gea

december 1986, vol. 19, nr. 4, pag. 89-120

driemaandelijks tijdschrift van de Stichting Geologische Aktiviteiten voor belangstellenden in de geologie en mineralogie

ISSN 0167-4692

Inhoud:

Kaakloze vissen (Agnatha) en andere fossielen uit het Siluur van Schotland 89

Een geologische fietsexcursie door het Kwartair bij Hattem (Gld.) 97

Nikkel, de veelzijdige broer van kobalt 105

Stereodia's van mineralen en hun projectie 108

Ettringiet of Sturmaniet? 115

Een vindplaats voor Eocene visresten in Oost-Vlaanderen 116

Het Geologisch Museum van de Universiteit van Amsterdam 117

Boekbesprekingen . . . . . naast pag. 120

Kaakloze vissen (Agnatha) en andere fossielen uit het Siluur van Schotland

door W. in 't Hout

Summary

This article concerns two unique silurian faunas in the Midland Valley of Scotland. In these localities jawless fishes (Agnathans), some arthropods and several problematic organisms have been found; these findings are described. Attention is paid to the ecology that might have prevailed. A number of interpretations of earlier writers have been mentioned.

"Een geologisch openluchtmuseum, zo kan men de Britse eilanden wel noemen. Geen ander gebied in het westen van Europa is zo rijk aan geologische verschijnselen". Dit schreef Prof.dr. A. Brouwer in het Engelandnummer van Gea (maart 1985).
Onderstaand verhaal is geschreven naar aanleiding van een aantal bezoeken aan een tweetal unieke Silurische fauna's in de Midland Valley van Schotland.

Na een paar mislukte pogingen is het mij gelukt om toestemming van de Nature Conservancy Council, the Keeper of Geology at the National Museum of Scotland en de landeigenaren te krijgen om, onder een aantal voorwaarden, deze twee ontsluitingen te bezoeken. Het werd mij bijvoorbeeld niet toegestaan om ook maar een fragment van *Jamoytius*, een bijzondere kaakloze vertebraat, mee te nemen. Om het een en ander veilig te stellen ging er een "site agent" mee.

Op eigen houtje de ontsluitingen bezoeken is beslist af te raden. Het zonder toestemming meenemen van fossielen wordt als diefstal beschouwd en heeft al tot boetes, inhechtenisneming en confiscaties geleid.

Opmerkingen over plaats en tijd van de afzettingen

De Midland Valley was gedurende een deel van het Siluur waarschijnlijk een ondiepe zee. In en rond deze ondiepe zee zijn tijdens de vorming van de Caledonische geosynclinale een aantal afzettingen ontstaan waarin enkele fauna's met complete kaakloze vissen zijn gevonden.
Er is nogal wat onenigheid geweest over de datering van deze Silurische afzettingen.
De fauna is uniek omdat er fossielen voorkomen die nergens anders zijn gevonden. Daardoor staat die fauna op zichzelf, wat correleren zeer moeilijk maakt.
Tegenwoordig wordt aangenomen dat de onderste vertebratenfauna, de **Jamoytius Horizon**, uit het Laat-Llandovery of Vroeg-Wenlock stamt, en de jongere **Lasanius- en Eurypteriden Horizon** tijdens het Laat-Wenlock en Vroeg-Ludlow is gevormd, zie Tabel I. Men is – niet geheel overtuigend – tot deze conclusie gekomen door vergelijkingen met een soortgelijke fauna uit het Ludlow van Ringerike in Noorwegen en omdat de sedimenten die erboven liggen uit de Onder-Old Red Sandstone (Onder-Devoon) stammen; hierin komt de kaakloze vis *Cephalaspis* als gidsfossiel voor (Jennings, Rolfe en Fritz, 1961, 1966, 1973).
Recente ouderdomsbepalingen door middel van radioactieve isotopen geven voor het Siluur een ouderdom van 438 - 408 miljoen jaar aan, een periode van 30 miljoen jaar.

De oudste vissen die we kennen

De oudste complete vissen werden tot voor kort alleen in Schotland gevonden. De paleontoloog Ritchie heeft echter een paar jaar geleden nog oudere, complete kaakloze

vissen uit het Midden-Ordovicium gevonden, namelijk exemplaren van de Heterostraci.
De eerste vissen behoren tot de Agnatha, of Kaaklozen. Deze hadden geen (kieuwboog-)kaken en geen, of slecht ontwikkelde, gepaarde vinnen. Omdat een aantal Agnatha-soorten een uitwendig skelet van dikke beenplaten had werd de groep ook wel Ostracodermi (Plaathuidigen) genoemd. Deze vissen worden als de vroegste vertegenwoordigers van de Vertebraten (gewervelde dieren) beschouwd.
Bij Gewervelden denkt men in de eerste plaats aan het bezit van wervels, maar daarvan is nu juist bij deze dieren nog geen spoor te bekennen. Ze worden toch tot de gewervelde dieren gerekend, omdat hun uitwendig skelet uit been bestaat.
De vissen uit het Ordovicium en Siluur hadden wel een **chorda dorsalis**: een stevigheidsstreng, bestaande uit kraakbeencellen, die ter ondersteuning van het lichaam en het spierstelsel diende. De chorda dorsalis was in die tijd nog niet vervangen door verkalkte of verbeende wervels. Pas in het Midden-Devoon komt men vissen tegen met ringvormige centra en een aanzet tot verbening van de neurale en haemale bogen, die aan respectievelijk de neurale buis (ruggemerg) en belangrijke bloedvaten bescherming bieden. Dit betreft echter al vissen die behoren tot de Gnathostomata of Kaakdragers.

Tabel I Beknopte geologische tijdschaal voor het Paleozoicum

Perm			
Carboon			
Devoon			408
Siluur	Laat–S.	Pridoli	414
		Ludlow	421
		Wenlock	428
	Vroeg–S.	Llandovery	438
Ordovicium			
Cambrium			

Voordat Ritchie zijn belangrijke vondsten deed waren al uit het Midden-Ordovicium van o.a. Colorado en Wyoming (V.S.) overvloedige hoeveelheden stukjes huidpantser met een benige structuur bekend. Ook dit zijn overblijfselen van de kaakloze Heterostraci. Complete exemplaren heeft men daar echter niet gevonden.
In een nog oudere afzetting, uit het Onder-Ordovicium bij Leningrad, zijn kleine objecten gevonden die men nu algemeen aan de tandvormige schubben van eveneens kaakloze thelodonten heeft toegeschreven.
Onlangs zijn uit het Boven-Cambrium van, alweer, Wyoming huidplaatjes gevonden in zandafzettingen van een warme, ondiepe zee. Ook hier zou het om resten van vertebraten kunnen gaan.
Tenslotte is er een wezen met chorda dorsalis bekend uit de Burgess Shale (Midden-Cambrium) in Canada. Perfecte afdrukken van dit dier, *Pikaia gracilis*, tonen een chorda dorsalis. *Pikaia* wordt, net als het recente lancetvisje, waarmee het enige gelijkenis vertoont, tot de Chordata gerekend maar niet tot de Vertebrata.

