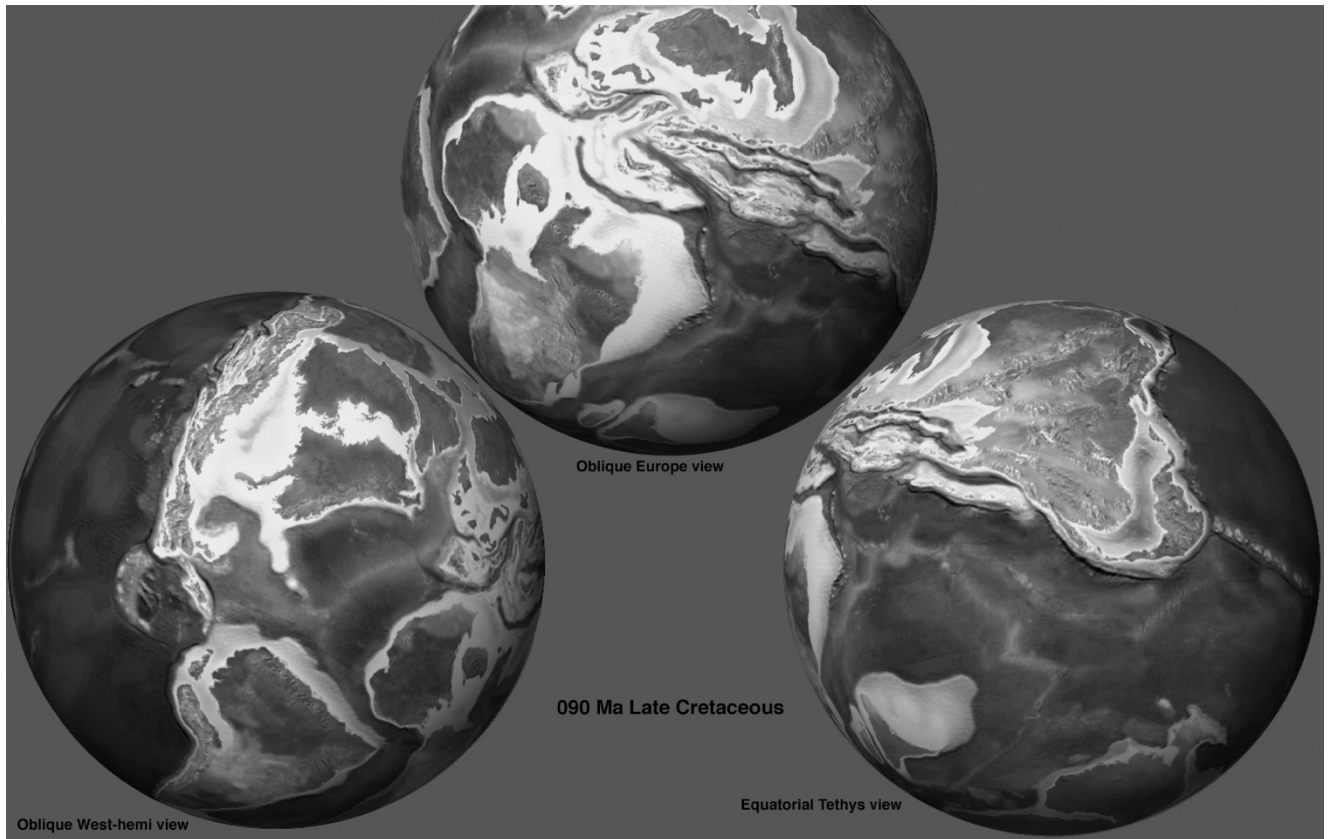




SYSTEEM AARDE: GEOLOGIE

Partim 1

INLEIDING GEOLOGIE

Partim 1

Prof. dr. Stephen Louwye

1^{ste} Bachelor Geologie

1^{ste} Bachelor Geografie en Geomatica

INHOUDSTAFEL

1. De geologische tijd

1.1. Algemeen

1.2. Relatieve datering

1.2.1. Het principe van de superpositie

1.2.2. Het principe van de oorspronkelijke horizontaliteit

1.2.3. Het principe van de oorspronkelijk laterale continuïteit

1.2.4. Het principe van de doorsnijdende relaties

1.2.5. Het principe van de insluitels

1.2.6. Het principe van de opeenvolging van de fauna's en flora's

1.2.7. Nonconformiteiten ('unconformities')

1.2.8. Correlatie

1.3. Absolute datering

1.3.1. Radiometrische methodes

1.3.2. Niet-radiometrische absolute dateringsmethoden

1.4. Hoofdindelingen

2. De Aardgeschiedenis

2.1. Het Precambrium

2.1.1. Het Hadeaan en het Eoarcheaan

2.1.2. Het Paleoarcheaan, het Mesoarcheaan en het Neoarcheaan

2.1.3. Het Proterozoïcum

2.1.4. Extinctie of het uitsterven van veel soorten

2.1.5. De Neoproterozoïsche extinctie

2.2. Het Fanerozoïcum

2.2.1. Algemeen

2.2.2. Het Paleozoïcum

2.2.3. De Paleozoïsche extincties

2.2.4. Het Mesozoïcum

2.2.5. De Krijt - Paleogeen overgang en extincties

2.2.6. Het Cenozoïcum

3. De geologische kaart van België

2.2.2. Het Paleozoïcum

Het Paleozoïcum is de oudste era van het Fanerozoïcum. De naam is afgeleid van het Grieks 'palaios' en 'zoön' die respectievelijk 'oud' en 'levend wezen' betekenen. Het begon 541 en eindigde 252 Ma geleden.

Tabel 3: Oorsprong van de naam van de periodes die het Paleozoïcum opbouwen

Periode	Oorsprong benaming	Auteur
Cambrium	Cambria, een Oudkeltisch koninkrijk dat in het huidige Wales en Noordwest-Engeland gelegen was.	A.Sedgwick
Ordovicium	De Ordovices, een Keltische stam die in de Romeinse tijd het noorden van Wales bewoonde.	C. Lapworth, 1879
Siluur	De Silures, een Keltische stam die Zuid-Wales en de Welsh Borderlands tot woongebied had.	R.Murchison
Devoon	Devon, een graafschap in Zuidwest-Engeland.	A. Sedgwick en R. Murchison, 1839
Carboon	De Engelse term carboniferous, die 'steenkoolhoudend' betekent.	W. Conybeare en W. Phillips, 1822
Perm	Het voormalige koninkrijk Perm, dat op de westelijke flanken van het Oeralgebergte.	R. Murchison, 1840-1841

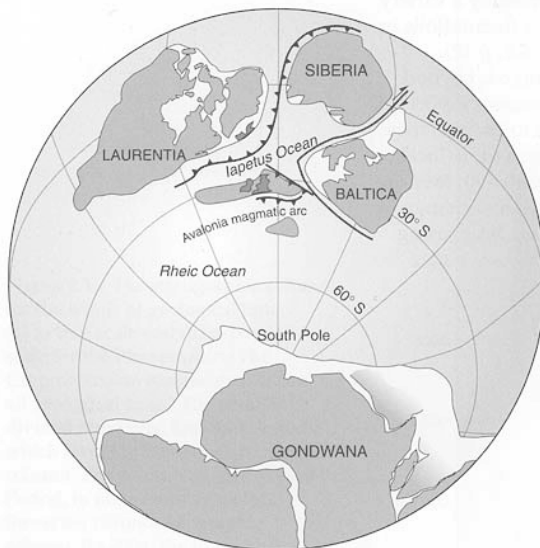
Het Paleozoïcum is een opeenvolging van zes periodes. Het gaat, van oud naar jong, om het Cambrium, het Ordovicium, het Siluur, het Devoon, het Carboon en het Perm. De meeste van deze benamingen zijn al in de eerste helft van de vorige eeuw door eminente Engelse geologen, zoals Adam Sedgwick (1785-1873) en zijn leerling Sir Roderick Impey Murchison (1792-1871), gedefinieerd. Ze herinneren aan landstreken of cultureel-historische gebeurtenissen in Groot-Brittannië (Tabel 3). De drie eerstgenoemde periodes (Cambrium tot en met Siluur) worden samengebracht in een informeel subera dat met de naam vroeg-Paleozoïcum wordt aangeduid. De laatste drie (Devoon tot en met Perm) vormen samen het informele laat-Paleozoïcum. Deze twee subera's hadden een vergelijkbare duur.

