

Inhoud:

	Over de kwetsbaarheid van vindplaatsen.....	120
Monsterachtige vissen ver weg en dichtbij: Pantservissen (Placodermen) uit het Laat Devoon van de Ardennen.....	Vragen staat vrij.....	125
	De kans van je leven.....	126
Loepen en andere vergrootglazen.....	Goedkope stereomicroscop.....	127
De lithofysen van de Esterel.....	Geologische tijdschriften.....	128

Monsterachtige vissen ver weg en dichtbij:

**Pantservissen (Placodermen)
uit het Laat Devoon van de Ardennen**

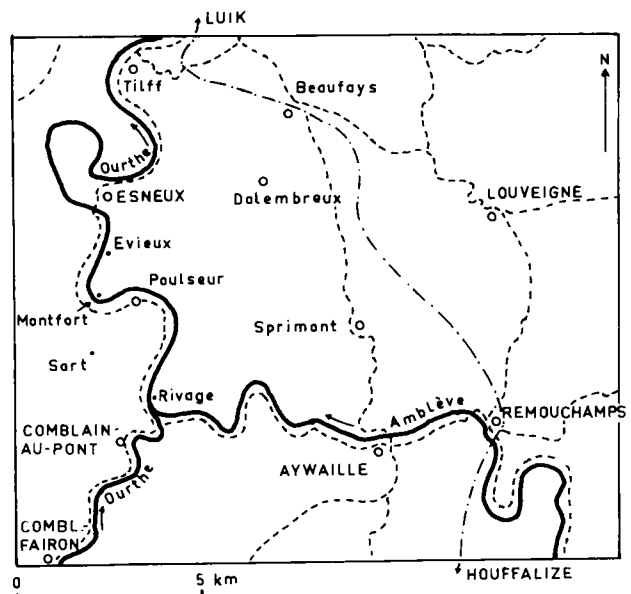
door Dr. P.H. de Buissonjé

Inleiding

Sinds het begin van de zestiger jaren hebben eerstejaars studenten van de Subfaculteit Geologie en Geofysica van de Universiteit van Amsterdam (UvA) aan geologische kaarteringsoefeningen in de Belgische Ardennen deelgenomen. De begeleiding was in handen van een kleine groep docenten, waarvan de schrijver van dit artikel deel uitmaakte. Het gebied waarin de kaarteringsoefening plaats vond, is gelegen ten zuiden van Luik tussen Esneux, Louveigné, Remouchamps en Comblain-au-Pont (afb. 1). Het betreffende gebied bestaat hoofdzakelijk uit Devonische en Carbonische gesteenten, die tijdens de Variscische orogenese zijn verplooid in een aantal grote anticlines en synclines met grofweg ENE-WSW verlopende plooiaassen. De Amblève en de Ourthe hebben zich in de loop der tijden diep ingesneden in de gesteenten. Verder zijn er talrijke grote groeves en veel goed ontsloten tracé's langs spoorlijnen en wegen. Daardoor is het een ideaal "oefengebied" voor geologen in opleiding.

Aan deze kaarteringsoefeningen kwam midden tachtiger jaren een onverwacht einde, doordat de Subfaculteit Geologie en Geofysica van de Universiteit van Amsterdam werd opgeheven en "gefuseerd" met de Faculteit der Aardwetenschappen van de Vrije Universiteit (VU). Het overgrote deel van het wetenschappelijk en technisch personeel trad in dienst van de VU. De laatste eerstejaarskaartering in de Ardennen onder auspiciën van de UvA vond plaats in 1984.

Tijdens de kaarteringsoefening werd hoofdzakelijk aandacht besteed aan de stratigrafie en tektoniek van het gebied. Voor het verzamelen en determineren van fossielen was slechts weinig tijd beschikbaar. Af en toe werden door studenten fossielen, o.a. brachiopoden, koralen en stromatoporen uit het veld

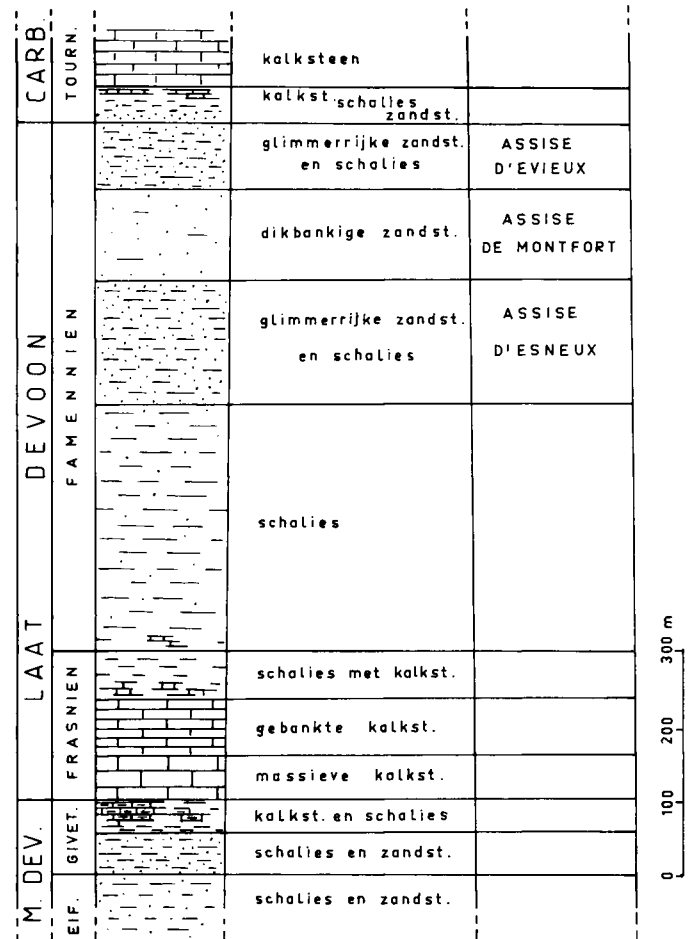


Afb. 1. Schetskaart van het onderzochte gebied in de Ardennen, ruwweg gelegen tussen de lijn Esneux tot Louveigné in het noorden en de lijn Comblain-au-Pont tot Remouchamps in het zuiden.

meegenomen. Slechts tweemaal werd een tand of enkele beenplaatjes van fossiele vissen gevonden. Toch was uit de literatuur bekend dat resten van Devonische vissen op verscheidene plaatsen in het bovengenoemde gebied aanwezig moesten zijn. Een viertal docenten, die niet naar de VU gingen, besloot om het jaarlijkse bezoek aan de Ardennen te continueren en een systematisch onderzoek te beginnen van de fossiele vissen uit het Devoon. Sedert 1985 heeft deze groep van vier voormalige docenten van het Geologisch Instituut, later aangevuld met een vijfde man, jaarlijks een aantal ontsluitingen intensief onderzocht. Wij hebben nu alle tijd om oude vindplaatsen van fossiele vissen uit de literatuur opnieuw te onderzoeken en nieuwe te vinden. Deels met negatief resultaat! Zo b.v. een vindplaats, die door Lohest in 1888 is beschreven. De door hem beschreven spoorweg is al tientallen jaren opgeheven, de spoorbrug is geheel en de rails zijn grotendeels weggehaald en de ontsluitingen langs de spoorweg zijn door dicht struikgewas overwoekerd! Andere ontsluitingen hebben daarentegen vele waardevolle vondsten opgeleverd. Wij kunnen nu in alle rust een hele middag (twintig manuren!) besteden aan één groeve en zijn dan uiterst tevreden en gelukkig als we één plaat van een grote pantservis ontdekken. Uiteraard is het een groot voordeel dat we het gebied al bijna dertig jaar hebben bezocht en bij wijze van spreken iedere ontsluiting blindelings weten te vinden!

