

Over magen en staarten van thelodonten

W. van der Bruggen

In het Royal Museum van Scotland bevindt zich een *Loganellia scotica* met een vatvormig object in het lichaam dat veel lijkt op de "magen" in de onlangs ontdekte thelodontachtige vissen uit het Boven-Siluur en Onder-Devoon van Noordwest-Canada. Als deze afdruk ook een maag zou blijken te zijn, dan zou het verschijnen ervan vijf tot acht miljoen jaar eerder hebben plaatsgevonden. In andere onderzochte exemplaren van *L. scotica* is echter geen spoor van dat orgaan gevonden. Is *L. scotica* eigenlijk wel de enige vertegenwoordiger van deze met tandschubben bedekte kaakloze vissen uit het Onder-Siluur van Zuid-Schotland? Intacte exemplaren zijn schaars, maar een collectie losse staarten laat een niet eerder vermelde variatie aan vormen zien.

Professor M. Wilson kondigde in 1991 met trots de ontdekking aan van thelodontachtige vissen in British Columbia (Canada).

Het bijzondere aan deze vondsten is, dat voor het eerst agnathen (kaaklozen) zijn aangetroffen met een zijdelings afgeplat en tevens hoog lichaam; een sterk gevorkte staart en vooral de in alle vormen aangetroffen contouren van een maag, inclusief sporen van de pylorus (kringspier die de voedselpassage van maag naar darmen regelt).

De maag is een orgaan waar een hoeveelheid voedsel, bijvoorbeeld een prooidier, wordt opgeslagen om deze vervolgens te verteren.

Wilson en Caldwell (1993) beschrijven de magen als "barrel shaped": dus in de vorm van een vat of cylinder (fig. 1a-e).

Zoölogen hebben vaak getheoretiseerd dat bij alle kaakloze vertebraten een maag ontbreekt of heeft ontbroken omdat dit orgaan niet aanwezig is bij de nu levende cephalochordaten (het koploze lancetvisje), slijmprikken, lamprijen en fossiele vormen die voedseldeeltjes uit het water hebben gefilterd er er geen nodig hadden.

De ontwikkeling van een maag is dus blijkbaar de vorming van kaken en daarmee de noodzaak om een groot prooidier op te bergen en te verteren, voorafgegaan.

De krachtige epi- en (hypo) chordale lobben van de Canadese thelodonten geven de staart een bijna symmetrisch aanzien. Tussen de twee hoofdlobben bevindt zich een groot aantal bijlobben die, evenals de hoofdlobben, met tandschubben zijn bedekt. De vorm van de mondopening is niet helemaal duidelijk en een neus-keelbuis zoals bij enkele Schotse vormen, is vooralsnog onbekend.

Wilson en Caldwell wisten ten tijde van hun publicatie natuurlijk nog niet dat er sterke aanwijzingen voor een

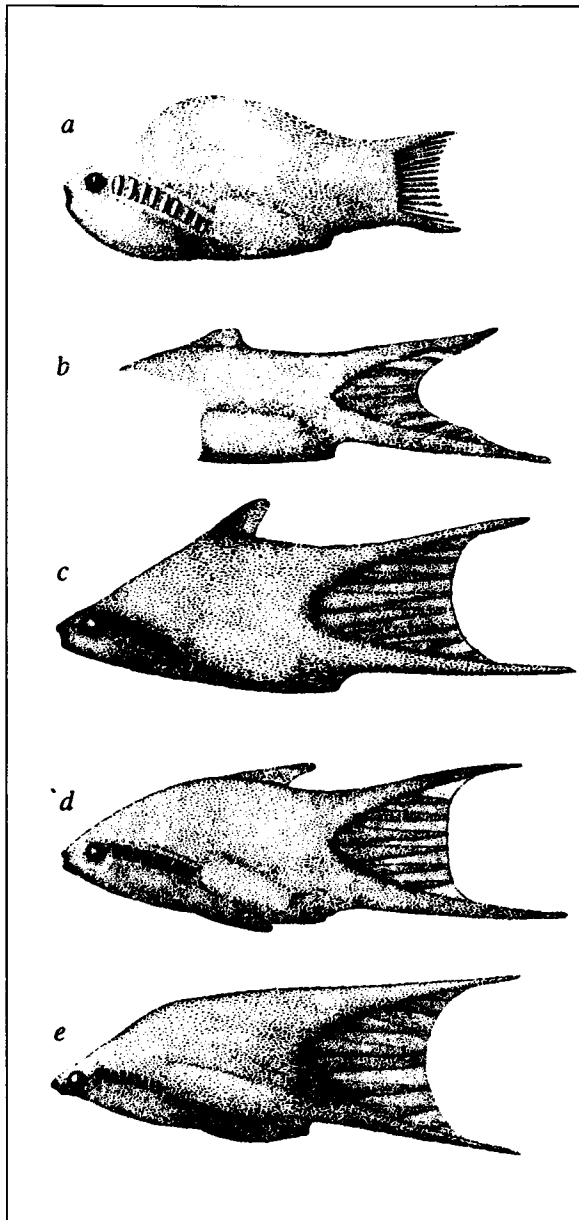


Fig. 1a-e. Reconstructies van de "vorkstaart" thelodonten uit Canada. 1a is het exemplaar uit het Siluur (Wenlock), 1b-e komen uit het Onder-Devoon. In alle exemplaren is achter de rij kieuwopeningen een vatvormig object aangegeven die door Wilson en Caldwell als een maag wordt geïnterpreteerd. Naar Wilson en Caldwell.

dergelijk orgaan bij Schotse thelodonten is gevonden (Van der Bruggen, 1993; Van der Bruggen en Janvier, 1993). Enkele Canadese thelodonten hebben gepaarde zijvinnen die zich echter niet zoals bij de reeds bekende intacte thelodonten boven de kieuwopeningen bevinden, maar juist daaronder. In de kieuwstreek zijn ook gefuseerde tandschubben gevonden. De zijdelings afgeplatte lichaamsvorm en de grote staart duiden op een actieve levenswijze. Samen met de grote ogen en vermoedelijke magen, geeft dit de indruk dat we met een roofvis te maken hebben.