Agnatha: kaakloze visachtigen

De Agnatha vormen de eerste superklasse in de systematiek der Vertebraten of gewervelde dieren (Tabel II). Voor de indeling der Agnatha zie Tabel III, voor hun geologische levensduur zie Tabel IV.

Tabel II Hoofdindeling der Vertebrata (gewervelde dieren)

Superklasse	Agnatha (kaakloze vissen)
,,	Gnathostomata (kaakdragende vissen)
,,	Amphibia
,,	Reptilia
,,	Aves (vogels)
,,	Mammalia (zoogdieren)

Tabel III Hoofdindeling der Agnatha (=Cyclostomata) (naar Moy-Thomas en Miles, 1971)

klasse Cephalaspidomorphi (=Monorhina)
- subklasse Hyperoartii
  - infraklasse Osteostraci (=Cephalaspida)
  - ,, Anaspida
  - ,, Petromyzonida
- subklasse Hyperotreti
  - infraklasse Myxinoidea

klasse Pteraspidomorphi (=Diplorhina s.s.)
- subklasse Heterostraci (=Pteraspida)
- ,, Thelodonti (=Coelolepida)

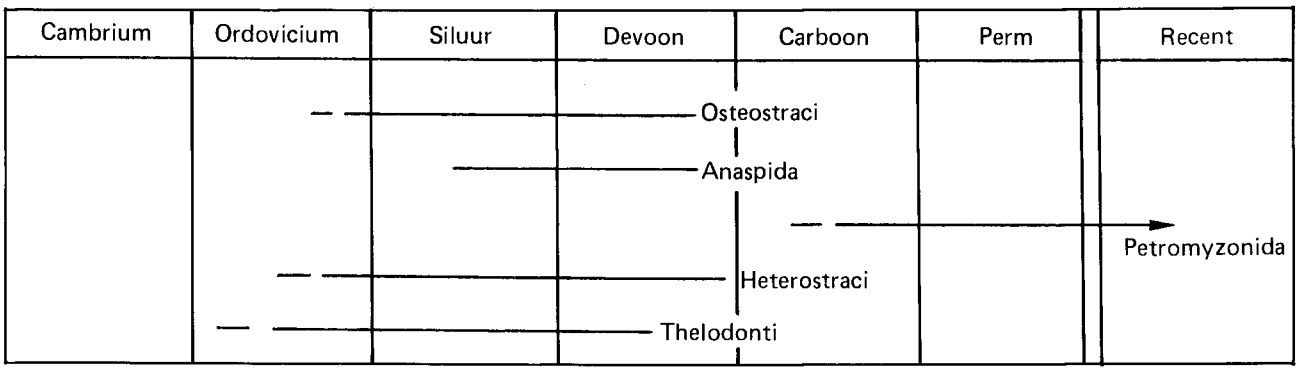
Hieronder volgen enige kenmerken van de voornaamste groepen:

Osteostraci
Typische Osteostraci hebben een kenmerkend kopschild van been dat uit één stuk bestaat. De romp is bedekt met beenschubben, die van de rugzijde naar de buikzijde lopen. De kop is sterk afgeplat. De ogen liggen in oogkassen, dichtbij elkaar aan de rugzijde. Tussen de ogen bevindt zich het derde of pineaal oog, waarschijnlijk een lichtgevoelig orgaan. Er is één neusopening, die vlak voor de ogen ligt (afb. 1). Van enkele Osteostraci was de binnenkant van het kopschild zo goed bewaard gebleven, dat de vorm van de hersenen en de loop van zenuwen en bloedvaten prachtig bestudeerd konden worden. De hersenstructuur en het nasale deel blijken overeen te komen met die van de tegenwoordige lamprei. De staart is heterocercaal d.w.z. dat de epichordale of bovenste lob de langste is.
Osteostraci waren in hoofdzaak bodembewoners.

Anaspida (schildlozen)
Dit zijn gestroomlijnde dieren met een uitwendig skelet van lichte, gelaagde beenschubben (afb. 2).
Aan de oppervlakte van de schubben zijn tuberkels waarneembaar.
Enkele Anaspida zijn naakt.

Petromyzonida (steenzuigers, lampreien)
Er zijn tot nu toe twee fossiele lampreien gevonden. *Mayomyzon* uit het Boven-Carboon van de Mazon Creek (V.S.) is zo prachtig bewaard gebleven dat zelfs de ingewanden als donkere plekken te zien zijn. *Mayomyzon* verschilt heel weinig met de tegenwoordige lampreien. De onlangs gevonden lampreiachtige *Hardistiella montanensis* (Bear Gulch, Montana (V.S.) is nog ouder: Onder-Carboon, en vertoont primitieve trekken. Men kan dus van een zeer succesvolle specialisatie spreken.

Van de **Myxinoidea** of slijmprikken zijn nog geen fossiele



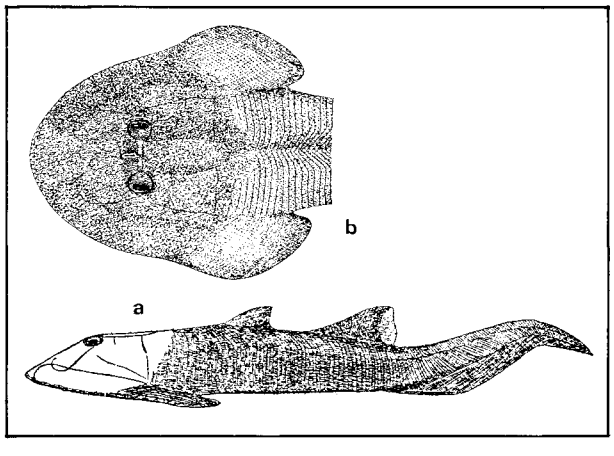
Tabel IV Geologische levensduur van de belangrijkste groepen Agnatha (naar Miles en Tarlo)

resten gevonden waarvan met enige overtuiging gezegd kan worden dat het om een voorouder van de recente *Myxine* gaat (afb. 3).

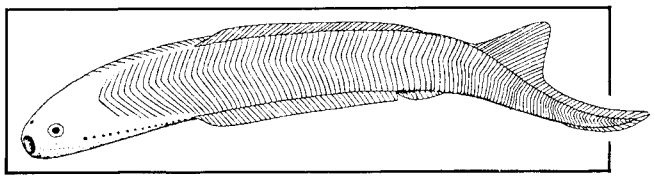
Heterostraci
Deze dieren hadden een uitwendig skelet van dikke beenplaten, die uit drie lagen bestaan. De buitenste laag van het pantserskelet laat een patroon van ribbeltjes en knobbeltjes zien. De laag bestaat uit tandbeen en lijkt op het patroon van fijne buisjes in het tandbeen van zoogdiertanden.
De kop en het voorste deel van de romp zijn door een schild van een wisselend aantal beenplaten ingesloten. Het achterste deel van het lichaam is bedekt met schubben die eenzelfde structuur hebben als de kopplaten. De ogen liggen opzij en de kaakloze mond zit aan de buikzijde, vooraan de kop. Bij de mondopening lagen waarschijnlijk twee neusgaten. Met de thelodonten behoren de Heterostraci tot de oudste vertebraten. In de te bespreken Schotse Silurische voorkomens treffen we geen Heterostraci aan. Afb. 4 geeft een voorbeeld van deze groep: *Anglaspis heintzi* uit het Onder-Devoon. Andere vertegenwoordigers zijn: *Pteraspis en Drepanaspis*.

