



Inleiding Nederlandse Cephalopoden

René H.B. Fraaije
Philip J. Hoedemaeker
Adiël A. Klompmaker

VOR VERZAMELAARS behoren ammonieten al eeuwen tot de meest begeerde fossiele overblijfselen. Vondsten uit de steentijd in o.a. Duitsland en Frankrijk hebben duidelijk gemaakt dat ammonieten duizenden jaren geleden al als talisman gebruikt werden. De doorgaans prachtig versierde spiralen hebben niet alleen de aandacht van fossielenverzamelaars getrokken, ook menig kunstenaar en architect is door deze vormenrijkdom geïnspireerd tot fraaie kunst- en bouwwerken.

In sommige gebieden komen ammonieten in zulke grote aantallen voor dat ze door lokale verzamelaars zelfs als bouw- of interieurstenen gebruikt zijn.

In enkele oude mythen en religies komen ammonieten voor. In delen van de Himalaya's worden door verwerking en erosie veel ammonieten in rivierdalen gevonden. Daar worden ze als symbool van de Hindu god Vishnu gezien. De oude Grieken, Cheyenne-indianen in Noord Amerika en Papua-stammen in Indonesië gebruikten ammonieten of stukken ervan als vruchtbaarheids- of medicijnstenen. De naam ammoniet is ontstaan in de Romeinse tijd (Plinius de Oudere). De Romeinen interpreteerden de ammonieten die zij vonden als versteende ramshoorns van de Egyptische god Ammon die vaak met ramshoorns wordt afgebeeld. Zij noemden die Ammonis cornua.

In het Engelse graafschap Yorkshire werden lange tijd ammonieten voor versteende slangen aangezien. In Zuid-Limburg werden belemnieten als "donderkeilen" ontstaan door bliksem beschouwd. Belemniet is afgeleid van het Griekse *belemnos*, wat werpspeer betekent. De Griekse oppergod Zeus zou met



Tekstfig. 4. De god Zeus afgebeeld als Ammon op een zilveren tetrachme (5de eeuw v. Chr.) van de Griekse provincie Cyrenaica (KVPA), tegenwoordig Oost-Libië.

deze werpsperen de bliksem veroorzaken.

Ook in meer moderne verhalen spelen koppotigen soms een hoofdrol.

In Jules Verne's "Twintigduizend mijlen onder de zee" valt een reuzenpijlintvis het schip de *Nautilus* aan.

In delen van Nederland komen resten van ammonieten, belemnieten en nautilussen, zowel als rolstenen in rivierafzettingen, als in hun origineel afzettingsgesteente, veelvuldig voor. Dat gegeven was de aanleiding om tot deze publicatie te komen.



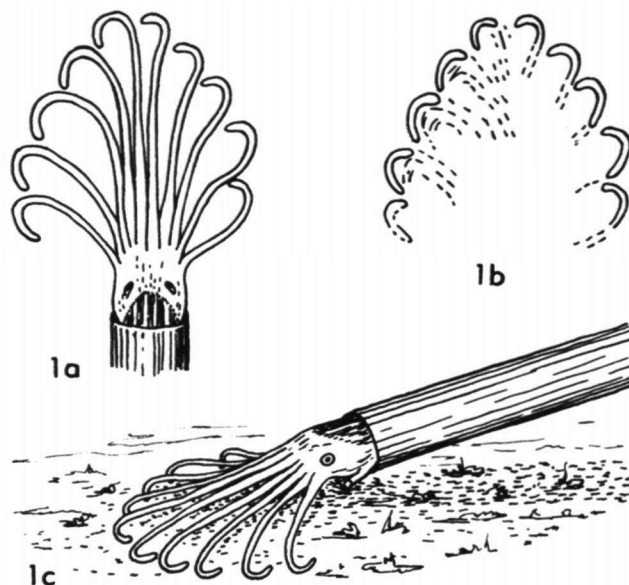
Tekstfig. 5. Versteende slang.

Indeling, ontwikkeling en biologie van de cephalopoden

De klasse van de Inktvisachtigen (Cephalopoda) is een klasse van de hoofdafdeling van de weekdieren (Mollusca) waartoe ook onder andere de klassen van de slakken (Gastropoda), de tweekleppigen (Bivalvia), de olifantstandjes (Scaphopoda) en de keverslakken (Polyplacophora) behoren. Er zijn nog een paar minder bekende klassen die we hier niet zullen bespreken. In deze aflevering van *Staringia* zullen we ons beperken tot het beschrijven en afbeelden van de Cephalopoda (letterlijk vertaald: koppotigen) die binnen de grenzen van Nederland kunnen worden gevonden.

De cephalopoden zijn de grootste, meest intelligente en snelst bewegende weekdieren die we kennen. Ze hebben de meest complexe bouw van alle ongesegmenteerde ongewervelde dieren. Alle cephalopoden zijn carnivoren, die actief op hun prooi jagen. Daartoe hebben ze als enige groep onder de weekdieren het vermogen om te zwemmen ontwikkeld, en het daarvoor benodigde spierstelsel; de cephalopode benadert zijn prooi van boven of van achteren. Tevens hebben zij zeer goed ontwikkelde ogen die te vergelijken zijn met die van de gewervelde dieren, een goed ontwikkeld zenuwstelsel en relatief grote hersenen, verpakt in een kraakbenen kapsel. Dit zijn allemaal attributen die onontbeerlijk zijn voor efficiënte jagers. Het zijn slimme dieren. Bovendien zijn ze voorzien van vlezig vangarmen om de prooi te grijpen en vast te houden, van stevige kaken die op een papegaaiensnavel lijken, en van een radula (een met scherpe tanden bezet raspje naast de tong) om het voedsel fijn te schaven. Het bezit van een radula is kenmerkend voor de gehele hoofdafdeling

van de weekdieren. De inktvissen hebben tien vangarmen, waarvan er twee lange tentakelarmen zijn. Een uitzondering vormen de octopussen die slechts acht armen hebben. De tegenwoordige *Nautilus* heeft 66 (mannetje) of 94 (vrouw-tje) kleine armpjes, maar van drie fossiele nautiloïde genera, namelijk bij een actinoceratoïde, een orthoceratide en een bactritide zijn de afdrucken van tien armen gevonden.

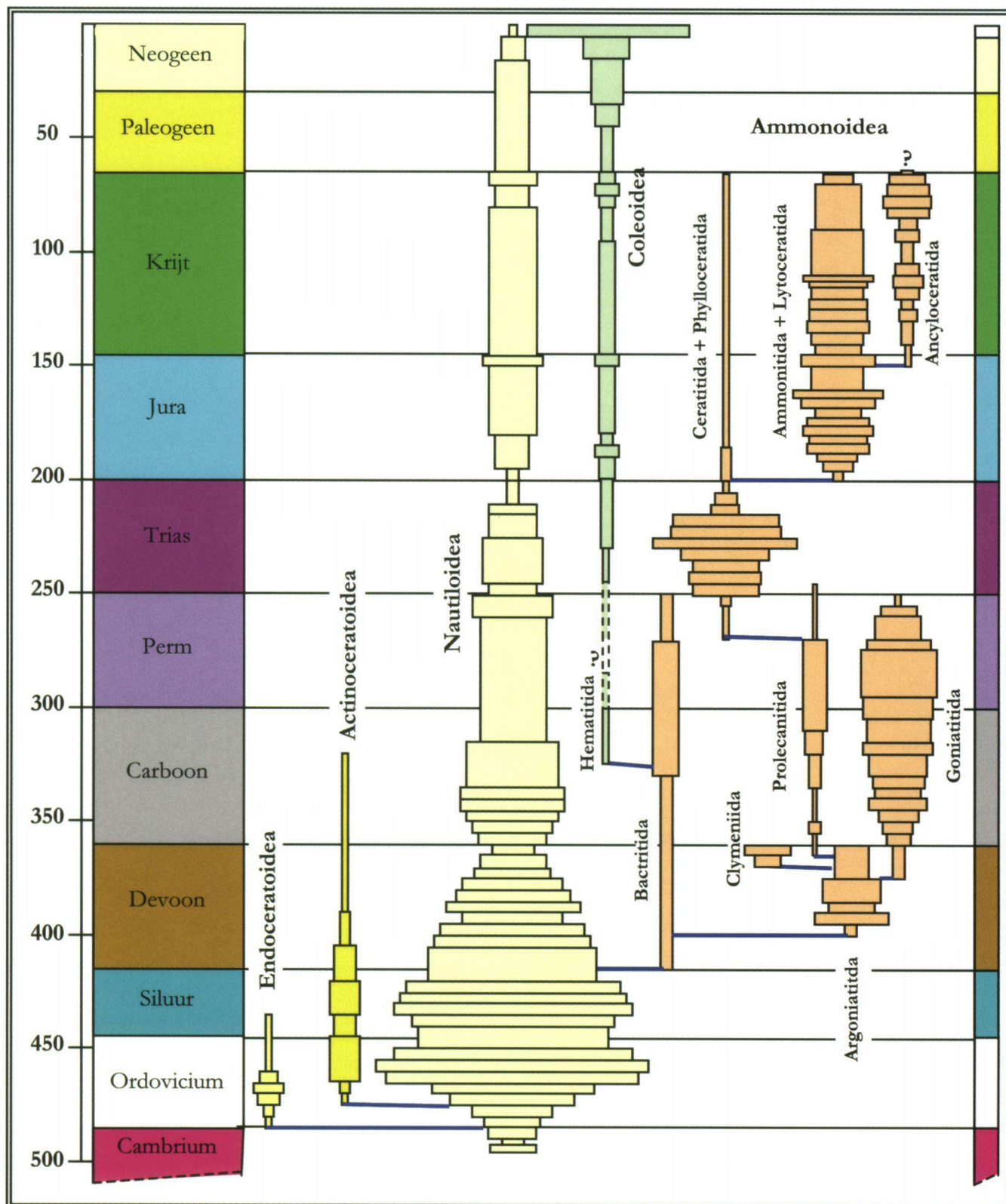


Tekstfig. 6. Interpretatie van de armafdrukken van een orthoceratide (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part K, fig. 351).

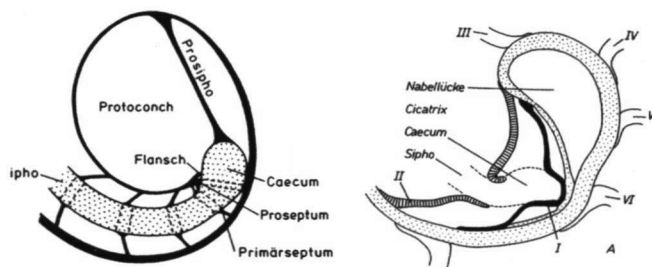
Mogelijk vormen de vele korte armpjes een uitzondering op de regel. Van de ammonieten zijn nooit afdrucken van armen gevonden, maar omdat inktvissen tien armen hebben en van de ammonieten afstammen, bestaat het vermoeden dat ze eveneens tien armen hadden. Alle cephalopoden leggen eieren. Men heeft ook fossiel enkele trosjes eieren gevonden. Alle cephalopoden-mannetjes hebben één arm waarmee ze het zaad naar het wijfje overbrengen, de spadix.

De cephalopoden worden thans in vijf onderklassen verdeeld, nl. de nautilusachtigen (Nautiloidea), ammonieten (Ammonoidea), inktvissen (Coleoidea), Endoceratoidea en Actinoceratoidea. De laatste twee komen alleen als fossiel voor en werden vroeger tot de nautiloïden gerekend, maar hun zeer dikke sifo met complexe interne structuren verschilde zo sterk van die van de andere nautiloïden dat ze tot aparte subklassen zijn verheven. Ook de ammonieten komen alleen fossiel voor en zijn rond 65 miljoen jaar geleden uitgestorven.