Stratigrafie

De oudste gesteenten in het gebied behoren tot het Massief van Stavelot. Het zijn Cambro-Ordovicische kwartsieten en slates. Hoekdiscordant op deze gesteenten volgt een opeenvolging van Devonische en Carbonische gesteenten, waarin een duidelijk herkenbare lithologische onderverdeling kan worden gemaakt (afb. 2). De onderste klastische serie bestaat uit afbraakproducten van het "Old Red Continent". Het zijn meestal roodgekleurde zandstenen, schalies en conglomeraten van Gedinien (Vroeg Devoon) - Givetien (Midden Devoon) ouderdom. In het laat Givetien neemt de aanvoer van terrigeen detritus beduidend af. In een heldere en warme zee worden ondiep mariene kalkstenen afgezet. In deze onderste carbonaatserie komen riffen voor, die zijn opgebouwd door koralen, stromatoporen en bryozoën. In het laat Frasnien neemt de aanvoer van terrigeen materiaal weer toe en de zeediepte wordt groter, waardoor de riffen verdwijnen. De bovenste klastische serie bestaat in zijn lagere deel uit kleiige en siltige sedimenten met inschakelingen van kalkstenen en zandstenen. Een kenmerkend fossiel in deze gesteenten is de brachiopode *Cyrtospirifer verneuilli*. Het hogere deel van de bovenste klastische serie bestaat uit glimmerrijke Famennien-zandstenen met inschakelingen van schalies. Deze zandstenen werden gevormd tijdens een periode van wereldwijde regressie, waardoor een grote hoeveelheid terrigeen detritus, afkomstig van de Massieven van Brabant en Stavelot, werd afgezet in uitgestrekte delta's. Deze zanden zijn ondiep-watersedimenten en vertonen vaak scheve gelaagdheid, geulopvullingen, golf- en stroomribbels, horizontale en verticale gangen van wormen en andere invertebraten en dikwijls ook verspoelde plantenresten. Op sommige plaatsen zijn er duidelijke aanwijzingen voor wadafzettingen, waaronder hoogwad-afzettingen. Laatstgenoemde afzettingen zijn gevormd tijdens perioden van hoge vloed. Gebleken is dat de perioden van transgressie en regressie niet gelijkmatig zijn verlopen. Zo zijn er aanwijzingen dat tijdens het Famennien verscheidene kortdurende transgressies hebben plaats gevonden. In het onderzochte gebied nam hierdoor de aanvoer van grof terrigeen detritus af. Het ondiep mariene reliëf werd afgevlakt en dunne glimmerrijke fijne zanden, kleiig kalkige zanden ("macigno's") en kalken werden afgezet. De "macigno's" zijn rijk aan plantenresten en soms ook aan verspoelde resten van zoetwatervissen. "Macigno's" zijn beschreven in het hoogste deel van de "assise d'Evieux" ("macigno d'Ouffet") en in de overgangszone tussen de "assise d'Esneux" en de "assise de Montfort" (Leriche, 1931). Op de bovenste klastische serie volgt via een overgangszone - bestaande uit een afwisseling van dunne zandstenen, schalies en kalkstenen - de bovenste carbonaatserie. Deze bestaat uit Vroeg Carbonische carbonaten, die zijn afgezet in een ondiepe zee.



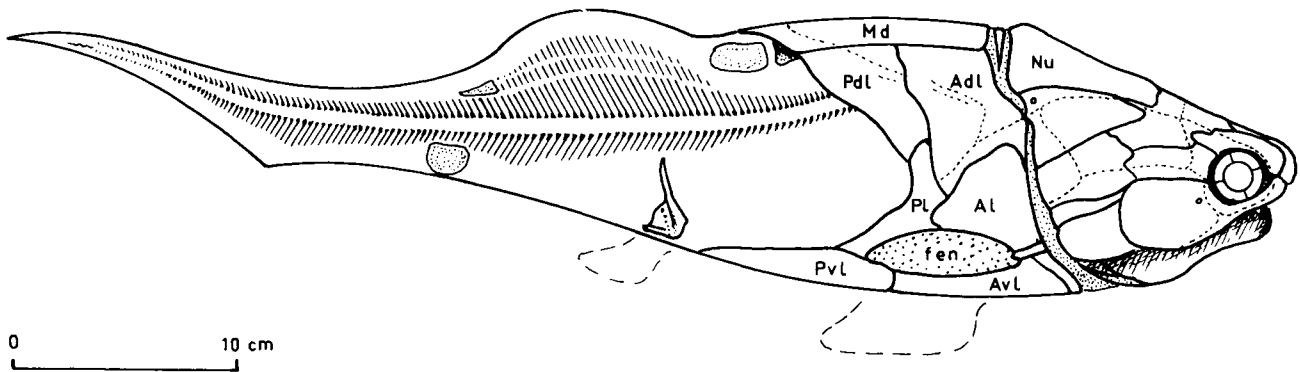
Afb. 2. Vereenvoudigde stratigrafische tabel van het Devoon in het gebied tussen Esneux, Louveigné, Remouchamps en Comblain-au-Pont.

Resten van pantservissen worden hoofdzakelijk gevonden in de Famennien-zandstenen (de "assise de Montfort" en de "assise d'Evieux"). In de onderste carbonaatserie zijn pantservissen uiterst zeldzaam. Marlière (1930, 1931) heeft een grote pantservis (*Dinichthys* sp. ind.) beschreven uit Frasnien-kalken bij Mazy in het noordelijker gelegen Bekken van Namen. Met nadruk wil ik erop wijzen dat complete Placodermen in het onderzochte gebied nooit zijn gevonden. Er zijn slechts losse elementen van het skelet aangetroffen en dan nog uiterst zelden. De Famennien-zanden, die delta-afzettingen vertegenwoordigen, vormden een uiterst slecht fossilisatie-milieu. De zuurstof deed elke dode vertebrata door ontbinding snel uiteenvallen en nadien werd het losse sediment herhaaldelijk omgewerkt, waardoor de losse skeletdelen vaak vernietigd werden. Daardoor moeten we ons thans tevreden stellen met dikwijls kleine resten van oorspronkelijk grote fossiele pantservissen. Toch kan aan de hand van typische structuren in deze elementen in de meeste gevallen worden bepaald welke hun plaats was in het skelet van de betreffende pantservis en soms ook tot welke familie en soort ze behoorden. Vandaar dat een klein beenplaatje dikwijls reeds voldoende is om ons in extase te doen uitroepen: "kijk eens, een fossiele Placoderm!"