Thelodonti
Dit is een groep waarvan eigenlijk alleen de vorm en de huidbedekking goed bekend zijn. Deze huidbedekking lijkt tot op zekere hoogte op de placoïde (tandvormige)

Afb. 1. **Osteostraci**. Ateleaspis tessellata, *Boven-Siluur. a. Zijkant, ongeveer 12 cm. b. Bovenkant kopschild. Beide reconstructie naar Ritchie.*



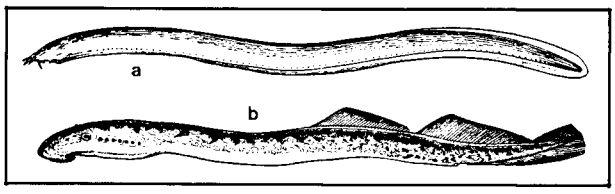
schubben van kraakbeenvissen, zoals haaien (afb. 5). Straks zal deze raadselachtige diergroep uitvoeriger worden besproken.



Afb. 2. **Anaspida.** Jamoytius kerwoodi, *Boven-Siluur, ca. 18 cm; naar Ritchie.*

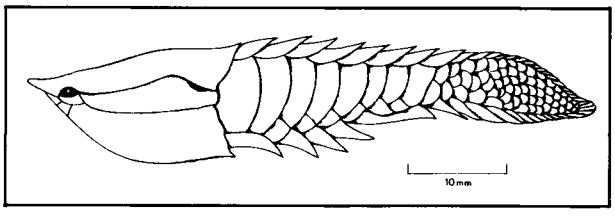
De fauna van de Jamoytius Horizon

De ontsluiting in deze horizon ligt prachtig in de heuvels bij het plaatsje Lesmahagow in Lanarkshire (Zuid-Schotland).
Peach and Horne (1899) waren de eersten die de Silurische ontsluitingen rond Lesmahagow hebben beschreven. Jennings (1961) en Rolfe (1961) hebben dit onderzoek uitgebreid en tegenwoordig denkt men aan een ouderdom die ligt tussen Laat-Llandovery en Vroeg-Wenlock (Onder/Boven-Siluur) (Rolfe 1973). De fauna is uniek en op zichzelf staand.
De Jamoytius Horizon is een onderdeel van de Patrick Burn Formation en alleen in die horizon zijn duidelijk herkenbare thelodonten en de anaspide: *Jamoytius kerwoodi* White aangetroffen (afb.2). In de rest van de Patrick Burn Formation verschijnen thelodonten als een hoopje tandschubben. Ze zijn dus uiteengevallen.
De Jamoytius Horizon, 9 à 10 meter dik, bestaat uit opeenvolgende lagen van grijsbruine tot zwarte koolstofhoudende siltstenen, die in dunne, nauwelijks te onderscheiden laagjes zijn verdeeld (15 tot 30 laagjes per cm) en van nietgelaagde, olijfkleurige tot grijsgroene kleistenen (mudstones).
De individuele silt- en kleisteeneenheden wisselen aanzienlijk in dikte (6 mm tot 110 mm).
De siltstenen zijn de dikste en rijk aan organische overblijfselen. De kleistenen hebben een laag gehalte aan koolstof.
Macrofossielen zijn bijna geheel beperkt tot de siltsteenafzettingen. De weinige macrofossielen die in de kleistenen worden aangetroffen zijn moeilijk vrij te maken. Regelmatig verschijnen er in sommige niveaus kalkhou-



Afb. 3, Recente Agnatha: a. Myxine *(slijmaal), en b.* Pteromyzon *(lamprei); naar Dean.*

dende concreties die soms niet meer dan 40 cm van elkaar verwijderd liggen. Over het algemeen komen die concreties in de siltsteenlagen voor; ze bevatten doorgaans fossielen. De weinige concreties uit de kleisteen bevatten maar zelden organische resten. De fijne gelaagdheid van de siltsteen zet zich ongestoord in de concreties voort. De compactheid in de concretie is echter een stuk minder dan in het eromheen liggende sediment.
De meeste siltsteenconcreties zijn klein (doorsnede van enkele cm); ze bevatten vaak een deel van *Ceratiocaris papilio*, Salter, een phyllocaride (afb. 6.) Ook sluiten ze wel stukjes huid van thelodonten in; een enkele *Ainiktozoon* (een problematisch object) en slechts één keer is een deel van *Jamoytius* in een concretie aangetroffen.
De staat waarin de fossielen zijn bewaard wisselt in de verschillende lagen sterk. Vooral bij *Jamoytius* en *Ceratiocaris* is dit goed te zien.

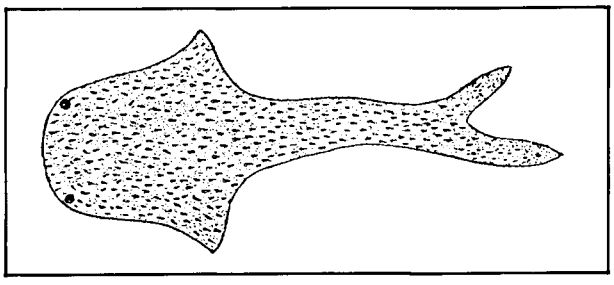


Afb. 4. **Heterostraci**. Anglaspis heintzi, *Onder-Devoon, ca. 6 cm; reconstructie van opzij gezien; naar Kiaer.*

Soms zijn ze perfect bewaard gebleven met vele zichtbare details, maar vaak is alleen nog maar de vorm te herkennen. Dit verschil in preservatie komt waarschijnlijk door de grote verschillen in tijdsduur waarin deze organismen hebben blootgelegen, voordat ze door het sediment werden bedekt.
Er is niets waar te nemen wat op gravende organismen of op kruipsporen zou kunnen wijzen.
De volgende fossielen werden aangetroffen:

Anaspiden
Hiertoe hoort de vertebraat waarnaar de afzetting is genoemd: *Jamoytius kerwoodi*, White.
Deze anaspide is genoemd naar de ichthyoloog J.A. Moy-Thomas en is een zeldzame verschijning (afb. 2). Meestal ziet men niet meer dan een donkere vlek in het gesteente. Betere exemplaren laten een V-vormige tekening op de romp zien waarvan Ritchie (1968) denkt dat het om uiterst lichte schubben gaat die niet uit been bestaan maar waarschijnlijk uit een hoornachtig materiaal. Iedere schub heeft een breedte van iets minder dan 2 mm die door een ruimte van 0.4 mm van de volgende schub wordt gescheiden. Een andere mening over deze V-vormige structuren, die steeds meer terrein wint, is, dat het om spierafdrukken gaat. *Jamoytius* had 14 of meer kieuwopeningen en de ronde mondopening werd door een kraakbeenring ondersteund.
Die kraakbeenring is bij fraai bewaarde exemplaren waar te nemen als een koolstofring in het gesteente. Zo zijn ook de plaats van de ogen en het pineaal of 3e oog te zien.

