

1. *Zwaartekracht*. Deze zal weinig tot geen poging tot afronding ondernemen. Misschien dat een hoekig brok door het rollend vallen langs een berghelling en over een talud van puin enkele van zijn scherpe randjes zal kwijtraken, maar dit zal toch een nauwelijks te merken effect zijn.

2. *Gletsjer*. Afronding van brokken door de gletsjer zal in verscheidene gevallen voorkomen: keien die over de rotsbodem schuren worden gladgeschaafd en door draaiing enigszins afgerond. Echter, ook de gletsjer zal weinig zijn best doen zijn 'lading' tot ronde rolstenen om te vormen.

3. *Stromend water* heeft een goede mogelijkheid tot afronding, waarbij vooral de branding een zeer goede afronding van de rolstenen en het strandzand zal kunnen bereiken. Dit geldt ook voor de vierde transporteur:

4. *Wind*. Hierdoor zullen de rollende fragmenten een goede afronding krijgen.

## Mineraalsamenstelling

Een belangrijke eigenschap van sedimenten, waarmee veel gezegd kan worden over de oorsprong en omstandigheden van vertering en erosie, is de **samenstelling** van de fragmenten. Dit brengt ons bij de **soorten van mineralen**, waaruit de korrels bestaan.

### Kwarts

In Nederland bestaat het 'zand' aan het strand, in de duinen en in de rivieren voor het allergrootste deel uit kwartskorrels. Dat is de reden waarom 'zand' in eerste instantie wordt geassocieerd met kwartskorrels.

Kwarts is een hard mineraal, de kristallen zijn massief, zij hebben geen splijting en het mineraal is resistent tegen vele vormen van chemische vertering. Kwartskorrels kunnen dus intensieve vertering en langdurige erosie weerstaan.

Kwarts kan vele bronnen als herkomst hebben. Oorspronkelijk zal kwarts afkomstig zijn van stollingsgesteenten en natuurlijk zijn dit zure stollingsgesteenten, die vrije kwarts kristallen bezitten. Daarnaast komen kwartskorrels vrij bij vertering van metamorfe gesteenten en sedimenten.

Kwarts kan door zijn resistentie verscheidene malen de cyclus van vertering - erosie - sedimentatie - diagenese - metamorfose doorlopen. Dergelijke polycyclische kwartskorrels zijn een enkele keer wel eens te herkennen, maar dit kan in de praktijk alleen maar gebeuren in een slijpplaatje onder de polarisatiemicroscop. We moeten ook oppassen met het trekken van een conclusie aan de hand van de mate van afronding aan de kwartskorrels: betere afronding wijst op een langer transport, maar er moet dan wel rekening gehouden worden met de afkomst: de kwartskorrels

kunnen bv. afkomstig zijn van een sediment dat uit goed afgeronde korrels bestond.

### Andere mineralen (zie afb. 2)

**Veldspaat**-korrels kunnen alleen in een sediment terecht komen als zij niet te ver vervoerd worden. Veldspaat heeft een goede splijting en zal tijdens het transport gemakkelijk in kleine stukjes breken. Daarnaast is veldspaat vrij gevoelig voor chemische verteringsreacties en vooral in tropische gebieden blijft er van de veldspaat al heel snel niets over. Veldspaatkorrels komen in een sediment voor als de vertering in het oorsprongsgebied voornamelijk mechanisch was en het transport niet te ver is geweest. Dit wijst dus op een koud tot gematigd klimaat en de nabijheid van een granietbatholiet. Een basisch stollingsgesteente als een bazalt, diabaas of gabbro zal bij vertering naast veldspaat korrels leveren van bv. **augiet**, **olivijn** en korrels van de **fijnkristallijne grondmassa** van het gesteente. Ook hier geldt, in nog sterkere mate dan bij de graniet, dat de chemische vertering niet te sterk mag zijn geweest. Olivijn bv. is zeer gevoelig voor chemische vertering en zal snel veranderen in **serpentiin**-mineralen. Ook mag de transportweg niet te lang zijn: de donkere mineralen hebben een goede splijting (pyroxenen in twee richtingen) of veel barsten (olivijn) en zullen een ruwe behandeling door een der eroderende krachten beslist niet lang overleven. Metamorfe gesteenten leveren een groot aantal verschillende mineraalkorrels, die een grote verscheidenheid aan eigenschappen hebben. Ronde, harde **granaat**-kristallen en massieve en vrij resistente mineralen als **zirkoon**, **titaniem**, **epidoot**, **toermalijn** en **stauroliet** kunnen in sedimenten terecht komen na een intensieve bewerking door vertering en erosie.

Zachtere mineralen en kristallen die een goede splijting hebben zullen het eerder laten afweten en tijdens een lang erosieproces volledig verdwijnen, bv. **distheen**, **sillimaniet** en **hoornblende**. **Kalk**-korrels ontstaan in het algemeen door afbraak van een kalkgesteente. Dit kan bv. een rif geweest zijn, waarvan de branding stukken heeft afgebroken; deze fragmenten kunnen dan op de bodem van de zee heen en weer gerold worden. Zo kan een zand ontstaan dat geheel uit kalkkorrels bestaat: een calcariet. Het spierwitte gipszand ontstaat door vertering van **gips**-afzettingen in een heet en droog klimaat. De fragmenten die door de werking van hitte en koude ontstaan worden door de wind voortgejaagd en zo afgerond.

Zwart vulkanisch zand ontstaat op dezelfde wijze: de korrels en fragmenten van mineralen en fijnkristallijne lava vormen de zwarte korrels van het strand van Napels of IJsland. Bepaalde mineralen kunnen worden geconcentreerd. Zo kunnen zwarte of bruine zanden van bepaalde zware mineralen als **rutiel** of **magnetiet** ontstaan als door de branding alle korrels van een lichter soortelijk gewicht worden weggespoeld en het residu van zware korrels achterblijft. Hier moet dan wel een bron van deze mineralen in de buurt zijn.