In het Paleozoïcum hebben een aantal grote gebergtevormingen plaatsgevonden. Sommige pulsen van deze orogenesen hadden enkel een lokale betekenis. Andere hebben grote delen van het aardoppervlak beïnvloed. Een geformaliseerde indeling is dus hoe dan ook kunstmatig. Om didactische redenen beperken we ons hier tot een opsomming van volgende Paleozoïsche tektonische gebeurtenissen (van oud naar jong):

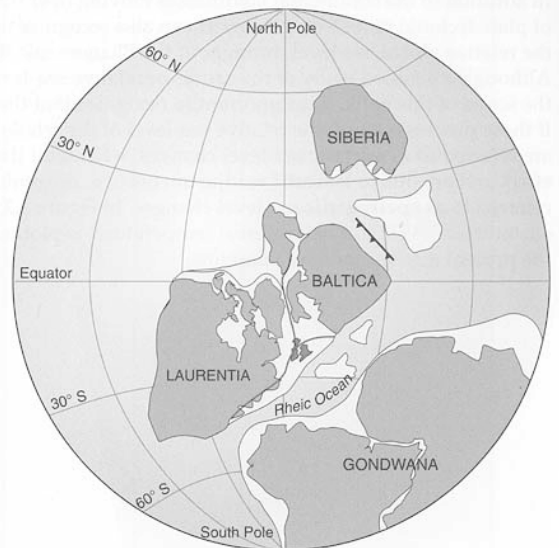
* de Caledonische orogenese (genoemd naar Caledonia, de oude naam van Schotland) greep plaats tussen het Siluur en het Vroeg-Devoon. Ze bereikte haar climax in het noordwesten van Europa (Groot-Brittannië, Scandinavië, Spitsbergen en Oost-Groenland) en werd veroorzaakt door het botsen van Laurentia en Baltica. In Schotland werd ze door de orogenese van de Grampians voorafgegaan. Ook de oudste gesteenten van België (het Massief van Brabant) zijn erdoor beïnvloed. De Caledonische orogenese resulteerde in de vorming van het grote continent Laurussia.

* de Acadische orogenese, die pas laat in het Vroeg-Devoon tot een einde kwam, heeft het gebied tussen Newfoundland en West-Virginia (met inbegrip van de Appalachen) sterk beïnvloed.

* de Hercynische of Variscische orogenese trad op in West- en Centraal-Europa en deinde uit naar het einde van het Carboon toe. De botsing tussen Gondwana en Laurussia lag aan de basis van deze orogenese, en modelleerde o.a. de structurele evolutie van onze Ardennen.



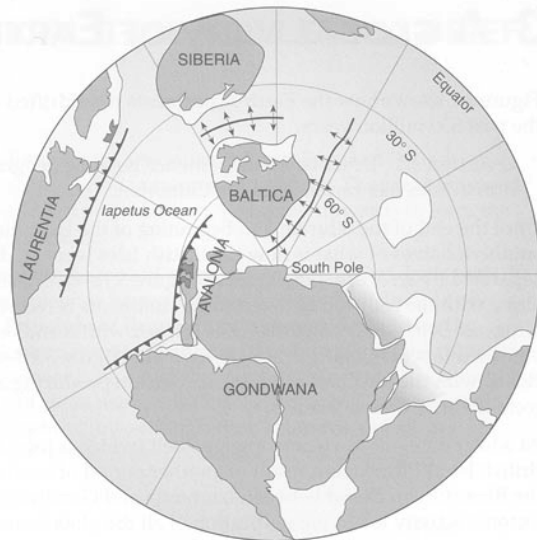
(c) LATE ORDOVICIAN–EARLY SILURIAN ~450–440 Ma



(d) MID-DEVONIAN ~375 Ma



(a) LATE PROTEROZOIC ~550 Ma



(b) EARLY ORDOVICIAN ~490 Ma

* de Alleghaniaanse orogenese speelde zich af in het oosten van Noord-Amerika (o.m. ter hoogte van de Appalachen), nl. tijdens het laat-Carboon en het vroeg-Perm. Ze is te paralleliseren met de Hercynische orogenese.

* de Oeraliaanse orogenese is enkel van belang voor de studie van Oost-Europa en Siberië. Ze had plaats in het Perm.

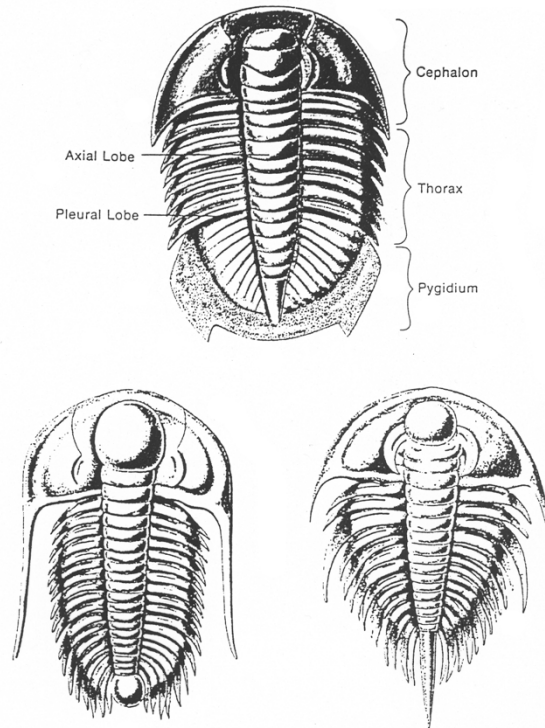
Voor de studie van de Belgische gesteenten zijn dus voornamelijk de Caledonische en de Hercynische orogenesen van belang. Ze veroorzaakten allerlei tektonische vervormingen en slechts sporadisch metamorfe verschijnselen in de gesteenten.

Bovenstaande figuren tonen de verdeling van land en zee tijdens het vroeg-Paleozoïcum. In het zuidelijk halfrond bevond zich Gondwana, een reusachtige landmassa waaruit zich later Zuid-Amerika, Afrika, Australië, Antarctica, India en vermoedelijk ook delen van China hebben afgescheiden. Dit supercontinent, waarvan de naam ontleend is aan een geologische provincie in India, lag dicht bij de toenmalige zuidpool. Vijf kleinere continentale massa's bevonden zich in de buurt van de evenaar.

