

# BLOEI EN ONDERGANG VAN DE AMMONIETEN

door

DR. HENRI VAN WAESBERGHE S.J.

Foto's van F. Verhaar, tenzij anders vermeld.



Afb. 1

*Een ammoniet (of nautiloid?), die ongeveer 160 miljoen jaar geleden leefde (Jura). Dit exemplaar, dat ongeveer 17 cm lang en 7 cm breed is, is afkomstig uit Trossingen (West-Duitsland).*

De Ammonieten zijn een uitgestorven diergroep. Sinds de laatste 65 miljoen jaar behoren zij niet meer tot de levende have van onze aarde. In versteende vorm bewaard gebleven, getuigen zij als fossiel nog steeds van de weelderige bloei, die zij tijdens de geologische Middeleeuwen (het Mesozoïcum, 220 - 65 miljoen jaar geleden) gekend hebben (afbeelding 2).

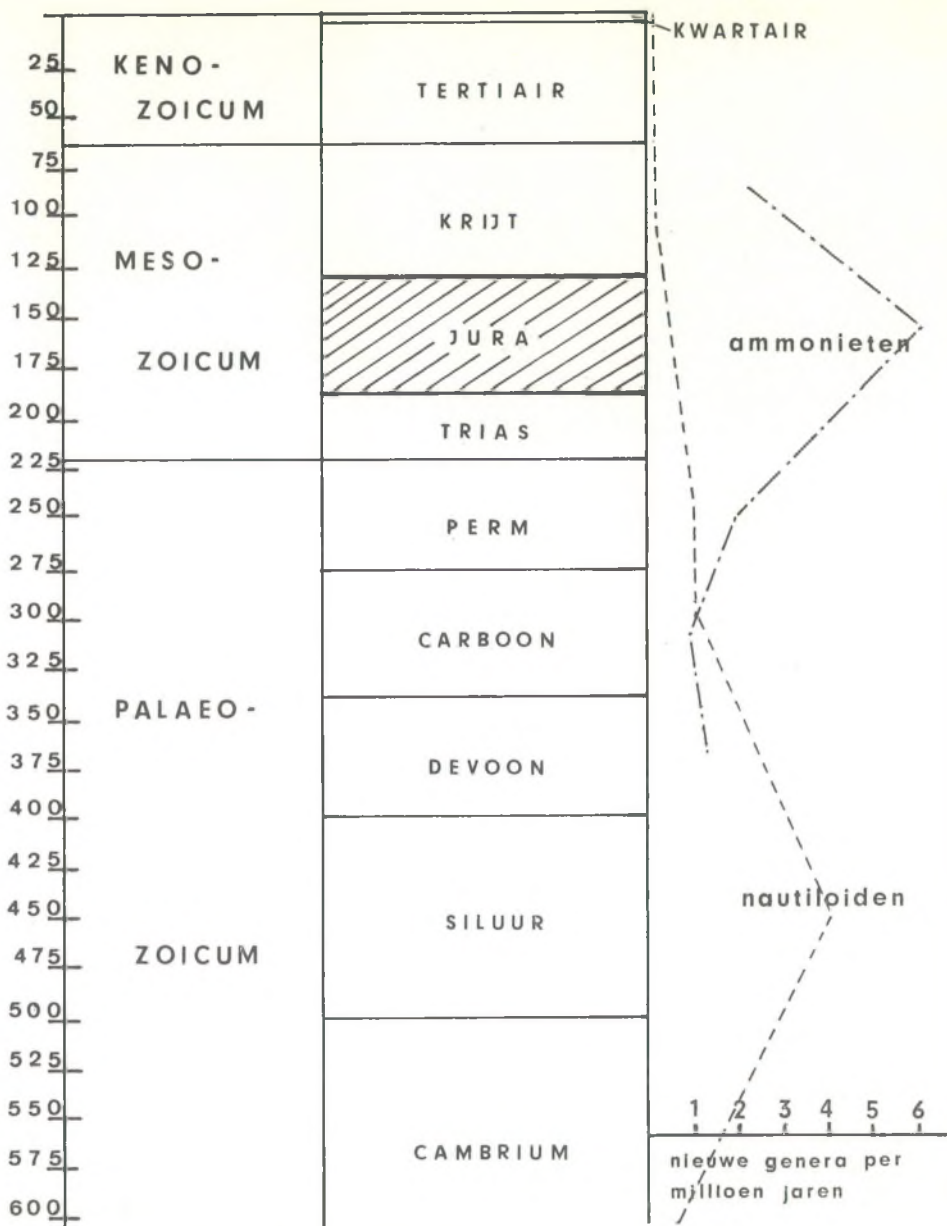
Wat is er met de Ammonieten gebeurd?

In het Devoon (380 miljoen jaar geleden) zijn zij in bescheiden vormen hun levensloop op aarde begonnen. Tijdens het Carboon wisten zij zich te handhaven. Meer niet.

In de barre omstandigheden van het daarnavolgende Perm en Trias waren zij de totale ondergang nabij. Slechts weinige soorten overleefden de koude van de Permijstijden en de dorheid van de Triaswoestenij. Toen zij echter tijdens het Trias de drempel van de geologische Middeleeuwen hadden overschreden, begon de gehele aarde van Ammonieten te wemelen, vooral in de middenperiode van het Mesozoïcum, het Jura-tijdperk. Samen met de reptielen overheersen zij dit tijdvak. Het Mesozoïcum is hun gemeenschappelijke bloeitijd. De Ammonieten hebben het daarna volgende Tertiair (65 - 1 miljoen jaar geleden) niet meer gehaald. De reptielen hebben de afslachting overleefd, maar zijn thans tot een onaanzienlijke diergroep teruggevallen.

Wat was er met de Ammonieten aan de hand?

Deze vraag is een fascinerende uitdaging voor biologen.



Afb. 2

Geologische tijdrekening met grafische voorstelling van de ontwikkelingsgeschiedenis van Nautiloiden en Ammonieten.

De eerste aanpak van een bioloog is gericht op de onderkenning en beschrijving van de levensvorm (morfologie) en de opsporing van zijn vorm-verwantschap met andere dieren (systematiek). Vormen zijn immers wezenskenmerken, omdat het leven zonder vorm vervloeit. Maar omdat de vorm zonder leven verstart, moet ook het functioneren van de vormen worden onderzocht (fysiologie). Vervolgens moet achterhaald worden, hoe het dier ingebouwd was in zijn milieu. Hoe kwamen deze dieren aan voedsel, zuurstof, water, licht, warmte en nageslacht?

Hoe reageerden zij op het dag- en nachtritme? Wanneer werkten en rustten zij? Hoe verweerden zij zich tegen de aanvallen die het milieu voortdurend op hen uitvoert? Hoe beschermden zij zichzelf en hun nageslacht tegen uitroeiing?