Thelodonten, een raadselachtige groep visachtigen.
Van geen groep binnen de Agnatha is zo weinig bekend als van de thelodonten.



Afb. 5. **Thelodonti**. Lanarkia spinosa, *Boven-Siluur, bovenzijde, ca. 7 cm; naar Traquair.*

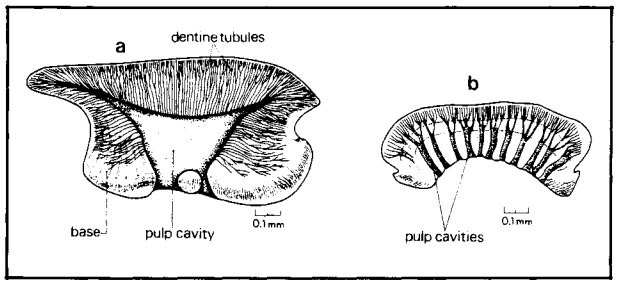
In slechts enkele ontsluitingen over de hele wereld zijn complete thelodonten aangetroffen. De meeste en best bewaard gebleven exemplaren zijn in Zuid-Schotland gevonden. Van slechts 6 soorten zijn complete fossielen bekend.
Men neemt aan dat thelodonten de oudste en waarschijnlijk meest primitieve vertegenwoordigers van de Agnatha zijn. Zowel hun kenmerkende schubben (die ook wel tandschubben heten) als complete exemplaren worden thelodonten genoemd.
De kop was dorso-ventraal afgeplat met driehoekige zijvinnen. Een enkele keer worden op hun slanke romp, rug- en anale vinnen waargenomen.
De staart was waarschijnlijk hypocercaal, d.w.z. de langste lob was naar beneden gericht. Dit misschien als tegenwicht voor de relatief grote kop, zie afb. 14.
Er is echter ook wel het vermoeden geuit, dat thelodonten wellicht een heterocercale staart hebben gehad, dus met de langste staartlob naar boven gericht.
Alle thelodonten hadden een buigzame huidbedekking van kleine, tandvormige schubben. Er is praktisch niets

Afb. 6. Ceratiocaris papilio, *een phyllocaride. De lengte van het gefotografeerde exemplaar is 105 mm, gestrekt ca. 145 mm.*



bekend over een eventueel inwendig skelet. De ogen en waarschijnlijk spleetvormige bek zijn bij goed geconserveerde exemplaren te zien als donkere verkleuringen van de tandschubben. De ogen lagen lateraal en ver uit elkaar, maar kunnen door post-mortale invloeden of tijdens de diagenese zijn verschoven.
De positie van de neusopening en van het pineale of derde oog is onbekend.
Er zijn aanwijzingen dat er zes tot acht paar kieuwopeningen waren.
De tandschubben zijn klein (0.5 mm tot 2.5 mm) en verschillen in vorm en versiering. Hun structuur lijkt op een tand met een kroon, een hals en een basis. De basis van de tandschub wordt door vezels op zijn plaats in de huid gehouden. Er is geen laagje tandemaille aanwezig.
Complete thelodonten zijn een zeldzaamheid maar tandschubben zijn er in overvloed; daarom is de classificatie gebaseerd op de tandschubben. Een moeilijkheid bij het determineren is de variatie van vorm van de tandschubben in de verschillende delen van het lichaam.
Er zijn echter grote overeenkomsten tussen tandschubben op vergelijkbare plaatsen van het lichaam bij de verschillende thelodontensoorten.
Men onderscheidt twee typen tandschubben (afb. 7):

a) het **Thelodus-type**, de tandbuisjes ontspringen direct vanuit één tot drie grote weefselholtes.
Bij het b) **Kataporus-type** is er sprake van veel weefselholtes van waaruit direct vertakte bundels tandbuisjes in de kroon ontspringen.
Door de schaarste aan complete exemplaren is van de verwantschap tussen de onderlinge thelodontensoorten weinig bekend. Een aantal paleontologen hebben, echter



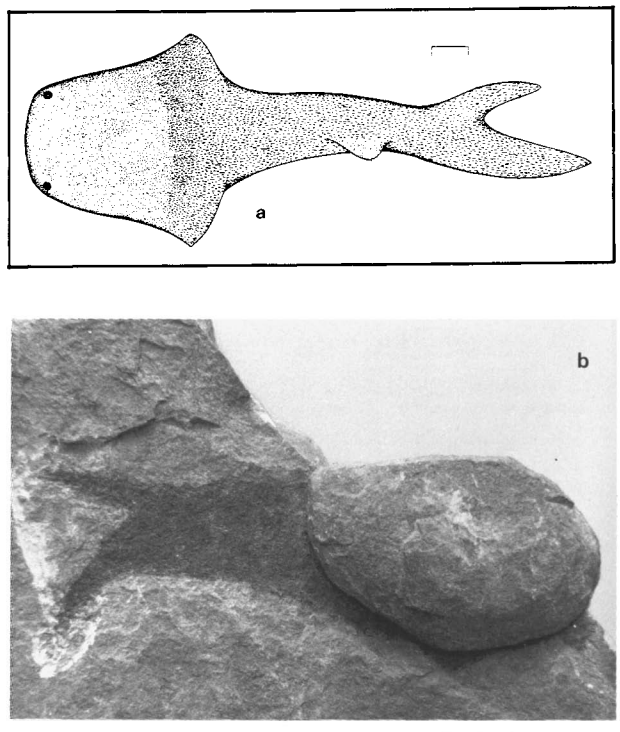
Afb. 7. Slijpplaatjes van tandschubben van Thelodonti (sterk vergroot). a. Structuur van het Thelodus-type. b. Structuur van het Kataporus-type. Naar Gross.

zonder te overtuigen, affiniteiten met andere groepen Agnatha proberen aan te tonen.
Thelodonten vertonen echter een zodanige homogeniteit in vorm en andere kenmerken dat ze zich duidelijk onderscheiden van andere Agnatha en als een aparte klasse van dieren zouden kunnen worden aangemerkt.

Logania scotica, met een maximale lengte van 20 cm, komt in de Jamoytius Horizon voor en is de oudste complete thelodont die tot nu toe gevonden is (afb. 8).