In het vroeg-Paleozoïcum was de biologische activiteit op aarde voornamelijk beperkt tot de zeeën en oceanen. De kolonisatie van het land door de eerste primitieve planten greep slechts plaats

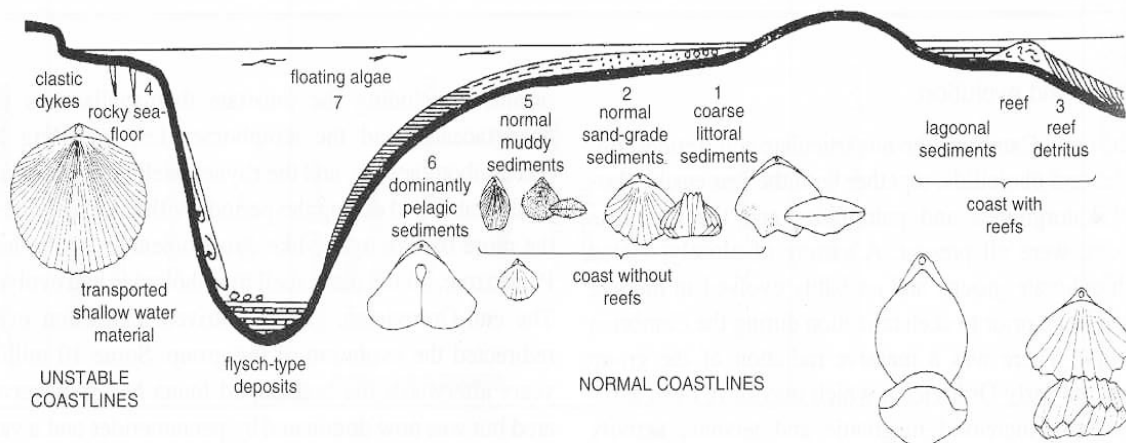
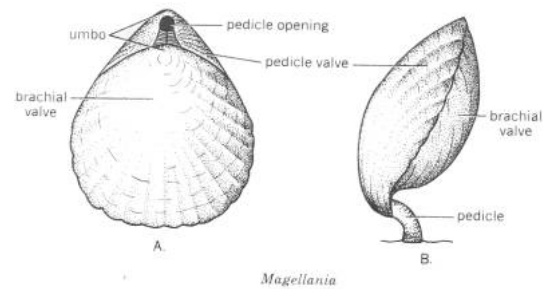
op het einde van het vroeg-Paleozoïcum. Meerdere groepen van mariene ongewervelde dieren, waaronder vooral de trilobieten, graptolieten, brachiopoden, bryozoa en mollusken te vermelden zijn, kenden een ongewoon sterke “bloei”. Stromatolieten kwamen nog voor, doch hun verspreidingsareaal werd zienderogen kleiner.

De Cambrische fauna werd onder andere beheerst door de trilobieten (of “drielobbigen”), een klasse van Arthropoda (geleedpotigen). Het exoskelet van de trilobieten bestaat uit bijna volledig uit calciet. Ze danken hun naam aan het feit dat bij de meeste soorten het lichaam longitudinaal uit drie lobben bestond: twee pleurale lobben en een axiale lob. Verder onderscheidt men een kopstuk, een thorax en een pygidium. De thorax en het pygidium van de trilobieten is gesegmenteerd. Hierdoor konden deze organismen zich oprollen als bescherming tegen predatoren. Heel wat trilobieten zijn daarom in opgerolde toestand aangetroffen. De lengte van trilobieten varieert tussen enkele mm en bijna 1 m. De meeste species waren echter niet langer dan 2 tot 7 cm. De meeste trilobieten hadden een benthische levenswijze, ze leefden en verplaatsten zich dus op de zeebodem. Sommige graafden zich in in het losse zeebodemsediment; een aantal soorten zwemde vrij rond in zee. Het waren mariene soorten want gefossiliseerde exemplaren zijn steeds in het gezelschap van zoutwaterorganismen (brachiopoden, crinoïden, koralen, enz.) aangetroffen. Sporen die door trilobieten tijdens het kruipen op de zeebodem zijn achtergelaten zijn in de sedimenten als ichnofossielen bewaard gebleven.

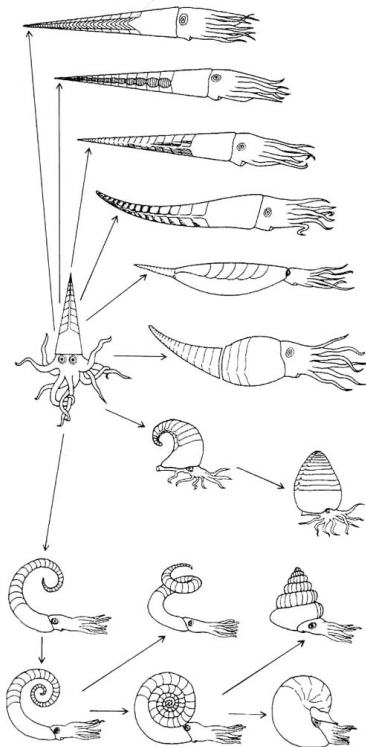


Veel Cambrische trilobietspecies kenden een zeer kort bestaan (1 Ma of minder). Om deze reden en mede omdat veel soorten gemakkelijk te identificeren zijn fungeren ze als gidsfossielen voor Cambrische strata. De trilobieten kenden hun grootste ontwikkeling en verbreiding in het laat-Cambrium, hoewel ze in het Ordovicium en het Siluur nog steeds wereldwijd een belangrijke rol bleven spelen. Na het vroeg-Paleozoïcum, wellicht door de opgang van de Cephalopoda en de vissen, verminderde de diversiteit. Dit neemt echter niet weg dat de grootste specimens in het Devoon zijn aangetroffen. Op het einde van het Perm waren ze volledig uitgestorven.

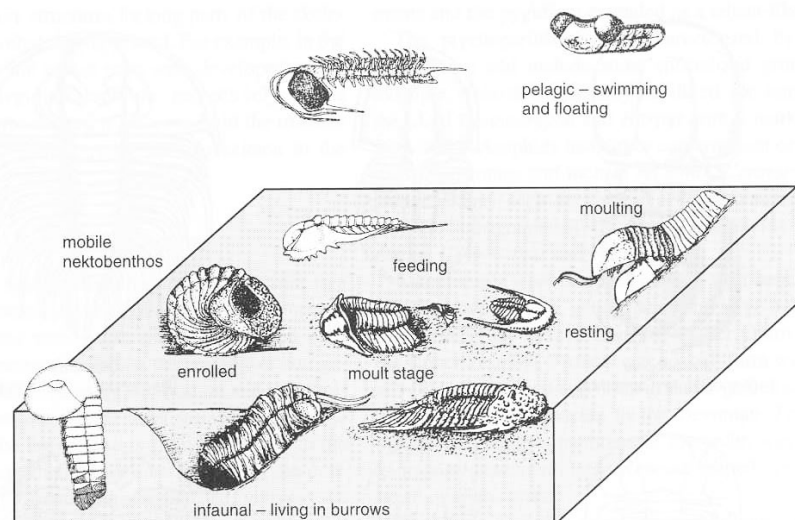
In het Cambrium maakten de Brachiopoda (armpotigen) hun opgang. De brachiopoden zijn mariene organismen die behoren tot het vastzittend benthos. Ze bezitten twee kleppen (een armklep en een voetklep), en zijn vastgehecht aan de bodem door middel van een voet. Voedsel vergaren ze door middel van een lofofoor. De schelp bestaat uit fosfaat of uit calciet. Hun afmetingen variëren meestal tussen enkele mm en een vijftiental cm. Recent zijn nog een 120-tal genera gekend, en fossiel enkele duizenden genera. Hun grootste diversiteit bereikten ze in het Paleozoïcum. Moderne brachiopoden worden over gans het aardoppervlak aangetroffen, vanaf de poolgebieden tot aan de evenaar. Hun leefgebied gaat van de vloedlijn tot op een diepte van 5650 m,



en ze voeden zich met micro-organismen en organisch afval. De larven van de brachiopoden hebben een planktonische levenswijze, en dit is waarschijnlijk de verklaring voor hun indrukwekkende regionale verbreiding tijdens het Fanerozoïcum. Hun grote verspreiding en diversiteit, tezamen met hun benthonische levenswijze maakt de Brachiopoda tot uitstekende instrumenten voor paleo-ecologische reconstructies. Hun maximale soortendiversiteit bereikten ze in het late vroeg-

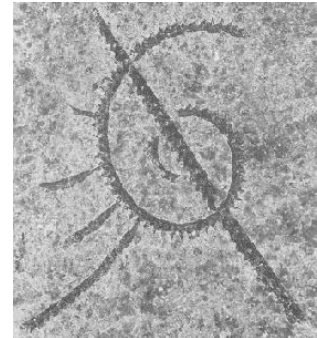


Life attitudes and external morphologies of the nautiloids.