Ook bijna alle nautiloïden zijn uitgestorven behalve *Nautilus*, het enige recente genus dat van de uitgebreide onderklasse van de Nautiloidea is overgebleven. De inktvissen vormen thans de dominante groep cephalopoden die de zeeën bevolkt. De endoceratoïden, actinoceratoïden, nautiloïden en ammonieten hebben uitwendige schelpen (Ectocochlia), de inktvissen hebben een inwendige schelp (Endocochlia) in de vorm van een



inwendig spiraalvormig huis (*Spirula*), of een inwendig rugschild (zeeschuim), of een inwendige staaf (telum, rostrum of gladius), of ze hebben geen harde delen. *Nautilus* heeft vier kieuwen, bij enkele ammonieten heeft men twee kieuwen kunnen aantonen. Of alle nautiloïden, endoceratoïden en actinoceratoïden ook vier kieuwen hadden en alle ammonieten twee, heeft men nog niet kunnen vaststellen; de huidige inktvissen hebben wel allemaal twee kieuwen en zijn aan de ammonieten verwant. De onderklasse van de Coleoidea wordt daarom ook wel Dibranchiata



Tekstfig. 8. Beginkamers van ammoniet en Nautilus.
(Lehmann, 1976 en Ziegler, 1983).

(tweekieuwigen) genoemd, en de nautiloïden Tetrabranchiata (vierkieuwigen), maar deze twee benamingen zijn alleen van toepassing op recente cephalopoden. Alleen de inktvissen hebben een inktzak, de nautiloïden en ammonieten niet.

De nautiloïden hebben een schotelvormige beginkamer, de ammonieten en inktvissen een bolvormige.

De schelpen van de nautiloïden en inktvissen hebben concave tussenschotten die zelden enigszins plooiing vertonen, de ammonieten hebben min of meer convexe tussenschotten die meestal sterk geplooid zijn.

De tussenschotten (septa) verdelen de schelp in kamertjes, die met lucht zijn gevuld. De endoceratoïden en actinoceratoïden hebben een zeer dikke, de nautiloïden een slanke buis. Dit noemt men de sifo, die alle tussenschotten doorboort en die normaliter min of meer in het midden van de schelp ligt.

De gaten in de septa hebben kraagjes. Bij nautiloïden, primitieve ammonieten en primitieve coleoiden wijzen de kraagjes naar achteren (in adapicale richting), bij meer geëvolueerde



Tekstfig. 9. Doorsnede van Nautilus (woonkamer, luchtkamers, concave septa met sifokraagjes in het midden).

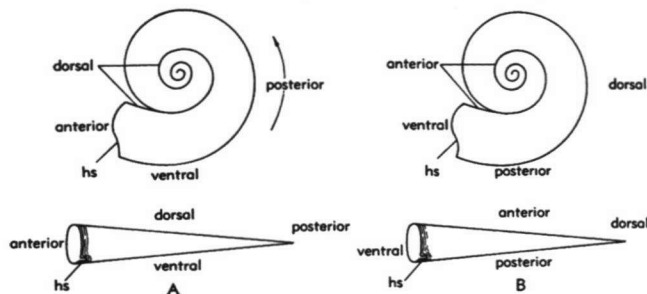


Tekstfig. 10. Doorsnede van een ammoniet (convexe septa, sifokraagjes naar voren wijzend, randstandige dunne sifo) met inzet.

ammonieten en coleoiden wijzen de kraagjes naar voren (in adorale richting).

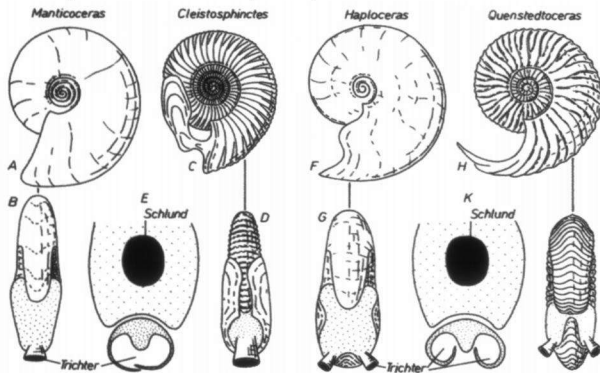
De ammonieten en inktvissen hebben een zeer dunne sifo die vlak langs de externe (ventrale) rand van de schelp is gelegen. De sifo is een belangrijk orgaan, want het pompt water (tegen de osmotische druk in) uit de kamertjes en vult de kamertjes met lucht. De cellen van het weefsel in de sifo werken op dezelfde wijze als niercellen. Tijdens de groei wordt er steeds een nieuw luchtkamertje bijgemaakt. In vele gevallen wordt gedelibereerd een beetje water in sommige kamertjes achtergelaten om de juiste stand van het dier in het zeewater te bevorderen. Het is een misvatting te veronderstellen, dat *Nautilus* zich in opwaartse richting beweegt door de luchtdruk in de kamertjes te verhogen. Nee, ze zwemmen gewoon omhoog en omlaag. De schelpen van alle cephalopoden bestaan uit aragoniet.

Het zwemvermogen wordt in de eerste plaats bepaald door zich even zwaar te maken als het zeewater. De endoceratoïden, actinoceratoïden, nautiloïden en ammonieten doen dat door middel van hun met lucht gevulde schelp als tegengewicht



Tekstfig. 11. Oriëntering van cephalopoden. Vóór, achter, rug, en buik; hs = hyponomale sinus.
(*Treatise on Invertebrate Paleontology, part K.*)

voor voornamelijk de relatief zware schaal. De inktvissen echter doen dat met behulp van het lichte gas ammoniumchloride (NH_4Cl) of met oliën en vetten. Ze kunnen in het water zweven. Bij opgerolde schelpen hangen de weke delen van het dier als het ware aan een luchtbel. De grote laatste kamer, waarin de weke delen zich bevinden, de woonkamer, hangt onder het met lucht gevulde gekamerte gedeelte, het fragmocoon. De primitievere coleoïden maken ook luchtkamertjes, maar hun drijfvermogen wordt in de loop van de evolutie door ammoniumchloride of vetten vervangen. De cephalopodenschelp is dus een hydrostatisch drijfapparaat. In de tweede plaats wordt het zwemvermogen bereikt door een beweeglijk slurkje, de hyponoom, waarmee de cephalopoden met kracht water naar



Tekstfig. 12. Dubbele hyponoom bij ammonieten (Ziegler, 1983).

buiten kunnen spuiten en ze zich achterwaarts kunnen verplaatsen volgens het raketprincipe.

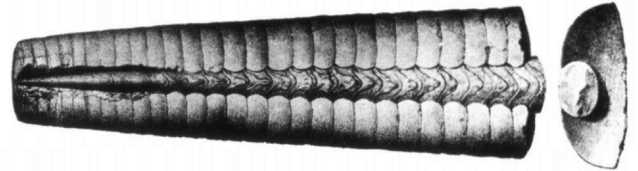
De uitstoot van water gebeurt door een krachtig samenknijpen van de mantelholte waarin de kieuwen zich bevinden en waar de anus en de geslachtsopening in uitmonden. De inbochtung in de rand van de schelp op de plaats waar de hyponoom naar buiten steekt noemen we de hyponomale sinus. De schelp is in de meeste gevallen een rechte of opgerolde buis. Normaliter zijn de schelpen in één plat vlak opgerold (planospiraal) als een horlogeveer en slechts zelden als een springveer, zoals bij de slakken.

De zijde waar de hyponomale sinus zich bevindt wordt algemeen aangeduid als de buikzijde (ventrale zijde) van de buis, de tegenovergestelde kant als de rugzijde (dorsale zijde), de opening van de schelp (apertuur) waar de kop en armen naar buiten steken als de voorzijde (orale zijde) en het beginpunt van de schelp (apex) de achterzijde. Deze algemeen gebezigde oriëntering van de zijden wordt ook hier gebruikt, maar is echter niet de biologische oriëntering. In feite is de mantelholte met kieuwen en hyponomale sinus biologisch gezien de achterzijde, de apex de rugzijde en de apertuur de buikzijde. Ter voor-



Tekstfig. 13. Calcietafzettingen in de oude luchtkamers van een orthoceratide (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part K).

koming van verwarring gebruikt men ook wel de termen extern voor de buikzijde (= biologische achterzijde) en intern voor de rugzijde (= biologische voorzijde). Bij opgerolde schelpen is de externe zijde altijd de buikzijde. Nautiloïden hebben in het algemeen een duidelijke hyponomale sinus, maar de ammonieten niet; zij hebben vaak juist een uitsteeksel waar men de hyponomale inbochtung zou verwachten. Vandaar dat door sommigen wordt aangenomen dat ammonieten twee hyponomen aan weerskanten van dit uitsteeksel gehad zouden kunnen hebben. Bij rechte staafvormige endoceratoïde, actinoceratoïde en de rechte nautiloïde schelpen, streeft het dier naar een horizon-



Tekstfig. 14. Dikke, met calciet gevulde, sifo van *Cameroceras*.

taale stand van de schelp, zodat het zich in een horizontale richting kan voortbewegen.



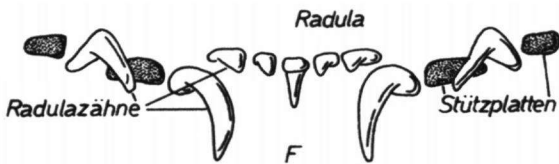
Tekstfig. 15. *Plectronoceras*, oudst bekende cephalopode (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part K).

Dit kan alleen worden bewerkstelligd door de punt van de schelp van binnen te verzwaren met kalk; de meeste kalk wordt aangebracht in de punt van de schelp en de hoeveelheid kalk vermindert geleidelijk in de richting van de woonkamer. De verzwaarde punt vormt een tegenwicht tegen de massa van de weke delen in de woonkamer; het centrum van drijfvermogen bevindt zich vlak achter de woonkamer waar de minste kalk is. Nautiloïden kunnen kalkafzettingen aanbrengen in de kamers of in de sifo.

De Mesozoïsche cephalopoden brengen de kalkverzwaring aan op de buitenkant en aan de punt van de schelp. Alle kalkverzwaringen bestaan uit calciet in tegenstelling tot de schelpen die uit aragoniet bestaan.

Nautiloidea (Laat-Cambrium – Recent)

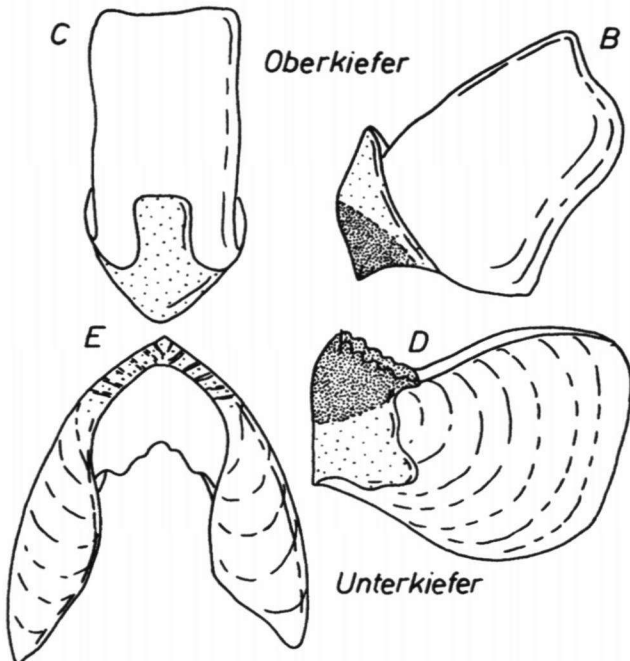
Deze groep is de meest primitieve cephalopodengroep, en de oudste vondst, *Plectronoceras*, dateert uit het late Cambrium. *Plectronoceras* had de vorm van een hoge puntmuts en de



Tekstfig. 16. Radula van nautilide met negen tanden en twee steunblokkjes aan weerszijden (Uit Ziegler, 1983).

luchtkamers zaten in de punt; het dier heeft dus met de kop naar beneden gezwommen.