Overige fossielen

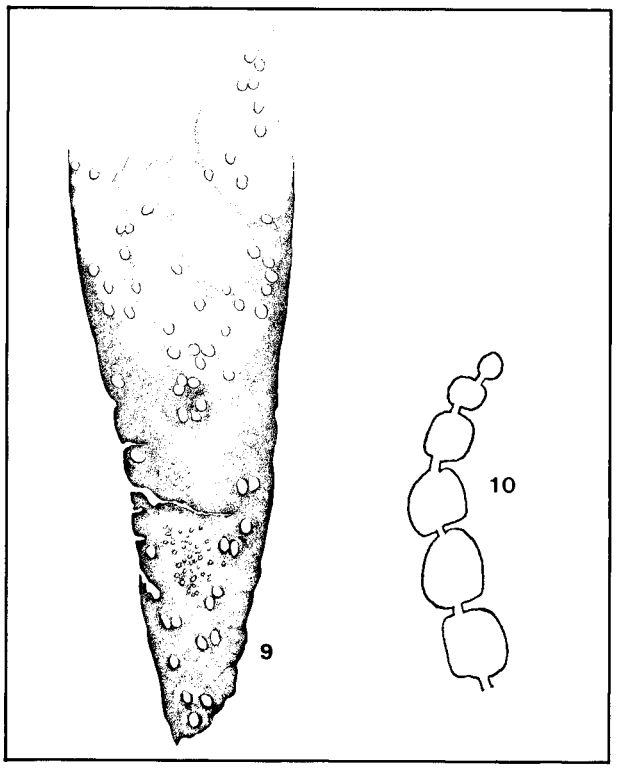
In dezelfde laag komt men zo nu en dan grote fragmenten van *Dictyocaris* tegen, een problematisch organisme, zie afb. 9. De verkoolde fragmenten tonen een netvormige structuur waarvan Størmer (1935) dacht dat het een



Afb. 8. Logania (Thelodus) scotica, *Boven-Siluur. a. Rugzijde, ca. 140 mm, naar Traquair. b. Foto van exemplaar van de auteur. Dit meet 130 mm van snuit tot punt van grote staartvin. Om het dikste deel van het lichaam was een concretie ontstaan.*

kopschild van een grote arthropode betrof.
Zulke fragmenten zijn doorboord met cirkelvormige gaatjes, die een doorsnede van ongeveer 5 mm hebben. Dit komt overeen met de mondopening van *Jamoytius*.
Ritchie denkt dat *Jamoytius* zich met *Dictyocaris* gevoed kan hebben door gaten in de schaal (?) te zuigen net als de tegenwoordige lampreien parasiteren op levende vis. Waarmee *Jamoytius* echter die gaten in de "schaal" van *Dictyocaris* zou hebben gemaakt is niet duidelijk. Een rasptong is niet aangetoond.
600 meter verwijderd van een ontsluiting met *Jamoytius*-vondsten bevindt zich een ontsluiting waar *Ceratiocaris* en andere arthropoden voorkomen. *Dictyocaris* – mèt ronde gaatjes – is hier een zeer algemene verschijning, maar van *Jamoytius* is nog geen spoor gevonden.
Dictyocaris heeft inderdaad een oppervlaktestructuur die wat aan de schubben van een arthropode doet denken. Nog nooit is er echter een *Dictyocaris* gevonden die overtuigend laat zien dat het inderdaad om een arthropode gaat. Het is nog maar de vraag of *Dictyocaris* een dier was. Fraai bewaarde *Dictyocaris*-exemplaren laten een bekervorm zien.

Een ander merkwaardig fossiel is *Ainiktozoon*, die voorlopig als een vrijzwemmende tunicaat (= manteldier, een protochordaat) wordt beschouwd.
Veelvuldig komt *Ceratiocaris papilio*, een phyllocaride, voor. Deze arthropode was gedeeltelijk omgeven door een schild, waarbij twee kleppen het voorste deel van het lichaam omsloten.
Afb. 6 laat een *Ceratiocaris* met zwempootjes zien, een zeldzame vondst. Phyllocariden waren waarschijnlijk de prooi van de rovers uit die tijd: de eurypteriden. We kwamen zo nu en dan fragmenten van de laatsten tegen, vooral van de grote *Slimonia*, die een lengte van 1 m kon bereiken, maar complete exemplaren zijn zeldzaam.



Afb. 9. Dictyocaris, *een problematisch organisme; hoogte ca. 20 cm; tekening van auteur.*

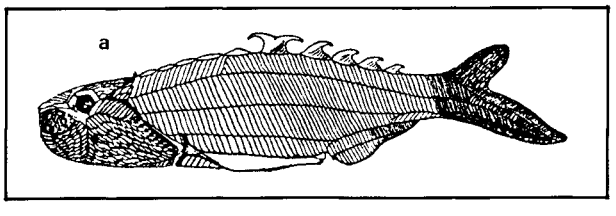
Afb. 10. Taitia catena, *waarschijnlijk een alg, 45 mm; naar Crookall.*

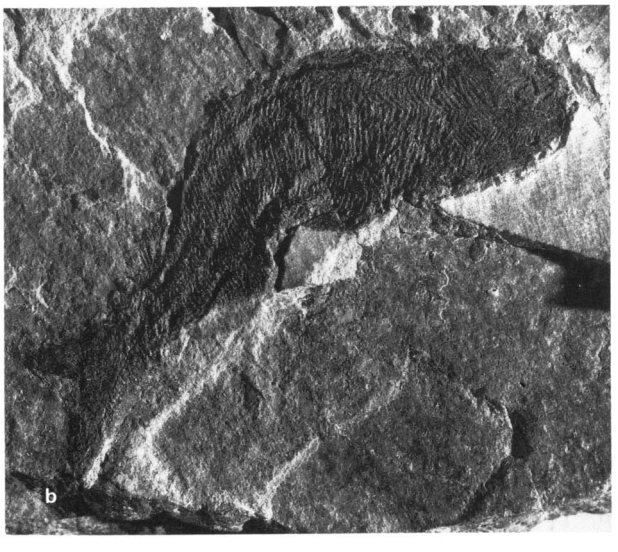
Jamoytius zal gezien zijn gestroomlijnde, aalachtige lichaam wellicht te snel voor de eurypteriden zijn geweest. De thelodonten zullen wel eens als maaltijd hebben gediend, want in concreties zijn hoopjes tandschubben gevonden die sterk aan coprolieten (fossiele uitwerpselen) doen denken.
Bivalven (*Pteronitella* sp.), gastropoden (*Platyschisma* sp.) en kleine orthocone (rechtschalige) cephalopoden komen hier en daar voor, waarschijnlijk vanuit de open zee ingespoeld.
Ronde en stamvormige (verkoolde) structuren zonder een echt regelmatige vorm zijn vaak te zien. Het zijn waarschijnlijk overblijfselen van algen.
De Jamoytius Horizon is waarschijnlijk in een lagune gevormd waar in rustig en soms stilstaand, mogelijk brak water een aparte levensgemeenschap heeft bestaan.