Dit suggereert, dat vertebraten in staat waren om een grote prooi te verschalken vóór het ontstaan van kaken!

Wilson en Caldwell schrijven echter dat binnengedrongen modder in darm en mogelijke maag aangeeft, dat deze dieren waarschijnlijk suspensie-eters zijn geweest. Ook is het mogelijk dat ze de zeebodem hebben afgegraasd, waarbij slibdeeltjes in het spijsverteringskanaal terecht kwamen. Al met al een boeiende ontwikkeling in de paleontologie van de vroege vertebraten.

Ook een maag?

De schrijver bracht in augustus van het afgelopen jaar een bezoek aan het Royal Museum van Schotland (RMS) in Edinburgh.

Mw. dr. Bobby Paton van dit museum had de gevraagde fossielen reeds uitgestald. Vrijwel direct viel een *Loganellia scotica* op waar-

van de kop weliswaar niet goed herkenbaar was, maar de chorda dorsalis (aan de rugzijde gelegen steungevoerde staaf) tekende zich zeer duidelijk in het gesteente af.

Nog spannender bleek een onder de chorda dorsalis gelegen duidelijk vatvormig object dat grote gelijkenis in vorm, grootte en positie vertoont met

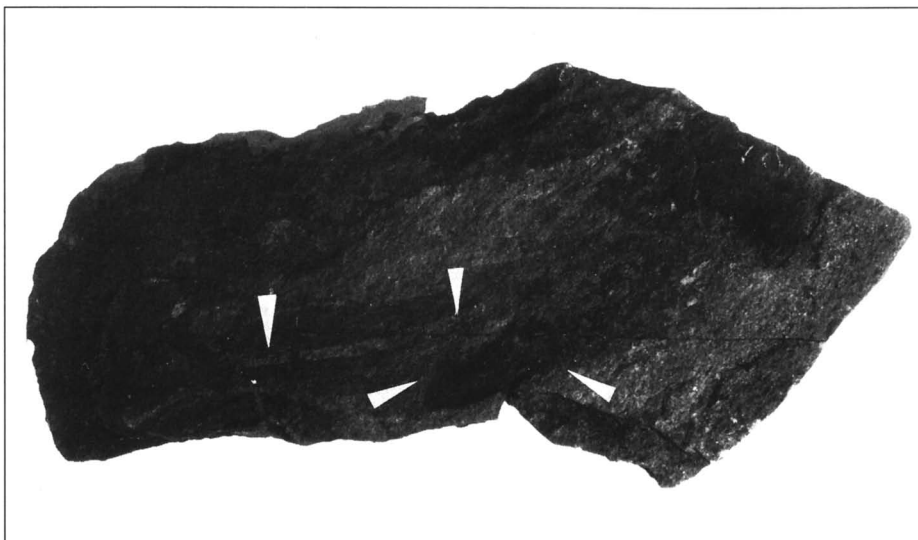
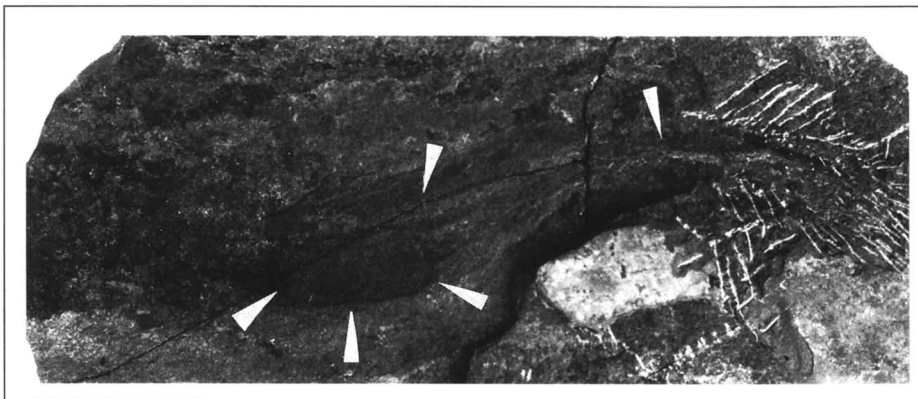


Fig. 2a en b. *Loganellia scotica*, RMS 1967.65.18a +b. uit het Onder-Siluur van Lanarkshire met een vatvormig object (zie onderste pijlen) De bovenste pijlen geven de loop van de chorda dorsalis aan. Lengte van de linker rand tot aan de staart: 24.4 cm. Het vatvormig object meet: 40 mm bij 17 mm.

de magen van Wilson en Caldwell. Aan beide stukken is een negatieve (concave) gladde indruk te zien. Er zou dus ook sprake geweest kunnen zijn van een opvulling door binnengedrongen sediment (fig. 2a en b).

De chorda dorsalis, die als een witte band van het boven het vatvormige object tot aan de staart loopt, is ook een aanwijzing dat er interne structuren bewaard zijn gebleven.

De witte strepen rond het staartgebied zijn niet de vinstralen, maar sporen van een aangepaste vibrotol, een prepareerinstrument waarmee dr. A. Ritchie, een kenner op het gebied van het Zuidschotse Siluur, zijn vondsten te lijf ging.

Het gecompliceerde zeefsysteem in *L. scotica* van tandplaatjes in de kieuw- en mondstreek en de naar voren gerichte tandschub-

ben in de neus-keelbuis vormden een barrière voor het binnendringen van sediment. De kop van het RMS-exemplaar is echter geheel uit elkaar gevallen, waardoor er waarschijnlijk

toch een opvulling van sediment heeft plaatsgevonden.