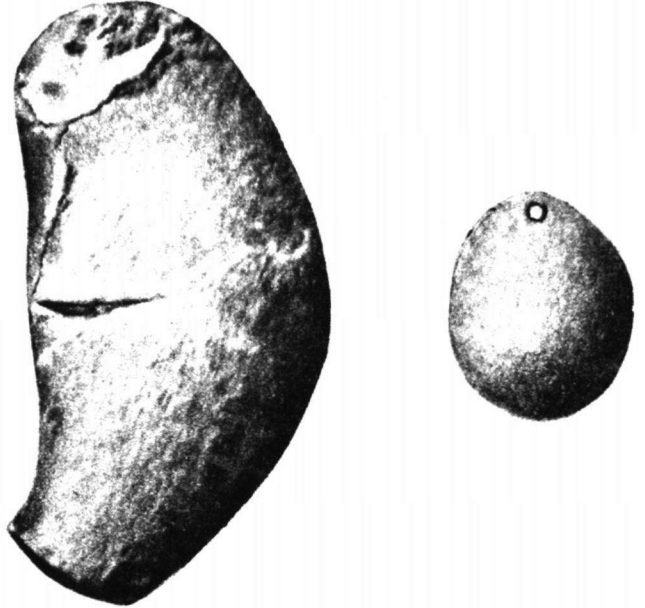
Op grond van inwendige kenmerken en vorm van de schaal heeft men acht ordes onderscheiden. De versiering is van secundair belang. De schelpen bestaan uit aragoniet.



Tekstfig. 17. Kaken van nautilide met kalkige punten (Uit Ziegler, 1983).

Nautilus heeft een radula met negen tanden. Of ook alle fossiele soorten negentandige radula's hebben gehad is niet bekend.

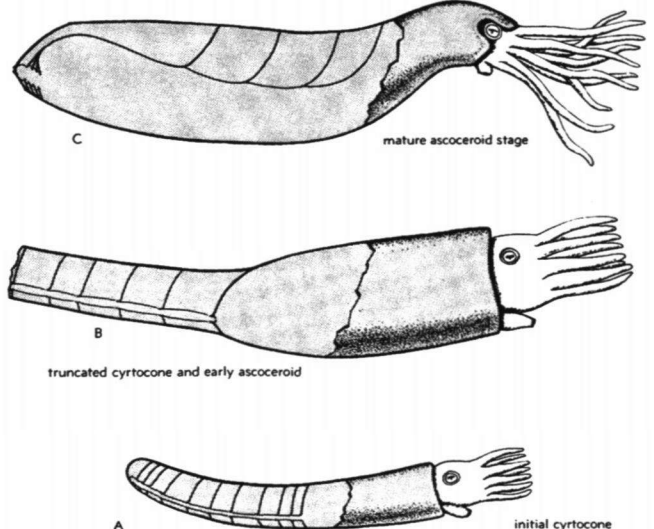
De verkalkte kaakpunten van de bovenkaken van de Nautiloidea worden rhyncholieten genoemd, die van de onderkaken conchorhynchon.



Tekstfig. 18. Tonvormige *Oncoceras* (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part K).

Indeling Nautiloidea

A. Rechte schelpen hebben de Ellesmerocerida, waartoe *Plectronoceras* behoort (septa dicht op elkaar, geen kalkvorming in kamers en randstandige slanke sifo, korte rechte, zelden gekromde schelpen. Laat-Cambrium – Ordovicium) en de Orthocerida (rechte of zwak ingesnoerde slanke sifo; lange rechte, minder vaak gekromde schelpen, niet zelden kalkvorming in kamers of sifo, tien armen; Ordovicium – Trias).



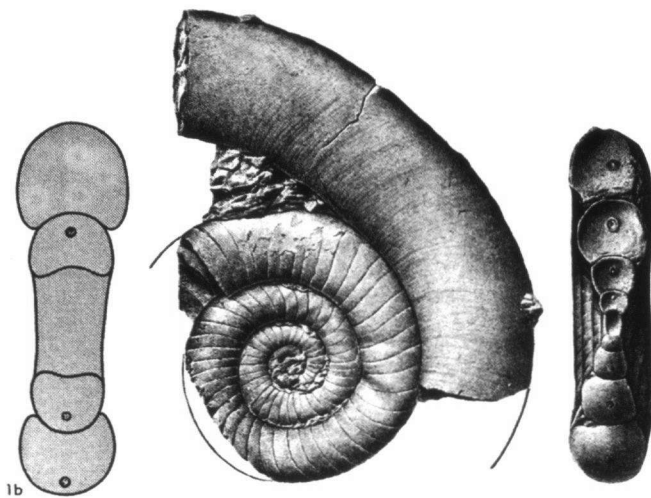
Tekstfig. 19. Ascoceratide met luchtkamers boven de woonkamer met de weke delen (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part K).

B. Tonvormige of korte gekromde nautiloïden omvatten de Discosorida (sifo tijdens groei steeds ingesnoerd; dikke sifowand, kalkvorming in de sifo in de vorm van gegolfde scheden, vaak ingesnoerde apertuur; Ordovicium – Devoon).

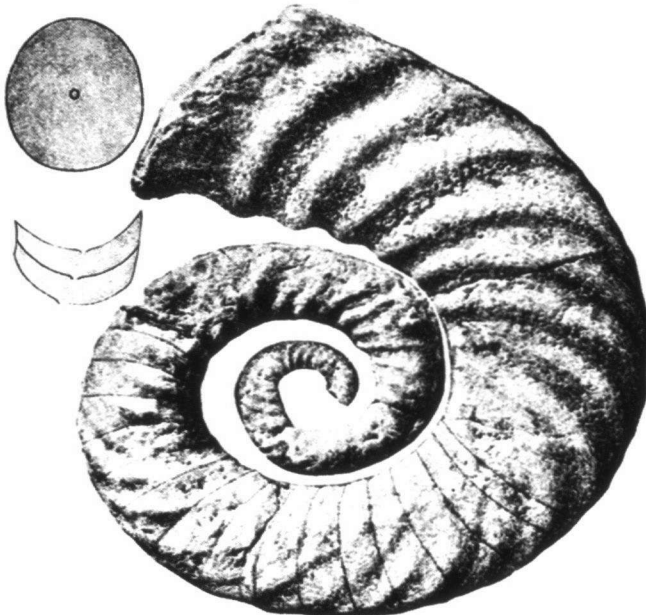
De Oncocerida (sifo verandert tijdens groei van recht naar ingesnoerd; dunne sifowand met kussenvormige kalkvorming in sifo, vaak complex ingesnoerde apertuur Ordovicium – Carboon).

C. Flesvormige nautiloïden (Ascocerida) die het rechte of licht gekromde apicale deel afstoten als ze volwassen zijn. In het flesvormige volwassen gedeelte liggen de luchtkamers boven de mantelholte (Ordovicium – Siluur).

D. Bij de gewonden nautiloïden onderscheidt men de



Tekstfig. 20. Tarphyceras met geringe hoogtegroei van de windingen (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part K).

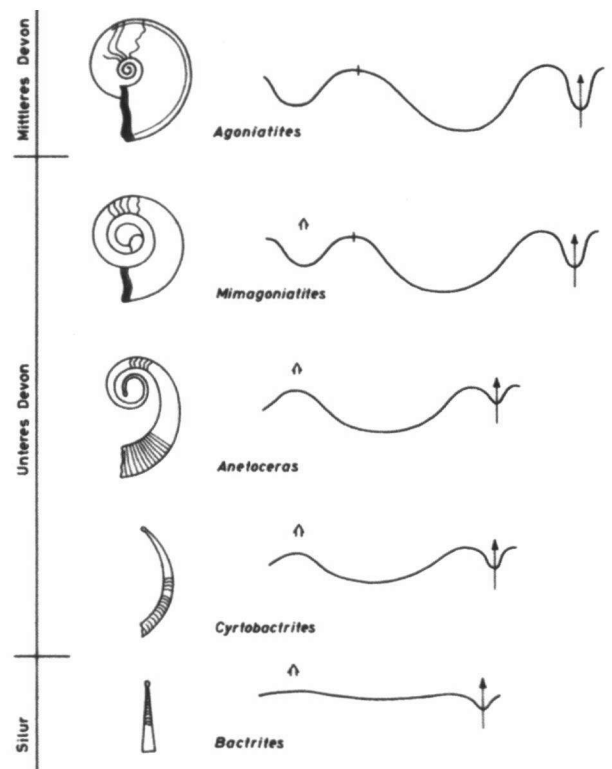


Tekstfig. 21. Barrandeoceratide met snellere hoogtegroei van de windingen en achteroverhellende ribben (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part K).

Tarphycerida (dikwandige sifo, los of advoluit gewonden, geringe hoogtegroei van de windingen; Ordovicium – Siluur), de Barrandeocerida (dunwandige sifo, los of advoluit gewonden, sterke hoogtegroei van de windingen, veelal achterover hellende ribben; Ordovicium – Devoon) en de Nautilida (slanke sifo, meestal elkaar weinig tot sterk overlappende windingen, zelden gekromd of losse windingen; Devoon – Recent).

Of de onderklasse van de Bactritida tot de nautiloïden, ammonoïden of coleoïden gerekend moeten worden, is nog in discussie. Bij ammonietologen is algemeen geaccepteerd, dat deze groep tot de ammonoïden behoort, omdat ze zowel een bolle beginkamer als een dunne randstandige sifo bezitten. Deze combinatie is zowel kenmerkend voor de ammonieten als voor de coleoïden.

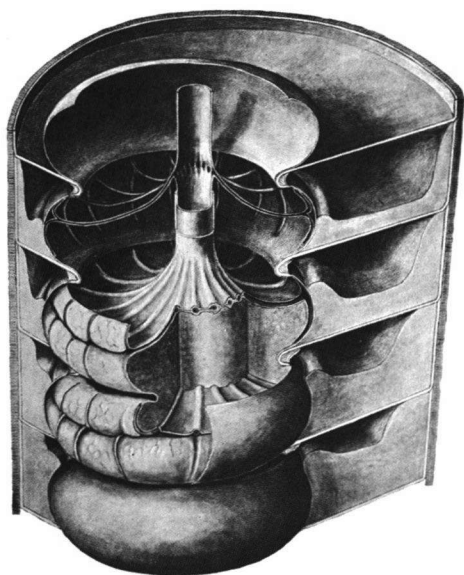
Er is een geleidelijke reeks van overgangsvormen tussen de rechte schalen van *Bactrites* via gekromde schalen naar gewonden ammonietenschalen. Als een slecht compromis tussen de discussiërende partijen heeft men gemeend er een aparte subklasse van te moeten maken, waarbij ze worden beschouwd als een aparte groep, die tussen de nautiloïden en ammonoïden in staat, en als de gemeenschappelijke voorouders van zowel de ammonoïden als de coleoïden.