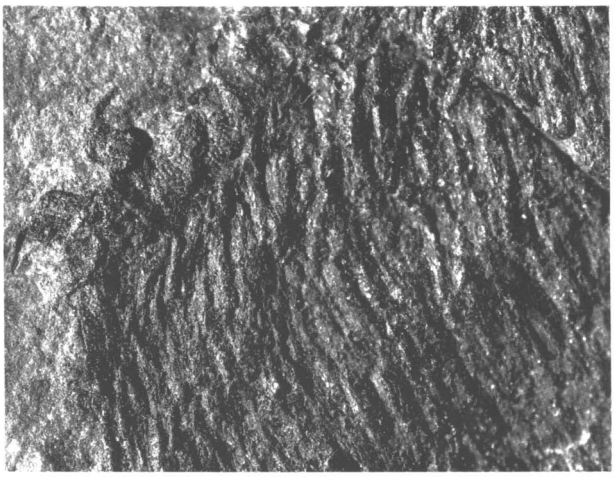
De "Lasanius and Eurypterid" Horizon

Peach en Horne (1899) hebben over deze afzetting, ook wel Fishbed Formation genoemd, een gedetailleerd verslag geschreven.
Men dacht aan een "fishbed" van "Downtonian age" (Vroeg-Devoon).
Rolfe en Fritz (1966) hebben deze horizon een stuk ouder gedateerd, nl. tussen Laat-Wenlock en Midden-Ludlow (Laat-Siluur).
De ontsluiting ligt in de Hagshaw Hills (Lanarkshire). Deze uiterst kwetsbare plek bestaat uit een laag van 1.2 tot 1.5 meter donkergrijze, fijngelaagde siltsteen. De laag ligt verticaal ingesloten tussen zwarte, niet-gelaagde, fossielloze siltsteen en onregelmatig gelaagde, licht- tot donkergroene kleisteen.
De fossielen zijn soms moeilijk te zien door de donkere kleur van het gesteente.
De warvenstructuur van het sediment doet denken aan een afzetting in een deel van een meer waar geen zuurstof aanwezig was.
Het ontbrak dan aan bodembewoners die het sediment konden omwoelen, waardoor de gelaagdheid zou zijn verstoord.
De vaak perfecte conservatie kan misschien verklaard worden door een plotseling, seizoengebonden anaeroob (zuurstofarm) worden van het water.
Dit heeft dan de massale sterfte teweeggebracht.
De siltsteen is zeer fijngelaagd, 20-30 laagjes per cm. Ieder lichtgrijs tot lichtbruin laagje wordt opgevolgd door een veel dunner donkergrijs laagje. Die donkere kleur wordt veroorzaakt door een grote hoeveelheid koolstof.
De fossielen liggen op de donkere laagjes ingebed. Dus na iedere lichtgrijze tot lichtbruine afzetting volgt er een veel dunnere vol koolstof. Tijdens de vorming van dat laagje viel blijkbaar de periode van massale sterfte. De koolstof is het resultaat van organische neerslag. Veel ovale of ronde zwarte objecten zijn zichtbaar. Dit zijn waarschijnlijk kolonies blauwgroene algen (*Pachytheca*). Ook is hier de merkwaardige *Taitia catena*, waarschijnlijk ook een alg, gevonden (afb. 10), evenals structuren die veel lijken op fragmenten van een kleine *Dictyocaris*.
Plantaardig zijn ook steelvormige en vertakte objecten. Die planten waren voor een deel het menu van de vele agnathen die hier voorkwamen.
Agnathen hebben, zoals eerder gezegd, geen kaken met tanden, met als gevolg dat ze gebonden zijn aan een bepaalde manier van voedselzoeken. De meesten zullen in

Afb. 11. Birkenia elegans, *Boven-Siluur. a. Reconstructie ongeveer 10 cm lang, naar Stetson, Heintz en Ritchie. b. Foto van eigen exemplaar van de schrijver, 65 mm lang, 18 mm hoog.*





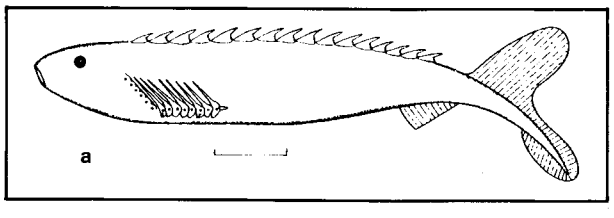


Afb. 12. Birkenia elegans, *detail van afb. 11 b: het "kroontje", de typische naar twee kanten wijzende rugstekel.*

de modder hebben gewroet op zoek naar planten, detritus en micro-organismen. Een leven als actieve jager is vrijwel uitgesloten, wel als parasiet, zoals Ritchie bij *Jamoytius* vermoedt.

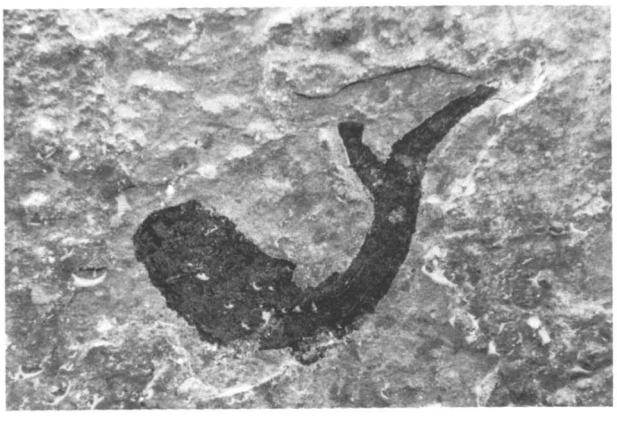
De volgende vertebraten komen in de Lasanius en Eurypteriden Horizon voor:
Osteostraci. In deze horizon verschijnt de oudste cephalaspide: *Ateleaspis tessellata*. Fragmenten van de typisch gevormde rompschubben werden soms gevonden, maar complete exemplaren, die wel een lengte van 20 cm kunnen bereiken, zijn uiterst zeldzaam. *Ateleaspis* was een typische bodembewoner (afb. 1).

Afb. 13. Lasanius problematicus *a. Reconstructie naar Parrington en Miles (gedeeltelijk), ca. 7,5 cm. b. Foto van een door schrijver gevonden exemplaar; afmeting van het fragment 32 x 11 mm. Het is verleidelijk, naar aanleiding van opmerkingen van Parrington (1958), om in de donkere vlek bovenaan de kop een indicatie van een oog te zien.*



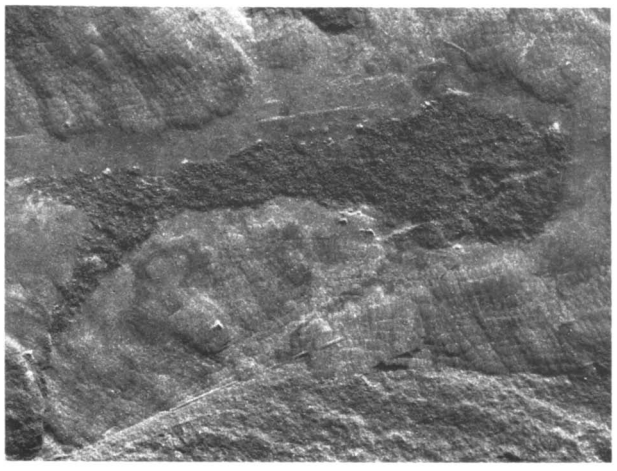


Het overgrote deel van de agnathenfauna bestaat uit **Anaspida**.
Birkenia komt relatief veel voor, maar is vaak geheel of gedeeltelijk uit elkaar gevallen. Bij het niet snel genoeg toedekken met sediment moeten de rottingsgassen het dier letterlijk hebben opgeblazen.
Kenmerkend bij *Birkenia elegans* is de naar twee kanten wijzende dorsale stekel (afb. 11 en 12). De staart is duidelijk hypocercaal en net als de tegenwoordige lampreien had *Birkenia* afzonderlijke openingen voor de kieuwzakjes. Het uitwendige skelet bestaat uit lichte, in het rompgedeelte langwerpige schubben met een gelaagde beenstructuur.
Aan de oppervlakte van de schubben zijn tuberkels zichtbaar.
Birkenia en de andere anaspiden waren geen bodemkruipers met een afgeplat lichaam. Zij hadden een gestroomlijnd lichaam, dat wat meer stabiliteit verkreeg door een rij