Klasse Placodermen ("Plaat-huidigen")

Algemeen

Placodermen zijn uitsluitend bekend uit het Devoon, met mogelijk een enkele doorloper in het vroegste Carboon. Het zijn vrijwel altijd typische bodembewoners met een enigszins afgeplatte buikzijde; soms is ook de rugzijde zodanig afgeplat dat er vormen



Afb. 3. Reconstructie van *Watsonosteus fletti* (Watson 1932), een soort uit de familie der *Coccosteidae*. Laat Givetien, Orkney. Naar origineel.

Afkortingen: Adl Anterior dorsolaterale; Al Anterior laterale; AvL Anterior ventrolaterale;
 fen Venster van borstvin; Md Mediaan-dorsaalplaat; Nu Nuchale (nekplaat);
 Pdl Posterior dorsolaterale; Pl Posterior laterale; PvL Posterior ventrolaterale;
 Stippellijnen: zenuwbaanlijnen

ontstonden die doen denken aan de huidige roggen. Zijdelings afgeplatte vormen komen weinig voor. Zij waren de enige vormen die vrijzwemmend waren en dus niet meer aan de bodem gebonden waren.

De kop en het voorste deel van de romp liggen ingesloten in een huidbeen-pantser, opgebouwd uit een aantal losse platen. Deze losse platen waren zowel in de kop als in de romp onderling stevig met elkaar verbonden via een overlap-zone en/of een vertanding.

Via een gewricht aan weerskanten van het koppantser, kon de kop als één geheel bewegen ten opzichte van het romppantser, als een soort ja-knikker.

Achter het romppantser nam de rompdikte geleidelijk af en eindigde in een asymmetrische staart met de bovenste lob iets omhoog en ver naar achteren gericht. Wervellichamen zijn nooit aanwezig; wel zijn er soms wervelbogen in een lange rij, zowel boven als onder een verstevigde ruggesteng: de zogenaamde chorda (N.B. bij de meeste recente vissen is deze chorda gereduceerd tot een soort zandloperstructuur omdat de nu wel aanwezige wervellichamen aan beide zijden een holle kegelvorm hebben. Bij de mens vormen alleen nog de tussenwervelschijven een laatste rest van de oorspronkelijke chorda!)

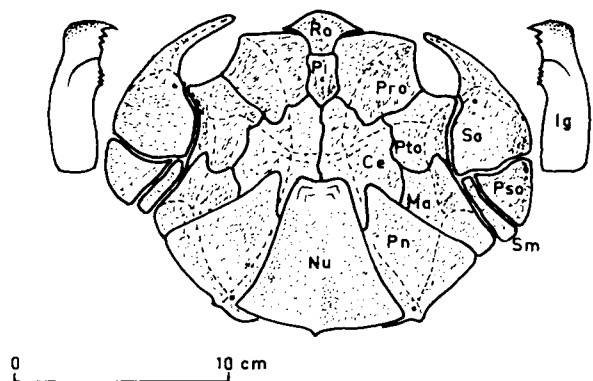
Placodermen waren voorzien van kaken. Het kieuwstelsel lag tot ver naar voren verborgen onder het koppantser. Er komen zowel mariene als zoetwater-vormen voor. Van de 32 families waarin de Placodermen worden ingedeeld komen in de Ardennen vertegenwoordigers van drie families voor. Zoals reeds eerder werd opgemerkt, zijn uitsluitend losse verspoelde huidbeenplaten gevonden. Om toch een goede indruk te krijgen hoe een complete pantservis er heeft uitgezien, zal eerst een korte beschrijving worden gegeven van een pantservis, waarvan complete exemplaren zijn gevonden met alle skeletdelen op hun oorspronkelijke plaats. Als voorbeeld is *Watsonosteus fletti* (Watson 1932) uit de familie *Coccosteidae* gekozen. Deze familie is nauw verwant aan een van de drie families van Placodermen uit de Ardennen. *Watsonosteus fletti* is gevonden in Midden Devonische (Givetien) afzettingen op de Orkney eilanden (afb. 3).

We zien hier hoe het koppantser, dat ongeveer een kwart van de totale lengte in beslag neemt, kon scharnieren ten opzichte van het romppantser. Dit romppantser neemt nogmaals ongeveer een kwart van de lengte in beslag. Alle beenplaten waren aan het buitenoppervlak voorzien van dicht opeen geplaatste pukkels. Aan de bovenzijde bestaat het romppantser uit één grote plaat, de z.g. mediaan-dorsaalplaat, die achterwaarts in een scherpe punt uitloopt. De rest van de rompbepantsering bestaat uit twee rijen of ringen van platen. Direct onder de mediaan-dorsaalplaat volgen de anterior- en de posterior dorsolateraalplaat, waarvan de eerste de knop draagt van het gewricht met het kopedeelte. Daaronder volgen de anterior- en de posterior lateraalplaat en daaronder twee platen van de zijkant van de buik, te weten de anterior- en de posterior ventrolateraalplaat. In het midden van de buikzijde

liggen tenslotte twee platen achter elkaar: de anterior- en de posterior medioventraalplaat. De mediaan-dorsaalplaat is de grootste plaat uit het gehele pantser en bezit aan de binnenzijde een kam die over het midden van voor naar achter in hoogte toeneemt en daar eindigt in een zware beenknop. Aan deze kam zaten spieren die de bewegingen van de romp mogelijk maakten. Door de opvallende vorm en grootte wordt deze mediaan-dorsaalplaat nog al eens gevonden.

De borstvinnen staken door het romppantser naar buiten via een soort venster aan de zijkanten. De buikvinnen bezaten elk een uit één beenstuk bestaande, inwendig gelegen, aanhechtingsplaat. De chorda toont zich als de open lijn tussen de twee rijen naar boven en naar onderen gerichte wervelbogen. Er is slechts één brede rugvin aanwezig. Een anaalvin is nooit aangetoond. De gestippelde lijnen op sommige beenplaten van de kop en de romp zijn ondiepe groeven waarin zenuwbaan-uiteinden hebben gelegen. Zij zijn de voortzettingen van het zijlijnsysteem zoals dat ook bij recente vissen voorkomt.