Het beantwoorden van deze vragen is geen gemakkelijke taak met betrekking tot dieren die enkel als fossiel bekend zijn. Overal waar de vraagtekens blijven bestaan, zullen wij ons met veronderstellingen moeten behelpen. Nader onderzoek zal moeten uitwijzen of deze veronderstellingen steekhoudend zijn.

### MORFOLOGIE EN SYSTEMATIEK

De Ammonieten zijn weekdieren, die hun kwetsbare vitale organen meestal beschermen door een schelp. De schelp fossiliseert goed (afbeelding 1). De rest niet. Te weinig bekend is, dat de weekdieren altijd een levenskrachtige groep zijn geweest. Toen duidelijk leven op aarde begon, tijdens het Cambrium, waren de weekdieren vanaf de aanvang present. Ze waren natuurlijk klein, want alles is klein begonnen. Hun enorme vitaliteit heeft hen echter door alle perikelen van alle tijden heengeholpen. Momenteel zijn zij, na de onverslaanbare insecten, de meest omvangrijke hoofdstam van het dierenrijk, ruim tweemaal zo omvangrijk in soorten als de gewervelde dieren, waartoe in systematisch opzicht ook de mens behoort. De volgende tabel geeft een overzicht. <sup>1)</sup>

#### *Het aantal soorten van de thans levende dieren*

insekten	750 000	(driekwart van het totaal)
weekdieren	88 000	
overige geleedpotigen	65 000	
gewervelde dieren	35 600	
wormen	25 000	
eencelligen	15 000	
holtedieren	10 000	
sponzen	5 000	
stekelhuidigen	4 700	totaal ± 1 miljoen
manteldieren	1 700	planten 265 000 soorten

Het grondpatroon, dat de weekdieren tot een systematisch geheel verenigt, is rijk aan variaties. Zij worden in 5 klassen ingedeeld; de 3 voornaamste klassen zijn: de schelpen, de slakken, en de inktvisachtigen. <sup>2)</sup> Systematisch horen de Ammonieten (en Nautilus) bij de inktvissen thuis. Ook in hun levenswijze hebben ze veel gemeen. Zij zijn b.v. allen uitsluitend zeedieren. Op het land of in de lucht, in zoet of brak water mogen wij dan ook geen Ammoniet verwachten.

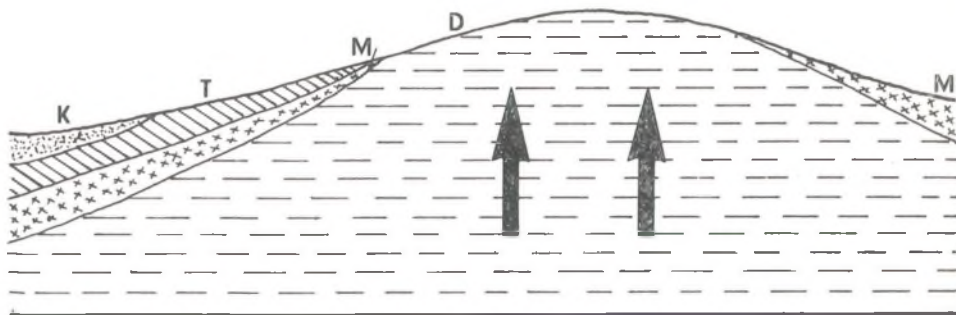
<sup>1)</sup> Ontleend aan E. J. Slijper, *De geheimen van reuzen en dwergen*, Leiden, 1964, p. 191.

<sup>2)</sup> Pelecypoda (Bivalvia), Gastropoda en Cephalopoda.

## BLOEITIJDPERK

De vitale banden, die de Ammonieten met hun milieu verbinden, zijn het best te bestuderen in het Jura-tijdperk. Noord-West-Europa zag er toentertijd (190 - 130 miljoen jaar geleden) heel anders uit dan nu. Waar zich nu de Atlantische Oceaan bevindt, lag toen een continent, waarin o.a. Bretagne en Ierland opgenomen waren. Waar nu het Europees vasteland is, was toen water, door enkele eilanden onderbroken. Het Franse centraal massief stak boven de zee uit, evenals de Ardennen, die zich toen uitstrekten van Londen tot Berlijn. In de Europese Jura-zee leefden sponzen en koralen. Aangezien deze dieren slechts leven in ondiep water met een gemiddelde temperatuur van 30°, weten wij nu dat de Ammonieten het best gedijnd hebben in een ondiepe tropische zee.

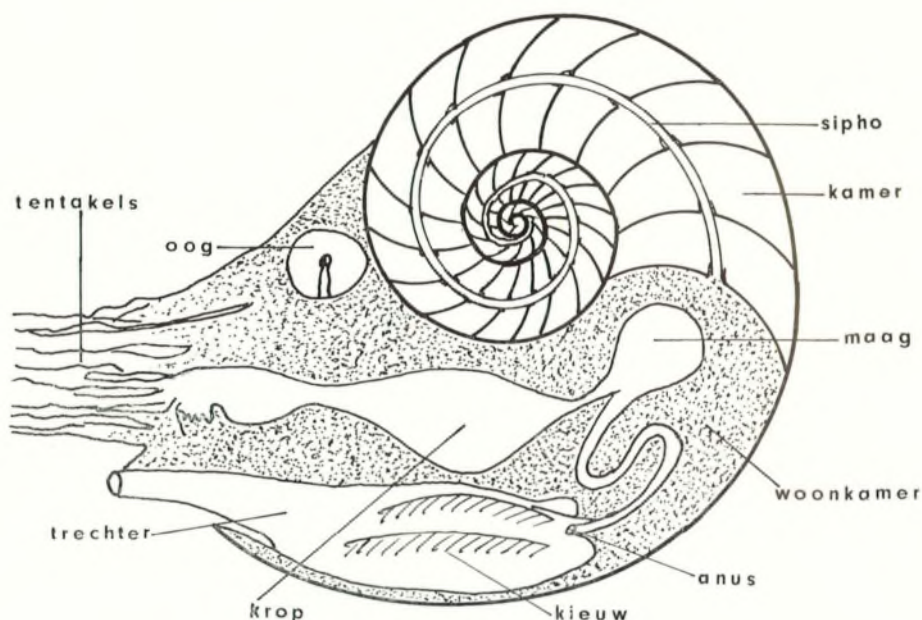
Het Jura-tijdperk is het eerst onderkend in het Frans-Zwitserse Jura-gebergte. Vandaar de naam. Dit wil echter volstrekt niet zeggen, dat de Juralagen tot die streek beperkt zijn. Uit tal van boringen in ons land blijkt, dat dit tijdperk ook belangrijk heeft bijgedragen tot de opbouw van de Nederlandse ondergrond. Het Jura-gesteente met zijn talloze Ammonieten (die men in de miljoenen moet schatten) zit bij ons echter te diep, op ongeveer 1½ - 2 km onder de oppervlakte. Gelukkig liggen deze Jura-lagen niet meer horizontaal. Van ons uit naar het noorden duiken zij steeds dieper de grond in; zuidwaarts echter naderen zij steeds dichter de oppervlakte. Nederland is hoofdzakelijk gevormd door kwartaire formaties, afgezet tijdens het laatste miljoen jaar. Vanwege de opwaartse helling van de ondergrondslagen, komen wij — naar het zuiden reizend — steeds oudere lagen tegen (afbeelding 3). Eerst de tertiaire zanden, in Brabant, Limburg, de Kempen en in de streek rond Brussel. Bij het naderen van de Ardennen, die vooral de voorside van de oppervlakte brengen, mogen wij de eerste mesozoïsche lagen verwachten. Zij zijn daar inderdaad geweest, maar door erosie weggewerkt. Op de zuidflank van de Ardennen en van de Eifel zijn mesozoïsche lagen behouden gebleven. Men vindt



