)

9. Cenozoïcum

Cenozoïcum en Paleogeen - herstel na de K/T extintie

In Era Cenozoïcum 3 perioden: Quartair (0-2,6 Ma), Neogeen (2,6-23 Ma) en Paleogeen (23-66 Ma)

Time scale slide 3

Voor geografische veranderingen zie slide 4-7

- Paleocen: geen ijskappen, geen vergletsjering, temperatuurverdeling ongeveer zoals nu maar warmer
- Eoceen: Laag Eoceen was warmste periode van heel Cenozoïcum, vanaf Midden Eoceen begon het terug af te koelen
- Oligoceen: zuidpool vergletsjering (ijskap fluctueert in grootte), noordpool nog geen vergletsjering

Heropbouw ecosystemen na K/T extintie

Fylogenie van zoogdieren obv vergelijkende studies, moleculaire data en fossielen → adaptieve radiatie van placentale zoogdieren vooral tijdens Paleocen, dus massa extintie is zowel een einde als een begin

- Zoogdieren nemen niches van uitgestorven reptielen in → zie boom slide 8
- Kleine planktische foraminiferen overleven (slide 9) → enorme adaptieve radiatie van planktische foraminiferen uit enkele overlevende soorten, gelijkaardige diversificatie bij kalkige nannofossielen (slide 10)

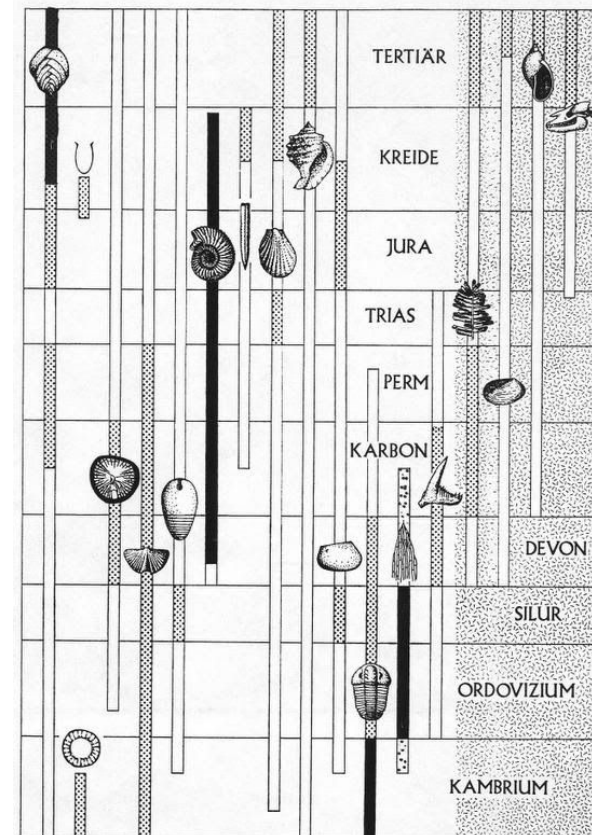
Cenozoïsche gidsfossielen

Figuur: fanerozoïsche gidsfossielengroepen voor stratigrafische correlatie → Tertiair = Quartair, Neogeen en Paleogeen; zwart = hoofdgroepen, grijs = secundaire groepen, wit = totale range van een groep

Indeling van Cenozoïcum oorspronkelijk (in 19de eeuw) obv bivalven en gastropoden, want redenering was hoe meer soorten gelijk met hedendaagse fauna, hoe jonger de sedimentaire afzetting

Tegenwoordig indeling Cenozoïcum vooral obv microfossielen: foraminiferen, kalkig nannoplankton, radiolariën, dinoflagellaatcysten, diatomeeën

Paleogene biostratigrafie: slide 12&13 → GSSP in Ypresiaan aan basis van Carbon Isotope Excursion (CIE, sterke knik in $\delta^{13}\text{C}$ curve) bij lithologische omslag en op extintie van planktisch foraminifeer *Hantkenina*, valt ongeveer op paleomagnetische omkering



Paleoceen-Eoceen thermale maximum - PETM

PETM: $\delta^{13}\text{C}$, koolstofbronnen en methaanhydraten

PETM

Zie slide 16, 17

Vroeg-Paleoceen (Paleoceen-Eoceen): broeikas met hyperthermalen (korte periodes van snelle opwarming): vooral PETM (Paleocene-Eocene thermal maximum → meest extreme hyperthermaal)

- Diverse proxies: binnen enkele kJ 4-8°C opwarming (vooral polair & diepzee), gepaard aan verstoring van koolstofcyclus → massaal vrijkomen van CH_4 uit methaanhydraten (sterk aangerijkt aan ^{12}C ?)
- Poolwaardse migraties van tropisch plankton, verdwijnen van koraalriffen uit de tropen, grote extinctie in de diepzee, anoxische randzeeën
- Opkomst moderne zoogdieren
 - Boorkernen: zomertemperaturen aan de Noordpool geschat op 23°C (T_{ex68} methode)
 - Plotselinge migraties via hoge breedtegraden
 - Opkomst moderne zoogdiergroepen, zoals paarden en voorlopers walvissen (oerhoefdieren)
- Vanaf vroeg Eoceen hothouse
 - Evolutionaire ontwikkeling van oa moderne walvissen, dolfinen en paarden

Laat-Paleoceen (Oligoceen): abrupte overgang naar ijstijdvlak: glaciële Antarctica

$\delta^{18}\text{O}$: afkoeling en ijskapeffect

Tijdens Oligoceen: talrijke individuele koude pieken → uitbreidingen van ijskap

→ controle door orbitaalparameters?

- Plotselinge glaciatie Antarctica: thermische isolatie van Antarctica door circum-Antarctische oceanische oppervlaktcirculatie ipv N-S toevoer van warm oppervlaktewater
 - Ook atmosferische circulatie ontkoppeld van tropen → geen warme vochtige lucht → Antarctica zeer droog
- Hypothese: silt-klei cycli in Boomse klei (Vroeg-Oligoceen): cyclische variatie van waterdiepte (lage waterspiegel → golfwerking → neerslaan silt, hoge waterspiegel → neerslaan klei)

Stabiele koolstofisotopen: $\delta^{13}\text{C}$

$\delta^{13}\text{C}$ is maat voor relatieve verhoudingen van stabiele isotopen ^{12}C (lichtere isotopen) en ^{13}C (zwaardere isotopen) in verbindingen (carbonaten, kalkschalen, organische verbindingen, koolwaterstoffen) en in oplossingen in water

$\delta^{13}\text{C}$ in zeewater is afhankelijk van samenstelling zeewater dat afhankelijk is van oa productiviteit, begraving van organisch materiaal (bv veen, zwarte schalies)

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{sample}}}{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000 \text{ ‰}$$

Organismen nemen preferentieel ^{12}C op → maken organisch materiaal met sterk negatieve ^{13}C (-25 tot -30) - negatief wijst op een plotse grote input van koolstof met veel lichte ^{12}C isotopen in de oceaan en de atmosfeer