Afb. 14. Logania taiti. *Boven-Siluur. Dit exemplaar is, tot aan de staart, op de rugzijde te zien. Van de staart is echter de zijkant zichtbaar. Dit komt, doordat de staart na de dood van het dier opzij is gedraaid. Op de rug is een plooiing van tandschubben waarneembaar, die naar de kortste staartlob lijkt af te buigen. Als dit het geval is duidt dat op een hypocercale staart. In het kopgedeelte meent de schrijver indicaties van mond en ogen waar te kunnen nemen.*

dorsale stekels. De hypocercale staartvin met de naar beneden gerichte langste lob gaf de vis een opwaartse duw aan de kop als hij zwom. De bovenste lob, korter en flexibeler, zou de staart indien nodig als tegenwicht, naar beneden hebben kunnen drukken.
De mondopening ligt voorin de kop. Dit geeft de indruk dat *Birkenia* net onder de wateroppervlakte zwom en zich zuigend te goed deed aan voorbijdrijvende algen. *Birkenia* zal wel geen menu van plankton hebben gehad want de kleine mondopening en de kieuwzakjes maken het tot zich nemen van plankton niet voorstelbaar. Andere anaspiden zullen zich ook zuigend hebben gevoed.
De bouw van de romp en staart doet vermoeden dat *Birkenia* een goed ontwikkeld spierstelsel had. Dit feit en het lichte schubbenkleed en de gestroomlijnde bouw maken het aannemelijk dat *Birkenia* zich vrij snel kon voortbewegen. Geen makkelijke prooi voor de eurypteriden, die ook in deze horizon voorkomen.
Lasanius problematicus, een naakte anaspide, afb. 13., moet met zijn torpedovormig lichaam en relatief grote hypocercale staart ongrijpbaar voor eurypteriden zijn geweest.



Afb. 15. Lanarkia horrida. *Boven-Siluur, grootste afmeting 70 mm.*

Lasanius had 16 naar achteren gerichte dorsale stekels. Deze dorsale stekels zijn meestal het enige wat men van *Lasanius* in het gesteente tegenkomt. Een enkele keer is de omtrek van het lichaam als een koolafdruk bewaard gebleven en zijn ook andere kenmerken zichtbaar, zoals postcephale, L-vormige structuren. Hun functie is niet bekend. Waarschijnlijk lagen die structuren tussen de huid en de spieren en dienden ter versterking van een bepaalde functie of lichaamsdeel.
Uitermate fraai bewaarde exemplaren van *Lasanius* tonen V-vormige segmenten in het rompgedeelte. Ritchie (1983) denkt dat we ook hier te maken hebben met uiterst lichte schubben, net als bij *Jamoytius*. Maar ook in dit geval moet men de mogelijkheid van spierindrukken niet uitsluiten. Indicaties van de ogen kunnen als een rond zwart (koolstof-) vlekje zichtbaar zijn. Ook is weleens een komvormige holte te zien. Dit is geen afdruk van de lens maar van het kraakbeen dat de oogbal op zijn plaats hield.
Ook *Lasanius* heeft kieuwzakjes met ieder een aparte opening naar buiten. Net als bij de lamprei worden die kieuwzakjes, waarin zich haarvaten bevinden voor het opnemen van zuurstof, door spieren van vers water voorzien. Hierdoor kan de mond zich dus geheel richten op het opzuigen van voedsel. Met hun relatief grote, hypocercale staart konden ze de modder wat omploegen, bij hun zoeken naar algen en detritus (Parrington, 1958).

Thelodonti
Deze zijn in de Lasanius en Eurypteriden Horizon vertegenwoordigd met twee geslachten: *Logania* en *Lanarkia*. *Logania taiti*, afb. 14, lijkt veel op *Logania scotica* (afb. 8).
Lanarkia horrida bezat lange, slanke, stekelvormige tandschubben, afb. 15. *Lanarkia spinosa* heeft grote, dikke, stekelvormige tandschubben, die hier en daar in een veld van veel kleinere tandschubben staan (zie afb. 5). Tenslotte is er *Lanarkia spinulosa* met weer een ander type stekelvormige tandschubben. Deze soort heb ik niet gevonden.
Ook de resten van de Thelodonten liggen vaak verspreid, soms wel in een veld van 30 x 30 cm.

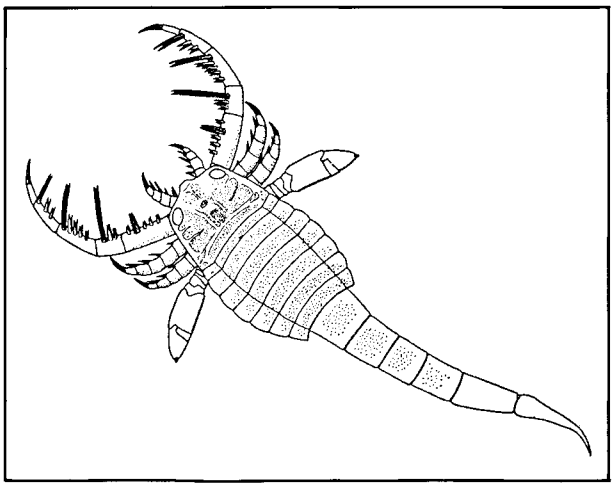
Niet-vertebraten
Van de Eurypterida (behorende tot de Arthropoda of geleedpotigen) is de prosoma (de kop) van *Lanarkopterus dolichoschelus* niet zeldzaam, maar complete exemplaren zijn dat wel. Reconstructies duiden op een lengte van wel 60 cm. Andere eurypteriden zijn nog veel zeldzamer (afb. 16).

De hier geschetste fauna lijkt op de fauna uit het Ludlow van Ringerike in Noorwegen. Eén soort, *Logania taiti*, en vijf geslachten komen met elkaar overeen.
Er is geen enkele aanwijzing, dat de "Lasanius and Eurypterid" Horizon een mariene afzetting is. De leefwereld van deze aparte fauna was, ook gezien de fijne warven in het gesteente, zeer waarschijnlijk een meer.