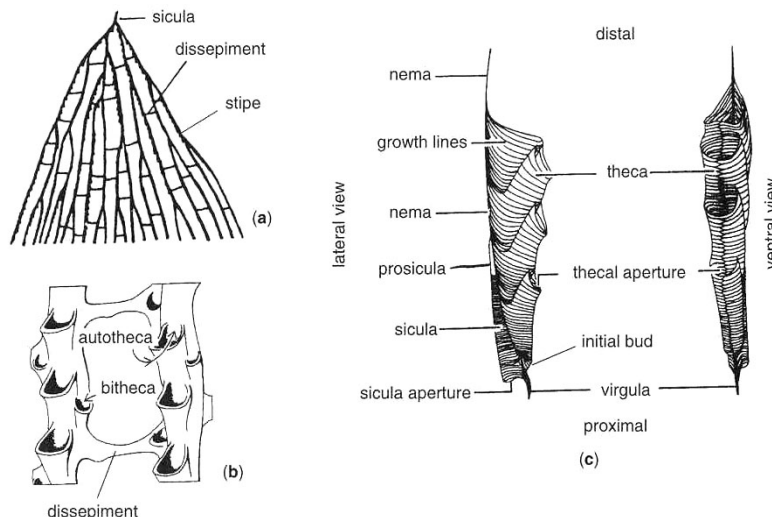


Paleozoïcum. *Lingula* is een infaunale brachiopodensoort die recent nog voorkomt in de wateren rond Japan. De oudste *Lingula*'s kwamen voor in het Cambrium. Men kan hier terecht van een "levend fossiel" spreken.

In het Ordovicium ontwikkelden zich talrijke genera van Cephalopoda (koppotigen). De Cephalopoda beschouwt men als de meest geëvolueerde mollusken. Hun naam danken ze aan het feit dat hun goed ontwikkelde kop geassocieerd is met de voet. Deze goed georganiseerde, zeer beweeglijke weekdieren ontpopten zich tot de meest vraatzuchtige dieren van die tijd. Het waren ook de eerste dieren met echt grote afmetingen. Terwijl de trilobieten nooit langer waren dan 1 m en de brachiopoden maximaal een 10 à 15 cm kent men Cephalopoda uit het onder-Paleozoïcum waarvan de lengte 10 m en meer bedraagt. In het Devoon begon hun teruggang. Huidige vertegenwoordigers zijn de veelarmige *Nautilus*, de pijlinktvis (*Loligo*), de *Sepia* en de *Octopus*.



Naast de trilobieten, brachiopoden en cephalopoden ontwikkelden zich tijdens het onder-Paleozoïcum nog tal van andere organismen in het mariene milieu. We denken hier op de eerste plaats aan de graptolieten, koralen, zeelelies (crinoïden) en andere stekelhuidigen, slakken (Gastropoda), bryozoa, wormen, sponzen en primitieve vissen. Ook de eerste landplanten verschenen in die subera voor het eerst op het toneel.



De naam graptoliet komt van het Grieks *graptos*, wat 'geschreven' betekent, en de term *lithos* ('steen'). Met enige verbeelding lijken sommige soorten enigszins op hiërogliefen. De graptolieten waren door een brede waaier van vormen gekenmerkt alhoewel het merendeel dendritisch of vertakt was, en eruitzag als de rand van een zaag of als een stemvork. Hun overblijfselen zijn in het verleden dikwijls ten onrechte als plantenresten

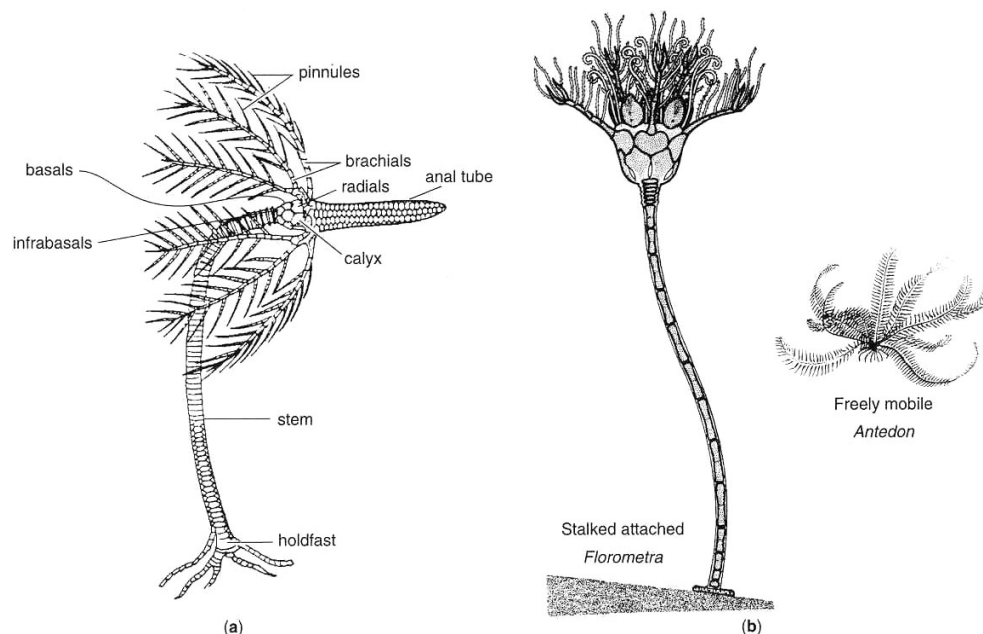
geïdentificeerd. De oudste graptolieten bezaten een dendritische morfologie en komen voor vanaf het vroeg-Cambrium. De eenvoudiger morfologieën verschijnen in het Ordovicium. De graptolieten sterven definitief uit in het Carboon. De weke delen van deze kolonievormende mariene organismen waren door een skelet van scleroproteïne beschermd. Het merendeel van de graptolieten kende een planktonische levenswijze. Slechts enkele soorten uit het vroeg-Paleozoïcum hadden een sessiele levenswijze.

Na afsterven kwamen ze op de kleiige diepzeebodem, en heden ten dage vinden we fossiele graptolieten vooral terug in donkergekleurde schieferige sedimenten als afdrukken. Naast tafonomische effecten waren ze waarschijnlijk te broos om in grofkorrelige sedimenten (bv. zanden) bewaard te blijven.