Maar schaaltes van deze organismen (bv van forams) gevormd in zeewater zijn in evenwicht met $\delta^{13}\text{C}$ samenstelling zeewater → $\delta^{13}\text{C}$ waarde ligt rond 0

Zie slide 18 grafiek

PETM: Opwarming 4-8 °C in <1.000 jaar met een duur ~170 ky (piek over ongeveer 100.000 jaar - sterke opwarming en sterke daling in $\delta^{13}\text{C}$ → grote verstoring, dus moet enorme hoeveelheid lichte koolstof zijn toegevoegd geweest aan oppervlakte processen)
 PETM: Plotselinge $\delta^{13}\text{C}$ daling van 3‰ in marien carbonaat □ verstoring koolstofcyclus □ vrijkomen van lichte koolstof uit reservoir in oppervlaktecyclus

Willen bodemtemperatuur meten, dus gebruiken van fossielen van benthische foraminiferen

Koolstof- en methaanbronnen

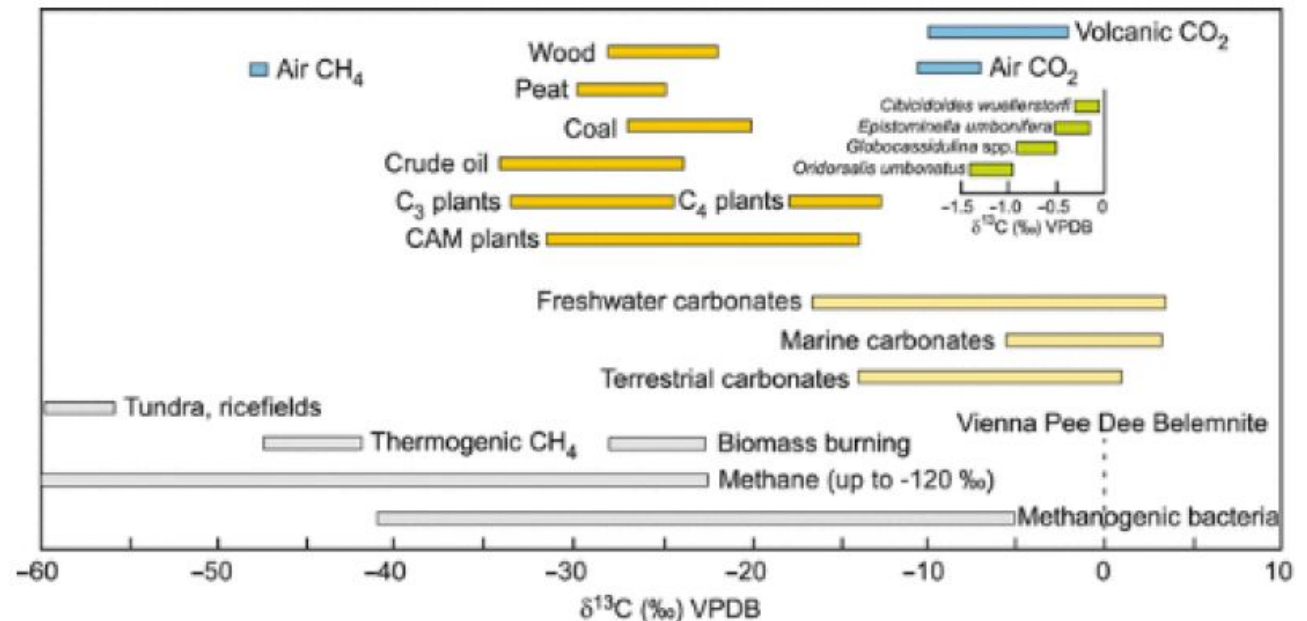
$\delta^{13}\text{C}$ samenstelling van organische en anorganische koolstofbronnen

→ figuur

Methaan kan heel negatieve waarden hebben van $\delta^{13}\text{C}$ dus vrijstelling van methaan heeft zeer grote impact

Methaanhydraten in zeebodem

- Methaan (CH_4) gevormd door anaerobische afbraak van organisch materiaal in sediment
- Afbraak van organische elementen onder anaerobische omstandigheden en onder lage T en hoge P vorming van methaanijs/methaanhydraat
 - Biogeen methaan: zeer lage $\delta^{13}\text{C}$ (rond -60 ‰)
 - Organisch materiaal: $\delta^{13}\text{C}$ rond -25 ‰.
 - $\delta^{13}\text{C}$ van mariene carbonaten en dus van (micro)fossielen: rond 0 tot +1 ‰
- Methaanijs kan makkelijk verbranden, kan onder natuurlijke omstandigheden gebeuren

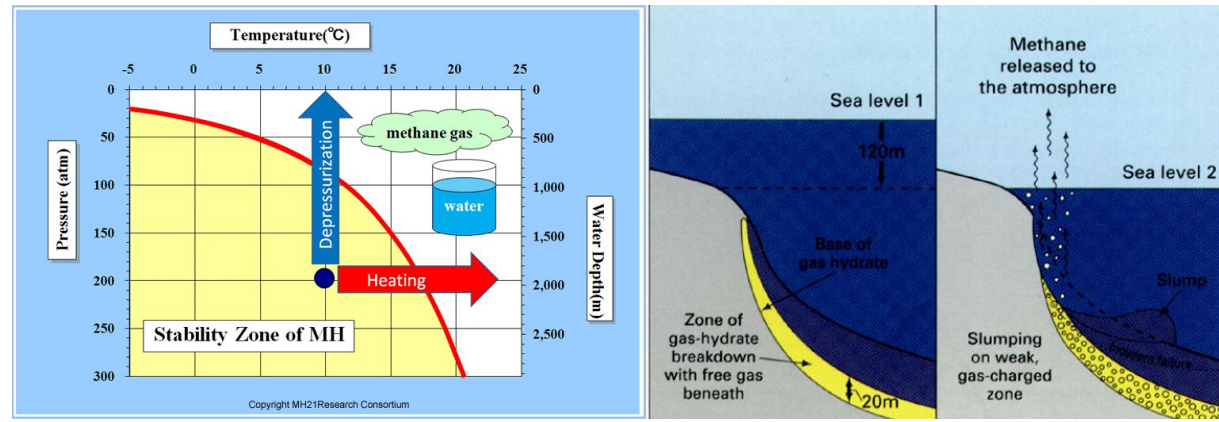


Clathrate gun hypothese

Clathrate = methaanhydraat

Massaal vrijkomen van methaan door uiteenvallen van methaanhydraten in zeebodem

Instabiliteit van methaanhydraten bij toename van temperatuur (bv. PETM) of drukafname (bv. snelle zeespiegeldaling in Quartair)