*Wordt vervolgd*

---

# Stegocephalen in het Perm van Bohemen

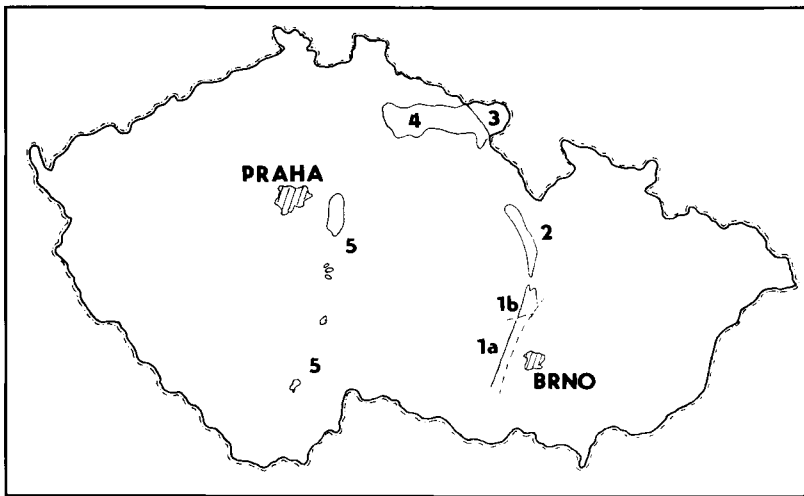
door Petr Bumbálek, Miroslav Hlavenka en Tomáš Roblčec,  
bewerkt uit het Duits door J. Stemvers-van Bommel

---

## Inleiding

Door de ontwikkeling van de bruinkoolwinning in de Bovencarbonische tot Onderpermische afzettingen van de Boskovice-slenk (Tsjechië) gedurende de afgelopen eeuw

zijn de eerste vondsten van fossiele resten van Stegocephalen mogelijk geweest. De vondsten van deze primitieve, op salamanders lijkende dieren, zijn het eerst door Alexander Makovsky, een paleontoloog van de Technische Hogeschool van Brno, bestudeerd. Zijn resultaten



Afb. 1. Kaart van de limnische Permo-Carbonische afzettingen in Bohemen.

1. Boskovice-slenk; 1a. Rosice-Oslavany-gedeelte; 1b. Letovice-gedeelte,
2. De depressie van Orlice.
3. Het bekken van de Binnen-Sudeten,
4. Het bekken van het voorland van het Reuzengebergte,
5. De depressie van Blanice.

### Het centrale Boheems Massief in het Perm

Na het einde van de Variscische gebergtecyclus zijn eerst de binnenste en daarna de buitenste delen van het Epihercynische platform steeds verder geconsolideerd. In de afzettingen zijn arkoses opvallend sterk vertegenwoordigd. De afzettingen van het Boheems Massief werden in het Carboon,

naar men aanneemt, in een intramontaan bekken gedeponeerd.

De grens tussen Carboon en Perm is zeer problematisch, meestal wordt de grens gelegd bij het eerste voorkomen van bepaalde fossiele planteresten (*Callipteris*).

In het Perm hebben de afzettingen een continentaal karakter. Ze bestaan voornamelijk uit klastisch materiaal (molasse uit het Variscische gebied), dat in meren en rivieren werd gedeponeerd. Een belangrijk kenmerk van deze sedimentatie is een cyclische opeenvolging: steenkoollagen komen in het gesteentepakket regelmatig voor. De Permische afzettingen zijn het volledigst ontwikkeld in het bekken van Neder-Silezië en de centrale Sudeten. Dit bekken was vaak met een bekken in het voorland van het Reuzengebergte verbonden. In de depressies van Blanice, Boskovice en Orlice hebben de lagen eveneens aanzienlijke dikte bereikt - tot 3000 m toe. Afb. 1.

In het Middenboheemse bekken, dat vroeger voor Permo-Carbonisch werd gehouden, is het voorkomen van Perm-afzettingen paleontologisch niet bevestigd.

### De Boskovice-slenk

Een opvallende depressie in het terrein kan vervolgd worden van Moravský Krumlov, de omgeving van Boskovice tot Jevíčko en Moravská Třebová.

Het betreft een opvallend, asymmetrisch gebied van bodemdaling (slenk), aan de oostzijde door een vrij steile breuk begrensd. De westelijke rand, waar de lagen 50°-75° duiken, werd tot een diepte van 1400 m via schachten ontgonnen. Afb. 2.

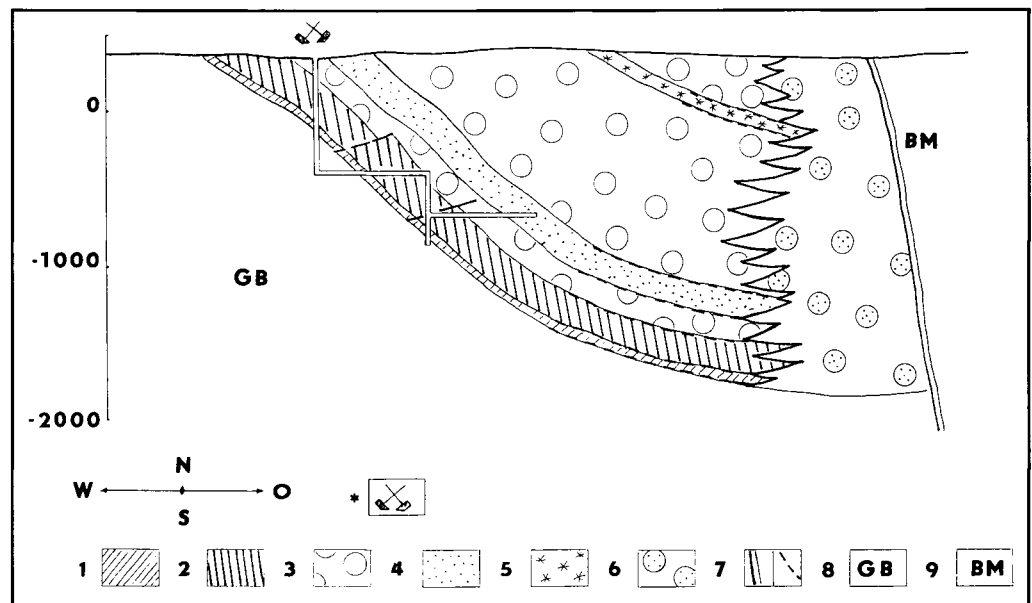
heeft hij in 1876 gepubliceerd in zijn werk "Over een nieuwe Labyrinthodont: *Archegosaurus* nov. sp." Daarna hebben Dr. A. Rzehak, Prof. Antonín Fric van de Karlsuniversiteit en, in de 20<sup>ste</sup> eeuw, Prof. J. Augusta, eveneens van de Karlsuniversiteit, zich met het onderzoek van Stegocephalen bezig gehouden. Al dit onderzoek aan de Stegocephalen van de Boskovice-slenk leidde ertoe, dat meer dan 15 nieuwe soorten werden beschreven, behorend tot vier verschillende geslachten.