Om de verschillende platen van het koppantser zo goed mogelijk in hun onderlinge verhoudingen weer te geven, wordt de kop meestal van boven getekend. In afb. 4 is dit voor *Watsonosteus fletti* gedaan en is ook de naamgeving van de platen vermeld, zodat we hiernaar kunnen verwijzen als we losse platen van Placodermen uit de Ardennen benoemen.



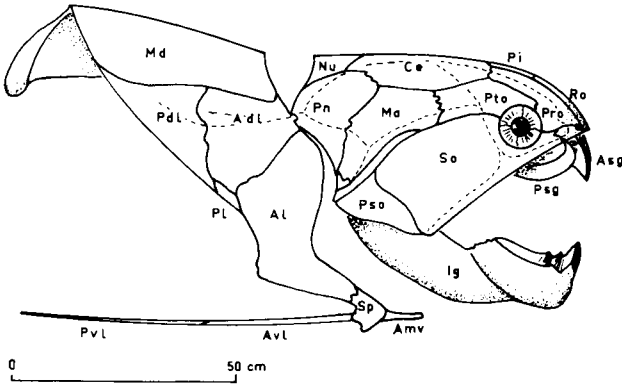
Afb. 4. Boven-aanzicht van de kopplaten van *Watsonosteus fletti* (Watson 1932). Laat Givetien, Orkney. Naar origineel.

Afkortingen: Ce Centrale; Ig Interognathale (onderkaak);
 Ma Marginale; Nu Nuchale (nekplaat);
 Pi Pineale; Pn Paranuchale;
 Pro Préorbitale; Pso Postsuborbitale;
 Pto Postorbitale; Ro Rostrale;
 Sm Submarginale; So Suborbitale;
 Stippellijnen: zenuwbaanlijnen

Familie Dinichthyidae

In deze familie komen middelmatig grote tot zeer grote soorten van Placodermen voor met een lengte van resp. enige decimeters en verscheidene meters. Vandaar de naam *Dinichthys*, de "verschrikkelijke vis", die als genusnaam werd gegeven aan een der grootste soorten uit de gelijknamige familie.

Oorspronkelijk zijn er vele soorten beschreven met als genusnaam *Dinichthys*, vaak op zeer incomplete vondsten. Bij latere revisies (Denison, 1978), hebben een kleine veertig soorten nu een andere genusnaam gekregen.



Afb. 5. Reconstructie van *Dunkleosteus terrelli* (Newberry 1873), vroeger: *Dinichthys terrelli*. Laat Frasnien tot Laat Famennien, Europa en USA. Gedeeltelijk naar A. Heinz, 1931.

Dit lot trof ook de door Newberry in 1873 beschreven *Dinichthys terrelli* die nu de naam *Dunkleosteus terrelli* (Newberry 1873) draagt. Een reconstructie van deze soort wordt in afb. 5 gegeven. Hieruit blijkt dat deze vertegenwoordiger van de Dinichthyidae een tamelijk stompe snuit had met relatief kleine ogen en enorm zware kaken. De onderkaak (Ig) droeg aan de voorzijde een grote, mesachtige "tand" en verder naar achteren nogmaals een reeks kleinere tandachtige knobbels. Bij het sluiten van de machtige onderkaak vielen deze tandachtige delen langs een dubbel stel tandachtige platen van de schedel-onderkant (Asg en Psg in de tekening). De schedellengte bedroeg ongeveer 65 cm en de totale lengte van deze pantservis wordt op 6 meter geschat. In afb. 5 kunnen we nog iets opmerken: er treedt een reductie op in de achterste ring van rompplatten. Hierdoor valt ook het venster weg waar de borstvin bij *Watsonosteus* naar buiten trad. Een dergelijke reductie van de bepantsering treedt niet alleen op bij allerlei andere Placodermen, maar is een trend voor vrijwel alle andere vissen uit het Devoon. De verbening van het huidskelet gaat tijdens de evolutie achteruit. De verbening van het inwendige skelet, met name in de schedel en in de wervelkolom, treedt echter steeds meer op de voorgrond.

Hierna zullen de vondsten uit de Ardennen worden besproken. Reeds in 1888 vermeldt Lohest de aanwezigheid van "enorme" beenplaten in zandstenen van de "assise de Montfort". In een latere, korte,

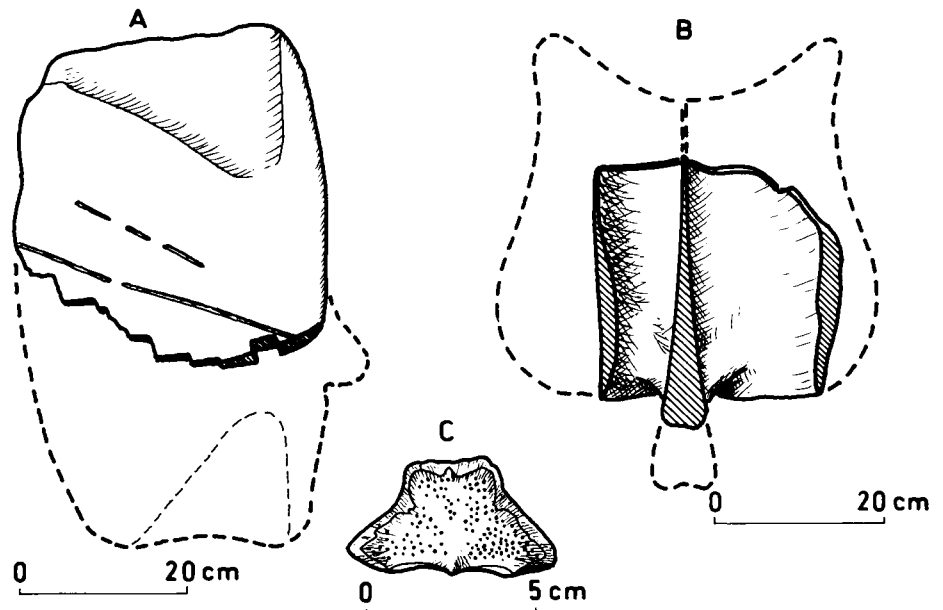
notitie (Lohest, 1889) wordt medegedeeld dat Newberry, die vanuit New York Lohest in Luik heeft bezocht, een deel van deze platen als *Dinichthys terrelli* heeft gedetermineerd (thans dus *Dunkleosteus terrelli*).

De "assise de Montfort" wordt gekenmerkt door massieve, dijkbankige zandstenen met een duidelijk marien karakter. Op verschillende plaatsen zijn er zandsteengroeven in deze "assise de Montfort" (b.v. de grote groeve van de Cie. Bois d'Anthisnes bij Sart, de grote ontginning bij Rivage en de grote, niet meer in gebruik zijnde groeven ten noorden van de Amblève bij Aywaille; zie ook afb. 1).