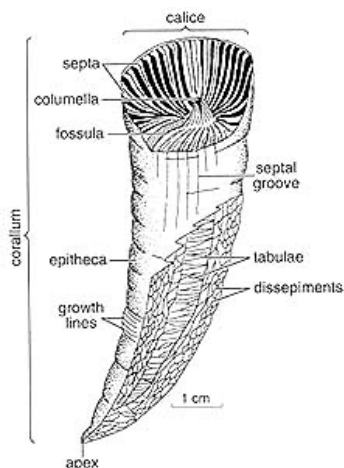
Veel graptolieten dreven bovenaan in de waterkolom, waardoor ze snel over zeer grote afstanden werden getransporteerd. Ze evolueerden ook heel snel. Deze twee factoren verklaren waarom het zeer goede gidsfossielen zijn. De levensduur van heel wat species bedroeg hooguit 1 Ma. Dateringen en stratigrafische correlaties die met graptolieten worden uitgevoerd zijn bijgevolg vaak preciezer dan deze die beroep doen op radiometrisch onderzoek. Op bepaalde tijdstippen in het vroeg-Paleozoïcum waren deze mariene organismen wereldwijd terug te vinden. Hun wijze van voorkomen

doet onwillekeurig denken aan die van het Sargasso-wier dat sliertvormig, in grote velden en gestuwd door oceanische stromingen, drijft op de huidige Sargasso-zee, in de Atlantische Oceaan.

Crinoïden zijn mariene organismen met een skelet dat uit calcietplaatjes bestaat. De oudste soorten dateren van het Vroeg-Ordovicium en ze wisten zich tot op heden te handhaven. De verspreiding van zowel de moderne als fossiele soorten is globaal. In het Paleozoïcum waren ze zó massaal aanwezig dat hun overblijfselen op sommige plaatsen zeer dikke kalksteenpakketten vormen (tot 50 m). De meeste soorten leefden in groepsverband in tamelijk ondiep water in de shelfzee. Moderne species houden eveneens van klaar water en leven in groepen die uit ontelbare individuen bestaan. De populaire naam van de crinoïden is 'zeelolie', wanneer het vastzittende exemplaren betreft, en men spreekt van 'gevederde ster' als het om rondzwemmende soorten gaat. Crinoïden maken deel uit van de Echinodermen (= Stekelhuidigen), waartoe ook de zeeëgels en de zeesterren worden gerekend. De meeste fossiele crinoïden waren met behulp van een gelede buigzame steel, waaronder zich een dikke "wortel" of een voet bevond, aan de zeebodem vastgehecht. De lengte van de steel bedraagt enkele cm tot ca. 20 m. In doorsnede was hij cirkelvormig of vijfhoekig en samengesteld uit talrijke, op elkander gestapelde discussvormige platen. Bovenaan bevond zich een soort kelk (calyx), waaraan armen vastzaten. Meestal waren er vijf of tien armen. Hun functie bestond erin het water te filteren. Bij het afsterven van het organisme viel het in kleine, afzonderlijke kalkschijfjes uiteen. De lithografische kalksteen van Solnhofen uit Duitsland, die vorige eeuw goede



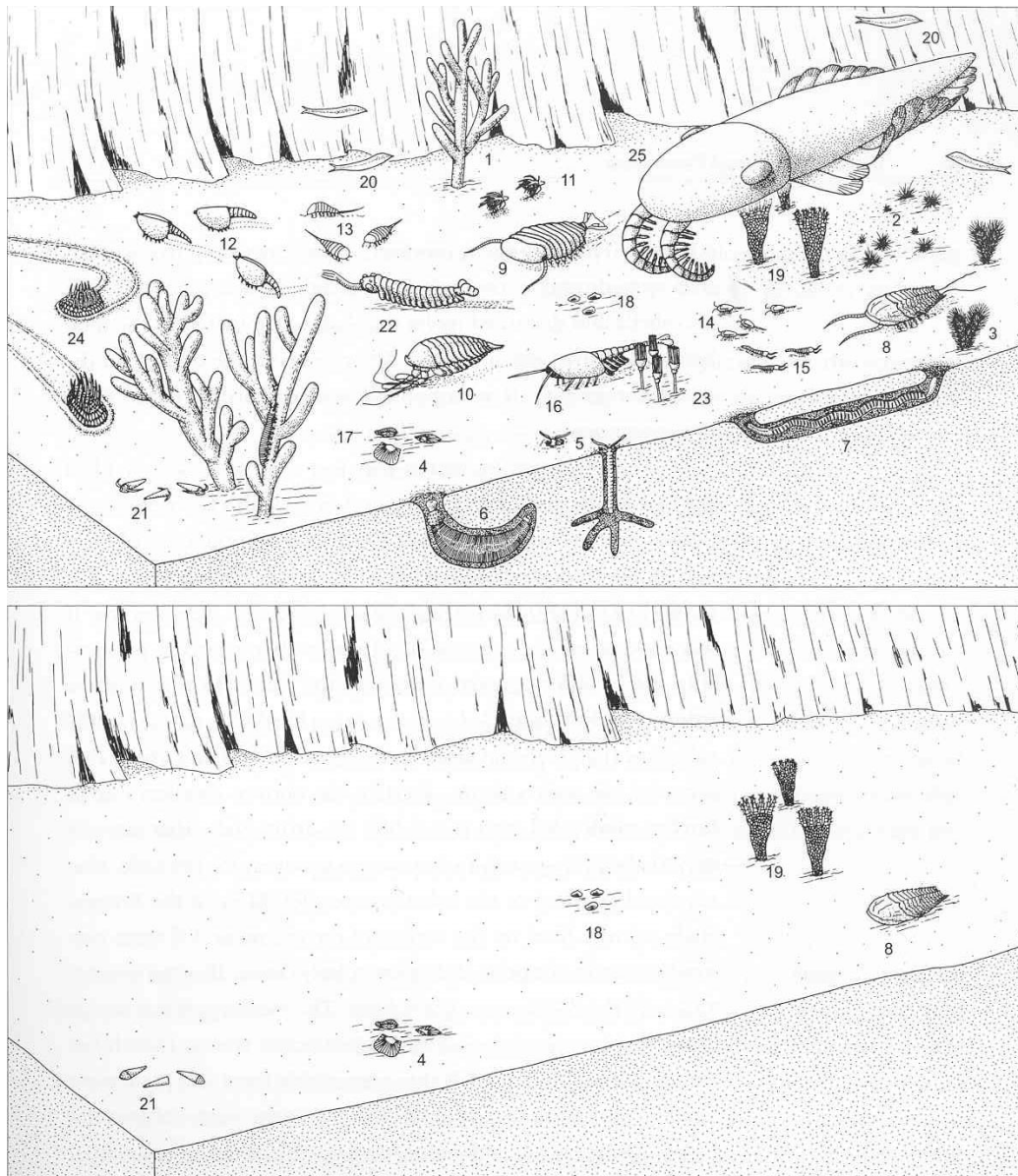
diensten heeft bewezen in de lithografie, bevat talloze resten van vrijzwemmende crinoïden. Hij dateert van het Laat-Jura. Ook de kalkstenen uit het Carboon in Zuid-België bevatten veel overblijfselen van crinoïden.