Zou het vatvormige object misschien een modderopvulling van de buikholte kunnen zijn?

Dat lijkt onwaarschijnlijk, want het darmkanaal zowel als de andere organen in de buikholte zouden zo een gave en gladde afdruk op beide helften van het fossiel hebben verhinderd.

Het veiligste is daarom te stellen dat bij één thelodont uit het Onder-Siluur van Zuid-Schotland een vat- of cilindervormige indruk is waargenomen die gelijkenis vertoont met de waarschijnlijke magen in Canadese thelodonten.

Het is ook mogelijk dat *L. scotica* niet één soort vertegenwoordigt, maar meerdere. Een daarvan zou bijvoorbeeld een maag kunnen hebben ontwikkeld. *L. scotica* wordt echter tot nu toe als de enige voorkomende thelodont uit het Onder-Siluur van Zuid-Schotland beschouwd.

Traquair (1898) beschreef weliswaar ook *Thelodus planus* uit Lanarkshire, maar hij zou zich hebben laten misleiden door een grote en slecht bewaarde *L. scotica*.

De enige andere bekende vissen uit de *L. scotica*-ontsluiting zijn de omstreken lamprij-achtige *Jamoytius kerwoodi* en twee niet beschreven op vissen gelijkende objecten.

Om aan te kunnen tonen dat *L. scotica* meerdere soorten omvat, zou men de beschikking moeten hebben over een behoorlijk aantal intacte exemplaren. Daar schuilt nu het probleem, want dergelijke fossielen zijn uitermate schaars. *L. scotica* en andere thelodonten hadden geen inwendig skelet van hard weefsel, zoals been, zodat de vis, zelfs in een zuurstofloze omgeving, betrekkelijk snel zijn oorspronkelijke vorm kon verliezen. Daarbij komt dat de duizenden huidbedekkende

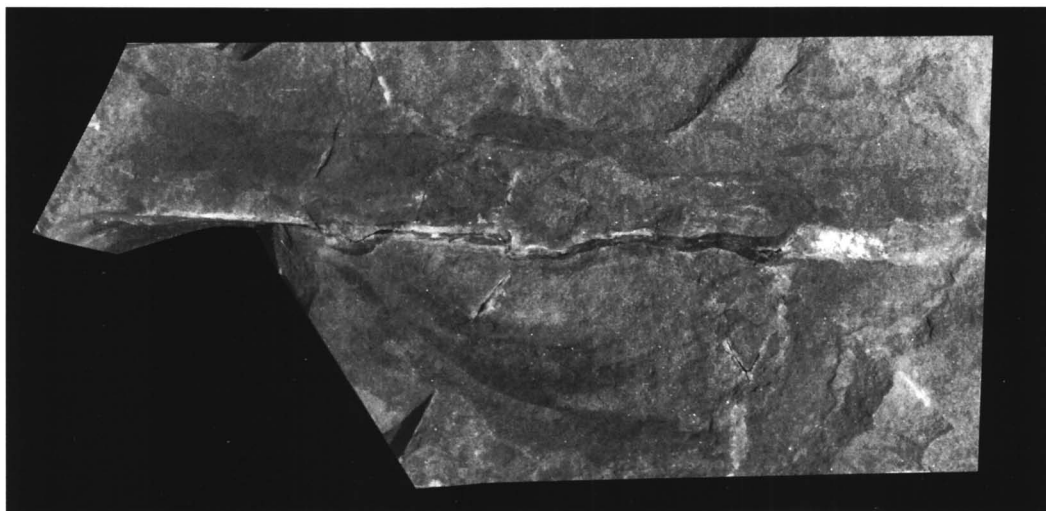


Fig. 3. Door rottingsgassen "opgeblazen" *Loganellia scotica*. Het spijsverteringskanaal is als een donkere lijn, ongeveer in het midden van de vis, te zien. L=22cm. Edinger coll.



Fig. 4. Vrolijke Schot met *Slimonia acuminata*, een eurypteride en tijdgenoot van *L. scotica*.

tandschubben snel losraakten en daardoor een verzameling losse tandschubben meestal alleen is wat van deze vis is overgebleven. Daarom

te goed deden, waren ongetwijfeld eurypteriden (zeeschorpioenen, fig. 4). Fragmenten geven een indicatie dat deze geleedpotigen hier wel één me-

hebben maar weinig musea een *L. scotica* zoals afgebeeld in fig. 5 en fig. 6 in hun collectie kunnen opnemen.

Coprolieten

Toch komen er in de fijnzandige siltsteen regelmatig andere resten van *L. scotica* voor; voornamelijk concreties die duizenden tandschubben kunnen bevatten en losse staarten. Deze concreties zijn over het algemeen rond een uitwerpsel (coproliet) gevormd. De typische coprolietvorm is soms nog te zien. Een overtuigender bewijs van hun oorsprong vormen de concreties die een mengelmoeis bevatten van tandschubben en fragmenten van *Ceratiocaris papilio*, een vroege garnaalachtige.

De rovers die zich aan beide dieren

ter lang konden worden. Hun uitwerpselen zonken naar de zeebodem waar anaerobe bacteriën (bacteriën die geen zuurstof nodig hebben) een rottingsproces op gang zetten dat concretievorming tot gevolg had (Buissonjé, 1978, pag. 28).

De vele coprolieten duiden erop dat de eurypteriden en stellig ook de andere vertegenwoordigers van de fauna ter plekke boven de pycnocline (de scheidingslijn tussen zuurstofloos en zuurstofrijk water) moeten hebben rondgezwommen.