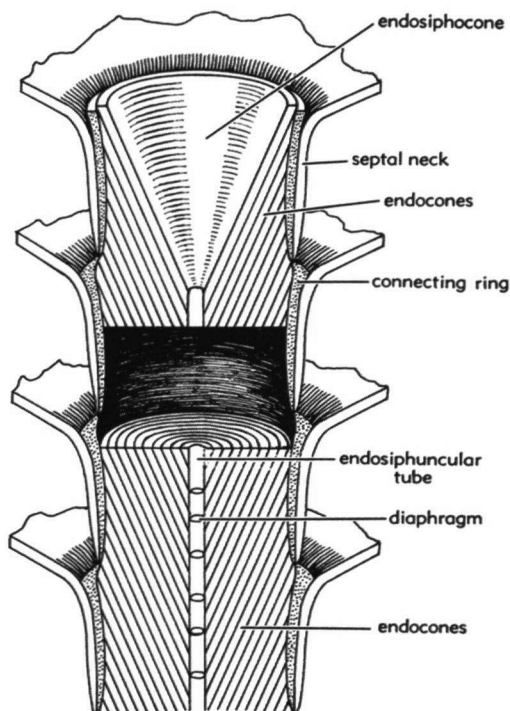
Tekstfig. 22. Bactrites en overgangen naar gewonden ammonieten (Lijntekening uit Lehmann, 1976).

Actinoceratoidea en Endoceratoidea

Deze twee subklassen hebben rechte staafvormige schelpen en zijn van de rechte nautiloïden te onderscheiden door hun dikke sifo. Op grond hiervan hebben ze tegenwoordig de rang van subklasse gekregen naast de nautiloïden waartoe ze tot voor kort nog werden gerekend.



Tekstfig. 23. Ingewikkelde bouw van de dikke sifo van actinoceratiden met kalkopvullingen in het onderste gedeelte en met kalkopvullingen in de luchtkamers (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology, part K*).



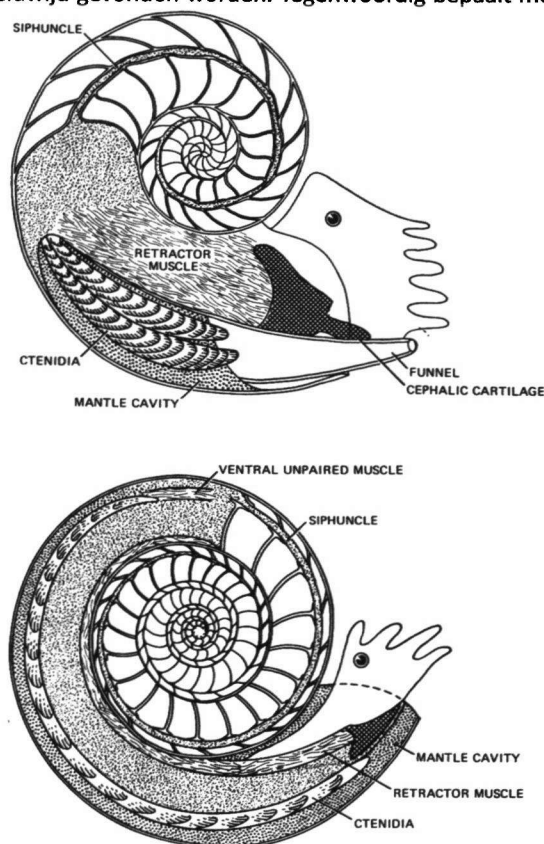
Tekstfig. 24. Sifobouw van endoceratoïden met in elkaar passende calcitische endoconussen (Uit *Treatise on Invertebrate Paleontology, part K*).

De Actinoceratoidea (dikke, sterk ingesnoerde sifo die tussen de insnoeringen bolle uitstulpingen vertoont als een parel-snoer; sifo bevat ingewikkelde kanaalstructuren; sterke kalkvorming in sifo en kamers; tien armen; Ordovicium – Carboon).

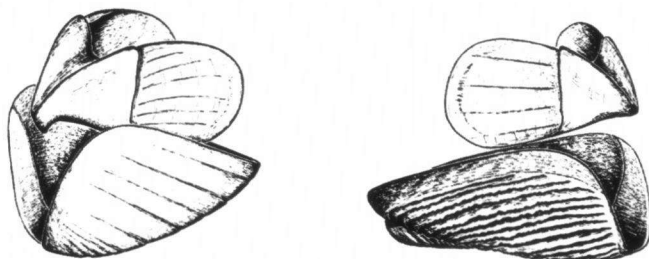
Endoceratoidea (met trechtervormige kalkscheden in dikke randstandige sifo, zelden gekromde schelpen; Ordovicium) onderscheiden zich van de Orthocerida doordat de laatste een slanke nautiloïde sifo heeft. De langste rechte schelpen die ooit zijn gevonden, zijn 9 tot 10 meter lang en behoren tot deze onderklasse (genus *Cameroceras*).

Ammonoidea (Midden-Siluur – Vroeg-Paleoceen)

Niet alle paleontologen zijn er van overtuigd of de ammonieten die men in de onderste laag van het Danien vindt de catastrofe van de meteorietinslag aan het eind van de Krijtperiode hebben overleefd¹²¹ of dat die schelpen uit de bovenste lagen van het Krijt zijn omgewerkt. Ammonieten zijn de vormenrijkste en talrijkste groep cephalopoden met een uitwendige schaal. Op de tienduizend ammonieten vindt men gemiddeld slechts één nautiloïde. Dit wordt veroorzaakt door de snelle evolutie van de ammonieten; een ammonietensoort bestaat gemiddeld slechts een half miljoen jaar. Vele soorten hebben een nog kortere bestaansduur. Deze zeer korte bestaansduur van ammonietensoorten veroorzaakt een snelle opeenvolging van verschillende fauna's in de tijd en is de voornaamste reden dat zij de tijdaanwijzers bij uitstek zijn geworden in de geologie. Ook omdat ze goed herkenbaar zijn, veelvuldig voorkomen en wereldwijd gevonden worden. Tegenwoordig bepaalt men de



Tekstfig. 25. Vergelijking van schelpen van Nautilus en van een ammoniet (Uit Kennedy en Cobban, 1973).



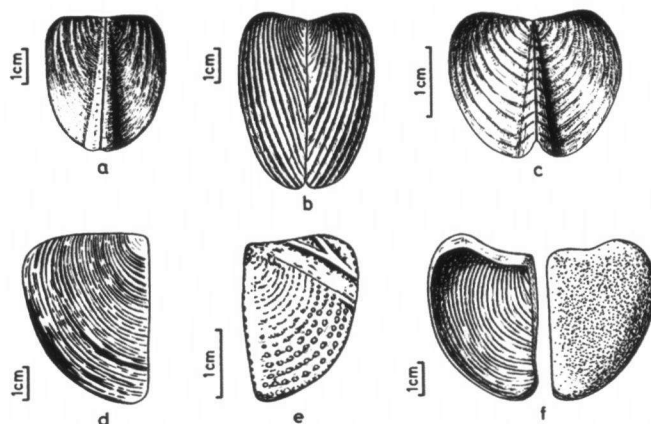
Tekstfig. 26. Kaken van *Psiloceras* en *Hildoceras* (Uit Lehmann, 1976 en Ziegler, 1983).

relatieve tijd meestal met behulp van fossiel plankton omdat dit in de meeste sedimenten veelvuldig te vinden is. Om een idee te geven van het verschil in talrijkheid: men kan gemiddeld één ammoniet vinden op een miljard fossiele plankton specimina.

Vergeleken met de nautiloïden hebben de ammonieten een lange woonkamer die een halve, een hele of anderhalve winding kan beslaan; het weke lichaam is daardoor lang en rupsvormig. De woonkamer van *Nautilus* beslaat slechts een derde van een winding; het weke lichaam is veel compacter en heeft lengtespieren. De ammonieten hebben een geheel ander spierstelsel dat mogelijk meer op dat van de coleoïden lijkt (met ringspieren).

De ammonietenkaken hebben een andere vorm dan die van de nautiloïden. De conchiolineuze bovenkaak heeft een niet verkalkte stompe punt en fossiliseert zelden; de onderkaak bestaat uit een conchiolineuze, schepvormige, tweevleugelige plaat die aan de buitenzijde voorzien zijn van een eveneens tweekleppige kalkafzetting. De zelden gefossiliseerde conchiolineuze plaat wordt *anaptychus* genoemd, de tweekleppige kalkafzetting aan de buitenkant van de *anaptychus* wordt *aptychus* genoemd. De aptychen zijn de verkalkte kaakspieraanhechtingsplaatsen aan weerszijden van de conchiolineuze *anaptychus*.

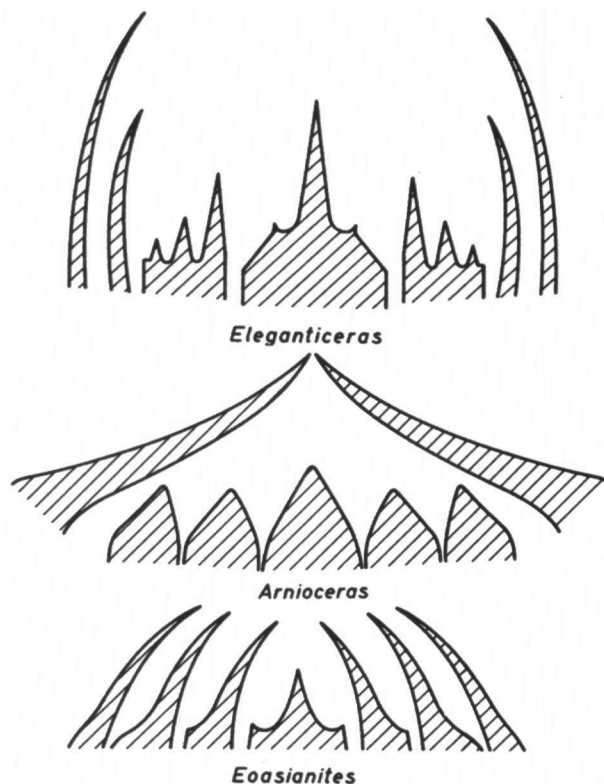
De aptychen bestaan uit calciet en fossiliseren zeer goed. Als de zeebodem beneden de "aragonite compensation depth" ligt, maar boven de "carbonate (calcite) compensation depth" lossen de schelpen van dode ammonieten die naar de zeebodem zinken op, maar de aptychen lossen niet op en kunnen daar fossiliseren. De enkele radula's die bewaard zijn gebleven, hebben slechts 7 tanden.



Tekstfig. 27. Aptychen (Uit Lehmann, 1976 en Ziegler, 1983).

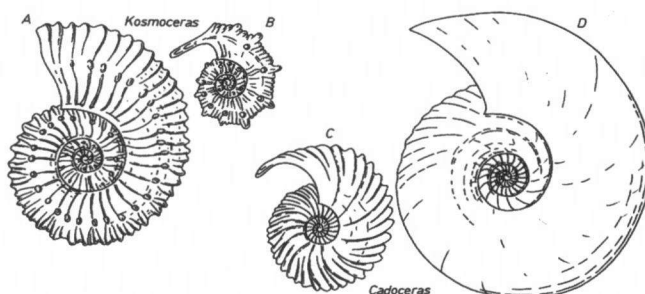
Bij de nautiloïden verschillen de schelpen van de vrouwelijke dieren nauwelijks van die van de mannelijke dieren.