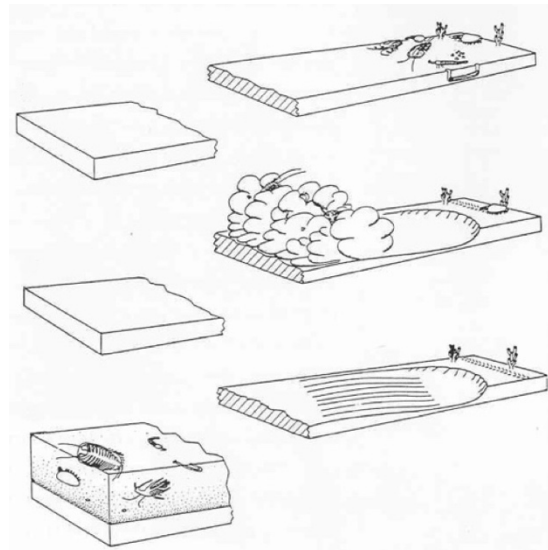
Korallen zijn vrij eenvoudige, weke mariene dieren die, zolang ze leven, een hard calcietskelet (Paleozoïcum) of aragonietskelet (Meso- en Cenozoïcum) afscheiden. Ze komen voor vanaf het Cambrium tot heden. Korallen behoren tot de Cnidaria, een groep waartoe ook de zeeanemonen en de kwallen behoren. Kwallen bestaan enkel uit weke delen en zijn bijgevolg zelden als fossiel bewaard. In geval van fossilisatie gaat het meestal maar om een afdruk. Korallen leven in kolonies (bv. *Hexagonaria*) of als afzonderlijke individuen (*Caninia*). Ze vormen vaak riffen waarbij ze in het gezelschap vertoeven van algen, sponzen, zeeëgels, brachiopoden, bivalven, gasteropoden en

trilobieten. Veel koralen leven in symbiose met algen. De symbiose met de zooxanthellen is een gekend voorbeeld. Deze algen zijn endosymbionten die leven in de tentakels en de mond van de koralen. Ze recyclen er voedsel, dragen bij tot de skeletvorming van het koraal, en voorzien het van zuurstof, stikstof en organisch koolstof in ruil voor bescherming en steun. Koralen worden gebruikt voor paleo-ecologische reconstructies. Slechts enkele species uit het Carboon zijn gidsfossielen en kunnen gebruikt worden voor biostratigrafische dateringen.

Op de Kicking Horse Pass, op een hoogte van 2300 m, ontsluit de Burgess Shale in het Canadese gedeelte van Rocky Mountains (British Colombia). Het is hier dat op het einde van 1909 en in de daaropvolgende jaren door Charles D. Walcott, toenmalig secretaris van het Smithsonian Institution in Washington (VSA) en expert in Cambrische fossielen, één van de belangrijkste fossiele fauna's van het onder-Paleozoïcum is blootgelegd. De site leverde meer dan 60.000 midden-Cambrische (515 Ma) fossielen op, waaronder 120 soorten weke en zeer lichtgepantserde dieren met ongemineraliseerd skelet. Opmerkelijk is dat trilobieten slechts een ondergeschikte rol spelen. Door hun sterk gemineraliseerd exoskelet hebben zij nochtans een grote kans op fossilisatie, en ze vormen dan ook één van de belangrijkste componenten op "gewone" vindplaatsen, waar moeilijk fossiliseerbare dieren niet aanwezig zijn. Dit is een illustratie van het erg onvolledige en vertekende beeld dat "gewone" vindplaatsen geven, en onderstreept het belang van tafonomische effecten.



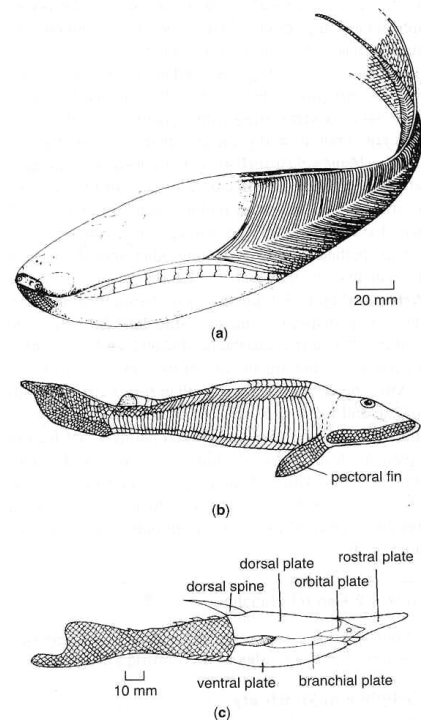
In 1981 werd de oorspronkelijke Burgess Shale localiteit door UNESCO tot "World Heritage Site" uitgeroepen, hetgeen het belang van de site aangeeft. Het onderzoek van de Burgess Shale en de nabijgelegen vindplaatsen gaat nog steeds door en draagt mee bij tot de ontrafeling van één van de meest fascinerende biologische vraagstukken, nl. de vroege radiatie en evolutionaire geschiedenis van de Metazoa. Vele van de typische Burgess Shale organismen zijn beperkt tot het midden-Cambrium en komen niet voor in jongere afzettingen. Wel heeft een beperkt aantal typische Burgess Shale organismen wel degelijk zeer nauwe verwanten in latere tijden.



De fauna van de Burgess Shale, waartoe diverse groepen van geleedpotigen, sponzen, zeelilies, zeekomkommers en wormen behoren, bewijst dat de Cambrische zeeën krioelden van soms zeer complexe diersoorten en het mariene leven al van bij de aanzet van het Paleozoïcum een hoge graad van evolutie bereikte. Hij maakt ook duidelijk dat reconstructies van vroegere leefgemeenschappen vaak zeer onvolledig zijn. Het aantal diersoorten met weke delen oversteeg immers sterk dat van de species met harde delen en daarenboven waren de weke diersoorten meer gevarieerd dan deze die uitgerust waren met een skelet. De zwarte Burgess schievers zijn afgezet in een anaëroob bekken, dat zich aan de voet van een kalksteenklif bevond. Door het gebrek aan zuurstof in het milieu had de Burgess fauna weinig of geen vijanden. Ook bacteriën, die in normale omstandigheden de afbraak van weke

weefsels voor hun rekening nemen, en aasetende dieren zijn in een dergelijk milieu niet aanwezig. Dit alles verklaart waarom deze unieke fauna veel fossielen heeft achtergelaten.

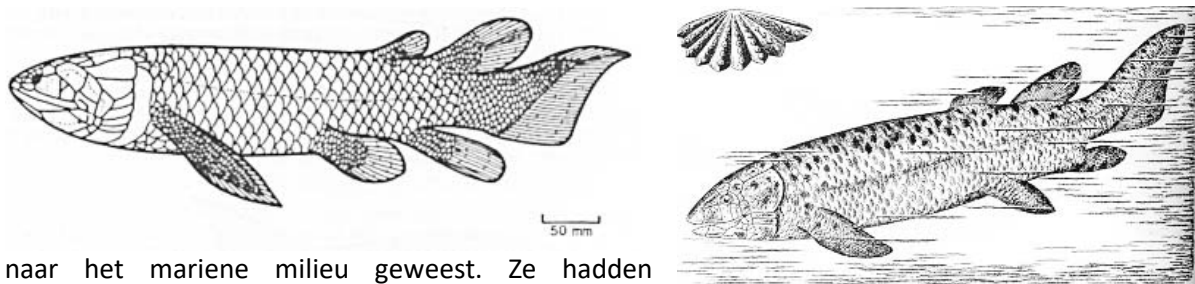
De kaakloze vissen (Klasse Agnatha) uit het Cambrium behoren tot de eerste vertebraten. Het waren vrij kleine dieren met een gestroomlijnd lichaam zonder gepaarde vinnen. Ze hadden geen benig skelet, maar een kraakbeenskelet dat niet fossiliseert. Hun lichaam was echter bedekt met benige platen die wel teruggevonden worden in de fossieleninventaris, vandaar de benaming Ostracodermata. De Agnatha verdwijnen quasi volledig op het einde van het Devoon. Recent kennen we nog een veertigtal soorten waaronder de lampreien en de prikken. Vissen met kaken komen reeds voor in het Vroeg-Devoon. Ze bezaten een stevig pantser van harde benige platen dat het voorste deel van het lichaam beschermde (Klasse Placodermi). De placodermen waren gevreesde predatoren, sommige zoals *Dunkleosteus* bereikte afmetingen van 10 m en meer. De Acanthodii komen voor vanaf het midden-Siluur tot in het vroege Perm. Het waren gestroomlijnde, kleine (max. 20 cm) vissen met



Early agnathan fishes. (a) *Sacabambaspis* from the mid Ordovician of Brazil, the oldest well-preserved fish; (b) the osteostracan *Hemicyclaspis* from the Devonian; (c) the heterostracan *Pteraspis*, also from the Devonian.