Verklaart plotse temperatuurstijging en zeespiegeldaling in Quartair

PETM mariene biota

In PETM komt een kortstondige radiatie voor van planktische foraminiferen (soorten komen enkel tijdens PETM voor) → vb *Moezovella velascoensis*, *M. allisonensis*, nog vb slide 24

Extinctie tijdens PETM → plotseling uitsterven van ~40% van alle diepzee foraminiferen, grootste uitsterven van benthische foraminiferen ooit (meer dan einde Krijt)

Lokale faunaveranderingen en migraties in ostracoden (tweekleppige schaaldiertjes) tijdens PETM - slide 26

Slide 27&28 → paleoklimaat reconstructies en microfossielen - organische dinoflagellaatcysten: tropisch organisme dat zich bijna wereldwijd verspreid, wss door opwarming van de aarde want zeeoppervlaktewater tijdens PETM boven 36° - ineenstorting plankton gemeenschappen want te warm in open oceaan → verspreiden

PETM en koraalriffen

Zie slide 29-31 geografische veranderingen → van veel koraalriffen en weinig nummulietplatformen in Laat-Paleoceen (59 Ma) naar weinig koraalriffen en veel nummulietplatformen in Vroeg-Eoceen (55 Ma - na PETM)

Gezonde koraalriffen: rifbouwende tropische koralen in symbiose met zoöxanthellae, optimale groeicondities zijn volmarien helder water en T tussen 25-28°C (bij T>30-33°C → symbiontenverlies, bleaching)

Hypothese: voor en tijdens PETM regelmatige overschrijding van maximale temperatuurlimiet + verzuring van oppervlaktewater → wijdverspreide bleaching → geleidelijk verdwijnen van koraalriffen uit tropische gordel

Onverwacht: geen refugia op hogere breedtegraden, nog geen antwoord

PETM en bivalven en gestropoden

Niches, functies en aanpassingen blijven ongeveer intact, zijn vrij resistent tegen temperatuur en andere veranderingen

Geen opeenvolgend fossiel record van gastropoden (!)

PETM en vertebraten

Eerste Eocene walvissen evolueerden uit hoefdieren die in ondiep water zonder grote concurrenten naar voedsel zochten, gebeurde na PETM → zie slide 37

Semi-aquatische voorouder: *Rodhocetus balochistanensis*

PETM continentale biota

Opkomst moderne zoogdieren: boorkernen → zomertemperaturen aan de Noordpool geschat op 23°C (Tex86 methode), plotselinge migraties via hoge breedtegraden, opkomst moderne zoogdiergroepen zoals paarden en voorlopers van walvissen

PETM Dormaal

Eerste primaten: gevonden tandjes en kaken typisch voor insecteneters en tandjes die lijken op die van spookdiertje → *Teihardina belgica*

Vroeger dus wss tropische moerasbossen rijk aan insecteneters, vergelijkbaar met huidig Zuid-Oost Azië

PETM zoogdiermigratie

Grote overeenkomsten tussen Euraziatische Noord-Amerikaanse zoogdierfauna → wss bruikbare landbruggen via Groenland en/of Beringstraat → geschikte biotopen voor zoogdieren op hoge breedtegraden (zomertemperaturen aan noordpool geschat op 23°C)

Migratie enkel via hoge breedtegraden → dieren moeten aangepast zijn aan lange donkere periodes - slide 41

In Wyoming enorme aantallen fossielen gevonden met duidelijke turnover tijdens PETM: migratie en bloei eerste moderne placentale zoogdieren - slide 42&43

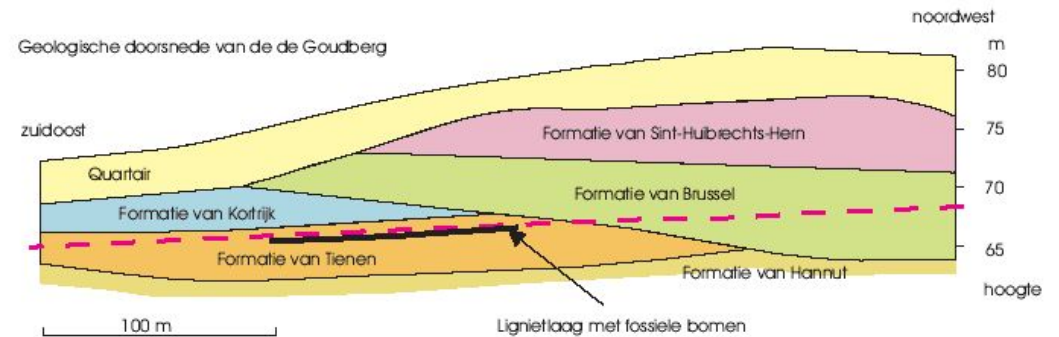
- Onevenhoevigen (Perissodactyla)
 - *Hyracotherium* is eerste onevenhoevige (paardachtige) gevonden in lagen van PETM (soms Eohippus genoemd maar dit is latere en dus ongeldige naam)
 - Eerste schaarse vondsten van losse kiezen werden vergeleken met Hyracoidea, deze bleken achteraf foutief
 - Vermoeden dat hyracotherium uit zuid amerika of afrika komt, maar in PETM opeens zowel in amerika als Eurazië
 - Evolutie paard (zie slide 47): laagkronige kiezen atypisch voor moderne paarden (moderne paarden hoogkronige kiezen zodat slijtage van eten van grassen langzaam gebeurt) → vroege paarden aten bladeren → bosdieren
- Evenhoevigen (Artiodactyla)
 - *Diacodexis* is eerste evenhoevige, 45cm groot, tanden gevonden van Dormaal, samen met *Phenacodus teilhardi* → reconstructie slide 45
- Carnivoren
- “Echte” primaten
- Paleocene (“archaische”) vertebraten verdwenen van toneel
 - Hoefdier *Phenacodus* (Condylarthra; ~1,70 m) en aanverwanten: tijdens en na PETM geleidelijk vervangen door onevenhoevigen (paarden, tapirs, neushoorns) in amerika, komt wel nog voor in Eurazië (wss naar daar gemigreert want komt pas voor rond uitstervingsperiode in Amerika) → reconstructie slide 44

Fossielen van hout

PETM van Hoegaarden → fossiel bos, houtstructuren vergelijkbaar met moerascipres *Glyptostrobus* in Zuid-Oost-Azië → *Glyptostroboxylon* genoemd
Taxodium is huidige moerascipres in VS analoog aan Hoegaarden op 55 Ma

Meer hyperthermalen naast PETM

- Minimaal 6 hyperthermalen in Vroeg-Paleoceen tussen 62 en 40 Ma (lopend onderzoek)
- PETM meest extreme hyperthermaal
- Algemeen: studie hyperthermalen levert inzicht in instabiliteit van klimaatsysteem en robuustheid cq. gevoeligheid van biosfeer:
 - Snelheid van veranderingen, aanpassingen en migraties, extincties, ...
- Zie grafiek slide 53



Neogeen-Quartair ontwikkelingen

Algemene afkoeling tot icehouse, in Midden Mioceen nog kleine opwarming (zie grafiek slide 55)
 Vanaf Mioceen verdere ontwikkeling moderne continentale en mariene fauna's

Geografie zoals vandaag de dag, maar warmer klimaat (krokodilachtigen in Europa) → zie slide 56

Biostratigrafie: GSSP van Zanclean (basis Pliocene) op niveau van overstroming van Middellandse Zee na uitdroging tijdens Messiniaan, 5 precessiecycli (= 5 x ~20 ky) onder magnetische omkering → zie slide 57 grafiek!!!