De tandschubben, die met azijnzuur uit de kalkige concretie kunnen worden vrijgemaakt, zijn voor onderzoek, naar het eventuele voorkomen van meerdere soorten thelodonten in deze ontsluiting, natuurlijk niet goed bruikbaar. De tandschubben uit een coproliet zouden van meerdere, in leeftijd verschillende, individuen afkomstig kunnen zijn. Verder maakten de tandschubben een reis door het spijsverteringssysteem van een eurypteride en werden ze na de afscheiding op de zeebodem blootgesteld aan chemische stoffen die de verrotting over het algemeen met zich mee bracht. Hierdoor zien ze er ten opzichte van tandschubben, die uit een geheel of gedeeltelijk intact exemplaar zijn verwijderd, gebleekt en merendeels versleten uit.

Staarten

De tweede min of meer regelmatig voorkomende overblijfselen van *L. scotica* zijn staarten met soms daaraan nog een deel van de romp.

Het lijkt waarschijnlijk dat deze losse staarten zijn afgebeten of door de scharen van een zeeschorpioen zijn afgeknipt. De volgende situatie zou zich stellig kunnen hebben voorge-



Fig. 6. *Loganellia scotica*. De kop, romp en staartbasis bevinden zich in een concretie. Net achter de kop is een donkere (bitumineuse) plek zichtbaar. Mogelijk gaat het hier om sporen van een olierijke lever. L=19 cm. VDB coll.

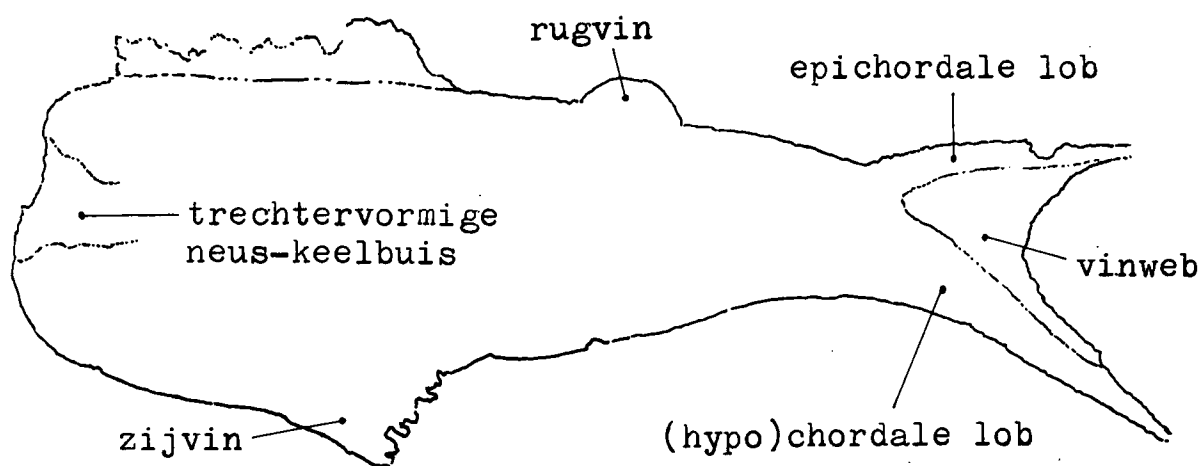
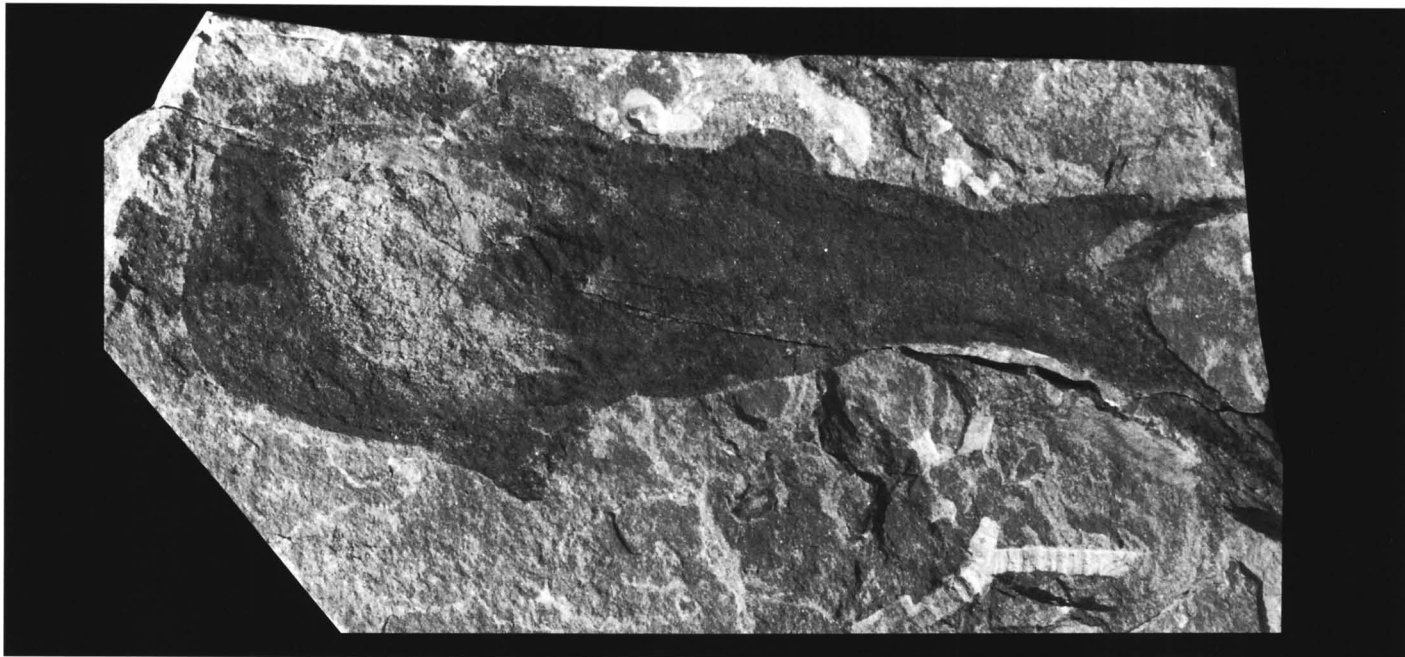


Fig. 5a en b. *Loganellia scotica*. In het kop-borststuk heeft zich een kalkige concretie gevormd. L = 18 cm. VDB coll.

daan.