Bij vele ammonietengroepen echter zijn de verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes juist groot. De vrouwtjes zijn groot, de mannetjes klein, evenals bij de huidige argonauten (bepaalde familie van de octopussen) het geval is. De schel-



Tekstfig. 28. Zeventandige radula's van ammonieten (Uit Lehmann, 1976 en Ziegler, 1983).

pen van een deel van de kleine mannetjes hebben oren, dit zijn twee lange uitsteeksels ter weerszijden van de apertuur. Deze worden beschouwd als de ondersteuning voor twee lange tentakelarmen, die dienen om de prooi te vangen en om het vrouwtje vast te houden tijdens de paring. Alle tien-armige inktvissen hebben eveneens twee lange tentakelarmen. Omdat men, strikt wetenschappelijk gezien, niet kan



Tekstfig. 29. Voorbeelden van seksuele dimorfie bij ammonieten. Wijfje groot zonder oren, mannetje klein met oren of ventrale punt (Uit Ziegler, 1983).

weten wat de mannetjes en vrouwtjes zijn geweest duidt men de kleine geoorde vormen aan als microconchen en de grote vormen zonder oren als macroconchen. De grootst bekende ammoniet heeft een doorsnede van ongeveer twee meter.

Sutuurlijnen zijn de aanhechtingsplaatsen van de tussenschotten van de luchtkamers met de binnenwand van de schelp. De randen van de tussenschotten zijn geplooid; de sutuurlijn dus ook. De sutuurlijn is alleen te zien als de buitenwand van de schelp afwezig is, doordat die is opgelost in het grondwater, of is afgebroken. De plooien die convex zijn in de richting van de schelpmond noemt men zadels; de tussenliggende concave inbuchtigen noemt men lobben. Als de lobben en zadels ongekarteld (gaafrandig) zijn, spreekt men over een goniatitide sutuurlijn, omdat de meeste goniatitiden (Devon-Perm) een dergelijke sutuurlijn hebben. De meeste ceratitiden (Laat-Perm-Trias) hebben echter een ceratitide (of monopolaire) sutuurlijn, waarbij alleen de lobben gekarteld zijn. Het merendeel van de ammonitiden (Jura-Krijt) hebben een ammonitide (of bipolaire) sutuurlijn waarbij zowel de lobben als de zadels gekarteld of geschulpt zijn. Men moet de sutuurlijn niet verwis-

Men onderscheidt een externe lob (code E) die ventraal is gelegen, de laterale lob (code L) die op de flank ligt tussen de ventrale en de umbilicale lob, de interne lob (code I) die aan de dorsale zijde is gesitueerd en de umbilicale lobben die aan weerskanten van de sutuur liggen. De goniatitiden hebben bovendien nog adventieve lobben (code A) die tussen de externe en laterale lob zijn gelegen. In de sutuurlijnen heeft men een evolutie kunnen vaststellen.

De eerste sutuurlijn (van het zeer jonge dier) van de Paleozoische ammonieten heeft de formule ELI, de eerste sutuurlijn van de Triasammonieten heeft de formule ELU₁I, en de Jura- en Krijtammonieten de formule ELU₂U₁I. De evolutie is van drielobbig naar vijflobbig. In het late Krijt is er zelfs één familie van de Lytoceratida, waarvan de soorten een zeslobbige eerste sutuurlijn hebben (Tetragonitidae).

Van sommige ammonieten zijn de sutuurlijnen niet exact symmetrisch ter weerszijden van de ventrale middenlijn. De reden van de zijwaartse ligging van de sifo is meestal niet bekend. Van sommige soorten vermoedt men dat het dier plat op de bodem heeft geleefd, bv. *Platylenticeras*.

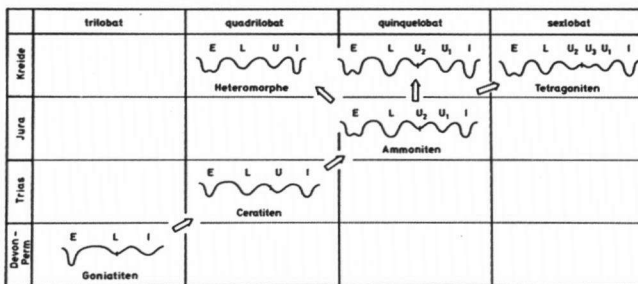
Indeling van de ammonoïden

De indeling in ordes en subordes is voornamelijk gebaseerd op de ontogenie (ontwikkeling van embryo tot volwassenheid) van de sutuurlijn. Deze is heel moeilijk te bestuderen, omdat men de sutuurlijnen van de binnenste winding moet blootleggen en daarom niet toepasbaar bij de determinatie van ammonieten op genus- en soortniveau.

De ammonieten worden in negen ordes onderverdeeld.

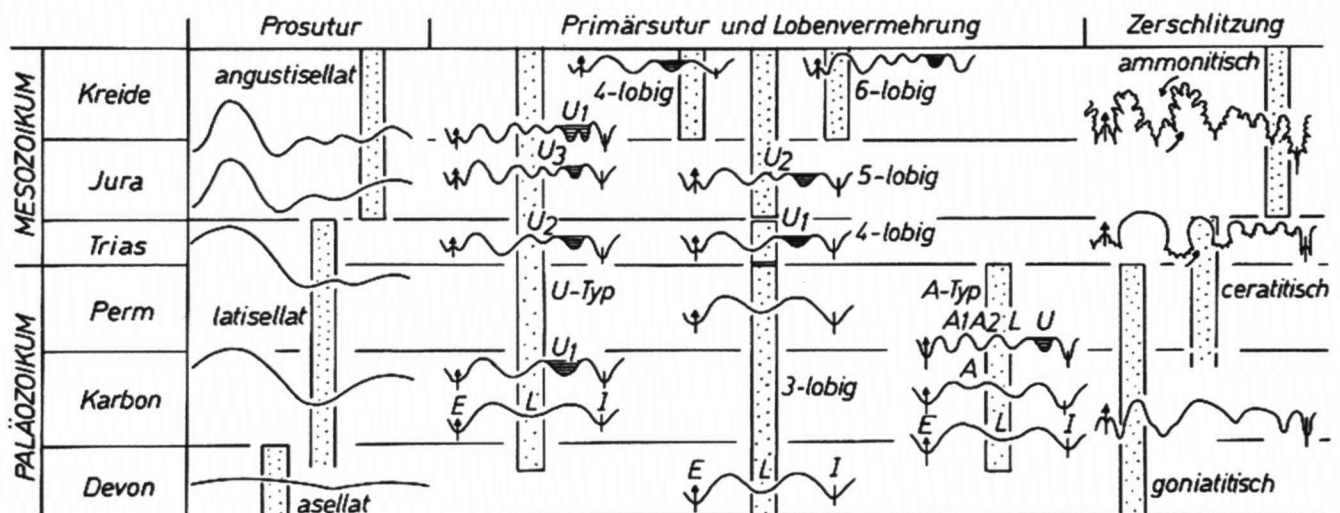
De meest gebruikelijke is de volgende indeling:

1. Anarcestida (inclusief Bactritida), 3-lobbige eerste sutuurlijn, goniatitide sutuurlijn; sifokraagje naar achteren wijzend. Sifo ventraal. Midden-Siluur – Devoon.
2. Clymeniida, 3-lobbige eerste sutuurlijn, goniatitide sutuurlijn; sifokraagje naar achteren wijzend; sifo dorsaal. Laat-Devoon.
3. Goniatitida, 3-lobbige eerste sutuurlijn; gewoonlijk goniatitide, zelden ceratitide of ammonitide sutuurlijn; aantal



Tekstfig. 30. Evolutie van de eerste (primaire) sutuurlijn bij ammonieten (Uit Lehmann, 1976).

selen met de umbilicale naad van de schelp; dat is namelijk de spiraalvormige lijn waar de buitenwand van een latere winding aan die van de vorige winding is gehecht; deze lijn wordt bij slakken sutuur genoemd. Een sutuurlijn bestaat uit meerdere lobben en zadels.



Tekstfig. 31. Indeling van ammonieten op basis van sutuurlijnonogenie (Uit Ziegler, 1983).

lobben wordt vermeerderd door het bijmaken van adventieflobben. Dit type van lobbenvermeerdering noemt men het A-type. En door splitsing van de externe lob. Midden-Devoon–Perm.

4. Prolecanitida, 3-lobbige eerste sutuurlijn, meestal goniaticide sutuurlijn, soms grof ceratitide. Aantal lobben wordt vermeerderd door het bijmaken van de umbilicale lobben; dit type van lobbenvermeerdering noemt men het U-type. Carboon–Perm.
5. Phylloceratida, 4-lobbige of 5-lobbige eerste sutuurlijn, ceratitide en ammonitide sutuurlijn met bladvormige zadeleinden. Lobben driespitsig; dorsale lob slank, glad met dubbele punt (U-type). Trias–Krijt.
6. Ceratitida, 4-lobbige sutuurlijn, voornamelijk ceratitide, maar ook ammonitide sutuurlijn. Dorsale lob slank, glad met dubbele punt; U-type. Laat-Perm–Trias.
7. Lytoceratida, 5- en in het Laat-Krijt zelfs 6-lobbige eerste sutuurlijn, ammonitide sutuurlijn. Lobben gewoonlijk tweespitsig, interne lob gekarteld en kenmerkend gedeeltelijk over het voorafgaande septum gegroeid; U-type. Jura–Krijt.
8. Ammonitida, 5-lobbige eerste sutuurlijn; ammonitide sutuurlijn met driespitsige lobben, maar soms ook ceratitide en zelfs goniaticide sutuurlijnen; interne lob gekarteld; U-type. Jura–Krijt.
9. Ancyloceratida, 4-lobbige eerste sutuurlijn; ammonitide, ceratitide en goniaticide sutuurlijnen; heteromorfe schelpen die secundair soms weer kunnen oprollen. Deze orde is een samenraapsel van ammonieten die uit verschillende voorouders (polyfyletisch) is ontstaan en het is recentelijk aangetoond dat althans een deel een 5-lobbige eerste sutuurlijn heeft, maar die is bij de tweede sutuurlijn al veranderd in een vierlobbige. Laat-Jura–Krijt (?Vroeg-Paleogeen).

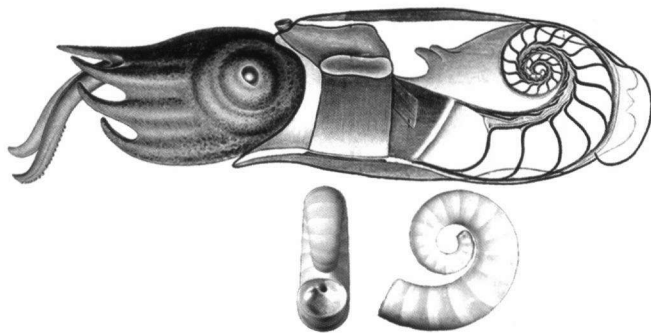
Er zijn ook indelingen die een andere hiërarchie voorstaan. In één daarvan worden de ammonieten verlaagd tot een orde in plaats van een subklasse en worden alle bovengenoemde ordes tot subordes gedegradeerd. Een andere variant is dat alle bovengenoemde ordes worden verlaagd tot subordes waarbij de subklasse van de ammonoïden in vier ordes wordt verdeeld: Goniaticitida (omvat de subordes 1, 3 en 4), Clymeniida (omvat de suborde 2), Phylloceratida (omvat de subordes 5 en 6) en Lytoceratida (omvat de subordes 7, 8 en 9). Deze indeling is gelijk aan de gebruikelijke versimpelde indeling van de ammonieten in de gewone spreektaal tussen geologen. Hierin worden alle Paleozoïsche ammonieten als “goniatieten” aangeduid, de Triasammonieten als “ceratieten” en de Jura- en Krijtammonieten als “ammonieten”. De phylloceraten vormen een zeer conservatieve taxonomische eenheid die gedurende het hele Mesozoïcum heeft bestaan zonder noemenswaardige evolutionele veranderingen te ondergaan; ze hebben dezelfde lituide dorsale lob die de ceratieten kenmerkt en men kan ze beschouwen als de enige groep ceratieten die de Trias–Jura-grens overschrijdt en doorloopt tot aan de top van het Krijt. De Lytoceratida en Ancyloceratida worden vaak bij de Ammonitida getrokken, omdat alle drie de ordes gekenmerkt zijn door een gekartelde dorsale lob. men zou ze kunnen beschouwen

als de enige groep “ceratieten” die de Trias–Jura-grens overschrijdt. De Clymeniida (orde 2) worden altijd als een apart groepje afgezonderd, omdat ze een dorsale sifo hebben.