Zo vonden we in de groeve bij Rivage een deel van een zeer grote rechter voorste dorsolateraalplaat (Adl) met de gave overlapzone voor de rechter voorrand van de mediaan-dorsaalplaat (Md) (afb. 6A). De plaat, die ook twee zenuwbaanlijnen toont, is verder aan de buitenzijde geheel glad, zoals dit bij de meeste Dinichthyidae het geval is. Aan de binnenzijde is de verdikking zichtbaar die de knop heeft gesteund van het gewricht naar de paranuchale (Pn) van het koppantser. In een reconstructie heeft deze dorsolateraalplaat de grootte van één pagina uit *Gea* (ongeveer 20 bij 30 cm) en de pantservis zelf heeft een totale lengte van ongeveer 6 meter gehad.

De groeve van de Cie. Bois d'Anthisnes leverde - behalve enige kleinere, niet determineerbare, fragmenten - ook enkele meer complete platen op, zoals een fragment van het voorste bovenkaak-element (Asg), een geheel gave, maar veel kleinere, voorste dorsolateraalplaat en een niet geheel complete mediaan-dorsaalplaat (Md; zie afb. 6B). Bovengenoemde platen uit de groeve van de Cie. Bois d'Anthisnes - met uitzondering van de kleinere voorste dorsolateraalplaat - zijn door mij gedetermineerd als *Dunkleosteus cf. terrelli* (Newberry 1873). De vondsten zullen worden opgenomen in de collecties van het Artis Geologisch Museum i.o.

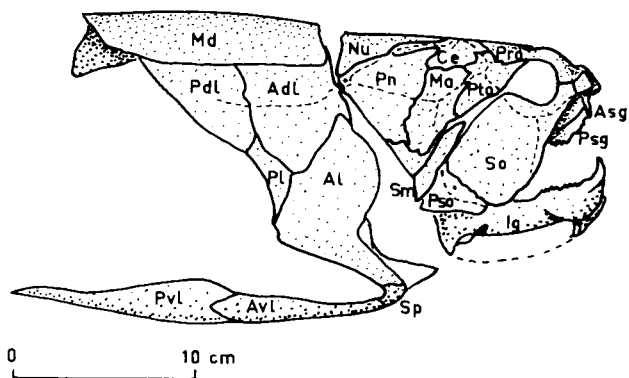
Van geheel andere aard zijn de platen die door Leriche in 1931 zijn beschreven als *Dinichthys belgicus*. Deze platen zijn aanzienlijk kleiner dan die van *Dunkleosteus cf. terrelli* en bezitten alle een oppervlak met onregelmatig gerangschikte pustules of pukkels. Volgens Kulczycki (1957, p. 317) is *Dinichthys belgicus* echter een jonger synoniem van *Dinichthys tuberculatus*



Afb. 6. A: *Dunkleosteus cf. terrelli* (Newberry 1873). Voorste dorsolateraalplaat met min of meer driehoekige overlap-gedeelten, boven en onderaan, resp. voor de mediaan-dorsaalplaat en de voorste lateraalplaat. Twee discontinue zenuwbaanlijnen. Famennien, Assise de Montfort. Carrière Rivage.

B: *Dunkleosteus cf. terrelli* (Newberry 1873). Mediaan-dorsaalplaat, binnen-aanzicht. Famennien, Assise de Montfort. Carrière Cie. Bois d'Anthisnes.

C: *Eastmanosteus sp. Nuchale* (nekplaat). Bovenaanzicht. Laat Famennien, Macigno d'Ouffet.



Afb. 7. Reconstructie van *Eastmanosteus* sp. Naar: Gardiner & Miles, 1975. Deze relatief kleine vorm uit de familie der *Dinichthyidae* bezat een beenpantser met pukkelig oppervlak, veel dichter dan hier geschetst. *Eastmanosteus* komt voor van laat Midden-Devoon (Givetien) tot Laat Famennien met een wereldwijde verspreiding.

Newberry 1888, later door Denison (1978) "omgedoopt" in *Eastmanosteus tuberculatus* (Newberry 1888), een ander genus uit de familie der *Dinichthyidae*.

U zult zich afvragen wat dit "gegoochel" met namen hier voor zin heeft. Het aardige is echter, dat wij uit dezelfde afzetting als die waaruit de *Dinichthys belgicus* door Leriche is beschreven, te weten de "macigno d'Ouffet", een aantal platen hebben gevonden, die vrij klein van afmeting zijn en alle een pukkelig oppervlak hebben. Hieronder bevinden zich twee nekplaten (nuchale's, Nu). Juist deze nuchale's vertonen zeer duidelijk de kenmerken die typerend zijn voor het genus *Eastmanosteus*, te weten een zeer brede trapezium-vorm en een driepuntige voorrand (afb. 6C). Het voorkomen van het genus *Eastmanosteus* in afzettingen van het laat Famennien van de Ardennen is hiermee definitief aangetoond. Een meer gedetailleerde beschrijving zal later volgen. Een compleet beeld van *Eastmanosteus* wordt gegeven in afb. 7.

Wij willen er hier op wijzen dat de platen van deze *Eastmanosteus* in nauwe associatie voorkomen met tandplaten van longvissen (twee soorten *Dipterus*), schubben van kwastvinnigen (*Osteolepide* en *Glyptolepis*-achtigen) en enkele beenplaten van een grote *Bothriolepis*, alle zoetwater-vormen. Er zijn ook andere aanwijzingen dat *Eastmanosteus* uit het laat Famennien van de Ardennen een zoetwater-vorm is.