(GSSP na ondiepe evaporieten en voor diep mariene opeenvolging en onder omkering precessiecyclus → is precessie van aardas, draaiing van aardas via tolbeweging) (gidsfossielen = typisch pelagische fossielen)

→ Middellandse zee droogde op, liet dik pak evaporieten op zeebodem achter, zorgde ook voor dwergvorming van megafauna zoals olifanten en nijlpaarden en gigantisme van knaagdieren en haasachtigen po Mediterrane eilanden (goede conservering in teerputten)

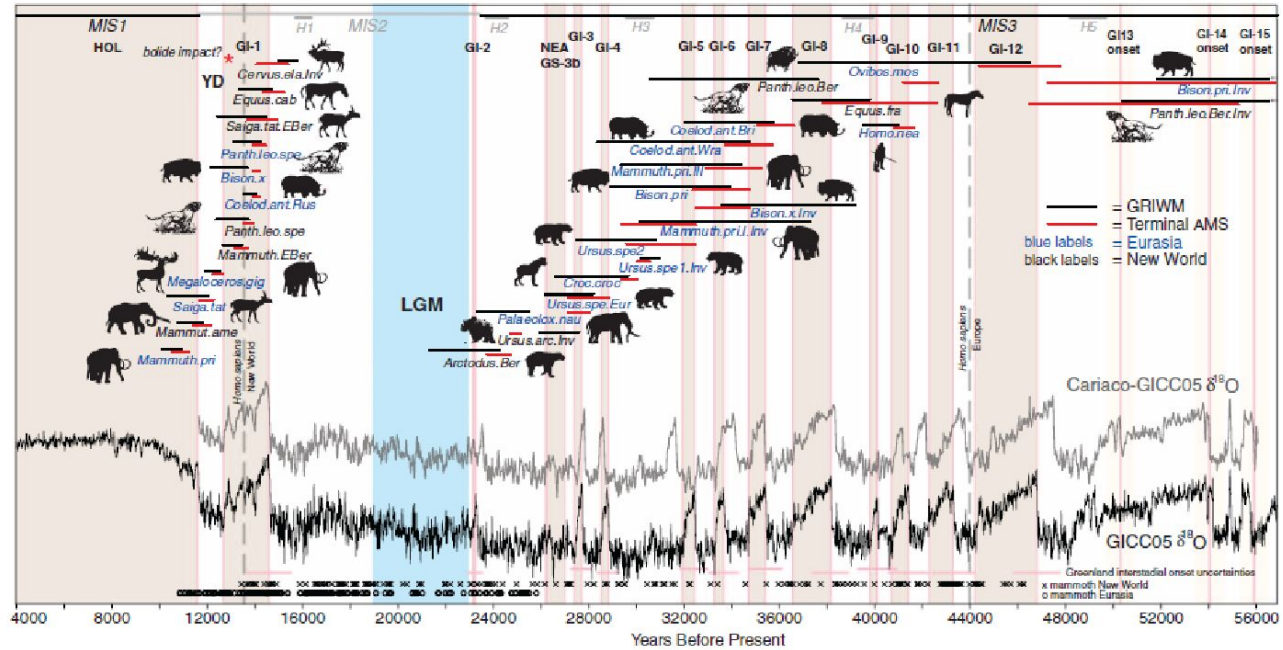
Quartaire stratigrafie

GSSP van Gelasian (basis Quartair) in Italië vastgelegd op positie van paleomagnetische omkering → zie slide 59 grafiek!!

Uitsterven noordelijke Pleistocene megafauna

Samenspel van klimaatvariabiliteit (stadialen en interstadialen) en jachtdruk door mens → begin 6de massaextinctie?

alle organismen in grafiek uitgestorven, strepen geven aan hoe megafauna vinding in de tijd gesitueerd is → klimaatverandering en jachtdruk van de mens grote rol in uitsterving
wit = koele jaren, roze = warmere jaren



10. Stratigrafie en biostratigrafie

Biostratigrafie en gidsfossielen

Stratigrafie = studie van gesteente-eenheden en hun verbreiding in ruimte en tijd met doel om aardse processen en geschiedenis te reconstrueren

In stratigrafische opeenvolgingen komen vaak hiaten voor = tijdsinterval niet weergegeven in stratigrafische opeenvolging → ontstaat door erosie of onderbreking van sedimentatie

Biostratigrafie = gebaseerd op unieke en explosieve biologische ontwikkeling sinds 541 Ma (Fanerozoïcum) obv gidsfossielen → relatieve ordening en ouderdom (komt alleen voor in mariene en continentale sedimentaire afzettingen, sporadisch in vulkanische gesteenten)

- Criteria goede gidsfossielen: Goede conservering, Makkelijk te herkennen, Gemeenschappelijk tot overvloedig, Kort stratigrafisch bereik, Geografisch wijdverbreid, Grotendeels onafhankelijk van facies
 - Goede mariene gidsfossielen: nektisch of planktisch → ammonieten, graptolieten, conodonten, planktische foraminifera; liefst microfossielen: komen in bijna continue opeenvolgingen voor en zijn talrijk aanwezig
 - Slechte mariene gidsfossielen: bentisch → koralen, slakken, bivalven, brachiopoden...; vertebraten → vissen, vogels, reptielen...

Meest gebruikte invertebrate gidsfossielen:

- Cambrium: trilobieten
- Ordovicium: graptolieten
- Siluur: graptolieten, nautiloïden (brachiopoden)
- Devoon tot Perm: ammonoïden (brachiopoden)
- Trias - Jura: ammonoïden
- Krijt: ammonoïden, belemnieten, inoceramide bivalven
- Cenozoïc: (bivalven)

Meest gebruikte micro-gidsfossielen:

- Conodonts: Ordovicium - Trias
- Planktische foraminiferen: Krijt - recent
- Kalkhoudende nannofossielen: Jura - recent
- Organische dinocysten en acritarchen: Cambrium - recent
- Organische chitinozoën: Paleozoïcum
- Radiolarians: Mesozoïc - Recent