Een snel zwemmende eurypteride grijpt met één of beide scharen een onfortuinlijke thelodont van achteren en knelt de staart af, waardoor de vis reddeloos is verloren. Vervolgens werd de staart losgelaten en at de schorpioen de veel voedzamere romp en kop op.

De losgelaten staart zonk naar de zeebodem waar het zuurstofloze milieu ervoor zorgde dat aaseters uit de buurt bleven en ontbinding niet plaatsvond.

De aangetroffen staarten, zowel los of onderdeel uitmakend van een intacte vis, laten een niet eerder vermelde variatie zien.

Fig. 5 en 6 zijn nagenoeg intacte exemplaren van *L. scotica*. Van beide thelodonten is de kop van boven (dor-

saal) of van onderen (ventraal) te zien. Dat is in beide gevallen moeilijk te bepalen. De romp is gedraaid waardoor de rugvin en de staart, of caudale vin- nen, van opzij (lateraal) in het gesteente liggen.

Aan beide vissen is te zien, dat de rechter zijvin uit elkaar is gevallen. De linker zijvin in fig. 5 is echter perfect geconserveerd. Ook de staarten zijn een tijdspanne van 430 miljoen jaar goed doorgekomen. Zij lijken op elkaar, maar de epi- en chordale lobben in fig. 5 zijn wat dunner. De dikte van de lobben kan goed worden nagegaan omdat deze bedekt zijn met een type tandschub dat er geheel anders uitziet vergeleken met de tandschubben die zich in het gebied tussen de lobben bevinden. De vorm en richting van de tandschubben, ook wel huid-

tandjes genoemd, in het staartgebied verschilt zodanig, dat er sprake is van een duidelijke verdeling van zones. Dat is in fig. 8d en fig. 8e ook aangegeven. De rugvin in fig. 5 toont zich als een halve cirkel, terwijl de rugvin in fig. 6 meer lijkt op de reconstructie van Turner (1973). De *L. scotica* in fig. 7 is van opzij te zien. Het is duidelijk een fors beest met een buitengewoon dikke chordale lob. De anaalvin is bij dit exemplaar ook bewaard. De vis is niet door verrottingsgassen dikker geworden, want de tandschubben liggen nog fraai in situ.

In de Ritchie-collectie (Australian Museum) bevindt zich ook een zeer zeldzame van opzij gefossiliseerde *L. scotica*, maar deze vis is aanmerkelijk slanker. De door kraakbeen gesteunde vinstralen tussen de lobben van de



Fig. 7. Van opzij gefossiliseerde *Loganellia scotica* met een opmerkelijk forse chordale staartlob. De anaalvin is ook bewaardgebleven (zie pijl). L= 19 cm. VDB coll.

losse staarten zijn in fig. 8a-e aangegeven. Meerdere rijtjes langwerpige tandschubben bedekken de vinstralen, die ongeveer de helft kleiner zijn dan de tandschubben die zich op de lobben bevinden. Er is een aantal verschillen te zien. De staarten in fig. 8a en b zijn bijna symmetrisch en de epi- en chordale lobben raken elkaar niet zoals bij de andere staarten. Samen met hun grote aantal vinstralen lijken ze enigszins op de staart van de Canadese thelodont uit het Siluur (fig. 1a). De staart in fig. 8d heeft ook bijna gelijke lobben.

De punt van de chordale lob is in de richting van de snuit omgebogen. Vinstralen zijn bij dit exemplaar moeilijk te onderscheiden. De grootte van de