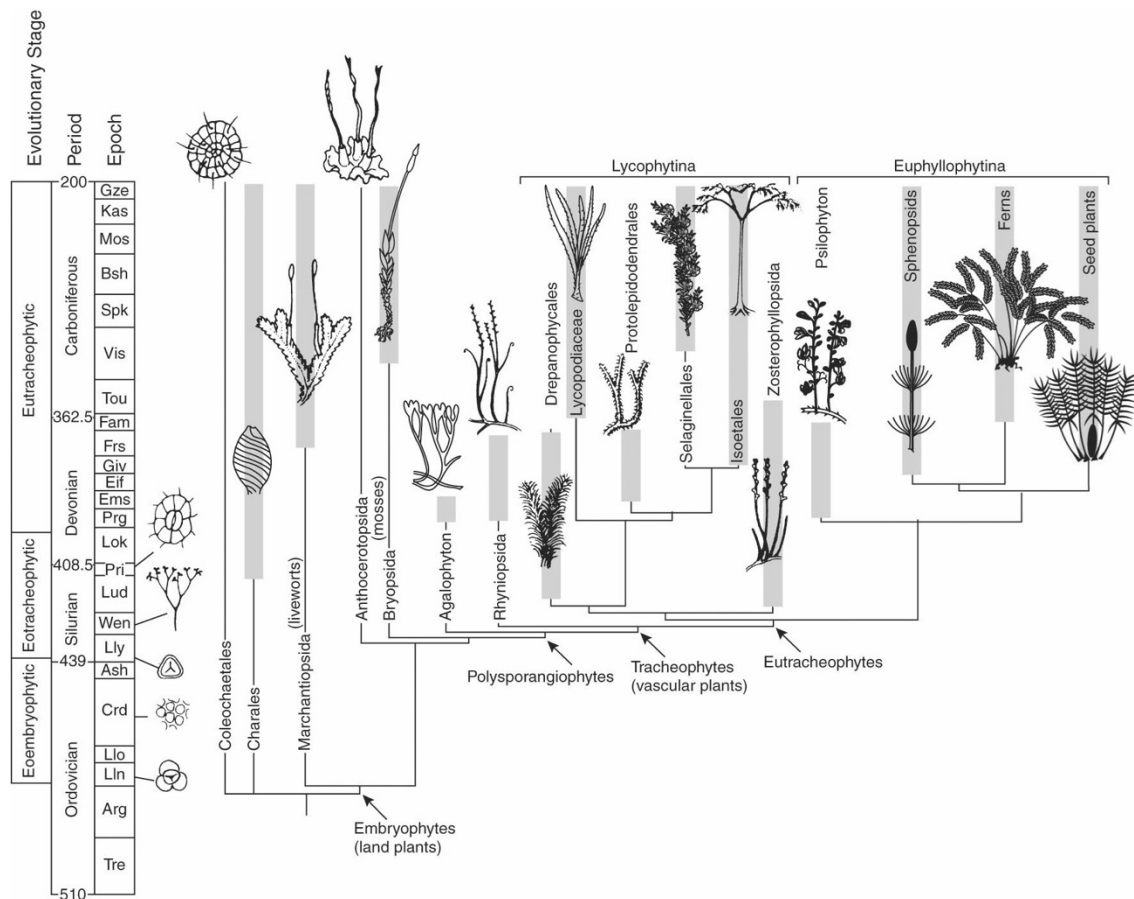
talrijke stekelige vinnen. Waarschijnlijk zwommen ze in scholen, en men neemt aan dat hun basisvoedsel bestond uit kleine arthropoden en plankton.

In het Midden-Devoon treffen we de eerste kraakbeenvissen aan (Klasse Chondrichthyes), en deze kunnen we beschouwen als de voorlopers van onze moderne haaien en roggen. Ongeveer tegelijk ontstonden de beenvissen (Klasse Osteichthyes), waarin men 2 grote groepen onderscheidt: de straalvinnigen en de kwastvinnigen. De straalvinnigen kenden in het Devoon nog een bescheiden diversiteit, en het is pas in het Mesozoïcum dat ze een grote radiatie kenden. Ze zijn de voorlopers van onze moderne beenvissen. Tot de kwastvinnigen uit het Devoon behoren de longvissen en de Rhipidistia. Het waren oorspronkelijk zoetwaterdieren, en pas veel later is er een bescheiden migratie



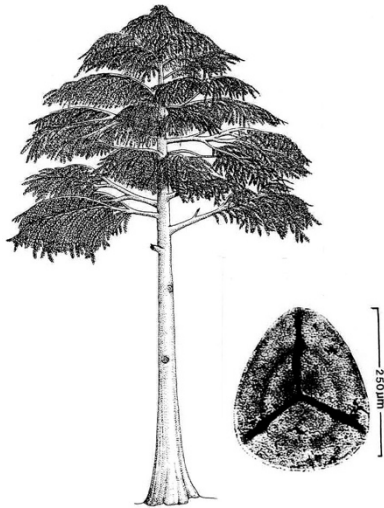
naar het mariene milieu geweest. Ze hadden karakteristieke gepaarde vinnen die geen stralige organisatie vertoonden. De beentjes in de vin zaten aan het lichaam vast door middel van één enkel been.

Het is vanuit deze groep dat de evolutie naar de eerste tetrapoden heeft plaatsgevonden. Heden kennen we nog 3 soorten longvissen en de coelacanth *Latimera*. Lange tijd dacht men dat de coelacanth uitgestorven was op het einde van het Mesozoïcum, doch in 1938 heeft men een exemplaar



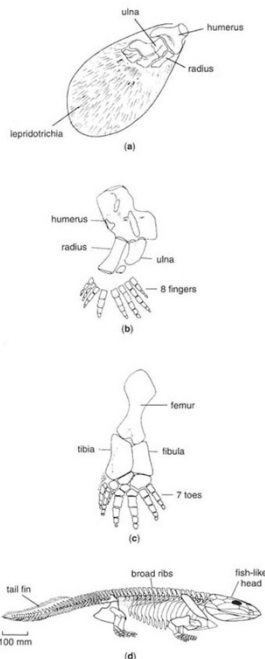
opgevist in de Indische Oceaan ten oosten van Afrika. Men kan terecht van een levend fossiel spreken. De recente longvissen komen voor in Zuid-Amerika, Afrika en Australië. De geografische verspreiding van de drie soorten is indicatief voor het opbreken van Pangea.

Al eerder is vermeld dat de oudste levensvormen meer dan 3 miljard jaren geleden in de zee zijn ontstaan. De continenten bleven veel langer dan de oceanen onbewoond. De kolonisatie van het land door planten en dieren kwam pas op het einde van het Siluur echt op gang en beperkte zich aanvankelijk tot estuaria en andere drassige omgevingen. Binnen een, van geologisch standpunt uit, korte tijdspanne (hooguit 50 Ma), die volgde op de eerste kolonisatie van het land door kleine landplanten, onderging de flora een grote diversificatie en ontstonden de eerste planten met een 'boomachtig' uitzicht. Vanaf het Vroeg-Devoon werd de bouw van de landplanten meer complex en namen hun afmetingen systematisch toe. Exemplaren van 20 cm hoog waren niet langer zeldzaam. Ze hadden echter nog altijd geen wortels. Water en voedende bestanddelen werden door de plant met behulp van rhizoïden opgenomen.