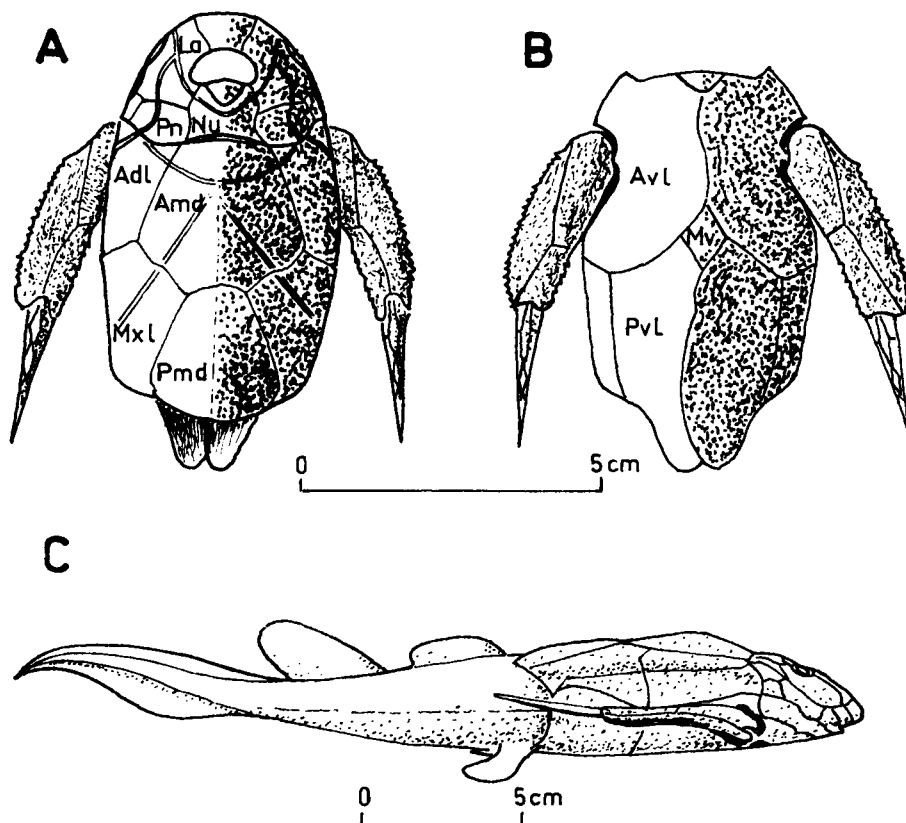
Familie Bothriolepidae

De meer dan vijftig soorten die in deze familie zijn verenigd behoren tot de meest afwijkende vormen van de klasse der Placodermen. Ook zij bezaten een zwaar bepantserde kop en romp, meestal met een tamelijk afgeplatte vorm. Binnen de familie is er een zeer stereotype

bouw met maar weinig variatie in vorm en plaats van de verschillende platen die tesamen het kop- en romppantser vormen. De ogen staan dicht bijeen in een soort halfvemaan-vormige opening van het kopschild. Ook bij de *Bothriolepidae* kon de kop enigszins scharnieren ten opzichte van de romp. In dit geval echter met de knop van het gewricht aan de zijanten van het kopgedeelte en de bijpassende holten van het gewricht op de voorrand van de dorsolateraalplaten (Adl). De oppervlakte van de platen was meestal voorzien van dicht opeen geplaatste, kleine pukkels, soms met ietwat slingerende kleine ruggetjes.

Het meest merkwaardige zijn echter de voorste "vinnen", meestal appendages genoemd. Deze appendages bestaan ieder uit twee geledingen, waarbij elke geleding weer is opgebouwd uit een stel stereotype plaatjes. Bij de "schouders" konden de appendages bewegen via een ingewikkeld gebouwd gewricht. Deze beweging was echter vrijwel uitsluitend mogelijk in het horizontale vlak, van zijdelings uitgestrekt tot tegen de romp. Vooral de dichtst bij de romp gelegen, wat dikkere geleding bezat vaak een soort tandjes aan de buitenrand en soms ook aan de binnenrand. De dunneren, meer naar buiten geplaatste geleding kon slechts beperkt bewegen ten opzichte van de dikkere geleding.

Bothriolepidae komen alleen voor in het Frasnien en in het Famennien, mogelijk met een enkele doorloper in het vroegste Carboon. Over afstamming, over de ontwikkeling van de appendages en over de functie daarvan is in de literatuur veel gediscussieerd. Sommige auteurs zien ze als vervormde borstvinnen, anderen menen dat ze zijn ontstaan uit de spinale's (Sp in afb. 5 en afb. 7), een stel plaatjes aan de voorrand van het romppantser



Afb. 8 A en B: *Bothriolepis hydrophila* (Agassiz 1844). Bovenaanzicht van kop en romppantser (A) en onderaanzicht van het romppantser (B). Famennien, Schotland. Naar Stensiö, 1948. Deze soort is nauw verwant aan *Bothriolepis lohesti* Leriche 1931 uit het laat Famennien van de Ardennen.

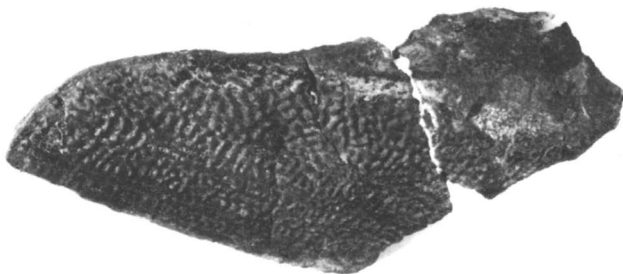
C: Reconstructie van een wat grotere soort: *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves 1880) uit het Frasnien van Canada. Naar Stensiö, 1963.

Afkortingen: Adl Anterior dorsolaterale; Amd Anterior mediaandorsale;
Avl Anterior ventrolaterale; La Laterale (naast oog);
Mv Medioventrale; Mxl Mixilaterale (twee samengegroeide platen);
Nu Nuchale; Pmd Posterior mediaandorsale;
Pn Paranuchale; Pvl Posterior ventrolaterale

dat bij sommige andere Placodermen tot ver buiten de eigenlijke romp kon uitsteken. Het meest waarschijnlijke is dat de appendages gediend hebben als "holdfasts", waardoor deze vissen zich konden vastklampen aan fijne plantenstengels of zich konden verankeren in modderige omgeving. De Bothriolepidae waren namelijk modder-eters. Ze bezaten geen gebit, schoven modder naar binnen en onttrokken hun voedsel via het kieuwstelsel en vervolgens via een z.g. spiraaldarm. Het waren typische zoetwater-bewoners in riviertjes en meren en hun resten worden vaak aangetroffen samen met plantenresten. Bij *Bothriolepis canadensis* heeft men zelfs het bezit van longen menen te kunnen aantonen. In dat geval zouden ze zelfs een tijdelijk droogvallen hebben kunnen overleven! De appendages van deze door ons in het veld, zeer oneerbiedig, als "roepoters" betitelde vormen, zullen bij terugkeer naar het water van groot nut zijn geweest.

Bothriolepis is voor het eerst in de Ardennen beschreven door Leriche in 1931 en wel met de soort *Bothriolepis lohesti* Leriche 1931. Helaas had Leriche weinig materiaal ter beschikking. Hij beschrijft slechts vier incomplete voorste mediaan-dorsaalplaatjes, één beschadigde voorste dorsolateraalplaat en enkele fragmenten van de het dichtst bij de romp gelegen geleiding van de appendages.

Bovengenoemde beschrijvingen waren echter voor Stensiö (1948) blijkbaar voldoende om in zijn monografie over de Bothriolepidae te concluderen dat *Bothriolepis lohesti*, een soort van vrij geringe afmetingen, nauw verwant is aan *Bothriolepis hydrophila* (Agassiz 1844). Gelukkig hebben we dit jaar tamelijk veel materiaal van *Bothriolepis lohesti* gevonden in een groeve van Famennien zandstenen ten noorden van Aywaille. Het betreft hoofdzakelijk losse plaatjes, die nog nader onderzocht moeten worden. Om toch vast een indruk te geven van de grootte en vorm wordt in de afb. 8A en 8B een afbeelding gegeven van de nauw verwante *Bothriolepis hydrophila* en in afb. 8C ter vergelijking een reconstructie van een wat grotere vorm, eveneens nauw verwant, te weten *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves 1880).