Criteria Fossil	Independent of environment	Fast to evolve	Geographically widespread	Abundant	Readily preserved	Easily recognised	Status as guide fossils
 Graptolites	✓ (Plankton)	✓	✓ (Plankton)	✓	✓	✓ (Simple form)	Good (Ordovician to Silurian)
 Ammonites	✓ (Free swimming)	✓	✓ (Free swimming)	✓	✓	✓ (Great diversity)	Good (Devonian to Cretaceous)
 Corals	X (Need warm shallow sea)	X	X	✓	✓	✓	Poor (Carboniferous)
 Echinoids	X (Bottom dwelling)	X	X	✓	✓	✓	Poor (Cretaceous)
 Barnacles	X (Need rocky shore)	X	X	X	X	✓	Bad (not used)
 Foraminifera	✓ (Plankton)	✓	✓ (Plankton)	✓	✓	✓	Good (Particularly Mesozoic to Recent)
 Pollen	✓ (Wind blown)	✓	✓ (Wind blown)	✓	✓	✓	Good (Cretaceous to Recent)
 Coccoliths	✓ (Plankton)	✓	✓ (Plankton)	✓	✓	✓	Good (Mesozoic to Recent)
 Birds	✓ (Flying)	X	✓ (Flying)	X	X (Fragile bones)	✓	Bad (not used)

Figure 5.3 Examples of good and bad guide fossils judged against the ideal criteria [Reproduced with permission from: Doyle et al. (1994), Key to Earth History, Wiley, Fig. 4.1, p. 38]

Definitie van biozones

Biozone: stratigrafische interval gedefinieerd door de aan- of afwezigheid van 2 of meer soorten (dus een overlapping van soorten)

Opdelen in total range zone, lowest occurrence zone, highest occurrence zone, partial range zone, concurrent range biozone

Vb slide 15-17!! → begrijpen, zonering planktische foraminifera tijdens Krijt

Cretaceous planktic foraminiferal markers and biostratigraphy

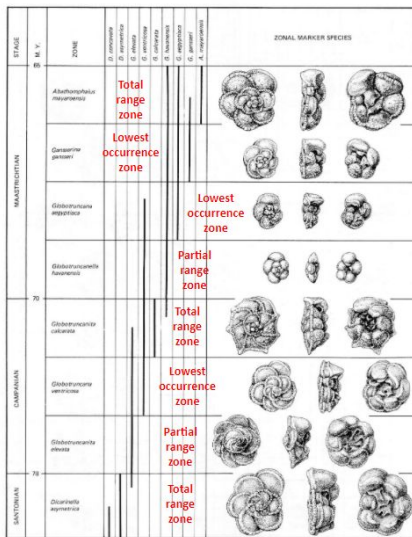


Fig. 9. Ranges and illustrations of zonal markers (Cretaceous Maastrichtian). From Caron 1985 in Plankton Stratigraphy

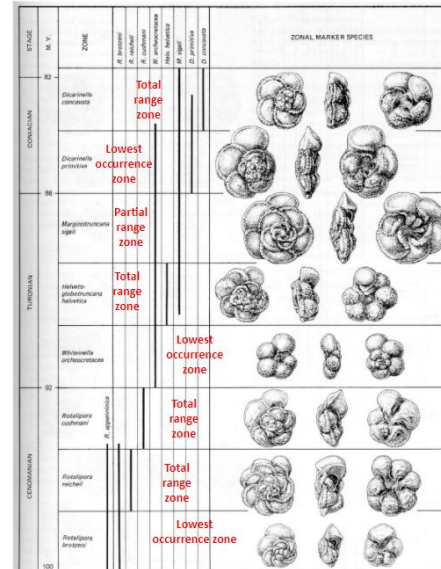
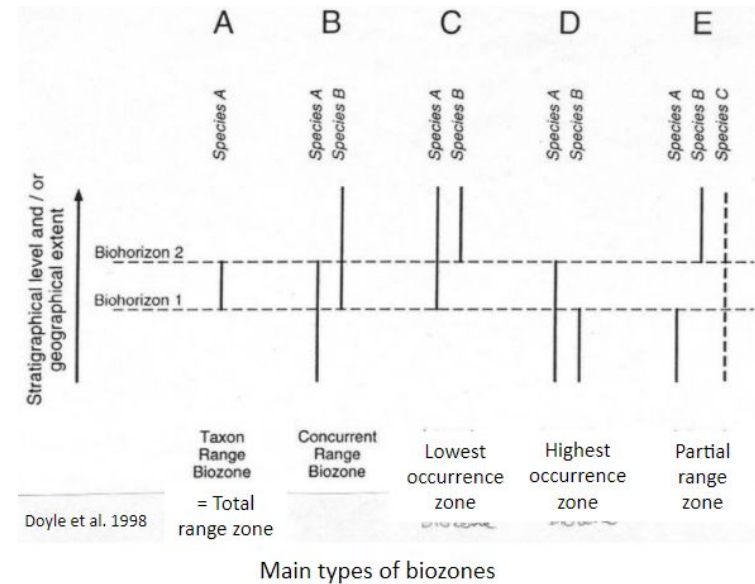


Fig. 8. Ranges and illustrations of zonal markers (Cretaceous-Cenomanian-Coniacian)



Main types of biozones

Biologische en fysische processen introduceren potentieel biostratigrafische miscorrelaties in hoge-resolutie studies

Idealiter is de tijd-ruimte-verdeling van soorten gelijk aan een vierkant → in de echte wereld bestaat dit niet

Bij stratigrafie en correlaties met hoge resolutie (10s-100s k.y.) kunnen zelfs goede gidsfossielen de vereiste betrouwbaarheid en nauwkeurigheid missen. Andere tools die nodig zijn om correlaties en nauwkeurigheid van de tijdschaal te beperken (met name cyclostratigrafie). → zie slide 27!!

Enkele toepassingsdomeinen

- Afbakenen van paleoklimatologische zeespiegelveranderingen (slide 29)
- Absolute schaal nodig voor veranderingen in warmte schaal te onderscheiden - gebruik van fossielen van eerste en laatste voorkomen als kalibratie data (slide 29)
- Bodemdalingscurves op basis van biostratigrafische leeftijdsbeoordelingen, paleodiepte-schattingen en formatiediktes → informatie over de ontwikkeling van bekkens (slide 30)
- Maken van tunnel van vasteland Europa tot UK (slide 31)

Lithostratigrafie en diachronie

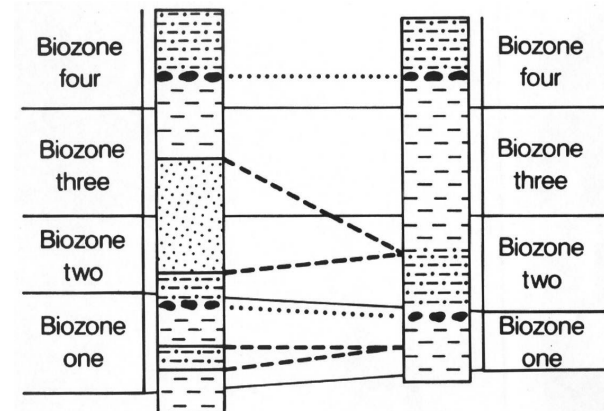
Stratigrafische correlatie

= vergelijking van geografisch gescheiden sedimentaire sequenties en aanduiding van gelijkenis van sedimentaire ontwikkeling

Biostratigrafie - lithostratigrafie

- Biostratigrafische correlaties gebaseerd op goede gidsfossielen: (min of meer) synchroon, wat betekent dat gecorreleerde lithologische niveaus (ongeveer) dezelfde leeftijd hebben.
- Buiten de omvang van de ontsluiting zijn lithostratigrafische correlaties gewoonlijk diachroon. Dit betekent dat gecorreleerde lithologische niveaus een andere leeftijd hebben. Uitzonderingen: 'event levels' (bijv. Impact ejecta, vulkanische asbedden).
- Wanneer biostratigrafische grenzen samenvallen met lithostratigrafische grenzen, let dan op verborgen stratigrafische gaps - hiaat!