In de Ancyloceratida groepeer men de ammonieten die niet op normale wijze in één vlak als een horlogeveer zijn opgerold, maar die allerlei aberrante vormen hebben. De orde van de Ancyloceratida omvat: los gewonden vormen waarbij de windingen los van elkaar zijn, haakvormige schelpen waarvan de beginwindingen los gewonden zijn en de laatste winding een haak vormt, kurketrekkervormige schelpen, slakvormig gewonden schelpen, rechte stafvormige schelpen, combinaties van kurketrekkervorm met een haak aan het einde, en nog veel meer. Deze ammonieten noemt men heteromorfe.

Coleoïden (Carboon – Recent)

Alle inktvissen die thans in de zee leven behoren tot deze subklasse. De recente inktvissen omvatten onder meer de pijlinktvissen, de zeekatten (waaronder *Spirula*) en de octopussen. Deze groep herbergt het grootste ongewervelde dier ooit, dat een lengte van 18 meter kan bereiken, armen meegerekend.



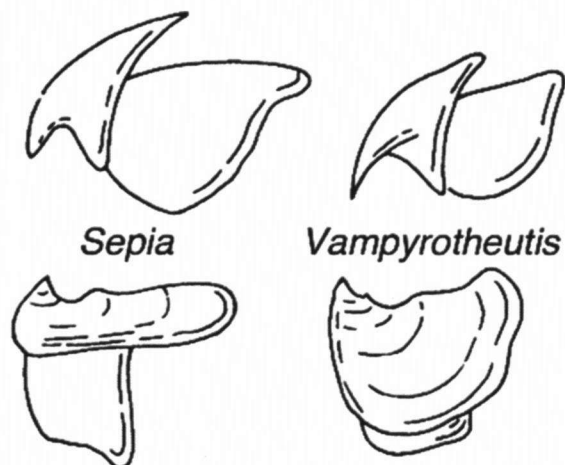
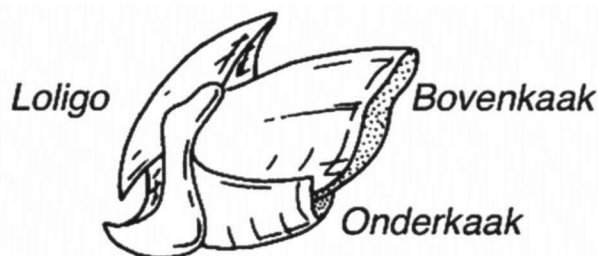
Tekstfig. 32. Inwendige schelp van *Spirula*.

Het zijn snelle zwemmers die op vissen kunnen jagen. Nautiloïden en ammonoïden zijn daarmee vergeleken trage zwemmers en kunnen slechts snelheden bereiken van niet meer dan enkele tientallen centimeters per seconde. De grote snelheid van voortbewegen is te danken aan het ontbreken van een uitwendige schelp. De endocochliaten kunnen op vissen jagen, terwijl de ectocochliaten zijn aangewezen op kleine bodemdieren als voedsel. De inktvissen zijn niet meer van een schelp als hydrostatisch apparaat afhankelijk. Zij kunnen in het zeewater zweven met behulp van ammoniumchloride of vetten. De meeste van hen hebben zijvinnen (behalve de octopussen), ter stabilisatie, maar waarmee ze ook heel langzaam kunnen zwemmen..

De inktvissen hebben ook een papegaaiensnavel die geheel uit conchioline bestaat en geen verkalkte punten of spieraanhechttingsplaten heeft.

Ze hebben evenals de ammonieten een radula met zeven tanden, wat wijst op een nauwe verwantschap tussen deze twee subklassen.

De primitievere coleoïden hebben concave septa in een kegelvormig fragmocoön. De sifo is dun en ventraal gelegen evenals bij de ammonieten. De buitenwand van fragmocoön noemt men conothek. De septa en de conothek bestaan uit arago-

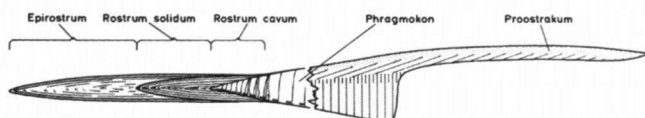


Tekstfig. 33. Kaken van coleoïden (Uit Ziegler, 1983).



Tekstfig. 34. Zeventandige radula van Octopus (Uit Ziegler, 1983).

niet. Om er voor te zorgen dat het dier niet gaat drijven wordt fragmocoön van buiten en voorbij de apex in achterwaartse richting verzwaard met een rostrum van calciet. Bij enkele groepen wordt het rostrum verlengd met een epirostrum. Het zijn voornamelijk deze calcitische verzwareningen die als fossiel worden bewaard, omdat de aragonitische schaalementen snel oplossen. De holte waar het fragmocoön in het rostrum zat noemt men alveole. De woonkamer bij de aulacoceratiden is eveneens kegelvormig, maar de kegel is veel langer. Bij andere fragmocoönbezitters is de woonkamer gereduceerd tot een soort rugschild, een uitgroei van de dorsale rand van de aperatuur, het proostracum. Bij de coleoïden zonder fragmocoön is veelal nog een gedegenereerd proostracum aanwezig: de gladius (zwaard) of de schulp.



Tekstfig. 35. Schaalementen van Belemnitida (Uit Lehmann, 1976).

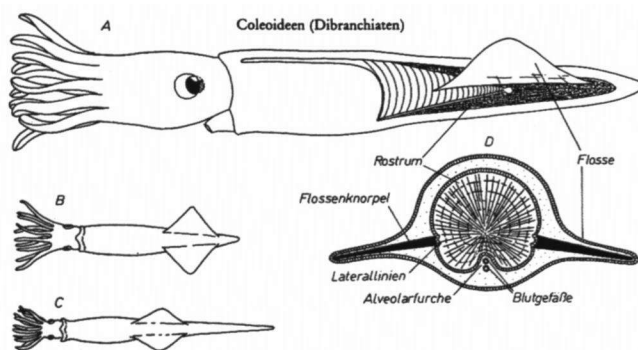
Indeling coleoïden

1. Aulacocerida. Fragmocoön met sponsachtige organisch/aragonitische schelpverdikking vanaf de apex (telum genaamd), overlangse ribbels. Septa relatief ver van elkaar; tophoek van

de conotheek zeer spits. Sifokraagjes naar voren wijzend. Carboon – Jura. Alle andere orden hebben de sifokraagjes naar achteren gericht.

2. Belemnitida. Fragmocoön voorzien van stevige concentrische uitwendige kalkverzwaring (calciet) vanaf de apex naar achteren wijzend (rostrum genaamd). Septa dicht bij elkaar; tophoek van de conotheek minder spits dan bij de Aulacoceratida. Met zijvinnen. Jura – Krijt.

3. Phragmoteuthida. Nauwelijks verzwaard met dunne kalklaag rondom de buitenzijde van fragmocoön vanaf de apex



Tekstfig. 36. Reconstructie van een levende belemniet (Uit Ziegler, 1983).

naar de mond. Tien gelijke armen met vanghaakjes. Met zijvinnen. Carboon – Jura, Krijt?

De hierna volgende ordes hebben geen fragmocoön en geen rostrum.

4. Vampyromorphida. Geen fragmocoön of rostrum, maar met gladius (zwaard). Acht armen met zuignapjes zonder conchiolinerings. Vaak met vanghaakjes. Recent.

5. Teuthida. Geen fragmocoön of rostrum, maar met gladius (zwaard). Tien armen waarvan twee tentakelarmen. Zuignapjes met conchiolinerings veelal voorzien van vanghaakjes (onychieten). Zijvinnen aanwezig. Jura – Recent.

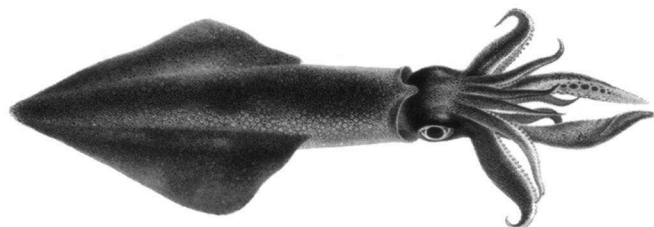
6. Sepiida. Hebben een rugschild dat in de volksmond zee-



Tekstfig. 37. Vampyroteuthis infernalis (= Vampier uit de hel).

schuim wordt genoemd, in het Duits Schulp. De schulp is ei-

genlijk het gereduceerde fragmocoön met zeer dicht op elkaar staande schuine tussenschotten, met kalkpilaren verstevigd. Tien armen waarvan twee tentakelarmen. De armen zijn voor-



Tekstfig. 38. *Loligo*. Pijlinktvis, kalmare.

zien van zuignappen met conchiolineringsen, maar zonder vanghaakjes. Zijvinnen aanwezig. Laat-Krijt–Recent.



Tekstfig. 39. *Sepia*. Zeekat.

7. Octopida. Sterk gereduceerd skelet. Acht lange armen met zuignapjes zonder conchiolineringsen; zakvormig lichaam zonder zijvinnen, maar fossiel, bv. *Palaeoctopus*, kunnen ze zijvinnen hebben. Jura–Recent.

Meestal vinden we van de Belemnitida alleen de rostra. De classificatie van de soort in deze orde berust op de precieze vorm van de rostra en de lengte van de groeven die bij de alveole beginnen of aan de spits van het rostrum.



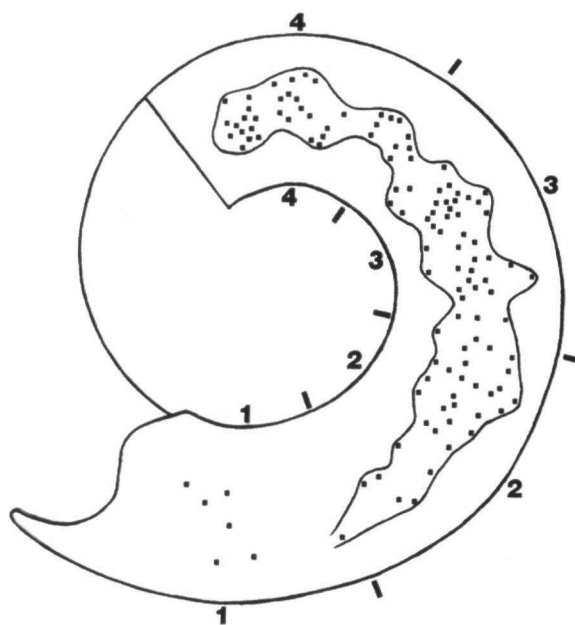
Tekstfig. 40. *Octopus*. Kraak.