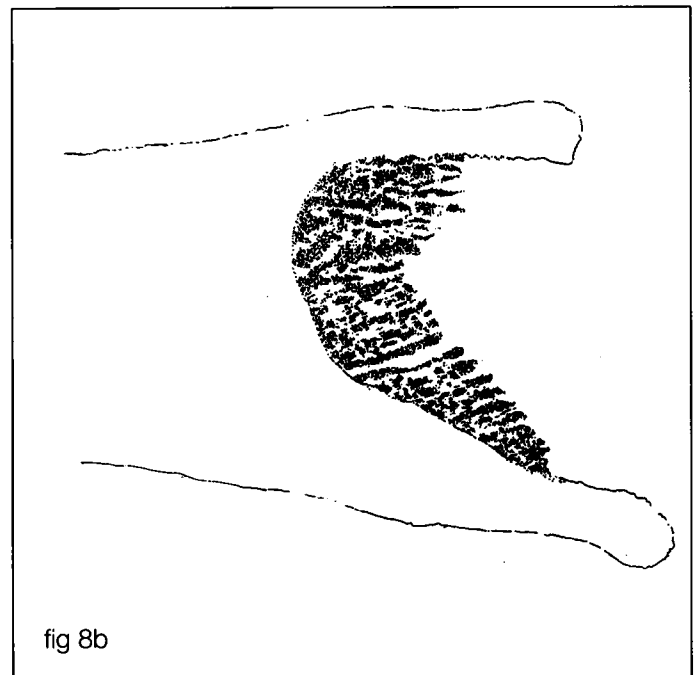
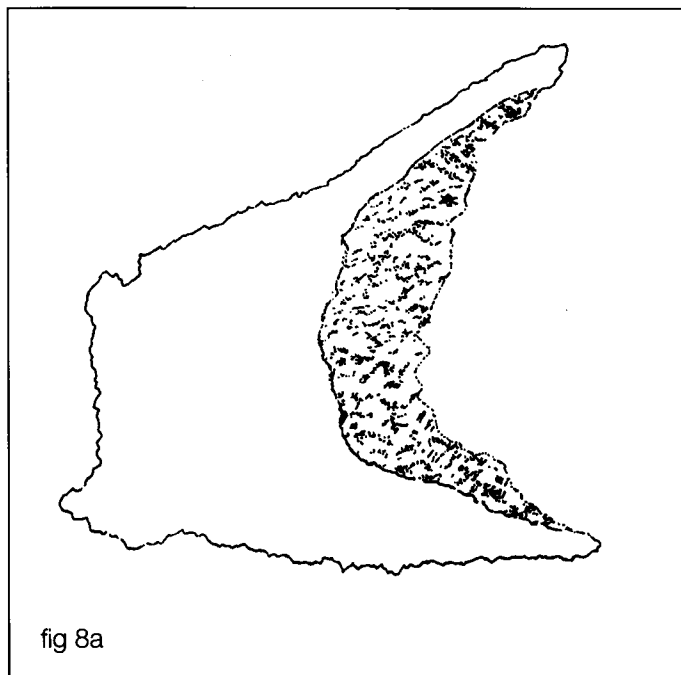
staart en de tot aan de dorsale vin, in een concretie gelegen romp, geven aan dat de totale lengte van de vis ongeveer 40 cm moet zijn geweest. Vinstralen tonen in fig. 8e dat de richting in de epichordale lob anders is dan die van de chordale lob. Dit zou de theorie van Janvier (1981) kunnen bevestigen, waarin hij stelt dat de epichordale lob van thelodonten en anaspiden (schildlozen; een andere groep kaaklozen) gelijk is aan de achterste rugvin van de kaakdragende vissen en de osteostraciiden (groep kaaklozen, waarbij de kop zich in een kenmerkend benen pantser bevindt, fig. 9).

Gegevens uit de literatuur en meerdere vondsten bevestigen dat de chorda

dorsalis bij thelodonten naar de onderste of chordale lob buigt (hypocercale staart). Primitieve beenvissen, zoals steuren en kraakbeenvissen, hebben eigenlijk een staart die uit één echte (chordale) lob bestaat waar zich een vin omheen heeft gevormd. In tegenstelling tot de thelodonten buigt de wervelkolom (die gelijk is aan de chorda dorsalis) bij de meeste van deze kaakdragende vissen omhoog (heterocercale staart).

Tilt men de chordale lob in fig. 5 in gedachten naar boven, verlengt men deze en denkt daar een vin omheen, dan ontstaat er een "haaiestaart" en twee rugvinnen.