Afb. 3

Schematische weergave van de aardkorst met lagen uit verschillende geologische perioden. De pijlen geven de opwaartse druk aan, waardoor oudere lagen naar boven worden gedrukt en wanneer de jongere lagen door erosie afslijten, aan de oppervlakte treden.

K = Kwartair; T = Tertiair; M = Mesozoicum; D = Devoon.



Afb. 4  
 Anatomie van de Nautilus als naaste verwant van de ammonieten.

met name voortreffelijke Jura-lagen in Zuid-Engeland, Noord-Frankrijk, Zuid-Luxemburg en Midden-Duitsland. Deze oost-west gerichte strook loopt zuidelijk door tot in het Jura-gebergte. Beschut door hun stevige, fraaie schaal, gebruik makend van de talloze mogelijkheden, die de zeebodem biedt, hebben de Ammonieten zich gekoesterd in het weldadig tropenklimaat van het toenmalig Europa. Wat aten ze? Hoe ademden ze? Hoe zwommen ze? Wanneer rustten ze? Hoe lang leefden ze? En hoe plantten ze zich voort? Voor de beantwoording van dit soort vragen moeten wij te rade gaan bij een naaste verwant, die nog leeft, de Nautilus (afbeelding 4).

Ten oosten van de Filippijnen, Nieuw-Guinea en de Caledonische eilanden leven in de Stille Oceaan nog enkele soorten van de Nautilus. Deze dieren zijn ontstaan rond de aanvang van het Tertiair, maar hun familie stamt van het Cambrium. Zij hebben overal ter wereld geleefd waar tropische zee was. Ook de Nautiloiden hebben de katastrofen van de Perm- en Triastijd overleefd. In tegenstelling tot de Ammonieten hebben zij echter de overgang van Mesozoicum naar het Tertiair gehaald. In het kleine areaal waar zij thans teruggetrokken leven, zijn zij volgens Cousteau <sup>1)</sup> lang niet zeldzaam. In de hoofdzaken lijken Nautilus en de Ammonieten sprekend op elkaar, zo zelfs dat ze als fossiel moeilijk te onderscheiden zijn. Ze huizen beiden

<sup>1)</sup> Volgens J.-Y. Cousteau, *Octopus and Squid* (London, 1973) is de Nautilus „less rare than was generally believed” (p. 232).

in een schelp, die zich in een vlakke spiraal oprolt. Wegens de schaarste van Ammonieten-embryonen wordt de vorming van deze zeer kenmerkende spiraal hier beschreven aan de hand van jeugdvormen van de Nautilus.



Afb. 5

*Promicroceras planicosta* (J. Sowerby) met naar verhouding smalle en lange woonkamers. De gedeeltelijke witkleuring is het gevolg van uitgekristalliseerd calciet. Dit exemplaar dat een middellijn heeft van 2,5 cm, werd gevonden op de Engelse Kanaalkust bij Bournemouth.

Het Nautilus-ei krijgt veel dooier van de moeder mee. Het bevruchte ei vormt uit deze dooier een schelpje met een viertal dwarsschotten. Als inmiddels ook het darmkanaal gereed is gekomen, gaat het dier door met het bouwen van „kamer“-wanden, totdat een totaal van ongeveer 30 kamers is bereikt. De vitale organen schuiven voortdurend op naar de voorste kamer, die als enige woonkamer wordt gebruikt. Als de woonkamer breed is, kan deze relatief kort gehouden worden. Smalle woonkamers vereisen meer lengte, zoals te zien is in afbeelding 5 van de Ammoniet *Promicroceras planicosta*. Na zijn dood en het vergaan van de weke delen werd zijn woonkamer, die zich over een halve spiraalwinding uitstrekt, opgevuld met zand en klei uit de omgeving, dat in de loop der eeuwen versteende. Circulatiewater, dat door de schaalwand en kamerwanden heendrong, voerde calciumcarbonaat aan, dat als wit calcië uitkristalliseerde. Vandaar het wit-zwart contrast in de afbeelding 5.

De kamers blijven onderling verbonden door een buis (siphon), die een ader en slagader bevat (afbeeldingen 6 en 7). Deze vertakken zich langs het oppervlak van de kamerwanden om een gasklier en zoutklier te bedienen. De gasklier is gespecialiseerd in het afscheiden van in water opgeloste stikstof. Deze stikstof werd ontleend aan de lucht, die 79% stikstof bevat. Wanneer deze gasklier in werking treedt, — zoals bij de zwemblaas van de vissen — worden de dieren soortelijk lichter

#### Afb. 6

*Om het binnenwerk van de schelp beter te kunnen zien, werd een doorsnede van een volwassen Nautilus gemaakt. Alle vitale organen zijn in de onderste grote „woonkamer“ ondergebracht. De dwarsschotten, die het overige gedeelte van de schelp in kamers verdelen, zijn in het midden doorboord door een buis (de siphon), die op elke kamerwand een naar binnen gericht kraagje — bij de ammonieten is dit kraagje juist naar buiten gericht — meekrijgt.*

*De siphon omvat een slagader en ader, die zorgen voor aanvoer en afvoer van gas en vloeistof ten behoeve van het stijgen en dalen.*

*Toen het dier in zijn jeugd nog slechts 10 kamers had gemaakt, begon de woonkamer voorbij deze tiende wand. Nu is het gewoon de elfde kamer. Bij de bouw van een nieuwe kamerwand schuiven merkwaardigerwijze alle inwendige organen naar buiten op.*