In de jaren '50 heeft Prof. Z.V. Špinar de grote verscheidenheid aan vondsten opnieuw bewerkt en ook uitgebreid veldwerk uitgevoerd, waardoor nieuw materiaal beschikbaar kwam. Met zijn onderzoek heeft hij het aantal van de vele zogenaamde soorten teruggebracht; vele "soorten" bleken niets anders dan ontwikkelingsstadia te zijn. Hij stelde vast dat er vier Stegocephalensoorten zijn, die tot twee geslachten behoren.

Alle genoemde auteurs hebben voor hun onderzoek slechts over verkoold materiaal kunnen beschikken. Onlangs is echter in het noordelijkste deel van de Boskovice-slenk een nieuwe localiteit ontdekt, waar de skeletten van Stegocephalen, alsmede van vissen, gefossiliseerd voorkomen. Deze vondsten zijn uniek; zij maken het mogelijk nauwkeurig de lichaamsbouw en het skelet in tot nog toe onvoorstelbare details te bestuderen.

Afb. 2. Geologisch dwarsprofiel van de Boskovice-slenk in het gebied van Rosice-Oslavany (door Hlavenka bewerkt naar Maly (1973)).

1. Balinische conglomeraten.
2. Grijze, klastische afzettingen en koollagen van de Afzetting van Rosice-Oslavany.
3. Roodbruine, klastische afzettingen.
4. Grijze, klastische afzettingen aan de top van de Afzetting van Rosice-Oslavany.
5. Arkoses en arkosezandsteenlagen.
6. Rokytenische conglomeraten.
7. Oostelijke breuk van de Boskovice-slenk (links), Andere breuken rechts.
8. GB - graniet van Bites.
9. BM - Massief van Brün. \* vroegere groeve "Ferdinand".



In ZO-richting bezit de Boskovice-slenk twee afzettingsgebieden, die door de zone met dwarsbreuken bij Tisnov worden gescheiden. De richting van de sedimentatie was van zuid naar noord. Thans is de lengte van de Boskovice-slenk 70 km, de breedte 15 km. Aan de basis van de afzettingen liggen "Balinische conglomeraten", genoemd naar de beek Balinka, ten zuiden van Rosice. Het betreft roodbruine conglomeraten en breksies met rolstenen uit het kristallijn in de ondergrond. De dikte van het pakket is maximaal 300 m. Als ouderdom wordt Boven-Carboon (Stefanien) aangehouden. In de top van de Balinische conglomeraten, bij de westelijke rand van de slenk, bevinden zich grijze, klastische afzettingen van een rivierdelta, de zogenaamde Afzetting van Rosice-Oslavany, met drie koollagen. De onderste twee lagen behoren tot het Stefanien. De bovenste koollaag is het dikst (tot 6 m) en werd in de tweede helft van de 19<sup>e</sup> eeuw geëxploiteerd. Door het voorkomen van de varen *Callipteris conferta* wordt hij tot het Onder-Perm (Autunien) gerekend.

De grens Carboon-Perm ligt hier dus aan de basis van de bovenste koollaag. Aan de top van de koollagen vindt men rode, klastische afzettingen met grijze, pelitische inschakelingen, die bruikbaar zijn voor de lokale correlatie. In de grijze inschakelingen zitten enige decimeters dikke lagen grijze, bitumenrijke, pelitische carbonaten. De maximale dikte van de Afzetting is meer dan 1000 m. Bij de westelijke rand van de depressie overheersen roodbruine zandstenen, arkoses en kleistenen. Bij de steilere oostrand van de depressie worden fijnkorrelige afzettingen afgewisseld door dikke lagen zogenaamde Rokytenische conglomeraten. De conglomeraten vertegenwoordigen door tijdelijke waterlopen aangevoerd materiaal, dat door gelijktijdige, intensieve bodemdaling geconserveerd bleef.

In de rolstenen van deze conglomeraten overheersen magmatische gesteenten van Devonische en Kulm (Onder-Carboon)-ouderdom van het dichtbij gelegen granitische massief van Brün.

In het noorden, in het Letovice-deel van de Boskovice-slenk, ontbreken in de opeenvolging van afzettingen de koollagen.

Rode, klastische afzettingen, met grijze pelitische inschakelingen, liggen aan de top van Balinische conglomeraten. Deze grijze lagen, met bitumeneuze, pelitische carbonaat-inschakelingen, zijn paleontologisch gezien het belang-rijkst. Vooral de vondsten van een gefossiliseerde visfauna, van Stegocephalen en vooral van insecten zijn met andere Permische afzettingsgebieden in het Boheems Massief te vergelijken, niet alleen wat de goede conservering van de gevonden soorten, maar ook wat de talrijkheid betreft.

Uit de Orlice-depressie zijn tot nog toe geen paleontologische vondsten bekend. De ouderdom van de sedimentaire opvulling wordt voor Autunien-Saxonien gehouden. Ondanks relatief intensief onderzoek zijn uit de depressie van Blanice alleen vondsten van fossiele planten bekend. Door vulkanische uitvloeiingen (die in de slenk van Boskovice geheel ontbreken) zijn in het bekken van het voorland van Neder-Silezië en het Reuzengebergte de conserveringstoestand en talrijkheid erg matig.