In dit opzicht en een groeiend aantal andere, delen de kaakloze thelodon-



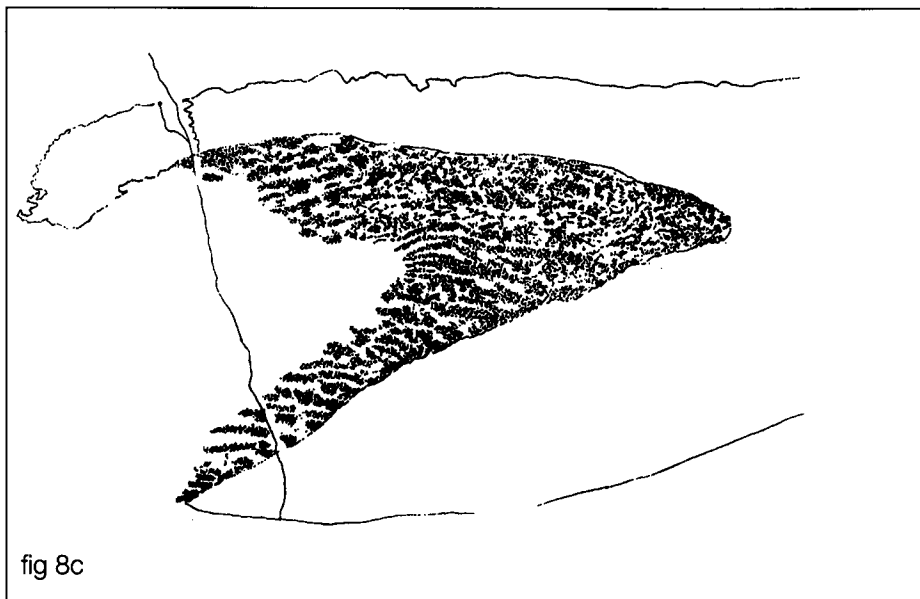


fig 8c

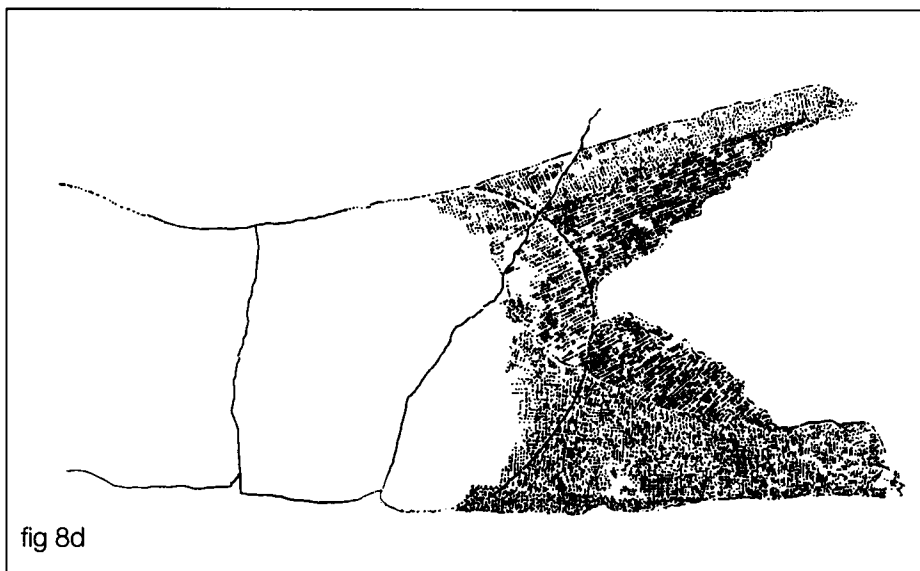


fig 8d

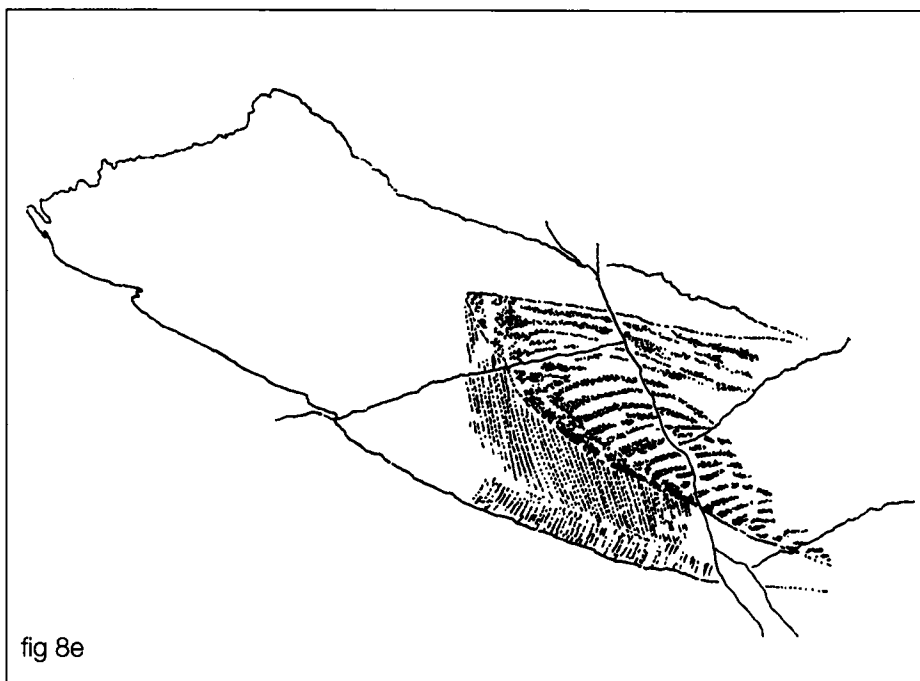


fig 8e

Fig. 8a-e. Enige voorbeelden van los gevonden staarten van "*Loganellia scotica*" De chordale lob in fig. 8c is niet compleet. De romp en een deel van de staart in fig. 8d bevinden zich in een concreetie. L= 8a: 35 mm; 8b: 79 mm; 8c: 75 mm; 8d: 171 mm; 8e: 130 mm. VDB coll.

ten kenmerken met kaakdragende vissen.

Kaken zonder tanden?

De zeeschorpionen hebben vermoedelijk menige thelodont te pakken gekregen, maar hun rol als toproofdier was na de ontwikkeling van kaken, één van de, zo niet belangrijkste gebeurtenissen in de evolutie van de Vertebrata, snel uitgespeeld. Zij werden nog meer teruggedrongen naar specifieke milieu's. De eerste sporen van kaakdragers of Gnathostomata komen eveneens uit het Siluur. Het gaat om tandschubben van kraakbeenvissen en resten van acanthodiërs. Talimaa (1992) denkt zelfs dat het verschijnen van de kraakbeenvissen ten minste in het Ordovicium of zelfs Cambrium moet hebben plaatsgevonden. Hieruit volgend moeten kaken dus ook in die tijd zijn ontwikkeld. We weten echter niet hoe deze vissen eruit hebben gezien. Tandens zijn (nog) niet aangetroffen. dat zou kunnen betekenen dat deze zeer vroege kaakdragers ze nog niet hadden of dat hun tanden nog niet te onderscheiden zijn van de tandschubben of we moeten ze nog vinden. Het is echter ook niet uitgesloten, dat deze vissen al kenmerkende tandschubben hadden ontwikkeld, maar nog geen kaken! Dit boeiende onderwerp valt echter buiten het gebied van dit artikel, maar in de toekomst zal hier aandacht aan worden besteed.

Dankwoord

Mw. dr. Bobby Paton wordt bedankt voor de gastvrijheid tijdens het bezoek aan het Royal Museum van Schotland (RMS) en het bijeenbrengen van een interessante collectie fossielen. Op het dak van het RMS zijn dia's gemaakt van de thelodont met het vatvormige object. De heer J. van Delft is zo behulpzaam geweest om van de veel te donkere dia's zeer bruikbare zwart-wit foto's (fig. 2a en b) te laten maken.