*Kennelijk staat de laatste kamerwand te dicht bij de voorlaatste. Het dier maakt deze „fout“ steeds bij het bereiken van de geslachtsrijpheid, m.a.w. het exemplaar van deze afbeelding was volwassen.*



Foto B. Entrop



Afb. 7

*Een detail van een reep van ½ cm uit een volwassen Nautilus om de siphon beter zichtbaar te maken.*

en stijgen bijgevolg naar hogergelegen waterlagen. Zoutafscheiding heeft water-aantrekking tot gevolg, waardoor het soortelijk gewicht weer toeneemt, m.a.w. het dier daalt. Door coördinatie van deze klierwerkingen kan Nautilus naar believen in het water zweven op elke willekeurige door hem zelf te bepalen diepte. Hun gekamerede planospiraal functioneert als een ingenieus stijg- en daalapparaat. De Nautiloiden werken met dit systeem al 600 miljoen jaar. Het is wel een record. Door de gasinhoud van de kamers ligt ook de stand van deze dieren in het water vast. De zijde van hun grootste kromming is hun onderkant; de kleinste kromming, met gas gevuld, is hun bovenkant. Helaas worden in de meeste afbeeldingen de Ammonieten op hun kop gezet. Dit is even bespottelijk als een gondel boven op een luchtballon.

Hun voedsel bestaat uit kleine schaaldieren (garnalen, krabjes, enz.), kleine visjes



en aas. De huidige Nautilus houdt van sardinen. Bij de opsporing van voedsel worden ze geleid door de geur. De mondtentakels zijn rijkelijk voorzien van reukorganen. De onverteerbare etensresten worden door de anus geloosd in de onderste lichaamsholte, die in open verbinding staat met het zeewater. Onderaan binnenstromend, geeft dit water onderwijl zuurstof af aan de vier kieuwen die het passeert; daarna wordt 't water in de buikige hollebuis gezogen die zich midden in deze ruimte bevindt. Wanneer de sterke kringspier de achterkant van de buis afsluit, verslapt simultaan de voorste kringspier. Door deze krachtige waterstoot aan de voorkant, schiet het dier achteruit. Nautilus is met deze jet-propulsion een behendige zwemmer, die snel uit het gezicht verdwijnt. Alleen de vissen zijn betere zwemmers. Zonder deze zwemtechniek zouden de Ammonieten niet alle tropische zeeën der aarde bewoond hebben.

De centrale lichaamsholte bevat verder alles wat voor een goed-functionerend dierlijk leven nodig is: hersenen en zenuwstelsel, hart en nieren, bloed<sup>1)</sup> en lymfhe, een lever en geslachtsorganen.

Nautilus bezit een eenvoudig beker-oog, zonder lens, zodat op zijn netvlies geen beelden verschijnen. Bij het achteruit-zwemmen is het zien van voorwerpen die zich aan zijn voorzijde bevinden, niet de manier om botsingen te voorkomen. Botsingen (en daardoor schaalbeschadigingen) zijn dan ook onvermijdelijk. Bij vele Ammonieten worden deze botsingen opgevangen door ribbels en knobbels op de buitenkant van de schaal; zij functioneren als stootkussens. Nautilus met zijn gladde schaal mist deze.

Het Nautilus-oog is wel licht-gevoelig. Nautilus slaapt overdag op of nabij de zeebodem en wordt wakker een half uur vóór zonsondergang, d.i. om kwart voor zes 's avonds. Het is een uitgesproken nachtdier. Het dag- en nachtprogram van de Ammonieten is niet bekend.

Nautilus is in een viertal jaren volwassen. Zijn individuele levensduur kan op 10 jaar geschat worden. Ook de huidige inktvissen leven niet lang.

Bij de morfologische verschillenpunten tussen Ammonieten en Nautilus kunnen ook verschillen in levenswijze niet uitblijven. Het blijft echter moeilijk, om uit de versteende resten van de Ammonieten iets steekhoudends omtrent hun levensgedrag op te maken. Bij alle twijfels springt één punt wel duidelijk naar voren: Nautilus is een nachtdier, dat zijn dagen doorbrengt in de koelte van de diepzee. Van de meeste Ammonieten daarentegen staat het wel vast, dat zij in de warme, ondiepe zee hebben geleefd. Zij konden zich daar niet onttrekken aan de concurrentie met al wat in ondiep water leeft, met name niet aan de concurrentie van de sneller zwemmende vissen. Nautilus heeft zijn voortbestaan stellig mede te danken aan zijn geperfectioneerd duikvermogen. Want op grote zeediepte is weinig concurrentie van vissen en andere dieren en de concurrenten die in het oppervlakte-water leven, slapen doorgaans 's nachts.

#### ONDERGANG VAN DE AMMONIETEN

Toen de eerste Ammonieten ontstonden in het Devoon, had de Nautilusfamilie reeds 180 miljoen jaar achter de rug. Tussen het Devoon en het Krijt waren de Ammo-

<sup>1)</sup> In plaats van hemoglobine, de ijzerhoudende bloedkleurstof van de gewervelde dieren, bezitten de weekdieren het kleurloos, koperhoudend hemocyanine, dat een geringere capaciteit heeft om zuurstof te binden.

noiden en Nautiloiden tijdgenoten. Na het Krijt, d.i. vanaf de aanvang van het Tertiair, zijn de Nautilus-achtigen de enige overlevenden van dit diertype.

Waarom?

Dit is een uitdagende vraag, die reeds velen heeft geboeid en nog boeit. Om deze vraag te beantwoorden ligt het voor de hand om eerst de morfologische verschillenpunten tussen Nautiloiden en Ammonoiden op te sporen. Deze verschillpunten zijn niet spectaculair: zij hebben betrekking op