De paleontologische vondsten stammen uit twee grijze pelitische lagen, die door rode, klastische afzettingen van elkaar gescheiden zijn. De zogenaamde Onderste Svitávka-lagen (naar de gemeente Svitávka ten zuiden van Letovice) zijn 78 m dik. Deze lagen bevatten fragmenten van planten die kenmerkend zijn voor het Autunien: *Lebachia piniformis*, *Callipteris conferta* (*C. naumanni*). Het middelste deel van de Svitávka-lagen bestaat uit 20 - 25 cm dikke lagen van pelitische carbonaten. Deze carbonaten bevatten niet alleen de planteresten, maar ook iets van bitumen en vooral een beroemde insectenfauna: Coleoptera (kevers),

Lepidoptera (vlinders), Blattoidea (kakerlakken), Paleodictyoptera, Odonata (libellen), enz.

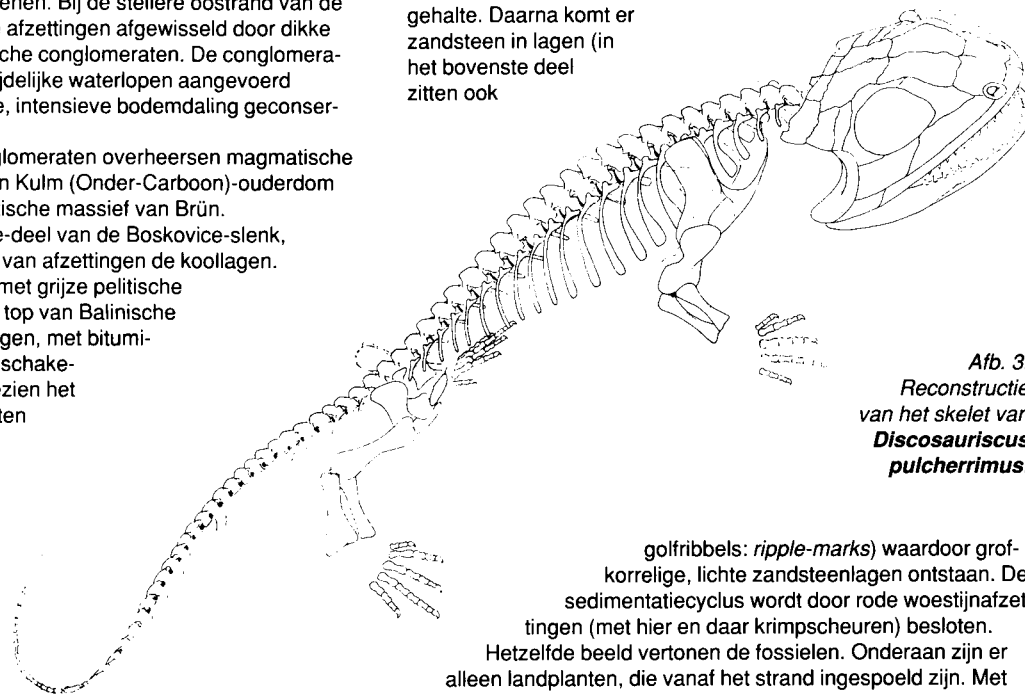
Hoger in de formatie liggen de grijze Bacovské-lagen (naar de gemeente Bacov, ten oosten van Letovice). In het middendeel daarvan ligt een circa 30 cm dikke, opvallend bitumeneuze laag met een rijke, goed geconserveerde macrofauna.

Het bitumengehalte ligt rond de 2%; bij het doorslaan van het gesteente komt een sterke aardolievlucht vrij. Dit fenomeen kunnen we tijdens het veldwerk gebruiken als een betrouwbare gids voor het onderscheid tussen de twee genoemde lagen.

## De lithologie en paleo-ecologie van de lagen van Bacov

De lagen van Bacov representeren de afzettingen tijdens vochtige klimaatschommelingen in het van tijd tot tijd droge klimaat in het Autunien (Onder-Perm). Destijds bestond in de slenk van Boskovice een omvangrijk stuwmeer. Het ontstaan ervan, het zich in fasen uitbreidende wateroppervlak, alsmede het weer kleiner worden, komen in het lagenpakket goed tot uiting.

Vanaf de basis naar de top worden telkens de afzettingen fijnkorreliger en het carbonaat- en bitumenaandeel hoger. Vervolgens verschijnen enige zandsteenlagen en vermindert het carbonaatgehalte. Daarna komt er zandsteen in lagen (in het bovenste deel zitten ook



Afb. 3.  
Reconstructie van het skelet van *Discosauriscus pulcherrimus*.

golfribbels: ripple-marks) waardoor grofkorrelige, lichte zandsteenlagen ontstaan. De sedimentatiecyclus wordt door rode woestijnafzettingen (met hier en daar krimpscheuren) besloten.

Hetzelfde beeld vertonen de fossielen. Onderaan zijn er alleen landplanten, die vanaf het strand ingespoeld zijn. Met de stijging van het carbonaat- en bitumengehalte verschijnen fossiele visresten en ontbonden Stegocephalen. Dan volgen de zogenaamde Stegocephalen-lagen, die in het onderste en middelste deel zeer rijk aan goed geconserveerde exemplaren van *Discosauriscus* zijn. In het bovenste deel nemen daarenboven de vissen van de familie **Paleoniscidae** toe.

Grote plantedelen komen veel voor. Bepaald werden: *Ernestiodendron filiciformis*, *Lebachia piniformis*, *L. hypnoides*, *L. parviflora*, *L. speciosa*, *L. frondosa*, *Callipteris conferta*, *Odontopteris subcrenulata*, *Asterotheca permica*, *Dactylothea plumosa*, *Annularia stellata*, *Cordaites palmaeformis*.

Aan de top van de Stegocephalen-horizon ligt een laag, die Vissenlaag genoemd wordt; deze bevat onderaan maar heel zelden Stegocephalen-resten.