Summary

In the collection of the Royal Museum of Scotland, the author came across a thelodont (*Loganellia scotica*, 1967.-65.18a +b) from the Upper-Llandoveryan Jamoytius horizon, which shows in part and counterpart a clear, smooth barrel shaped concave impression. There are remarkable similarities with the barrel shaped stomachs in the recently discovered Canadian fork-tailed thelodonts (Wilson and Caldwell, 1993). If this impression can also be interpreted as a stomach, the appearance has taken place 5-8 Myr earlier compared with the Canadian Silurian species. More inspected specimens of *L. scotica* and other Scottish the-

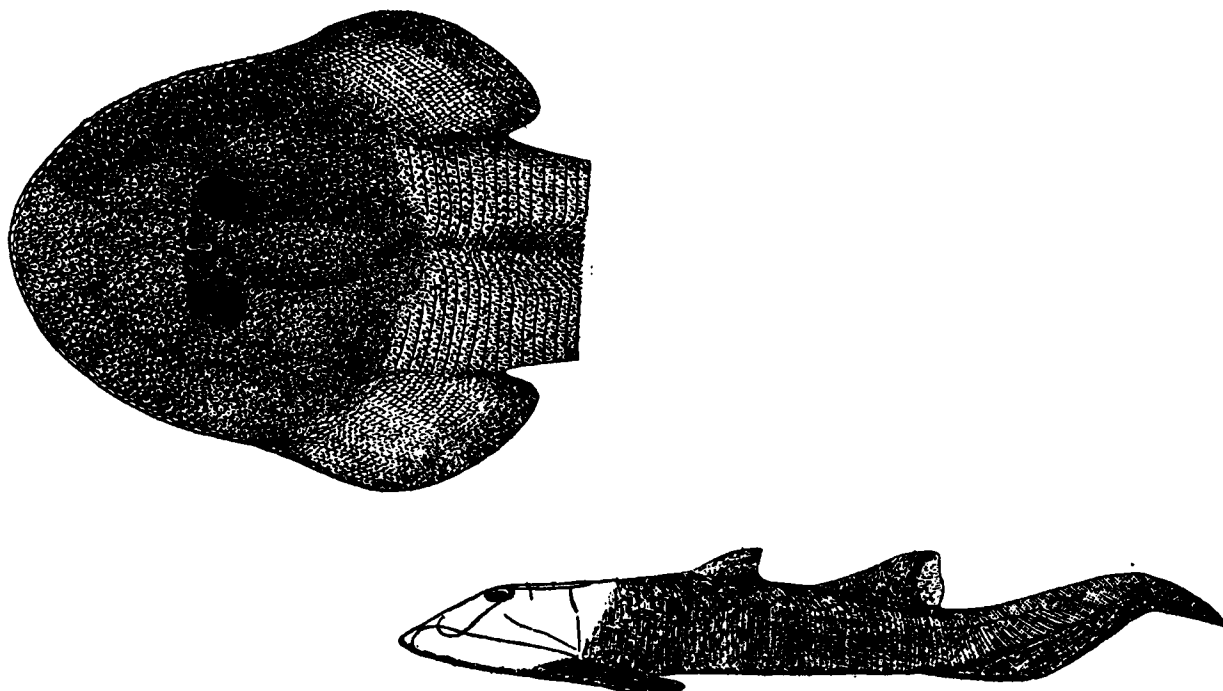


Fig. 9. Reconstructie van *Ateleaspis tessellata* (Osteostraci), naar Ritchie. De heterocercale staart bestaat net als bij de haaïen en steuren uit één (chordale) lob met een vin eromheen.

lodonts do not show a trace of a stomach. The complex system of branchial plates, forward pointing denticles in the naso-pharyngeal duct form a barrier to the instream of sediment. However, the disarticulated head could have been the reason for sediment infilling in this RMS specimen. The well showing notochord is also an indication that internal structures have been preserved. Is *L. scotica* the only jawless denticle covered craniate in Scottish Upper-Llandoveryan rocks? Intact specimens are rare, but a collection of commonly found tails do show a variation in shapes yet not mentioned before.

The denticle covering of the tails are regarding to their orientation, shape and size clearly divided in zones. Some tails do show a different orientation of the rays in the epichordal and chordal lobes. This could confirm the theory of Janvier (1981 and pers. comm. 1993) that the epichordal lobe in thelodonts is homologue to the second dorsal fin in gnathostomes and osteostracans.

There is evidence that most of the also commonly found nodules containing rather worn out disarticulated thelodont denticles are of coprolithic origin.

a) The shape of the denticle concentrations within the nodules.

b) More important: nodules have been found containing a mixture of denticles and fragments of the podshrimp

Ceratiocaris papilio.

The droppings probably came from eurypterids. These coproliths give the impression that eurypterids and probably also the other members of the associated fauna must have swum in life above the pycnocline which separated oxic and anoxic waters.

Adres van de auteur
Ketenstraat 22
1316 NC Almere-stad

Literatuur

Bruggen, W. van der, 1992. Vondstmelding van gefuseerde schubben in *Loganellia* cf. *scotica*. Grondboor & Hamer, nr. 2, p. 35-37.

Bruggen, Wim van der and Janvier Philippe 1993. Denticles in Thelodonts, Nature vol. 364, p. 107.

Bruggen, W. van der, 1993. Thelodonten binnenste buiten gekeerd. Grondboor & Hamer, nr. 3, p. 88-91.

Buisson, Dr. P.H. de, 1978. Waterbloei: Massasterfte en extreem gunstige fossilisatievoorwaarden. Gea, vol. 11, p. 25-34.

Halstead, L.B. and Turner, S., 1973. Silurian and Devonian Ostracoderms. Atlas of Palaeobiogeography. Elseviers.

Janvier, Philippe, 1981. The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil "agnathans". Journal of Vertebrate Paleontology 1 (2): 121-159.

Talimaa, Valentina Karatajute, 1992. The early stages of the dermal skeleton formations in chondrichthyans. Academia no. 1, Tallinn.

Traquair, R.H., 1899. Report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian of the South of Scotland. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 39: 827-864.

Wilson, Mark and Caldwell, Michael, W., 1993. New Silurian and Devonian fork-tailed "thelodonts" are jawless vertebrates with stomachs and deep bodies. Nature, vol. 361, p. 442-444.