Tot besluit

De beschreven agnathen zijn gespecialiseerde dieren, die al een lange ontwikkelingsgeschiedenis achter zich hadden. Agnathen vinden hun oorsprong in het Ordovicium, mogelijk al ergens in het Cambrium. Sporen van hun bestaan zijn schaars en fragmentarisch, tot ze in het midden van het Siluur weer opduiken. Een gebrek aan Onderpaleozoïsche zoetwaterafzettingen waarin vroege agnathen kunnen hebben geleefd kan de oorzaak zijn van de schaarste aan pré-Silurische vertebratenvondsten. De Silurische agnathen bevinden zich dus niet in een beginstadium van hun evolutie. We kunnen zelfs beter van een eindstadium spreken, want eind-Siluur, begin-Devoon zijn ze het talrijkst en daarna ging het snel bergafwaarts. Het einde van het Devoon betekende ook het einde van de Agnatha. De enige overlevenden zijn de uiterst gespecialiseerde lamprei en slijmprikken. We kunnen stellen, dat ze zijn verdrongen door de gnathostomaten of kaakdragers, die biologisch superieur waren in het zwemmen en het bemachtigen van voedsel.
Met zekerheid hebben in het Laat-Siluur Acanthodii (de eerste kaakdragers) rondgezwommen. Er zijn zelfs aanwijzingen dat ze ook al in het Vroeg-Siluur aanwezig waren.
Het is mogelijk dat de agnathen tijdens het Laat-Siluur werden gedwongen om in specifieke milieus te leven. Ritchies vermoeden dat we de voorouders van de lampreien bij de anaspiden moeten zoeken lijkt mij heel aannemelijk. Het is niet bekend of anaspiden een rasptong hadden, zoals de lamprei. Maar het opzuigen van algen, micro-organismen en detritus, de mogelijke voedingswijze van de anaspiden, kan hebben geleid tot de zeer gespeciali-

Afb. 16. Lanaropterus dolichoschelus, *bovenzijde, ca. 24 cm lang. Een Eurypteride. Naar Ritchie.*



seerde levenswijze van de huidige lampreien.
Voorouders van de kaakdragers zijn onbekend. De gevonden kaaklozen zijn behalve wellicht de Thelodonten, al te zeer gespecialiseerd om bij hen bepaalde aanwijzingen te vinden. Wel wordt er in de richting van de Heterostraci gedacht, vanwege de lateraal geplaatste ogen, de twee vooraan de kop gelegen neusopeningen, de mondopening die daaronder ligt en de structuur van het been.
De thelodonten blijven een raadsel. Het wachten is op vondsten die ons meer over deze dieren kunnen vertellen.

LITERATUUR

Jennings, J.S. (1961) — The geology of the eastern part of the Lesmahagow inlier; Univ. Edinburgh, Ph. D. Thesis.
Moy-Thomas, J.A. and Miles, R.S. (1971) — Palaeozoic fishes, 2nd ed.
Parrington, F.R. (1958) — On the nature of Anaspida, in studies of fossil vertebrates; ed. Westoll, T.S., London.
Peach, B.N. and Horne, J. (1899) — The Silurian rocks of Britain, vol. 1: Scotland, Mem. geol. Surv. U.K.
Ritchie, A. (1968) — New evidence on *Jamoytius kerwoodi* White, and important ostracoderm from the Silurian of Lanarkshire, Scotland. Palaeontology, 11: 21-39.
Ritchie A. (1984) — Conflicting interpretations of the Silurian agnathan *Jamoytius*. Scott. J. Geol. 20, (2), 249 - 256.
Rolfe, W.D.I. and Fritz, M.A. (1966) — Recent evidence for the age of the Hagshaw Hills Silurian inlier, Lanarkshire, Scott. J. Geol. 2: 159 - 64.

Acknowledgements

My thanks go to Dr. K.L.Duff (N.C.C.), Dr. W.D.I.Rolfe (R.S.M.) and Mr. and Mrs. Renwick, for their permission to visit the described localities. I am gratefull to Dr. Th.M.G.van Kempen (Free University, Amsterdam) and Mrs. J.Stemvers-van Bemmel for critical comment; Dr. S.M.Andrews (R.S.M.) for an excursion and personal advice; Mr. G.Willes for support; Mr. and Mrs. O'Neill for their hospitality and Mr. P.Stemvers for taking most of the photographs.

Een geologische fietsexcursie door het Kwartair bij Hattem (Gld.)

door P. Floor

Het Kwartair: Pleistoceen en Holoceen

Het Kwartair is de jongste en kortste periode van de geologische tijdschaal. Het omvat 2,5 miljoen jaar en valt op zijn beurt weer uiteen in twee tijdvakken, het Pleistoceen en het Holoceen.
Tijdens de oudste en langdurigste van deze twee, het Pleistoceen, traden er, overigens niet voor het eerst in de geologische geschiedenis een aantal ijstijden (glacialen) op. Gedurende zo'n glaciaal daalde de temperatuur sterk. Daardoor vergletsjerden grote delen van het landoppervlak van de aarde terwijl tevens, door het "vastleggen" van zoveel water in dit landijs, de zeespiegel zakte.
Tussen de glacialen door waren er ook warmere perioden, de zgn. interglacialen waarin het landijs smolt en de zeespiegel steeg. Tijdens de interglacialen vertoonden landschap en klimaat in veel opzichten overeenkomsten met die uit het Holoceen, de tijd waarin wij nu leven.
Voor het Nederlandse landschap is het Kwartair in geologisch opzicht de belangrijkste periode geweest. Kwartaire afzettingen nemen een groot deel van het oppervlak van ons land in beslag en vertonen, doordat ons land een aantal keren op of vlakbij de grenzen van land, water en ijs gelegen heeft, veel variatie.
De landschapsvormen zijn door hun geringe geologische ouderdom vaak nog redelijk tot goed bewaard gebleven. Vooral daar waar Pleistocene en Holocene afzettingen aan elkaar grenzen ontstond een afwisselend landschap. Het gebied tussen de plaatsjes Hattem en Wapenveld, dat het terrein vormt voor de excursie die hier beschreven zal worden, is hiervan een goed voorbeeld. Het westelijke deel van dit gebied stamt uit het Pleistoceen en omvat een gedeelte van de meest oostelijke stuwwal van het Veluwecomplex.
Dit westelijke deel is aanzienlijk hoger en reliëfrijker dan het oostelijke deel, dat behoort bij het in het Holoceen gevormde landschap van de IJsselvallei. Tussen deze twee delen in ligt een smalle overgangszone.
Bij de nu volgende beschrijving van het excursiegebied zal door het raadplegen van de geologische kaart (afb. 1) veel verduidelijkt worden.

Het Pleistocene landschap van de Veluwse stuwwal

Vanaf de uitzichttoren op de Trijsberg ten zuidwesten van Hattem kunt u, al kort na het begin van de tocht, zelf zien dat deze heuvel landschappelijk en geologisch deel uitmaakt van de Veluwe. Reliëf en plantengroei strekken zich zonder noemenswaardige onderbreking in zuidwestelijke richting uit tot zover het oog rijkt. In oostelijke richting vinden we deze samenhang, door de opvulling van de IJsselvallei met jongere sedimenten, alleen ondergronds (afb. 2).
Pas in het gebied rond Hellendoorn en Nijverdal (de Sallandse heuvelrug), op hemelsbreed zo'n 35 km afstand, komen de Pleistocene afzettingen weer aan de oppervlakte. De stuwwallen daar geven als het ware een "gespiegeld" beeld van "onze" excursiestuwwal.
Ondanks het feit dat het complex van stuwwallen oost en west van de IJssel door de tand des tijds een verbrokkeld aanzien biedt, is er een duidelijke overeenkomst in tijdstip en wijze van ontstaan. In feite laten zich hierin vier fasen onderscheiden.

De eerste is de "sedimentaire fase", aangezien in dit stadium het materiaal waaruit later de stuwwallen zijn gevormd werd afgezet. Een duidelijk beeld van deze afzettingen kunnen we krijgen bij het bezoeken van "de Gemeentegroeve" bij Hattem (afb. 3).