Zie slide 34-35: isochroon, diachroon, faciesverschuivingen



Faciesgordels distributie

- Sedimentaire facies: gecombineerde sedimentaire kenmerken die een specifieke sedimentaire omgeving typeren
- Lagune facies: fijnkorrelig, met meestal weinig diverse maar vaak rijke fauna
- Riffacies: kalksteen met koralen of andere carbonaatproducenten (zeer divers)
- Basinal facies: fijnkorrelig met meestal een diverse (maar zeldzame) fauna (meestal microfossielen)
- Transgressive-regressive facies shifts veroorzaakt door verandering op zeeniveau
 - transgressie → faciesgordels richting land (bv stijgende zeespiegel)
 - regressie → faciesgordels richting zee (bv dalende zeespiegel)
 - overgangen → verschillende ouderdommen - obv biostratigrafische dateringen

Zie fig. 5.1 en 5.2

Vastlegging GSSPs: Ypresiaan, Selandiaan, Thanetiaan

GSSP: standaardisatie in chronostratigrafie

Voorbeeld: gebruik van verschillende Paleoceen / Eoceen grensconcepten op land en in zee → verschillende experts gebruiken andere andere manieren om begin/einde tijdsinterval te definiëren, nu voor P/E gedefiniëerd maar voor verschillende andere tijdsintervallen niet

- Het GSSP van Ypresiaan / Eoceen valt nu samen met het begin van de koolstofisotopische excursie (CIE) die PETM markeert (slide 40) → ligt bij Luxor, Egypte (slide 40-42)
- Het GSSP van Selandiaan en Thanetiaan vallen aan basis van magnetische omkering; liggen in Zumaia, Spanje (slide 44-46)

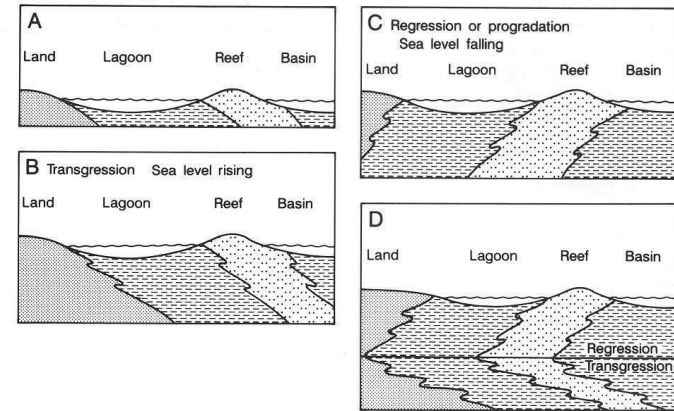


Figure 5.1 Facies patterns caused by transgressions and regressions of the sea. **A:** Distribution of facies in a hypothetical marine environment. **B:** With rising sea level, the facies gradually transgress onshore. **C:** With falling sea level, the facies gradually regress offshore. **D:** The pattern produced in the stratigraphical record [Reproduced with permission from: Doyle et al. (1994), Key to Earth History, Wiley, Fig. 5.4, p. 71]

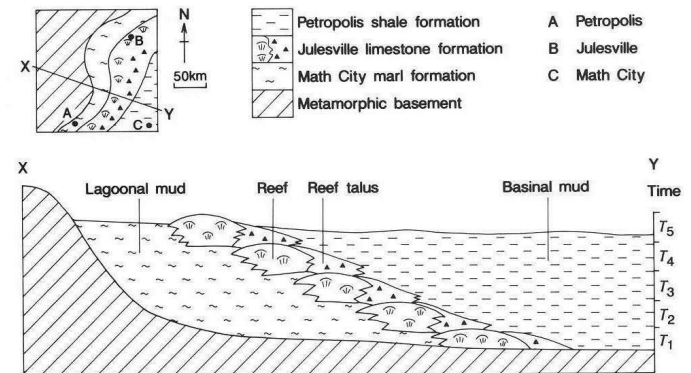


Figure 5.2 The concept of diachronism. With rising sea level, the facies shift landwards through the time interval from T_1 to T_5 . This process leads to the creation of rock units of uniform lithology. These may be mapped and named as formations, although each may have been formed at different times through the extent of the outcrop. Biostratigraphy provides one of the most efficient tests of diachronism

11. Tafonomie

Definitie fossielen

Fossiel = restanten van organismen of sporen van organismen die ouder zijn dan 10 ky

- Fossiele schelpen: grijs, geen glans, geen oorspronkelijke kleur, minder doorzichtig
- Boy fossils (lichaamsfossielen): exoskelet, endoskelet, interne gietvorm (bv opgevulde schelp die later is opgelost maar opvulling bewaard is gebleven) → vb slide 5

Sporenfossielen (en creationisme)

Sporen van activiteit of gedrag, bv graafactiviteit (bioturbanties), voetsporen, coprolieten, voedselsporen → vb slide 6-12

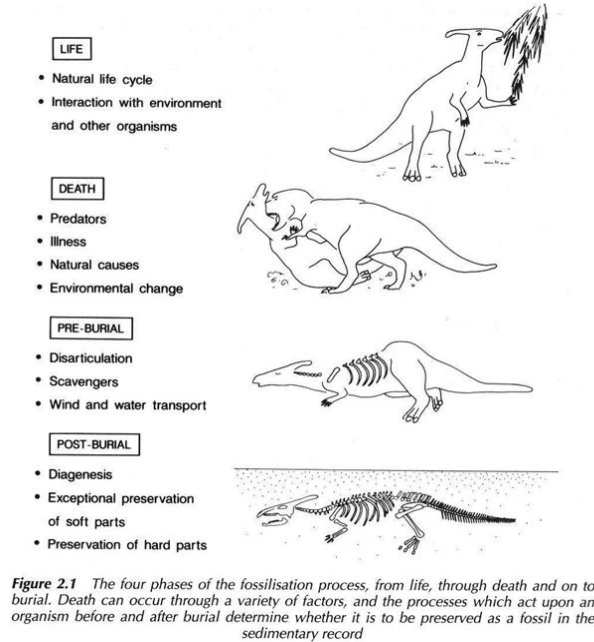
Creationisme: zie slide 12-16

Bouw materiaal fossielen

Aragoniet lost relatief makkelijker op dan calciet, dus in kalkhoudend sediment lost deze sneller op
Zie vb slide 19