De Vissenlaag is over het algemeen zeer rijk aan visresten, naar de top toe overheersen deze de andere organismen. Grote fragmenten van planten zijn relatief zeldzaam. Uit het bovenste deel van deze Vissenlaag stammen enkele resten van haaien (*Xenacanthus decheni*). De op een na bovenste laag (de zogenaamde Knollenlei, naar het hoge gehalte knolvormige kalkconcreties) bevat rijkelijk planteresten en maar zelden overblijfsels van ontbonden vissen.

De schalielaag, die hogerop tussen de zandstenen zit, bevat alleen plantfragmenten. De lichte, grofkorrelige zandsteen is onderaan rijk aan planten, die naar de top toe verdwijnen en in de rode afzettingen erboven geheel ontbreken. Men vindt hier alleen zeldzame kruipsporen van wormen.

Uit het bovenstaande volgt duidelijk, dat het meer in het Onder-Perm zijn grootste omvang had in de periode van de afzetting van de Vissenlaag, met name in het middelste deel daarvan. Een heel dun laagje zandsteen in het profiel is het signaal van de overgang naar een weer aride klimaat, waardoor het bestaande meer verlandde. De zandstenen zijn altijd betrekkelijk fijn en dun; het betreft waarschijnlijk een eolische afzetting, die met hevige stofstormen is komen aanwaaien. Stofstormen werden tegen het einde van de afzettingsperiode steeds frequenter. Later heeft zich bij de fijnkorrelige afzettingen ook een component van klastisch materiaal gevoegd, door stromend water aangevoerd.

De Stegocephalen-horizon van de lagen van Bacov vormt een gesteentelaag die men kan beschrijven als *micritische carbonaat-rhytmiet* met een hoog bitumengehalte. Zulke afzettingen zijn karakteristiek voor het middengedeelte van vrij diepe meren. In een profiel van het gesteente is altijd een afwisseling van dikke, lichte laminaties met dunne donkere lenzen te zien. De lichte laminaties bevatten meer carbonaat en vertegenwoordigen een langs chemische weg ontstane afzetting uit een warme periode. De donkere lenzen hebben een hoog bitumengehalte, dat afkomstig is van afgestorven plankton. Dit betekent, dat het gesteente voor ons het jaarlijkse biorhythme van plankton heeft bewaard. (S. Meszáros heeft op de localiteit Kochov in het profiel van de Stegocephalen-horizon op 24 cm 1028 bitumenlaagjes geteld). De Stegocephalen-skeletten zijn in dit gesteente bijna altijd goed bewaard gebleven. Sporen van aaseters zijn tot dusver niet vastgesteld. De laagjes in de omgeving van de botten zijn ongestoord en nooit doorwoeld.

De fauna-gemeenschap van de Stegocephalen-horizon is zeer arm. Er zijn slechts Stegocephalen, zelden vissen en een enkele keer ook insectenvleugels geconstateerd.

Coprolieten zijn overwegend afkomstig van vissen (Paleoniscida). Uit het bovenstaande volgt, dat de Stegocephalen-horizon gevormd werd in de diepe delen van een meer met een slechte doorstroming. Hier heeft een anaeroob milieu geheerst, dat ongeschikt was voor macro-organismen. De planktoneters (Paleoniscida) en hun predatoren (Xenacanthida), hebben allemaal geleefd in goed van zuurstof voorziene waterlagen, dicht bij het oppervlak. Hun dode lichamen zijn vanaf zandbanken het meer ingedreven. De fijnkorreligheid van de afzettingen, alsmede een chaotische opeenhoping van Stegocephalen, wijst op transport door waterstroming. Dat betekent, dat ze via wind of golfslag zijn getransporteerd. Na het ontwijken van gassen, die bij de ontbinding vrijkomen, zijn ze op de bodem gezonken en daar met sediment bedekt.

De Stegocephalen-horizon heeft dus een typisch faciëel karakter; de fossielen-gemeenschap die hij bevat, kan als een typische taphocoenose betiteld worden (d.w.z. dat de fossiele organismen bijeengespoeld zijn).

## Stegocephalen

De Stegocephalen zijn een fossiele diergroep, waarvan de oudste vondsten uit het Boven-Devoon stammen. Qua lichaamsbouw lijken ze op sommige recente amfibieën: salamanders. Hun schedel is echter aan alle kanten met huidbeenplaten bedekt. Daaraan danken zij dan ook hun naam: Stegos (Gr.) = dak, kephalè (Gr.) = hoofd.

Ze worden in de systematiek onder de amfibieën gerangschikt, hoewel het in veel gevallen zeer de vraag was of zij wel tot deze klasse behoorden. Deze onzekerheid bestond ook bij de Stegocephalen die in het Perm van de Boskovice-slenk zijn gevonden. Het betreft namelijk Stegocephalen in een ver voortgeschreden ontwikkelingsstadium, die een groot aantal reptielkenmerken hebben.

Daardoor zijn ze lang voor reptielen gehouden. Pas toen bij een vondst van jonge individuen kieuwen werden ontdekt, stond onomstotelijk vast dat zij tot de amfibieën behoren.

Tegenwoordig overheerst de mening, dat Stegocephalen de eerste dieren waren die zowel in het water als op het land leefden, net als nu de watersalamanders.

Het lichaam van Stegocephalen was met een pantser van fijne schubben bedekt. Aan de bovenkant van de schedel is duidelijk een derde oog te zien; dit "kruinoog" heeft de functie van een lichtgevoelig orgaan gehad. De kaken waren met spitse, kegelvormige tanden uitgerust, zoals die bij het Labyrinthodonte type van amfibieën voorkwamen. Wervelkolom, schoudergordel en bekken waren goed ontwikkeld. De ledematen waren aangepast om het lichaam op het land te dragen; ze leefden echter overwegend in het water. Waarschijnlijk bewoonden ze vochtige meeroevers, moerassen en poelen van voormalige oerwouden en oevers en bochten van langzaam stromende rivieren. Zie afb. 3.