Paleobiologie

Nu de meeste soorten wel gevonden en beschreven zijn heeft het zwaartepunt van het onderzoek naar ammonieten zich verplaatst naar meer (paleo)biologische vraagstukken, zoals welke soort is uit welke voorouder ontstaan (evolutie), hoe was de verspreiding en waarom (geografie, klimatologie, oceanologie), wie werd door wie gegeten (rol in voedselketen), wat was de rol van lege ammonietenschalen op de zeebodem (ecologie) etc.

Dieet van ammonieten

In 1997 verscheen een studie¹⁰⁰ over het dieet van de ammoniet *Harpoceras falciferum*. In een steengroeve ten zuiden van Stuttgart werd bij ongeveer vier procent van deze relatief grote ammonieten een fossiele maagbal gevonden. Sommige van deze ammonieten hadden tot wel 5 maagballen in hun woonkamer liggen, waarschijnlijk het gevolg van een dag-nacht ritme in eten vergelijkbaar met de recente *Nautilus*. Voor het eerst werd overtuigend aangetoond wat deze ammonieten aten en hoe het spijsverteringskanaal gelopen moet hebben. De inhoud van de maagballen bestond voor het grootste deel uit poot- en staartresten van kleine kreeften met daarnaast ook kleine aptychi (kaakdelen). Deze aptychi bleken van dezelfde soorten. Dus hebben we hier te maken met kannibalisme onder ammonieten. Verdere waargenomen maaginhouden bij



Tekstfig. 41. Reconstructie spijsverteringskanaal *Harpoceras falciferum* met maagballen, Toarcien, Dotternhausen, Duitsland.

ammonieten zijn: foraminiferen, ostracoden, zeelielestengels en resten van tweekleppige schelpen.

Hergebruik van schalen van cephalopoden

Lege cephalopodenschalen op kleiige zeebodems zijn ideale schuilplaatsen geweest voor kleinere organismen die zelf niet

kunnen graven om zich te verstoppen voor de aanwezige roofdieren. In sommige delen van vroegere zeeën zullen de lege schalen van cephalopoden welhaast de enige mogelijkheid hiervoor zijn geweest. Aan de andere kant kunnen de lege schalen ook ideale plekken zijn geweest waar bv. een roofvis in een hinderlaag kon liggen, wachtend op een prooi.

Een goed overzicht van wat er naast het dieet van een ammoniet allemaal in ammonietenschalen gevonden kan worden wordt gegeven in Davis *et al.*⁵⁰. Zo zijn er gevallen bekend van fossiele eitjes, poep en eetafval van in de ammonietenschaal wonende dieren. De mooiste voorbeelden van het gebruik van cephalopodenschalen als schuilplaats zijn die fossielen waarin het haast complete skelet van de inwoner nog aanwezig is. Mooie voorbeelden van trilobieten in nautiloïde schalen uit het Ordovicium, Siluur en Devoon worden gegeven door Davis *et al.*⁵⁰.

Krabben in nautilussen uit het Eoceen van Spanje zijn beschreven door Fraaije en Pennings⁷⁷. Prachtige baarsachtigen zijn ook bekend in grote nautilussen uit het Eoceen van België.

Complete vissen en kreeften in ammonietenschalen zijn o.a. bekend uit de Jura van Engeland en Duitsland^{75,76}.



Tekstfig. 42. Trilobiet in nautiloïde. Siluur. Natuurhistorisch Museum Praag.

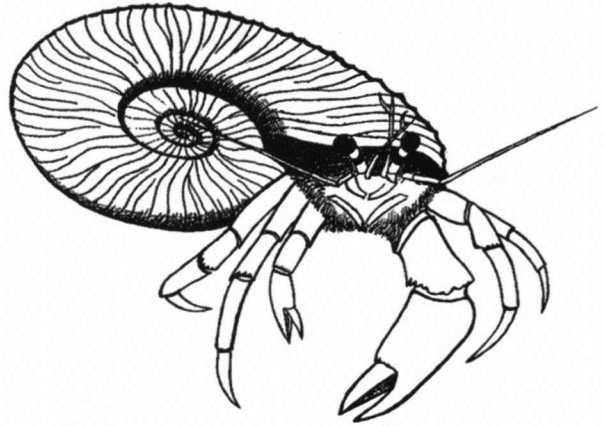
Een vergevorderd stadium van het bewonen van een ammonietenschaal wordt beschreven door R. Fraaije⁷⁴. Hij beschrijft de tot dan oudst bekende *in situ* heremietkreeft in een nog geen vier cm in doorsnede metend ammonietje uit het Krijt



Tekstfig. 43. Vis in een nautiloïde. Eoceen. Meldert, België.

(Barremien) van Speeton, Engeland.

Later werd er nog een veel oudere heremietkreeftrest gevonden in een ammonietwoonkamer uit de Jura (Pliensbachien) van Duitsland¹⁰⁹. Deze vondsten duiden erop dat de evolutie



Tekstfig. 44. Heremietkreeft in woonkamergedeelte van een ammoniet. Reconstructie.

van heremietkreeften in het Mesozoïcum zich vooral afspeelde in ammonietenschalen en pas na de Krijt/Paleogeen grens in slakkenhuizen.

Wie at wie?

Via fossiele voedselresten weten we wat sommige ammonieten gegeten hebben. Minder is er bekend over hun vijanden,



Tekstfig. 45. Heremietkreeft in ammoniet, Vroeg-Krijt, Speeton, Engeland.

de predatoren. De predatoren kunnen op drie manieren achterhaald worden.

1) De ammonieten zitten in de buikholte van de predator. Dit is bijvoorbeeld aangetoond bij Laat-Krijt plesiosaurussen uit Japan waarbij kaakdelen van ammonieten, aptychi, in de buikholte gevonden zijn²⁴⁹.

2) Een tweede manier om de predatoren van ammonieten te bepalen is het plegen van onderzoek naar de uitwerpselen of koprolieten van mogelijke predatoren. De koprolieten bevatten soms delen van ammonieten. Een viskoproliet uit het Laat-Krijt van de Verenigde Staten bevatte naast delen van beenvissen ook een juveniele ammoniet, waarschijnlijk van de groep

Scaphites / *Clioscapites*. Ook de bekende Duitse Jura-vindplaats Solnhofen leverde viskoprolieten op met delen van ammonieten (schaal en aptychi) erin^{205,250}.

3) De derde en meest bekende manier om de predatoren van ammonieten te achterhalen is de studie van sporen van vraat en afbraak van de ammonietenschaal. Deze ichnofossielen kunnen zowel dodelijk als niet dodelijk zijn geweest getuige de vele ammonieten die hersteld zijn en met name bij de mondopening (apertuur) door middel van aanmaak van nieuwe schaal. Dit fenomeen van een niet dodelijke aanval op de apertuur is veelvuldig onderzocht in de afgelopen decennia onder Mesozoïsche ammonieten¹⁷³. De mogelijke predatoren die verantwoordelijk worden gehouden voor deze herstelde bijtsporen lopen ver uiteen: belemnieten, ammonieten, *Nothosaurus* uit de Trias, roofvissen uit het Jura, kreeften uit de Jura^{173,236}.

De dodelijke, dus niet herstelde, sporen van vraat en afbraak van de ammonietenschaal zijn ook gevonden, zij het in beperkte mate. In het Carboon van de Verenigde Staten werden fragmoconen van ammonieten gevonden met verschillende ronde gaten daarin. Deze worden toegeschreven aan haaien, met name *Symmorium reniforme*, die de ammonieten woonkamer compleet verbrijzelden en zo de weke massa konden opeten^{201,202}.

Een ander mooi voorbeeld zijn de mosasaurussen uit het Late Krijt van Canada en de Verenigde Staten^{96,135}. Deze roofdieren lieten ronde gaten in de ammonietenschaal achter die de tanden weerspiegelen. In sommige gevallen is zelfs een hele tandenrij over de schaal heen te volgen. Naast mosasaurussen en haaien hebben ook krabben dodelijke aanvallen op ammonieten losgelaten. Beide armen met scharen werden gebruikt om de Laat-Krijt ammoniet *Hoploscapites constrictus* uit Polen van achter aan te vallen door ze aan beide laterale kanten een slag toe te brengen in het woonkamergedeelte^{73,231}. Een ander heel belangrijke dodelijke aanval is de aanval resulterend in ventrale bijtsporen in ammonieten uit de Jura en het Krijt^{164,284}. Deze bijtsporen worden gevonden aan de achterkant van een ammoniet in levenspositie zodat de ammoniet volledig werd verrast. De aanval komt heel vaak voor aan het einde van de woonkamer waar de weke massa zich deels ophoudt en waar de meeste spieraanhechtingen aan de schaal zaten.

De aanval is extreem effectief omdat er slechts heel weinig geregenereerde ammonieten met dit bijtspoor zijn gevonden tot nu toe. De waarschijnlijke predatoren zijn vooral pijlintvissen, de teuthoïden, die met hun scherpe, vogelsnavelachtige bek

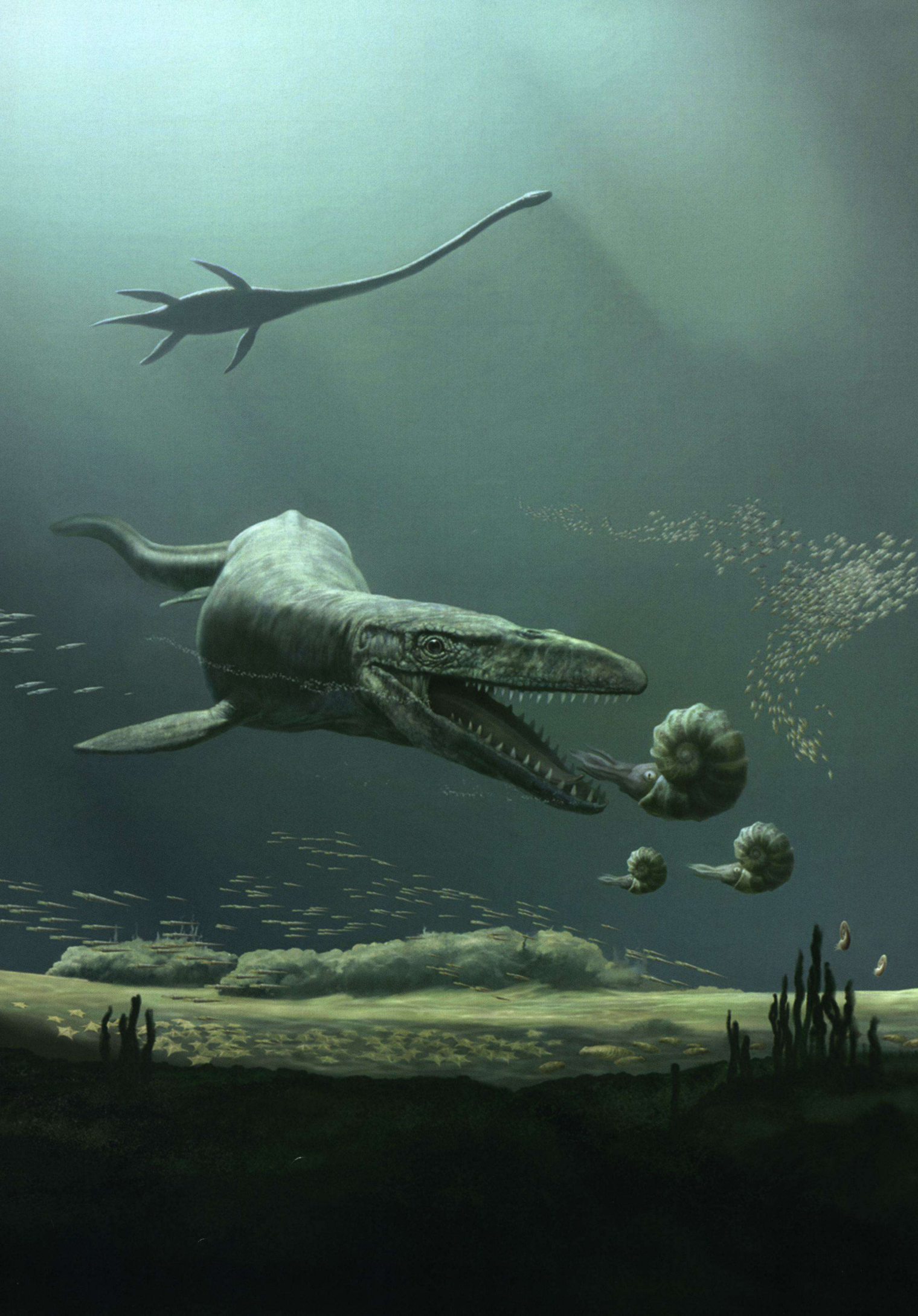
moeiteloos de schaal konden doorbreken, maar ook roofvissen en belemnieten kunnen niet geheel worden uitgesloten. Een mooi voorbeeld zijn de Lias ammonieten uit knollen die zijn gevonden net over de grens bij Haddorf/Neuenkirchen (tekstfig. 46).