	Aragonite	Calcite	Arag/Calc	SiO ₂	Apatite	Chitin/tecin
Bivalvia	x	x	x			
Gastropoda en Cephalopoda	x		x			
Belemnite rostrum		x	x?			
Lingulata (Brachiopoda)					X (mixed)	X (mixed)
Brachiopoda		x				
Echinodermata		x				
Trilobita		x				
Scleractinia (corals)	x					
Rugosa (corals)		x				
Tabulata (corals)		x				
Graptolithina						x
Bryozoa	x	x	x			
Foraminifera	x	x				(agglutinated)
Ostracoda		x				
Sponges	x	x		x		
Stromatoporoidea		x				
Archaeocyatha		x				
Conodonts					x	

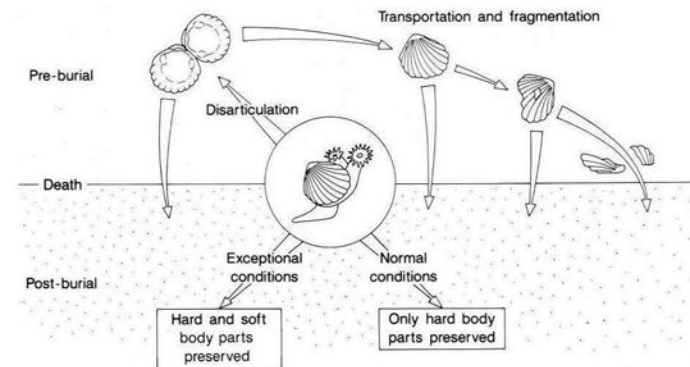
Fossilisatieprocessen



Biocoenosis: levend gemeenschap

Thanatocoenosis: dode gemeenschap → kunnen nog veel veranderingen aan het skelet gebeuren door aaseters, wegspoelen van botten, etc...

Taphocoenosis: begraven gemeenschap → obv van wat paleontologen vinden in het graf, een reconstructie maken van de levende gemeenschap



Slide 21: door verbeterde micro-CT scan en uitzonderlijke bewaring → visualiseren van weke delen van een bivalve

Extra slide: kreeft met gefossiliseerde eieren

Autochtonie vs allochtonie

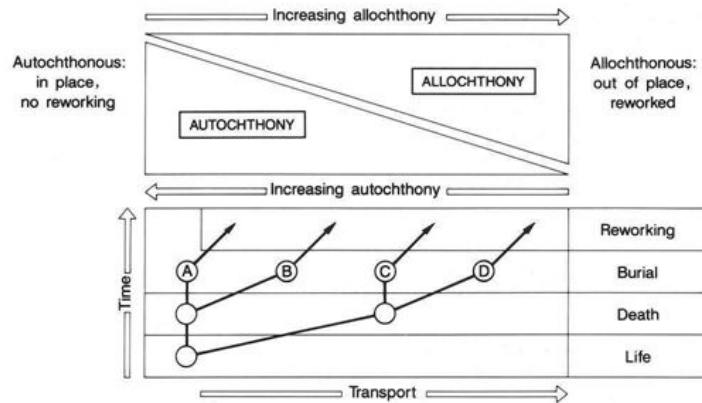


Figure 2.8 The potential for transport and reworking of fossil organisms. Truly in place, or autochthonous, fossils lived, died and were buried with minimal transport (A). Completely reworked or allochthonous fossils have been transported after death and before burial (D). Intermediate states exist (B and C). All fossils may be exhumed, reworked and transported [Modified from: Brouwer (1967) General Palaeontology, Oliver and Boyd, Fig. 8, p. 14]

Verhoogde allochtonie leidt tot een reductie van informatie over de originele biocoenosis

Allochtonie vaak veroorzaakt door stromingen van water

Preservatie potentiëel vs begraafplaats

Vb een submariene aardverschuiving zorgt voor een plotse begraving van een massa trilobieten - Burgess schalie - goede preservatie

Vb coccolieten van vroegere hyena's enkel bewaard omdat zee er snel over is gekomen waardoor organismen die dit wegeten er niet meer aan konden

Fossiele lagerstätten - zie vorige hoofdstukken en slide 24

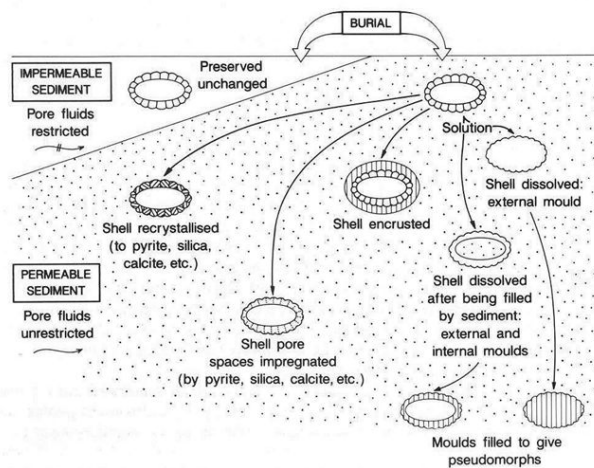


Figure 2.11 The process of diagenesis. After burial fossil hard parts may undergo a variety of effects. Impermeable sediments provide a greater chance that fossils are preserved intact with their original shell chemistry and colour patterns, for example. Permeable sediments have a freer flow of pore fluids, and shells are subject to a greater range of processes

Onzekerheden over manier van sterven - slide 26-27

→ Diagenese en fossiel preservatie:

- Taphonomie: carbonaat dissolutie → In diepzee onder ~ 4 km diepte, koud zeewater onderverzadigd met betrekking tot CaCO_3 → oplossing van sedimentaire CaCO_3 -schelpen (kalkoplossing)

- Oplossen kan ook optreden tijdens het begraven wanneer de afbraak van organisch materiaal → CO_2 → lagere pH → kalkoplossing

- Transport van grondwater door een rotseenheid → vaak voorkomend oplossen van schelpen (klakoplossing)

Slide 31&32 nieuwe ppt → experimenteel oplossen van foraminiferen → kleine schaaltes lossen sneller op dan dikke schaaltes

Vuursteen (herhaling geologie)

Zie slide 28-33

Belangrijkste: silica lost nauwelijks op in zure milieus, dus silicaskellet van Porifera kunnen aanleiding geven tot bepaalde silixen

Silex lagen in Krijtrotsen, vaak nog met fossielen van Echinodermata (zee-egels)

Ook opaal: versteend hout

Echt of nep

Zie slides vanaf slide 34

12. Microfossielen

Gebruik microfossielen in vorige hoofdstukken: PETM, biostratigrafie, reconstructie paleomilieu, holo- en paratypes (systematiek), etc...