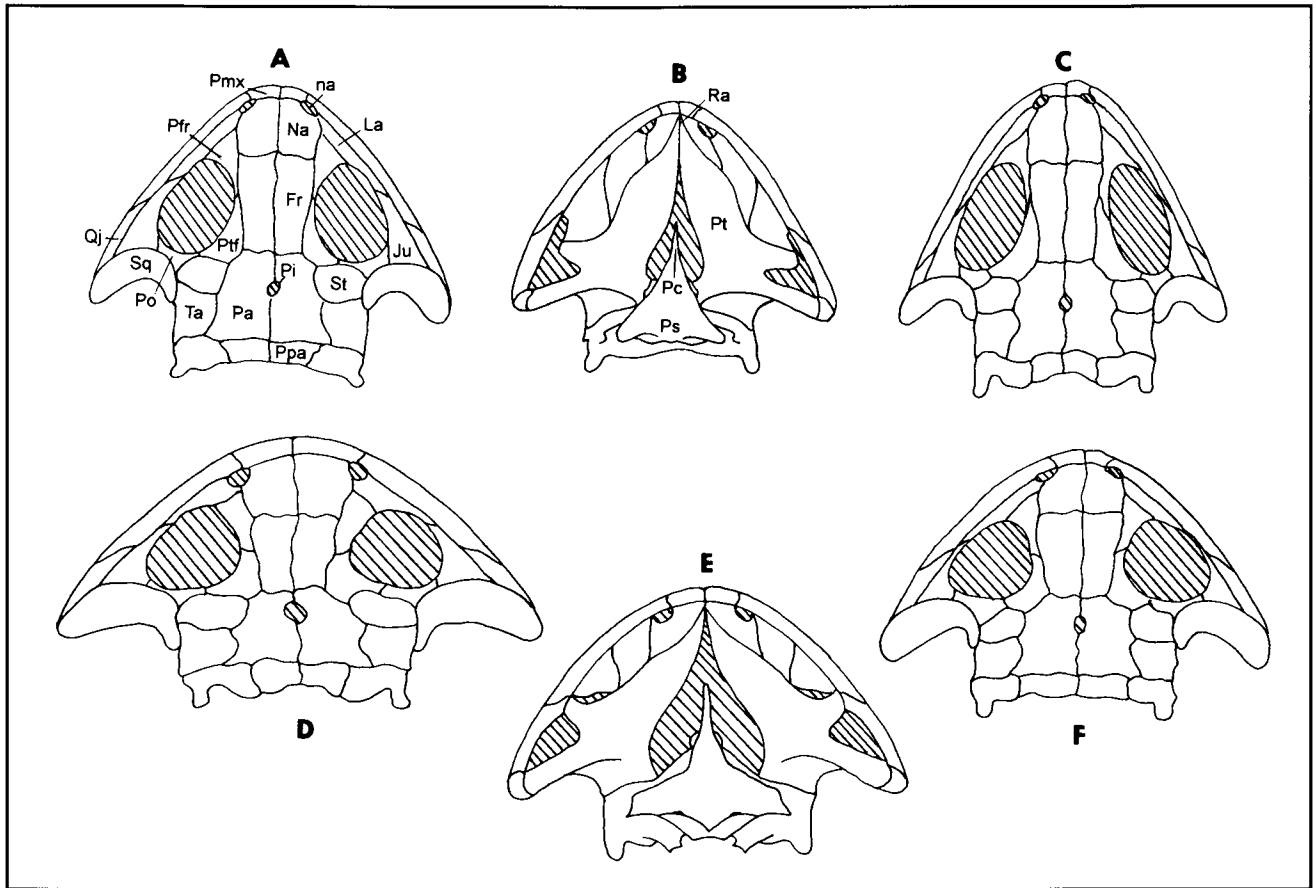
Stegocephalen waren roofdieren, die zich voedden met insecten, insectelarven en de jongen van verschillende Stegocephalen en vissen. De voortplanting gebeurde door middel van eieren, die in het water werden gelegd. Uit de eieren kwamen larven; deze worden maar zeer zelden gevonden. De larven hadden draadvormige, uitwendige kieuwen. Hoe fijn de kieuwen ook waren, ze zijn bij gevonden exemplaren toch opgemerkt. Dankzij een geschikt warm en vochtig klimaat, voldoende voedsel en de afwezigheid van vijanden op het land, hebben de Stegocephalen zich in het Carboon (345-280 miljoen jaar geleden) snel vermeerderd. Er ontstonden vele nieuwe groepen, die zich snel verbreidden. Ten gevolge van de afkoeling in de eerste helft van het Perm stierven ze gaandeweg uit. De jongste archaische amfibie is in Australië op de Trias-Juragrens gevonden.

### De systematiek van de Stegocephalen uit Moravië

Klasse: Amphibia  
Subklasse: Labyrinthodontia  
Orde: Anthracosauria  
Suborde: Seymouriamorpha  
Familie: Discosauriscidae  
Genus: *Discosauriscus* (Kuhn, 1933)  
Species: *Discosauriscus pulcherrimus* (Fritsch, 1879)  
*Discosauriscus potamites* (Steen, 1938)  
Genus: *Letoverpeton*  
Species: *Letoverpeton austriacum* (Makowsky, 1876)  
*Letoverpeton moravicum* (Fritsch, 1883)

### Genus *Discosauriscus* (afb. 4 A, B, C)

De Stegocephalen van dit geslacht worden gekenmerkt door een schedel die de vorm heeft van een langwerpige gotische boog of van een driehoek met afgeronde hoeken. De schedel heeft in de dwarsrichting de grootste afmeting. Een karakteristieke eigenschap van dit geslacht is een smal, matig hoog achterhoofds-gedeelte, dat met diepe inbochtungen van de andere schedeldelen is gescheiden. (Zie voor de ligging van de schedelbeenderen en hun afkortingen afb. 4.) De lengte van het wandbeen (parietale, Pa op afb. 4) is veel groter dan de breedte. Het neusbeen (nasale, Na) is al in de eerste groeistadia heel duidelijk; bij volwassen exemplaren is het vaak bijna zo lang als het voorhoofdsbeen (frontale, Fr). Afhankelijk van de ouderdom van het individu is de lengte van de schedel circa 70-76-80% van de breedte. De



Afb. 4. *Seymouriamorpha - Discosauriscidae*. De schedels van soorten die in Midden-Europa (het gebied van de Tsjechische Republiek) hebben geleefd. Door Hlavenka bewerkt naar Špinar (1952).