Ook in Nederland worden dergelijke ammonieten met ventrale bijtsporen gevonden. Tijdens de inzameling van cephalopoden op 12 november 2005 voor deze uitgave van de *Staringia* kwamen ook diverse ammonieten die dezelfde soort beschadiging vertoonden aan het licht. Ook deze zijn mogelijk ten prooi gevallen aan een pijlintvis. Daarnaast is er uit de ENCI een ammoniet bekend, *Hoploscapites constrictus*, die ook een zelfde bijtspoor bevat.



Tekstfig. 46. Ventrale bijtsporen in ammonieten.
[coll. Akkerman].

Tekstfig. 47.
Illustratie door Karen Carr
'Aanval Mosasaurus op ammonieten'
Copyright tekening Karen Carr
(www.karencarr.com).



Eonothem Eon	Erathem Era	System Period	Series Epoch	Stage Age	Age Ma	GSSP	
Phanerozoic	Cenozoic	Neogene	Holocene			🔑	
			Pleistocene	Upper	0.0117	🔑	
				"Ionian"	0.126		
				Calabrian	0.781		
				Gelasian	1.806		
			Pliocene	Piacenzian	2.588	🔑	
		Zanclean		3.600			
		Miocene	Messinian	5.332	🔑		
			Tortonian	7.246			
			Serravallian	11.608			
			Langhian	13.82			
			Burdigalian	15.97			
			Aquitanian	20.43			
				23.03			
			Paleogene	Oligocene		Chattian	28.4 ±0.1
		Rupelian			33.9 ±0.1		
		Eocene		Priabonian	37.2 ±0.1	🔑	
	Bartonian			37.2 ±0.1			
	Lutetian			40.4 ±0.2			
	Ypresian			48.6 ±0.2			
	Paleocene	Thanetian		55.8 ±0.2	🔑		
		Selandian		58.7 ±0.2			
		Danian		~ 61.1			
				65.5 ±0.3			
	Mesozoic	Cretaceous	Upper	Maastrichtian	70.6 ±0.6	🔑	
				Campanian	83.5 ±0.7		
				Santonian	85.8 ±0.7		
				Coniacian	~ 88.6		
				Turonian	93.6 ±0.8		
				Cenomanian	99.6 ±0.9		
			Lower	Albian	112.0 ±1.0	🔑	
				Aptian	125.0 ±1.0		
				Barremian	130.0 ±1.5		
				Hauterivian	~ 133.9		
				Valanginian	140.2 ±3.0		
				Berriasian	145.5 ±4.0		
	Phanerozoic	Mesozoic	Jurassic	Upper	Tithonian	145.5 ±4.0	🔑
					Kimmeridgian	150.8 ±4.0	
					Oxfordian	~ 155.6	
Middle				Callovian	161.2 ±4.0	🔑	
				Bathonian	164.7 ±4.0		
				Bajocian	167.7 ±3.5		
				Aalenian	171.6 ±3.0		
					175.6 ±2.0		
Lower			Toarcian	183.0 ±1.5	🔑		
			Pliensbachian	189.6 ±1.5			
			Sinemurian	196.5 ±1.0			
			Hettangian	199.6 ±0.6			
Triassic			Upper	Rhaetian	203.6 ±1.5	🔑	
				Norian	216.5 ±2.0		
		Middle	Carnian	~ 228.7	🔑		
			Ladinian	237.0 ±2.0			
		Lower	Anisian	~ 245.9	🔑		
			Olenekian	~ 249.5			
Paleozoic		Permian	Lopingian	Changhsingian	251.0 ±0.4	🔑	
				Wuchiapingian	253.8 ±0.7		
			Guadalupian	Capitanian	260.4 ±0.7	🔑	
				Wordian	265.8 ±0.7		
				Roadian	268.0 ±0.7		
			Cisuralian	Kungurian	270.6 ±0.7	🔑	
				Artinskian	275.6 ±0.7		
				Sakmarian	284.4 ±0.7		
				Asselian	294.6 ±0.8		
					299.0 ±0.8		
Carboniferous		Pennsylvanian	Upper	Gzhelian	303.4 ±0.9	🔑	
			Kasimovian	307.2 ±1.0			
		Mississippian	Middle	Moscovian	311.7 ±1.1	🔑	
			Lower	Bashkirian	318.1 ±1.3		
			Upper	Serpukhovian	328.3 ±1.6	🔑	
			Middle	Visean	345.3 ±2.1		
			Lower	Tournaisian	359.2 ±2.5		

Tekstfig. 48 en 49 (p. 25). Internationale Stratigrafische Kaart. De onderdelen van de geologische tijdschaal/gesteenteregister worden gedefinieerd door hun ondergrenzen. Elke eenheid van het Fanerozoïcum en de basis van het Ediacariën worden gedefinieerd door een punt op de ondergrens in een stratotype sectie, de Global Boundary Stratotype Section and Point, GSSP, die over de gehele wereld geldig is. De eenheden van het Precambrium worden formeel gedefinieerd door absolute ouderdommen (Global Standard Stratigraphic Age, GSSA). De absolute ouderdommen van de grenzen van de onderdelen van het Fanerozoïcum zijn aan revisie onderhevig. Enkele Etages/Tijden van het Cambrium zullen formeel benoemd worden na internationale overeenstemming over hun GSSP-grenzen (lees verder onderaan op pagina 25).

Eonothem Eon	Erathem Era	System Period	Series Epoch	Stage Age	Age Ma	GSSP
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian	359.2 ±2.5	↗
				Frasnian	374.5 ±2.6	↗
			Middle	Givetian	385.3 ±2.6	↗
				Eifelian	391.8 ±2.7	↗
			Lower	Emsian	397.5 ±2.7	↗
				Pragian	407.0 ±2.8	↗
				Lochkovian	411.2 ±2.8	↗
		Silurian	Pridoli		416.0 ±2.8	↗
					418.7 ±2.7	↗
			Ludlow	Ludfordian	421.3 ±2.6	↗
				Gorstian	422.9 ±2.5	↗
			Wenlock	Homerian	426.2 ±2.4	↗
				Sheinwoodian	428.2 ±2.3	↗
			Llandovery	Telychian	436.0 ±1.9	↗
				Aeronian	439.0 ±1.8	↗
				Rhuddanian	443.7 ±1.5	↗
		Ordovician	Upper	Hirnantian	445.6 ±1.5	↗
				Katian	455.8 ±1.6	↗
				Sandbian	460.9 ±1.6	↗
			Middle	Darriwilian	468.1 ±1.6	↗
				Dapingian	471.8 ±1.6	↗
			Lower	Floian	478.6 ±1.7	↗
				Tremadocian	488.3 ±1.7	↗
		Cambrian	Furongian	Stage 10	~ 492 *	↗
				Stage 9	~ 496 *	↗
				Paibian	~ 499	↗
			Series 3	Guzhangian	~ 503	↗
				Drumian	~ 506.5	↗
				Stage 5	~ 510 *	↗
			Series 2	Stage 4	~ 515 *	↗
				Stage 3	~ 521 *	↗
			Terreneuvian	Stage 2	~ 528 *	↗
				Fortunian	542.0 ±1.0	↗

This chart was drafted by Gabi Ogg. Intra Cambrian unit ages with * are informal, and awaiting ratified definitions.

Copyright © 2009 International Commission on Stratigraphy

Eonothem Eon	Erathem Era	System Period	Age Ma	GSSP GSSA
Precambrian	Proterozoic	Ediacaran	542	↗
			~635	↗
			850	↗
		Cryogenian	1000	↗
			1200	↗
			1400	↗
		Tonian	1600	↗
			1800	↗
			2050	↗
		Stenian	2300	↗
			2500	↗
	Archean	Ectasian	2800	↗
			3200	↗
			3600	↗
		Calymmian	4000	↗
			~4600	↗
				↗
		Statherian		↗
				↗
				↗
		Orosirian		↗
				↗
				↗
		Rhyacian		↗
				↗
				↗
		Siderian		↗
				↗
				↗
		Neoarchean		↗
				↗
				↗
		Mesoarchean		↗
				↗
				↗
		Paleoarchean		↗
				↗
				↗
		Eoarchean		↗
				↗
				↗
		Hadean (informal)		↗
				↗
				↗

Subdivisions of the global geologic record are formally defined by their lower boundary. Each unit of the Phanerozoic (~542 Ma to Present) and the base of Ediacaran are defined by a basal Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP ↗), whereas Precambrian units are formally subdivided by absolute age (Global Standard Stratigraphic Age, GSSA). Details of each GSSP are posted on the ICS website (www.stratigraphy.org).

Numerical ages of the unit boundaries in the Phanerozoic are subject to revision. Some stages within the Cambrian will be formally named upon international agreement on their GSSP limits. Most sub-Series boundaries (e.g., Middle and Upper Aptian) are not formally defined.

Colors are according to the Commission for the Geological Map of the World (www.cgmw.org).

The listed numerical ages are from 'A Geologic Time Scale 2004', by F.M. Gradstein, J.G. Ogg, A.G. Smith, et al. (2004; Cambridge University Press) and 'The Concise Geologic Time Scale' by J.G. Ogg, G. Ogg and F.M. Gradstein (2008).

August 2009

De meeste grenzen van de subetages/subtijden (bijvoorbeeld midden- en Laat-Aptien) zijn nog niet formeel gedefinieerd. De kleuren zijn in overeenstemming met de Commissie van de Geologische Kaart van de Wereld. De gegeven absolute ouderdommen zijn ontleend aan "A Geologic Time Scale 2004," door F. M. Gradstein, J. G. Ogg, A. G. Smith et al. (2004; Cambridge University Press) en aan "The Concise Geologic Time Scale", door J. G. Ogg, G. Ogg & F. M. Gradstein (2008).