Afb. 9. *Bothriolepis* cf. *gigantea* Traquair 1888. Onderaanzicht van de rechter achterste ventrolateraalplaat. Laat Famennien, Macigno d'Ouffet.

***Bothriolepis* cf. *gigantea* Traquair 1888**

Zowel uit de publikatie van Leriche (1931) als uit ons eigen onderzoek blijkt, dat er in het Famennien van de Ardennen, behalve de bovengenoemde kleine vorm *Bothriolepis lohesti*, ook nog een veel grotere soort van *Bothriolepis* voorkomt. Leriche (1931, p 19) beschrijft plaatfragmenten uit de "assise de Montfort", die wat betreft de oppervlakte-structuren, bestaande uit samenvloeiende tuberkels, volgens hem lijken op *Bothriolepis major* (Agassiz 1844) of *Bothriolepis obesa* Traquair 1888. Het romppantser van deze twee soorten bereikt een lengte van resp. 12 en 19 cm. In jongere afzettingen, te weten de "macigno d'Ouffet" (het hoogste deel van de "assise d'Evieux") vonden we - behalve twee soorten longvis-tandplaten, schubben van minstens twee soorten kwastvinnigen en plantenresten - ook twee vrijwel complete pantserplaten van een nog grotere *Bothriolepis*. Het betreft een 4,5 cm lange lateraalplaat (vergelijk La in afb. 8A) en een achterste rechter ventrolateraalplaat, 13 cm lang (vergelijk Pvl in afb. 8B). Beide platen dragen een zeer typische oppervlakte-structuur, bestaande uit een netwerkachtig patroon van tuberkels die tot

slingerende ruggetjes zijn samengevloeid (afb. 9). Uit de afmetingen van de ventrolateraalplaat valt af te leiden, dat het buikpantser zo'n 26 à 30 cm lang moet zijn geweest, zodat de lengte van het gehele kop-romppantser in de orde van 35 cm moet zijn geweest. Dit komt redelijk overeen met de 40 cm lengte die in de literatuur voor het gehele pantser van *Bothriolepis gigantea* wordt opgegeven. De voorlopige determinatie luidt daarom *Bothriolepis* cf. *gigantea* Traquair 1888.

Familie Phyllolepidae

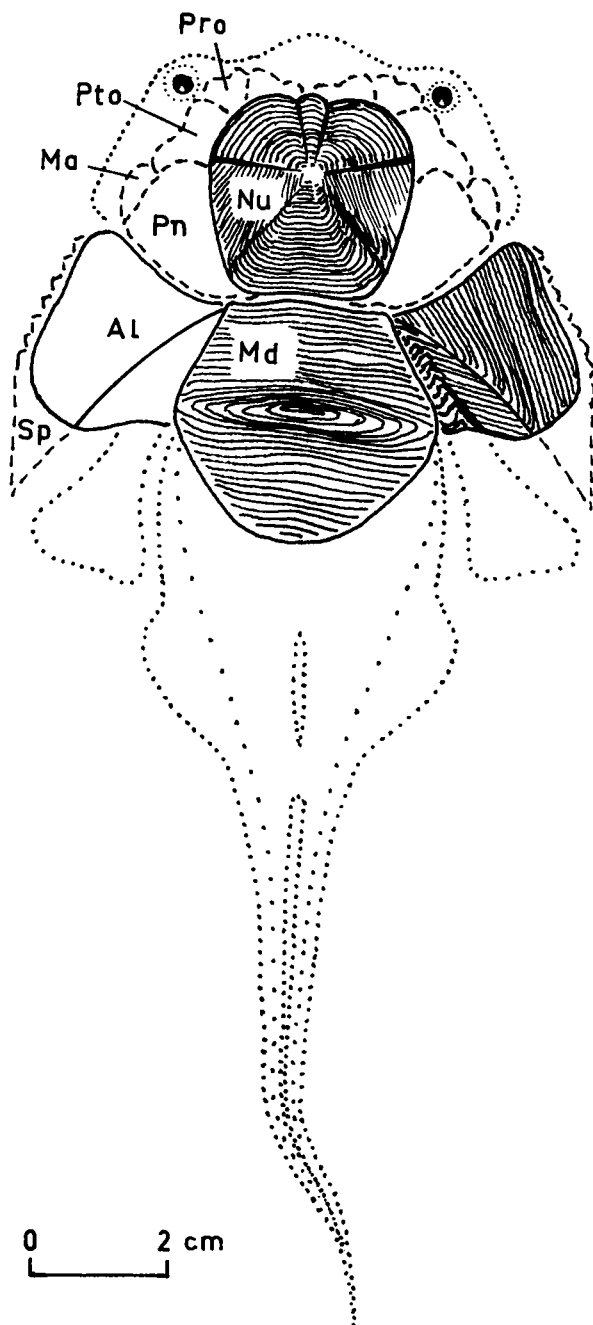
Uit de "assise d'Evieux" zijn door Lohest (1888) onder drie verschillende soortnamen, kleine, zeer dunne plaatjes (enkele centimeters) beschreven met een merkwaardige oppervlakte-structuur van zeer fijne, soms min of meer evenwijdige ribbeltjes. Deze plaatjes bleken te behoren tot één soort pantservis, te weten *Phyllolepis undulata* Lohest 1888 (zie Leriche, 1931). *Phyllolepis undulata* is onvolledig bekend. Van andere soorten uit de slechts een zevental soorten omvattende familie Phyllolepidae weten we, dat deze pantservis een relatief grote nuchale en mediaan-dorsale bezat met rondom de nuchale een aantal kleinere plaatjes. De ogen stonden vrij ver uiteen, net buiten deze ring van kleine plaatjes. Naast de mediaan-dorsaalplaat bevond zich een smalle z.g. spinaalplaat die aan de buitenrand fijne tandjes kon dragen. In afb. 10 wordt een voorlopige reconstructie gegeven van deze nog zo slecht bekende, sterk afgeplatte pantservis. Alle Phyllolepidae waren zoetwater-bewoners en ze komen uitsluitend voor in het Famennien. Ze hebben een wereldwijde verspreiding gehad en hun aanwezigheid in de "assise d'Evieux", rijk aan plantenresten, is dan ook niet verwonderlijk. Volgens Leriche (1931) kan *Phyllolepis undulata* zelfs gebruikt worden als een gidsfossiel voor de "assise d'Evieux". De pantserplaatjes, ook de wat grotere nuchaal- en mediaan-dorsaalplaatjes, zijn bladrunder; vandaar de naam *Phyllolepis*! Ze zijn aan de binnenzijde vrijwel glad en dragen aan de buitenkant zeer fijne ribbeltjes die soms evenwijdig lopen aan de buitenrand, maar soms ook dwars op de buitenrand uitlopen. Vooral het nuchaalplaatje heeft een min of meer concentrische rangschikking van de fijne ribbeltjes en bovendien een aantal radiaal verlopende, naar buiten toe breder wordende groefjes. Dit zijn de zenuwbaan-groefjes. Daar de plaatjes ook nog vrij plat zijn, kunnen ze lijken op fijn-beribde, platgedrukte en daardoor aan de buitenrand ingescheurde, dun-schalige brachiopoden of lamellibranchiata. Dit is de reden geweest dat ik deze pantserplaatjes langs de spoorweginsnijding ten zuiden van Esneux destijds als resten van brachiopoden heb beschouwd!