- A. *Discosauriscus pulcherrimus* (dorsale zijde).  
 B. *D. pulcherrimus* (ventrale zijde).  
 C. *D. potamites* (dorsale zijde).  
 D. *Letoverpeton moravicum* (dorsale zijde).  
 E. *L. austriacum* (ventrale zijde).  
 F. *L. austriacum* (dorsale zijde).

Verklaring van de afkortingen. Dorsaal: Fr = frontale (voorhoofdsbeen); Ju = jugale (jukbeen); La = lacrimale (traanbeen); Na = nasale (neusbeen); na = uitwendige neusopening; Pa = parietale (wandbeen); Pi = foramen parietale (pineaal orgaan, kruinoog); Pfr = prefrontale; Pmx = premaxillare (tussenkaaksbeen); Po = postorbitale; Ppa = postparietale; Ptf = postfrontale; Qj = quadratojugale (quadratum = vierkantsbeen); Sq = squamosum; St = supratemporale; Ta = tabulare. Ventraal: Ps = parasphenoid (deel van het wiggebeen: sphenoid); Pc = processus cultiformis (mesvormig uitsteeksel van het wiggebeen); Pt = pterygoid (vleugelbeen); Ra = ramus anterior (voorste tak van het vleugelbeen).

oogholtten zijn ovaal en staan schuin op het middenvlak. Het wandbeen is gewoonlijk veel langer dan het voorhoofdsbeen. Het verhemelte is voor het grootste deel bedekt door brede vleugelbeenderen (pterygoid, Pt), die zich met hun achterste tak (ramus posterior) met het "vierkantsbeen" (quadratojugale, Qj) verenigen. De vleugelbeenderen raken met hun middendelen aan een tweetal uitsteeksel van het wiggebeen ((para)sphenoid, Ps) en raken elkaar met hun voorste tak (ramus anterior, Ra). De holtten in het verhemelte zijn klein. Het wiggebeen loopt uit in een kort, mesvormig uitsteeksel (processus cultiformis, Pc), dat echter de vleugelbeenderen niet raakt. De wervelkolom bestaat uit 23-24 wervels. De neurale bogen van de wervels raken elkaar dorsaal in het middenvlak, maar zijn niet met elkaar vergroeid. Aan de basis van de beenderen liggen kleine, onduidelijke groefjes voor de tubercula van de ribben. De pleurocentra zijn vaatvormig, naar voren en naar achteren open. De intercentra zijn kleiner, lager, sikkelvormig; in het staartgedeelte dragen ze hemale bogen. Zie afb. 5. De ribben zijn in het voorste derde deel van het lichaam aan de kant van de wervelkolom en aan de buikzijde sterk verbreed. In de richting van de staart worden de ribben korter en de verbreding aan de buikzijde verdwijnt. Alle ribben hebben op bij de wervelkolom een duidelijk ontwikkeld tuberculum en ook een ribkop. De heiligbeenrib is flesvormig verbreed. Proximaal zijn ook de staartribben van een tuberculum en een kop voorzien. In de schouder-

gordel hebben de slanke interclavicula (beenstuk tussen de twee sleutelbeenderen) een trechtervormig verbreed middenvlaakind. Het bovenstuk is tamelijk lang; het bovenste vlakend van de interclavicula is hoog en niet al te breed. Het ravenbeksbeen is goed verbeend. Het sleutelbeen heeft de vorm van een golfstick, het schouderblad is sikkelvormig, het haakbeen (cleithrum) staafvormig. De bekkengordel bestaat uit beenderen, die niet met elkaar vergroeid zijn. In de richting van de staart zijn dat een iets langwerpig darmbeen, ovale tot cirkelvormige schaambeenderen en langwerpige zitbeenderen, bijna driehoekig van vorm. De ledematen zijn kort en robuust. De achterpoten zijn iets langer dan de voorpoten. De poten hebben vijf vingers en vijf tenen; de vingerformule is 2, 3, 4, 5, 3. Het gehele lichaam is bedekt met ronde schubben van ongeveer 2 mm in doorsnede; aan de bovenkant zijn ze met talrijke fijne, concentrische rimpeltjes versierd. Aan de hand van de fase van verbering van bepaalde skeletelementen kunnen drie ontwikkelingsstadia worden onderscheiden: I. In het eerste stadium hebben de individuen een schedellengte tot 24-25 mm. In dit jeugd stadium zijn vele beenderen óf nog helemaal niet, óf slechts ten dele verbeend. Het dier ademt door kieuwen.

II. In het tweede stadium zijn de individuen al wat groter. De schedellengte varieert tussen 25-36 mm. Het dier heeft een metamorfose ondergaan: de uitwendige, boomvormige kieuwen zijn verdwenen. Het merendeel van de beenderen is verbeend; het lichaam wordt langer; de wervels hebben al korte doornuitsteeksels.

III. In het derde stadium zijn de dieren bijna of geheel volwassen. De schedellengte bereikt 34-54 mm; de wervels hebben hoge doornuitsteeksels; schouderblad en ravenbeksbeen zijn al geheel verbeend. De gehoorbeenderen zijn robuust en steken aan de zijkant een beetje buiten de schedelomtrek uit. Het deel van de schedel vóór de oogholten wordt iets langer. De staart krijgt een flinke lengte. Aan de ledematen groeien klauwen.

In het Perm van de Boskovice-slenk komen van het geslacht *Discosauriscus* slechts twee soorten voor. *Discosauriscus pulcherrimus*, die een lengte tot 50 cm heeft bereikt, is het meest verbreid. Afb. 3. De soort *Discosauriscus potamites* werd tot 40 cm lang en is wat zeldzamer.