Gebruik in economische/maatschappelijke toepassingen:

- Boren: boorkern draaien ten opzichte van elkaar en vermorzelen zo het gesteente waar ze door moeten gaan, moet koelsysteem aanwezig zijn - dmv zware vloeistof - boren boormodder op en dmv staalnames in deze modder naar microfossielen kijken voor bepalen stratigrafie modder
 - wordt tegelijk kern van gesteente genomen, is permanent archief want blijft steeds hetzelfde (boormodder valt uiteen, niet meer bruikbaar) (kern kan gaan draaien, is problematisch voor paleomagnetische metingen)
 - Piston corer science: boor wordt in sediment gekatapulteerd, afhankelijk van hoe dicht het sediment is - beste controle over boorproces
- Tunnel van Europees vasteland tot aan UK → positie tunnel vastgelegd adhv vinden van foraminiferen, etc, moesten binnen bepaalde biozones blijven

Meest gebruikte microfossielen verderop besproken, nog enkele andere (zie vorige hoofdstukken) en ook pollen en sporen, dinocysten en chitinozoa → bewaard als organisch materiaal

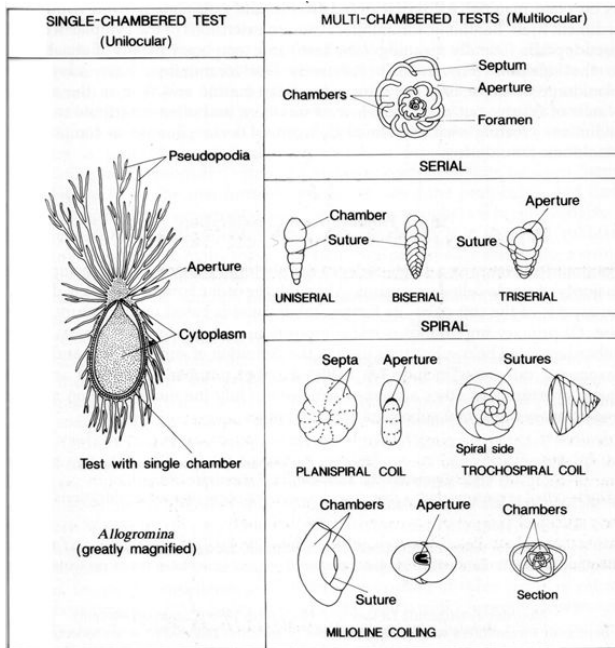
Foraminiferen

Orde Foraminiferida, Phylum Protozoa

Kenmerken:

- Letterlijk: "gatdragers", zijn heterotrofe protisten
- Foramen: opening in septum tussen kamers
- ~ 0,03 mm tot ~ 18 cm groot (meestal 0,05-0,5 mm)
- Meestal met een test / schaal (marine) → als ze een schaal hebben, meestal uit kalk
- Wonen op de zeebodem (benthos) of als plankton
- ~ 50.000 beschreven soorten, waarvan ~ 1000 planktic
- ~ 5000 levende soorten, waarvan ~ 100 planktisch (veel soorten die obv morfologie nauwelijks te scheiden zijn maar genetisch erg verschillen, dus wss bestaan veel meer soorten (cryptosoorten))
- Benthische foraminiferen: "grootste biomassa in de diepzee"? Gemiddeld 10-20 levende exemplaren / cm³ in modder op de zeebodem van de Atlantische Oceaan

Schelp vorm



Vorming van kamers: door groei van organisme moet ofwel kamer telkens groter worden, ofwel nieuwe grotere kamer gemaakt worden

Éénkamerig: niet zoveel voorkomend

Serial: komen meer voor bij benthis, behalve in oude fossielen associaties

Uni, bi, trigerial: 1, 2 of 3 kamers per winding

Trochospiraal coil: komt het meeste voor

Systematische classificatie en morfologie

Wandstructuur → suborden

Kamerplaatsing → families

Opening vorm en ornamenten → genera en soorten

Zie slide 8!!!

Algemene karakteristieken

Benthische foraminifera:

- Zeer variabele vormen en oprotypes, variërend van één enkele kamer (monothalaam), tot uitgerekte vormen tot trochospiraal (zoals slakken) of planispirale (zoals ammonieten)
- Indien kalkhoudend, dan meestal met glanzende test, transparant (hyalien) of porselein.
- Diagenese kan dit veranderen in saai en / of ondoorzichtig!
- Af en toe met een dof korrelig uiterlijk: geagglutineerde taxa
- Individuele kamers zijn vaak relatief klein en niet opgeblazen. Spiraalvormige soorten gewoonlijk > 7 kamers per omwenteling
- Zeer grote exemplaren staan bekend als grotere foraminiferen, vaak samen met foto-symbionten (nummulitiden, fusuliniden, alveoliniden → slide 12-13)
 - Eoceen nummulitische platformen → massieve nummuliet accumulaties langs meeste Tethyan kusten, zeldzame voorkomens in noordelijke regio's (komen vooral voor van NW Afrika tot ZO Azië)

Planktische foraminifera:

- Meestal trochospiraal, soms planispiraal (moderne soorten). In Krijt en Paleogeen ook biserial en triserial vorm.
- Altijd kalkhoudend, maar meestal dof witte kleur (invallend licht).
- Geen geagglutineerde taxa - wnt leven niet op zeebodem dus kunnen geen sedimentkorrels gebruiken
- Kamers vaak opgeblazen en relatief groot (weinig kamers per winding, meestal <7)
- Grootste soort ~ 1 mm
- Recent: *Orbulina universa*
- Krijt: *Contusotruncana contusa*

Plankton/benthos ratio → gebruikt bij paleodiepte inschatting want hoe verder in de zee hoe meer plankton → zie slide 18

Kalkige nannofossielen

- Elementen van autotrofe, eencellige 'algen'
- Grootte: ~ 1-10 micrometer
- Meest voorkomende microfossielen in open zeekalkgesteenten van Mesozoïcum en Cenozoïcum.
- Tafonomisch filter: veel elementen zouden de vroege diagenese in de zeebodem normaal niet overleven: oplossen → vrij uitzonderlijk wel bewaard in Paleogeenische kleien in Tanzania → SEM voor foto's (slide 20-21)

Radiolariën

Klasse Radiolaria, Phylum Actinopoda

= ééncellig heteromorf plankton met silica-skelet, marien - slide 22

Ostracoden

Klasse Ostracoda, Subphylum Crustacea, Fylum Arthropoda

= kreeftjes met 2 kleppen, geen groeilijnen, vaak asymmetrisch, vaak poriën, vaak verschillende spierafdrukken → slide 23

Paleomilieu constructies → slide 24

Charophyten

= kalkachtige bevruchte reproductieorganen (gyrogonieten), komen voor in zoet- en brakwater sedimenten

0.1-0.5mm groot