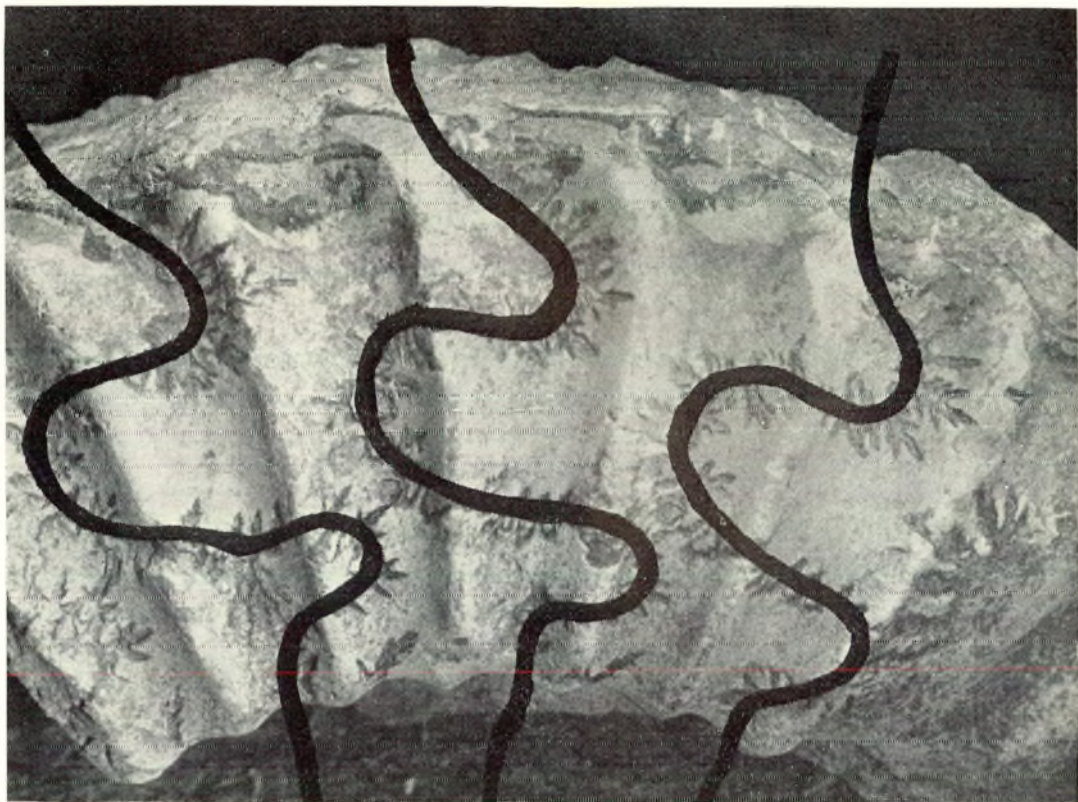
- de kamerwanden (hol of bol gekromd, glad of gekronkeld)
- de Ammonieten hebben een ingewikkelde sutuurlijn (afbeeldingen 8 en 9)
- de siphon, d.i. de verbindingsbuis tussen de kamers (centraal, paracentraal of aan de buitenomtrek gelegen)
- de kraagjes, rond de doorboring van de kamerwand (binnenwaarts of buitenwaarts gericht)
- en de buitenwand van de schaal (glad of oneffen).

Om de Nautilus van afbeelding 4 om te bouwen tot de Ammoniet van afbeelding 5 moet de kamerwand bol en gekronkeld worden, de siphon naar de buitenomtrek worden verlegd, de siphonkraagjes gericht worden naar de woonkamer toe en een aantal afgeplatte ribbels aangebracht worden op de buitenkant van de schaal. Dit



Afb. 8

*De schelp van de Ammonieten is meestal in een spiraal gewonden. Door dwarschotten is deze spiraal in een dertigtal kamers verdeeld. De naad tussen dwarschot en schelpwand wordt de „suturaalijn” genoemd. Als de schelpwand nog helemaal gaaf is, blijft de sutuurlijn onzichtbaar. Indien echter door erosie de buitenkant van de schelp weggewerkt is, komt de sutuurlijn bloot te liggen, zoals op deze foto is te zien.*



Afb. 9

*Iedere Ammonieten-soort volgt een eigen patroon bij de vorming van zijn sutuurlijn; bijgevolg is elke soort herkenbaar door zijn sutuurlijn. Op deze afbeelding zijn lijnen getrokken, die het eigen patroon van deze ammoniet nader aangeven. Op elk dwarsschot worden dezelfde kronkels herhaald. De bochtige sutuurlijn verhoogt de weerstand tegen zijwaartse druk op de buitenkant van de schelp.*

zijn lichte variaties op het schaalbouw-patent van de Nautiloiden en Ammonieten: een vlakke spiraal, verdeeld in kamers, die door de siphon worden verbonden.

Hoe kunnen wij aan de hand van deze morfologische verschilpunten verstaan, dat Nautilus 180 + 65 = 245 miljoen jaar langer geleefd heeft en nu nóg leeft?

Dit begrijpt niemand.

Wij moeten weliswaar voorzichtig zijn met dit soort uitspraken, sinds een ongeluk in een klein hoekje pleegt te zitten. De stand van de versnellingshandle in een auto is ook weinig spectaculair; maar in de ene stand gaat de auto vooruit en bij de andere achteruit; dit verschil mag men niet bagatelliseren.

Misschien zien wij de betekenis van deze nietige verschilpunten over het hoofd.

Misschien zal er ooit een nieuw licht over deze details verschijnen? Maar tot op heden tasten wij hieromtrent in het duister.

Een sluitende verklaring voor de ondergang van de Ammonieten ontbreekt. Ook dit artikel zal de sluier niet oprollen. Maar wellicht kunnen wij wel een tip van de sluier oplichten.

#### VELE OORZAKEN ZIJN DENKBAAR

Men kan een dier de dood injagen door het dier zelf tot mikpunt van zijn vernietigingsdrang te maken. Men kan het dier even doeltreffend vernietigen door zijn levensmilieu aan te tasten. Want elk dier is een knooppunt in een netwerk, dat als *zijn* eigen leefwereld functioneert. Zoals men een knooppunt kan vernietigen door de knoop te ontwarren, zo kan men de knoop eveneens on-functioneel maken door de verbindingsdraden door te knippen. Ook mensen beginnen thans te beseffen dat hun eigen leven wordt aangetast door milieu-bederf.

Gegeven deze doorverbondenheid van leven en milieu is het uitermate eenvoudig



Afb. 10

*Ammonieten van verschillende grootte en ouderdom, opgesteld in het Landesmuseum für Naturkunde te Munster.*

*De kleinste (midden boven en op de foto nauwelijks te zien) is een Tornoceras van 2 cm groot, die ongeveer 350 miljoen jaar geleden (Devon) leefde; daaronder Arcestes, 8 cm groot en 200 miljoen jaar oud (Trias); daaronder Harpoceras, die reeds 20 cm meet en „slechts“ 150 miljoen jaren telt (Jura); de middelste van de grote exemplaren is Parapachydiscus lewesiensis, ongeveer 70 cm groot en 100 miljoen jaar oud (Krijt); de grootste twee exemplaren zijn van de soort Parapachydiscus seppenradensis (Landois) (zie ook afbeelding 11), die ongeveer 140 cm en bijna twee meter meten en 80 miljoen jaar oud zijn (Krijt).*

*Foto Landesmuseum für Naturkunde te Munster.*

om een serie oorzaken te bedenken die de Ammonieten van de aardbodem kunnen hebben weggevaagd. Het milieu verschaft immers aan de Ammoniet: water, zuurstof, voedsel, licht, warmte, behuizing en bescherming van zijn nageslacht.