## Genus *Letoverpeton* (afb. 4 D, E en F)

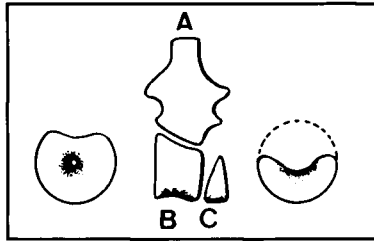
De omtrek van de kop van dit Stegocephalen-geslacht lijkt op een brede, fijne spitsboog, die soms onderbroken wordt door de sterk zijwaarts en/of naar achteren gerichte gehoorbeenderen. Al naar de leeftijd van het individu is de schedellengte 50-60% van de breedte. Het achterhoofdsgedeelte van de schedel is altijd betrekkelijk breed en niet al te hoog. De schedel ziet er dus uit als een lage, gelijkbenige driehoek met afgeronde voorkant.

De oogkassen zijn groot en staan schuin. Het deel vóór de oogkassen is in verhouding zeer kort; de lengte van het neusbeen is bij de meeste individuen half zo lang als het voorhoofsbeen. Pas in de laatste groeistadia is het neusbeen iets langer, maar ook bij deze oude individuen bereiken ze in geen geval de lengte van het voorhoofsbeen. De wandbeenderen zijn, voornamelijk aan de basis, erg breed; zij zijn de voornaamste oorzaak van de breedte van het achterhoofdsgedeelte van de schedel. De gehoorbeenderen zijn massief en de schedel is over de zijkanten ervan gemeten het breedst. De vleugelbeenderen reiken met de uiteinden van hun middendeel tot aan het vierkantsbeen. De holten van het verhemelte zijn tamelijk groot. Het wiggebeen reikt met zijn dunne, mesvormige uitsteeksel (processus cultiformis) niet tussen de aan elkaar grenzende vleugelbeenderen; dit wiggebeen wordt naar achteren veel breder en heeft twee zijwaarts gerichte uitsteeksels. De wervelkolom bestaat uit 23 wervels vóór het heiligbeen, één heiligbeenwervel en 27 wervels achter het heiligbeen. Elke wervel bestaat uit twee neurale wervelbogen, een cilind- tot vezelvormig pleurocentrum en een vrij klein, halve-maanvormig intercentrum. In het staartgedeelte van de wervelkolom bevinden zich aan de intercentra duidelijke hemale bogen. De ribben hebben een duidelijke kop, aan alle ribben zit ook een tuberculum. Bij de eerste tien ribben is het uiteinde aan de buikzijde verbreed. De interclavicula zijn sterk, met naar verhouding sterk ontwikkelde middenvlakeinden en met een kort bovenstuk. Aan de buitenkant van het schouderblad vinden we een goed verbeend ravenbeksbeen. In het opperarmbeen, dat kort en sterk is, zit een duidelijke entepikondylaar-opening. De ellepijp is sterker dan het spaakbeen. Er zijn vijf middenhandsbeentjes en vingers. De bekkengordel bestaat uit darmbeenderen, die aan de rugzijde naar achteren toe iets verbreed zijn; uit ovale schaambeenderen en brede, driehoekige zitbeenderen. Deze beenderen zijn niet samengegroeid. Het dijbeen, kuitbeen en scheenbeen zijn robuust, er zijn vijf tenen. De vingerformule voor de ledematen is 2, 3, 4, 5, 3.

Het lichaam wordt bedekt door 2 mm grote schubben.

Ook bij dit geslacht kan men drie ontwikkelingsstadia onderscheiden:

I. In het eerste stadium hebben de individuen een schedellengte tot 22 mm. De lengte van de wandbeenderen is groter dan of



Afb. 5. De wervels van *Seymouriamorpha* bestonden uit verscheidene beenstukken. a. twee neurale bogen, hiervan is er op de afb. één te zien; b. pleurocentrum; c. intercentrum. Links: voorkant van het pleurocentrum; rechts: achterkant van het intercentrum. (Naar A.S. Romer).

even groot als die van het voorhoofsbeen.

De neusbeenderen zijn relatief klein en bereiken maar een derde van de lengte van het voorhoofsbeen.

De uitwendige kieuwen verdwijnen al gedurende dit stadium.

II. In het tweede stadium zijn de ledematen geheel verbeend. De schedel is veel breder dan lang. De voorhoofsbeenderen beginnen te groeien, maar bereiken slechts de helft van hun grootste lengte. Opvallend is het groter worden van de oogkassen. De gehoorbeenderen groeien sterk zijwaarts en bereiken een flinke lengte.

III. In het derde stadium hebben de individuen een schedellengte van meer dan 40 mm. De lengte van de neusbeenderen is vergelijkbaar met die van de voorhoofsbeenderen. Een aanzienlijke sterkte hebben de botten in de omgeving van de gehoor-inbochtting. De schedel groeit gelijkmatig in alle richtingen.

De oorspronkelijk matig gekromde boog van de schedelomtrek strekt zich in de voorwaartse richting en wordt iets geknikt. Aan de staartwervels zitten doornuitsteeksels; de vingers zijn van klauwen voorzien.

Nets als bij het geslacht *Discosauriscus* is ook het geslacht *Letoverpeton* in de slenk van Boskovice met twee soorten vertegenwoordigd: met een weinig robuuste, talrijke *Letoverpeton austriacum* en met een kleinere, zeer zeldzame *Letoverpeton moravicum*.

## Literatuur

Burian V., Špinar Z.V.: Paleontologie obratlovcu, Academia, Praag 1984.

Meszáros Š.: Životní podmínky moravských stegocephalu z Boskovické brázdy, Morion 1/92, p. 8-10, Brno 1992.

Mísar Z. a kol.: Geologie CSSR - Český masiv, SPN, Praag 1983.

Špinar Z.V.: Revise některých moravských discosauriscidu (Labyrinthodontia), Rozpravy ÚÚG 15, p. 1-159, Praag 1951.

Romer A.S.: Vertebrate Paleontology, 3e druk, Chicago, 1967.

## Dankbetuiging

De vertaler is veel dank verschuldigd aan Dr. P.H. de Buissonjé, die o.m. Latijnse namen voor botdelen wist te vervangen door Nederlandse.

\*\*\*