Hiermee zijn we aan het eind gekomen van dit korte overzicht van de Placodermen, de monsterachtige vissen, uit het Laat Devoon van de Ardennen. Ver weg in de tijd, ongeveer 365 miljoen jaar geleden. Maar dichtbij wat betreft hun huidige plaats, slechts enkele tientallen kilometers ten zuiden van Maastricht. Een gebied dat tijdens het Devoon, samen met Canada, Zuid-Groenland en Polen, in de tropen lag, tussen de evenaar en ongeveer 10° zuiderbreedte.

We zagen enkele vertegenwoordigers uit een veel en veel grotere, rijk gevarieerde klasse van pantservissen. Zij waren gedurende het Devoon de toonaangevende vertebraten, zowel in zee als in zoetwater.

Over het ontstaan en even plotseling verdwijnen van de Placodermen is zeer weinig bekend. Mogelijk zijn ze ontstaan uit de van kleine beenplaatjes voorziene, oudere Ostracodermen, een heel andere groep van pantservissen. Na hun ontdekking werden Placodermen eerst opgevat als fossiele schildpadden; later werden ze beschouwd als fossiele meervallen, als longvissen of als steuren. Ook is door verschillende onderzoekers een verwantschap met kraakbeenvissen, zoals haaien, roggen en chimaera's verondersteld. Omdat bovengenoemde verwantschappen niet met zekerheid zijn aangetoond, worden de Placodermen opgevat als een aparte klasse van de gewervelde dieren.

Ook het verdwijnen van de Placodermen is raadselachtig. Zo wordt tegenwoordig de grens Frasnien-Famennien opgevat als een z.g. "event", een wereldomvattende gebeurtenis, door sommigen als een catastrofe betiteld, waarbij grote aantallen onge-



Afb. 10. Voorlopige reconstructie van *Phyllolepis undulata* Lohest 1888. Een vrij kleine Placoderm met zeer dunne pantserplaatjes. Laat Famennien, Assise d'Évieux. Reconstructie gedeeltelijk gebaseerd op Stensiö, 1963 en op Denison, 1978.

Afkortingen: Al Anterior laterale; Ma Marginale;
Md Mediaan-dorsale; Nu Nuchale;
Pn Paranuchale; Pro Préorbitale;
Pto Postorbitale; Sp Spinale

wervelde dieren aan het einde van het Frasnien plotseling uitstierven. De Placodermen overleefden echter deze grens om pas op de grens Devoon-Carboon, een grens die wel wordt beschouwd als een minder catastrofaal "event", plotseling en allemaal te verdwijnen. Dit ondanks het feit dat ze met hun grote rijkdom aan vormen ongetwijfeld aan vele verschillende ecologische niches waren aangepast. Er valt nog veel te onderzoeken! Tenslotte een woord van dank aan mijn collega's Frank Nobel, Otto Simon en Frank Storbeck voor de vele stimulerende discussies tijdens onze jaarlijkse bijeenkomsten in de Ardennen. Grote

dank ook aan Jan den Blaauwen die met een zelfde enthousiasme en scherp waarnemingsvermogen in het veld veel fossiele vissen wist te vinden en uit het gesteente wist te bevrijden. Daarna besteedde hij zeer veel tijd aan het uitprepareren, fotograferen en het maken van microscopische preparaten.

Literatuur

Denison, R., 1978: Handbook of Paleoiichtology, Vol. 2, Placodermi, 1-128

Gardiner, B.J. & Miles, R.S., 1975: Devonian Fishes of the Gogo Formation, western Australia. Coll. intern. Cent. nat. Rech. Scient., **218**, 73-79

Heinz, A., 1931: A new reconstruction of *Dinichthys*. Am. Mus. Novitates, **457**, 1-5

Kulczycki, J., 1957: Upper Devonian Fishes from the Holy Cross Mountains (Poland). Acta Pal. Polonica, **2**, 4, 285-380

Lehman, J.-P., 1956: Les Arthrodires du Dévonien supérieur du Tafilalet (Sud marocain). Serv. Géol. du Maroc, Notes et Mém., **129**, 1-70

Lelievre, M.H., 1980: Les Arthrodires *Dinichthyidae* du Dévonien Supérieur des régions de Kerman et de Tabas (Iran Central). Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris, 1-95

Lerliche, M., 1931: Les Poissons Famenniens de la Belgique. Mém. Acad. Roy. Belg., deuxième série, **10**, 1-72

Lohest, M., 1888: Recherches sur les Poissons des Terrains Paléozoïques de Belgique. Poissons des Psammites du Condroz. Ann. Soc. Géol. Belg., **15**, Mém., 112-203

Lohest, M., 1889: De la découverte d'espèces américaines de poissons fossiles dans le Dévonien supérieur de Belgique. Ann. Soc. Belg., **16**, Bull., 57-59

Marlière, R., 1930: Sur la présence d'un Poisson arthrodire du genre *Dinichthys* (Newberry) dans le Frasnien moyen de la Belgique. Ann. Soc. Géol. Belg., **53**, 154-164

Marlière, R., 1931: Observations complémentaires sur *Dinichthys* sp. ind. du Frasnien de Mazy (Belgique). Ann. Soc. Géol. Belg., **54**, 251-262

Miles, R.S. & Westoll, T.S., 1964: Two new genera of *Coccosteid* Arthrodira from the Middle Old Red Sandstone of Scotland, and their stratigraphical distribution. Trans. Roy. Soc. Edinb., **60**, 179-210

Miles, R.S. & Westoll, T.S., 1968: The placoderm fish *Coccosteus cuspidatus* Miller ex Agassiz from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. Trans. Roy. Soc. Edinb., **67**, 373-476

Mourlon, M., 1875: Sur l'étage Dévonien des Psammites du Condroz en Condroz. Bull. Acad. Roy. Belg., deuxième série, **34**, 602-659

Schulze, H.P., 1973: Large Upper Devonian Arthrodires from Iran. Fieldiana, Geology, **23**, 5, 53-78

Stensiö, E.A., 1948: On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland II. Medd. om Grönland, **139**, 1-622

Stensiö, E.A., 1963: Anatomical Studies on the Arthrodiran Head. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Fj. Ser., **9**, 2, 1-419