Er is eigenlijk teveel keus in denkbare ondergangsoorzaken. Reeds met een matige fantasie kan men naar eigen voorkeur er enkele voor het voetlicht brengen. De kwestie is echter niet: wat is er mogelijk met de Ammonieten gebeurd? De kwestie is: wat is er feitelijk met hen gebeurd? Wij moeten niet onze verbeelding raadplegen maar de aardkorst, die mét deze dieren ook hun sporen van hun leefmilieu heeft bewaard.

Ook hier kan men aan zijn fantasie de geologisch-vrije teugel laten. Door bergen te laten verrijzen, wordt de zee tot land en stierven deze typisch-mariene dieren uit. Later werd land weer zee, maar de Ammonieten vonden in de nieuwe zee niet meer de flora en fauna terug die zij als voedsel nodig hadden. Vulkanen spuwden gifgassen uit, er verscheen een Super-nova, de kosmische straling nam toe, enz., enz. Of er brak een virus-epidemie uit onder de Ammonieten, zoals de myxomatose bij de konijnen.

Al deze „verklaringen” zijn onvoldoende,

— deels omdat zij locale evenementen opvoeren, die alleen de plaatselijke groep van de Ammonieten kunnen treffen. De vraag is echter waarom *alle* Ammonieten van de aardbodem verdwenen zijn tegen het einde van het mesozoïcum.

— deels omdat het algemene verschijnselen zijn geweest, die de vraag openlaten waarom nu juist *de Ammonieten* moesten afhaken.

Wij zullen, hoe dan ook, de typisch-eigen levensvorm van deze dieren moeten raadplegen. Ofschoon de reeds eerder opgesomde morfologische verschilpunten ons in de steek laten, moeten wij toch de vorm van deze dieren blijven bevragen; de vorm is immers het enige dat van henzelf bewaard is gebleven. Wij zullen bovendien de Ammonieten-vorm moeten blijven vergelijken met de Nautilus-vorm. Bij alle verwantschap in bouw en levenswijze tussen Nautiloiden en Ammonoiden valt de aandacht dan op een opmerkelijk *verschil in grootte*.

De Nautilus-achtigen zijn altijd klein gebleven. Hun diameter bedraagt maximaal 20 cm. Zoals alle dieren zijn de Ammonieten klein begonnen, vanaf 1 cm in hun bloeitijd bereiken de meeste Ammonieten een doorsnede van 10 - 30 cm. De latere Ammonieten vertonen echter een neiging tot gigantisme (afbeelding 10). Het grootste exemplaar bevindt zich in Amerika; zijn doorsnede bedraagt 3 meter. In Münster bewaart men een exemplaar van *Parapachydiscus seppenradensis* (Landois) (afb. 11), waar iedere mens zich recht op achter verschuilen kan. In een gang van het Nationaal Museum te Praag trof ik een Ammoniet die geen mens kan optillen. Mijn eigen collectie uit Luxemburg bevat een exemplaar dat de doorsnede heeft van een autoband en een aantal fragmenten die wijzen op de omtrek van een vrachtautoband. Naar mijn vermoeden hebben deze giganten gevolg gegeven aan een wiskundige wetmatigheid die besloten is in de groei van de Ammonieten-spiraal.

Er zijn twee typen van groei.

Men kan vooreerst groeien door toename *met eenzelfde bedrag* in gelijke tijden. In een grafiek weergegeven, verschijnt dan een rechte lijn (afbeelding 12). Vandaar de naam: lineaire groei. „Een kind, dat jaarlijks 1 centimeter groter wordt, groeit



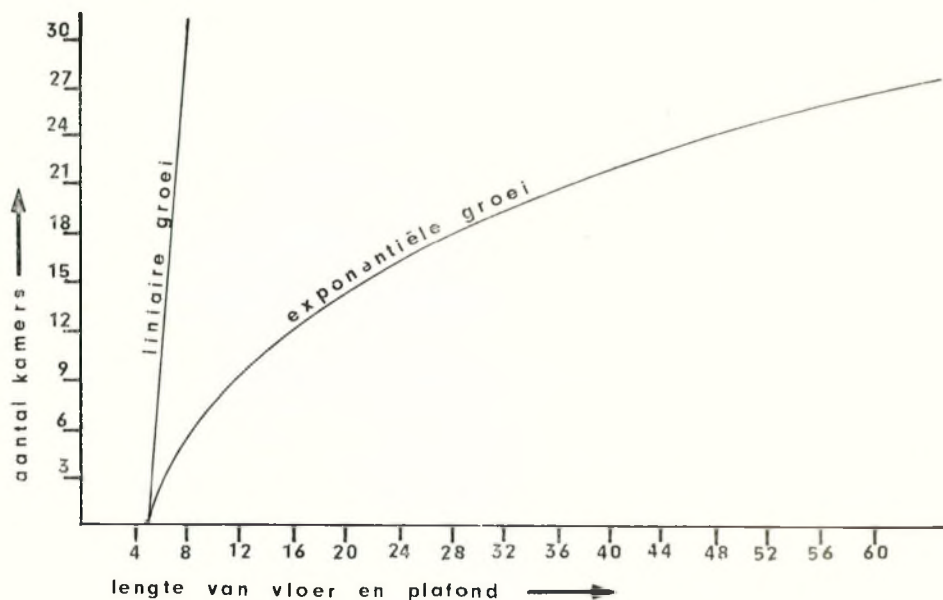
Afb. 11

*De grootste ammoniet ooit in Europa gevonden, Parapachydiscus seppenradensis (Landois, 1895) (syn. Parapuzosia s.), afkomstig uit het bovenkrijt nabij Seppenrade in Westfalen. Het origineel van deze reuzenammoniet staat in het Landesmuseum für Naturkunde in Munster; afgietsels in het Geologisch Paläontologisch Museum eveneens in Munster en voor het Natur-Museum Senckenberg te Frankfurt. Ondanks de reeds formidabele omvang ontbreekt nog de laatste omgang. Foto Landesmuseum für Naturkunde te Munster.*

lineair".<sup>1)</sup> Een ander groeitype verschijnt grafisch als een kromme lijn. Zulk een curve duidt op een toename met *een vast percentage* in gelijke tijden. Dit soort toename wordt exponentiële groei genoemd.<sup>2)</sup> „Een verzameling gistcellen, waarvan elke cel zich elke 10 minuten in twee cellen deelt, groeit exponentieel.“<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Citaat uit het *Rapport van de club van Rome*, Utrecht, 1972, p. 32.