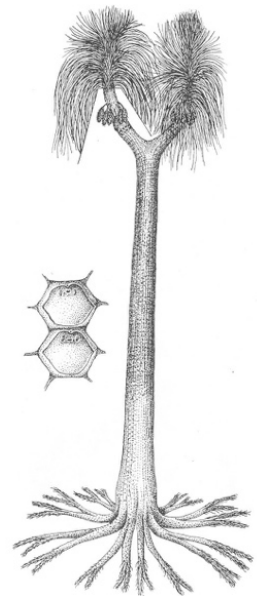
De eerste planten met echte wortels behoren tot het Midden-Devoon. Hun hoogte bedroeg hooguit enkele m. Sommige soorten hadden een groeiwijze die op die van een gewone boom geleek. Vanaf dit ogenblik werd de ontwikkeling van grote bossen een feit. Alomtebekend is de *Archaeopteris*, waarvan in Noord-Amerika veel, tot 10 m hoge verkiezelde boomstammen zijn teruggevonden. Sommige hadden aan hun basis een doormeter van 1,5 m. Het betreft hier één van de oudste boomsoorten ter wereld. Ze beschikte over echt hout en bladeren, en wordt geklasseerd bij de

progymnospermen, de voorlopers van de gymnospermen.



Matching fins and legs of the first amphibians. The pectoral fin of the Devonian rhipidistian fish *Eusthenopteron* (a) shows bones that are probable homologues of tetrapod arm bones, such as in the Devonian amphibian *Acanthostega* (b). *Acanthostega* had eight fingers, and *Ichthyostega* had seven toes on its hindlimb (c). (d) The early amphibian *Ichthyostega*.

Na de razend snelle evolutie van de landplanten in het Devoon is het Carboon veel meer door de diversificatie van reeds bestaande soorten dan door het verschijnen van nieuwe groepen gekenmerkt. Tijdens het Carboon lag een groot deel van het huidige Europa en Noord-Amerika dicht bij de evenaar; in deze gewesten ontwikkelden zich uitgestrekte bossen. Ze bevonden zich in plassen en moerassen die dicht bij continentale randen gelegen waren. Het grootste Carboonbekken is het paraliisch bekken dat zich uitstrekt van Ierland, over Engeland, België, Noord-Frankrijk, Nederland, Duitsland tot Polen. Zeespiegelschommelingen zorgden nu en dan voor het onderlopen van laaggelegen gebieden, waardoor regelmatig ook mariene sedimenten in deze context zijn afgezet. De Carboonvegetatie van Europa en Noord-Amerika is al geruime tijd, omwille van haar belang voor de steenkoolindustrie, in detail bestudeerd. *Lepidodendron* en *Sigillaria* behoorden tot de meest verspreide planten in de steenkoolmoerassen. Ze bereikten een hoogte van enkele tientallen meter en de diameter van de stam kon tot 2 meter bedragen.

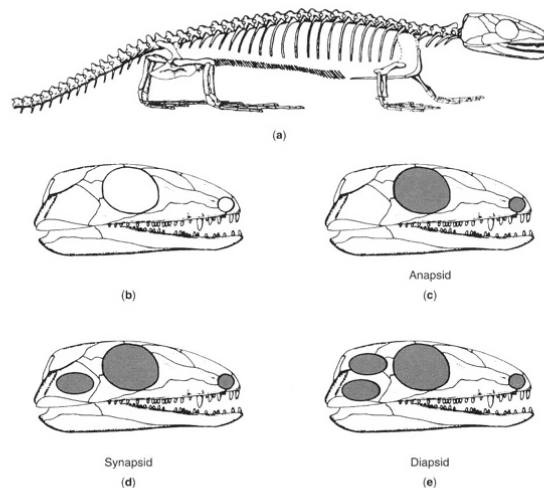


De eerste tetrapoden (amfibieën) verschenen op het toneel in het Frasniaan (Boven-Devoon), en waren geëvolueerd vanuit de beenvissen, meer bepaald de kwastvinnigen. De kwastvinnigen vertonen inderdaad

enige gelijkenissen met de oudste amfibieën. Het is immers mogelijk om gelijkenissen te vinden tussen de benige structuur van de pectorale vin van een rhipidistia (een kwastvinnige) en de voorpoot van een primitieve amfibie. De overgang naar landleven stelde talrijke problemen. De ademhaling vormde niet zozeer een probleem (we hebben met longvissen te maken), maar wel het wegvallen van de ondersteunende kracht van het water. In het water “weegt” een organisme virtueel niets, maar op het land dient het lichaam ondersteund te worden en moeten de interne organen beschermd worden, bijvoorbeeld in een ribbenkast. Eveneens diende het voortplantings- en osmosesysteem (voor de waterbalans) aangepast te worden. De kop van de primitieve amfibieën geleek nog sterk op die van een vis, en ze hadden een goed ontwikkelde staart. De soorten die eruit voortsporen waren zó talrijk en zó goed aan het leven op het vasteland aangepast dat de Carboonperiode vaak het ‘tijdvak van de amfibieën’ wordt genoemd. De explosieve ontwikkeling van deze organismen werd bovendien in de hand gewerkt door de weelderige plantengroei en het verschijnen van talloze insecten, de twee voornaamste voedingsstoffen van deze tweeslachtige dieren.

In het Carboon deden de eerste reptielen hun intrede. *Hylonomus* is het oudste reptiel en dateert van het midden-Carboon. Een prachtig bewaard exemplaar is gevonden in een fossiele, holle boom waarin het was gekropen om insecten te vangen en hierdoor vast kwam te zitten. *Hylonomus* lijkt nog sterk op een amfibie, doch vertoont reeds duidelijke kenmerken van reptielen (schedelmorfologie, astralagus aan de

hiel, etc.). De reptielen kenden een eerste radiatie tijdens het late Carboon, tijdens dewelke de amniote evolutielijnen ontwikkelden, gekenmerkt door het patroon van laterale openingen in de schedel. De Anapsida hebben geen laterale openingen, de Synapsida één en de Diapsida twee. Wat de reptielen betreft: tot de Anapsida behoren de primitiefste reptielen zoals *Hylonomus*, enkele reptielen uit het Perm en Trias, en de schildpadden; tot de Synapsida behoren de zoogdierachtige reptielen en de zoogdieren, en tot de Diapsida enkele primitieve groepen, zoals de hagedissen en slangen, de pterosauriërs, de dinosauriërs (en de vogels). Belangrijk is de ontwikkeling van het amniote ei, t.t.z. een ei bestaande uit een harde schaal die de uitwisseling van gassen toelaat, doch geen verdamping. Het amniote ei bestaat verder uit een embryozak, een zak voor de afvalstoffen, en een dooier als voeding. Door het amniote ei zijn de reptielen onafhankelijk van het aquatische milieu, hetgeen op het einde van het Paleozoïcum een verdere kolonisatie van het land toeliet. Pas tijdens het Perm kenden de reptielen een sterke radiatie, met als gevolg een verdringing van de amfibieën in talrijke niches. In het onder-Perm waren de pelycosauriërs – reptielen met een indrukwekkende “rugvin” – de belangrijkste carnivoren. Vanuit deze groep – de Pelycosauria – evolueerden de Therapsida, die aan de basis van de evolutie naar de zoogdieren liggen.



The earliest reptile, and early reptile evolution. (a), (b) The mid Carboniferous reptile *Hylonomus*, skeleton and skull. (c)–(e) The three major skull patterns seen in amniotes: anapsid, diapsid, and synapsid.