<sup>2)</sup> Het woord „exponentieel“ is ontleend aan de wiskunde. Elk getal kan worden uitgedrukt in een grondgetal, verheven tot een bepaalde macht (de exponent). Het natuurlijke grondgetal  $e = 2,71828$ . Bij rekenkundige toename van de exponenten van  $e$  nemen de getallen procentueel (en niet lineair) toe. M.a.w. bij lineaire toename van de exponenten van  $e$  nemen de getallen exponentieel toe.



Afb. 12

Grafische voorstelling van het verschil tussen lineaire en exponentiële groei. Bij een groter wordend aantal kamers (vertikale lijn) wordt de vloer telkens met 10 cm verlengd (lineaire groei), terwijl het plafond telkens met 10% toeneemt (exponentiële groei).

Het verschil tussen lineaire en exponentiële groei ligt in het al of niet meedoen van het reeds voorhandene bij de nieuwe toename. Bij de lineaire groei maakt het niets uit of de voorgaande groei pas begonnen of bijna voltooid is; onafhankelijk hiervan komt er steeds dezelfde portie bij.

Bij de exponentiële groei daarentegen draagt alles wat reeds eerder gegroeid was, actief bij tot de verdere uitbouw.

Dit aandeel van de voorafgaande aanwinsten in het produktieproces noemt men in het cybernetisch spraakgebruik: positieve terugkoppeling (feed-back). In de geldmarkt heet het: samengestelde interest. Voor de Ammoniet komt het hierop neer, dat elke nieuwe kamer procentueel langer, wijder en volumineuzer wordt.

Tal van processen in het levend weefsel zijn gekenmerkt door exponentiële groei. Wanneer een orgaan aan één kant exponentieel groeit, komt de exponentiële curve niet enkel op papier te voorschijn, maar ook in de uiterlijke gestalte van het orgaan zelf. Dit is het geval bij de slagstanden van de olifant en van de uitgestorven mammoeth (tanden van 4 à 5 meter), bij wie de exponentiële groei zich concentreerde aan de onderzijde van de tand. De bek van de papegaai wordt door verhoogde exponentiële groei aan de bovenkant naar beneden gekromd. De spiraal van de slakkenhuizen ontstaat door maximale exponentiële groei aan de buitenomtrek.

De strepen op de Nautilus-schaal zijn dubbel-gebogen; dit wijst op sterke exponentiële groei aan de zijkanen en iets gereduceerde exponentiële groei aan de buitenomtrek.

Ook bij planten wordt de exponentiële groei soms zichtbaar; zo b.v. in de dennenkegel, die zijn zaadschubben in spirale rijen rangschikt en bij de zonnebloem, die zijn vruchten in spiralen inplant op de bloembodem. Idem bij de bladinplanting op de stam van de ananasvrucht. De opsporing en analyse van mathematische verhoudingen in de vorm van organen is de blijvende verdienste van d'Arcy Thompson.<sup>1)</sup> Wie een kamer bewoont van 5 bij 5 meter, kan zich een beeld vormen van de wijze waarop een Ammoniet zijn spiraal uitbouwt, door zich voor te stellen dat de vloer steeds in dezelfde richting 10 cm wordt verlengd, terwijl het plafond telkens met 10% toeneemt (afbeelding 12). Bij de negende uitbreiding is het plafond reeds tweemaal zo lang als de vloer, d.i. een halve winding van de spiraal is voltooid. Bij uitbreiding 18 is het plafond 4-maal zo lang als de vloer: een hele winding van de spiraal; bij uitbreiding 23: het plafond = 6 maal de vloer = 1½ winding; bij uitbreiding 26: het plafond = 8 maal de vloer = 2 spiraalwindingen. Kortom, bij voortgezette exponentiële groei neemt de toename duizelingwekkende proporties aan.

#### DE INEENSTORTING

Aangezien alle aardse leven eindig is, wordt ergens een grens getrokken aan zijn expansie. Bij overschrijding van de bovengrens volgt even plotseling als onverbiddeijk de algehele ineenstorting. Ongeremde exponentiële groei koerst regelrecht af op de bovengrens en op de ondergang, die ingebouwd is in dit procédé.

Wat is de maximale grootte die een Ammoniet met zijn materiaal kan halen? Dit hangt af van de druk- en trekvastheid van het schaalmetaal, van het bereik van zijn zenuwstelsel om de verspreide organen te coördineren, van de pompkracht van zijn hart, van de capaciteit van zijn vier kieuwen, van het vermogen om zuurstof te binden aan het hemocyanine van zijn bloed, enz. Zonder zich in deze speculaties te begeven, hebben de Ammonieten zich experimenteel vergewist van de bovengrens van hun kunnen. Hun ineenstorting was een ingebouwde ondergang. Stellig waren de Nautiloiden evenzeer aan de verzoeking van het gigantisme blootgesteld als de Ammonieten. Zo heeft b.v. *Cameroceras* uit hun bloeitijdperk, het Siluur, een doorsnede bereikt van 10 meter. *Titanoceras*, uit het Carboon van Texas, was een Nautiloid van 1 meter doorsnee. Maar dit zijn uitschieters. Over het algemeen zijn de Nautiloiden klein gebleven, zelfs kleiner dan de recente Nautilus. In de vaktaal van de cybernetica heet dat, dat zij tijdig negatieve terugkoppelingsprocessen op gang hebben gebracht. Deze matiging hangt stellig samen met hun leven op grotere diepten. Naarmate men zich verder van de oppervlakte verwijderd, daalt n.l. de temperatuur van het zeewater voortdurend. Fysiologen zijn vertrouwd met exponentiële groei, die bij het afnemen van de temperatuur tot lineaire groei overgaat en later tot stopzetting van alle groei.

Samen met de Ammonieten hebben ook de reptielen tijdens het mesozoicum geexperimenteerd met reuzengroei. Samen met de Ammonieten zijn deze Dinosauriërs

<sup>1)</sup> J. W. d'Arcy Thompson, *On Growth and Form*, Cambridge, 1942.



ook ten onder gegaan tegen het einde van de geologische middeleeuwen. Evenals iedereen zijn de reptielen klein begonnen (50 - 60 cm). Men vindt ze vanaf het Boven-Carboon. Spoedig volgden dieren van 1,5 - 3 meter. Tijdens het mesozoicum waren zij heer en meester in de lucht, te land en ter zee, van het poolgebied tot de evenaar. Nooit heeft een vogel de afmetingen bereikt van de toenmalige vlieg-reptielen (Pterosauriërs, o.a. Pteranodon met een spanwijdte van 8 meter). Menige Dinosauriër te land liep op 2 poten en hield door een staart zijn romp in balans. Men waant zich tussen de Dinosauriërs als verdwaald in een carnavalsoptocht: griezels van 25 meter, die hun smalle kop door het raam van de tweede verdieping konden steken; Mosasaurus met een schedel van 1,20 meter; Diplodocus met het beste deel van zijn hersenen in zijn bekken; Stegosaurus, bedekt met pantserplaten en een menigte stekels. Het kan niet op.

Zijn ook de Dinosauriërs ingestort door ongeremde exponentiële groei? Iemand die de skeletten bij de hand heeft, zou dit kunnen onderzoeken. De skeletten zijn wel nodig. Een ontregeling van de hormoonproductie bij deze dieren is natuurlijk wel een aardige vondst: men kan er zowel de bijbelse Goliath als deze mesozoïsche giganten mee verklaren. Aangezien hormonen echter niet fossiliseren, blijft men aangewezen op de skeletten die wél fossiliseren. Hoe zij overigens aan hun uitzonderlijk formaat gekomen mogen zijn, hun uitsterven heeft reeds velen op het denkbeeld gebracht, dat gigantisme het voorspel is van de ondergang.

#### DE KLEINE AMMONIETEN

Tussen de grote Ammonieten vindt men ook altijd kleine. Alle pogingen om de reuzenvormen te verklaren door gunstige milieufactoren, zijn op deze hardnekkige kleintjes gestrand. Ook het klein-blijven wordt van binnen uit geregisseerd. Het formaat van de Ammonieten wordt nl. mede bepaald door hun *sekse*.

De Ammonieten zijn van gescheiden geslacht. De wijfjes zijn eierbarend. Dit is algemeen bekend. Minder bekend is, dat de Franse zoöloog de Blainville (1840), leerling en opvolger van Cuvier, het vermoeden heeft geuit, dat de Ammonieten, evenals vele anderen weekdieren, seksueel dimorf zijn: de grote exemplaren zijn uitsluitend wijfjes, haar mannetjes blijven klein. De meeste paleontologen bleven lang sceptisch tegenover eventuele formaatverschillen op seksuele basis, totdat in 1963 twee onderzoekers, onafhankelijk van elkaar, seksuele dimorfie konden aantonen in hun materiaal. Toen in 1968 in Praag een internationaal symposium aan dit onderwerp werd gewijd, gaven de meeste paleontologen zich tenslotte gewonnen. <sup>1)</sup>

Het uitsterven van de kleine geslachtspartners van de grote Ammonieten is thans niet raadselachtig meer: als er geen wijfjes meer zijn, sterven de bijbehorende kleine mannetjes vanzelf uit.

Bij de huidige stand van het onderzoek is het nog niet zeker, dat seksuele dimorfie algemeen was bij de Ammonieten. Deze onzekerheid bestaat niet meer met betrekking tot de recente Nautilus: het wijfje heeft een wijdere schelp en 90 mondtentakels; het mannetje is smaller en heeft 60 mondtentakels. <sup>2)</sup> Voor de copulatie is dit op een of andere manier kennelijk handiger.

<sup>1)</sup> „Now most paleontologists agree that dimorphism in ammonites has been convincingly demonstrated as sexual”, G. E. G. Westermann, *Sexual Dimorphism*, Stuttgart, 1969, p. 250.

<sup>2)</sup> J.-Y. Cousteau, *Octopus and Squid*, London, 1973, p. 229.

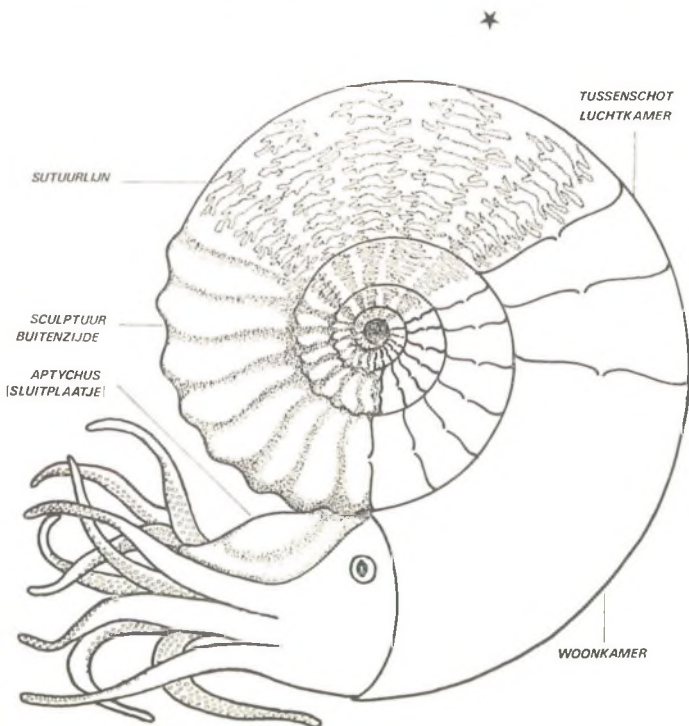
Indien de seksuele dimorfie niet algemeen was bij de Ammonieten of slechts een gering formaat-verschil teweegbracht (zoals bij Nautilus), moeten wij rekening blijven houden met kleine exemplaren die niet op seksuele basis klein gebleven zijn.

Waarom gingen ook deze dieren ten onder? Over deze vraag kan men voorlopig oeverloos blijven voortspeculeren. Het is denkbaar dat zij hun exponentiële groei tijdig gestopt hebben door een negatieve terugkoppeling in te schakelen bij de afdaling tot de koelere zeediepten (zoals Nautilus) of op een andere manier. Het raadselachtige uitsterven van de Ammonieten is in ieder geval te reduceren tot het uitsterven van de kleine Ammonieten die geen grote wijfjes hadden.

### GRENS EN MENS

Ammonieten en reptielen hebben tijdens de geologische middeleeuwen grootscheeps geëxperimenteerd met de grenzen van hun groei.

De huidige westerse mensheid is ook onderweg naar zijn bovengrens op menig gebied. Het Nederlands onderwijs heeft gekozen voor mammoethscholen; de vliegtuigindustrie produceert Jumbo's; de kleinere ondernemingen fusioneren; de torenflats en andere mastodonten van de miljoenensteden zijn aardig op weg naar de bovengrens van het menselijk-haalbare. Als dit zo doorgaat, zal experimenteel wel blijken waar deze bovengrens precies ligt. Inmiddels hebben de Arabieren één negatieve terugkoppeling ingeschakeld. Er zijn ook andere.



Reconstructie van een ammoniet, samengesteld door J. Tjalkens.

Het afsluitplaatje bestaat uit twee delen. De aptychi worden daardoor wel eens verward met tweekleppigen, te meer daar ze vrijwel altijd afzonderlijk worden aangetroffen, waarschijnlijk een gevolg van sortering door de stroming: de aptychi zinken, maar de lege ammoniet-schalen drijven door de luchtkamers.