

DE RAADSELACHTIGE KAAKLOZE VIS *LASANIUS PROBLEMATICUS* UIT HET SILUUR VAN SCHOTLAND

Vandaag-de-dag leven er nog maar enkele soorten kaakloze vissen: de prikken en de lampreien. Van het Cambrium tot in het Devoon waren de kaaklozen (Agnatha) echter wijd verbreid in Europa, Noord-Amerika, Zuid-Amerika en Zuidoost-Azië. De meeste kaakloze vissen, die nog geen echt benig inwendig skelet, maar wel al een schedel zonder kaken hadden, waren in die tijd voorzien van een stevige bepantsering van schubben of beenplaten, vooral rond de kop. *Lasanius problematicus* uit het Onder-Siluur van Schotland was echter (zo goed als) naakt.

De soortnaam '*problematicus*' geeft al aan dat bepaalde lichaamsdelen van deze vis onbekend of onbegrepen zijn. Vooral de L-vormige structuren vlak achter de kop hebben een onduidelijke functie. Een van de laatste studies dateert uit 1963 (Ritchie), maar deze en andere structuren bleven tot op heden nog steeds een raadsel.

Nieuw materiaal geeft echter een meer gedetailleerd beeld van *Lasanius problematicus* vooral wat betreft bepaalde inwendige structuren. Andere intacte anaspiden (kaakloze vissen zonder kopschild), die als gezamenlijk kenmerk een drie-puntige stekel hebben (*tri-radiate spine*, Forey, 1984), zijn bedekt door een schubbenkleed waardoor inwendige delen verscholen blijven. *Lasanius problematicus* mist het schubbenkleed en is daardoor de enige tot nu toe bekende anaspide vis die duidelijke interne structuren laat zien. Met toestemming van de landeigenaren is er nieuw materiaal opgegraven uit ontsluitingen die buiten de jurisdictie van *Scottish Natural Heritage*, de Schotse natuurbeschermingsorganisatie, liggen. Die ontsluitingen bevinden zich in Lanarkshire en Ayrshire (Zuid-Schotland).

Met andere elementen van de fauna zijn er ongeveer tweehonderd specimina gevonden. Een groot deel is opgenomen in de collecties van het *Musée National d'Histoire Naturelle* te Parijs. Een paar stukken bevinden zich nog in mijn privé-collectie. *L. problematicus* komt voor in gesteente dat nu meestal als Onder-Siluur wordt gedateerd. Vaak zijn alleen de kenmerkende rij rugstekels en de L-vormige structuren bewaard gebleven, maar af en toe wordt er meer van deze vis gevonden. Een enkele keer zijn de lichaamsomtrek, staart en weke delen te zien. Door gericht naar deze fossielen te zoeken neemt de kans op bijzondere

vondsten toe. Afbeelding 1 toont een van de meest recente reconstructies (Moy-Thomas & Miles, 1971). De anale vin in deze reconstructie is hypothetisch en de omtrektekening is gebaseerd op de toen bekende, best bewaarde museumexemplaren. Het grootste deel van het nieuwe materiaal varieert in lengte tussen ongeveer 15 mm en 70 mm. Maar fragmenten tonen aan dat de vis maximaal tussen 150 en 200 mm lang kon worden. Het is aannemelijk dat de aangetroffen intacte fossielen juveniele dieren zijn geweest. De gevonden nieuwe structuren zal ik beschrijven en daarna zal getracht worden om tot een nieuwe reconstructie te komen.

Beknopte systematiek

Phylum: Chordata

Superklasse Agnatha (kaakloze vissen)

Klasse: Anaspida (kaaklozen zonder kopschild)

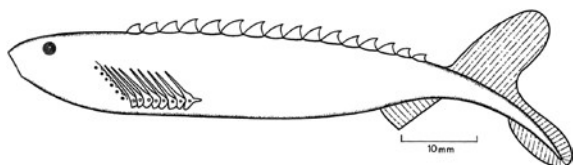
Genus: *Lasanius*

Species: *Lasanius problematicus*;

L. armatus (betekent: behorend tot de soort *armatus*);; *L.?nov. sp.* (betekent: wellicht een nieuwe soort)

Lichaamsvorm

Er is een opmerkelijke variatie in lichaamsvorm onder de aangetroffen vissen te zien. Van aalvormige fossielen tot opgeblazen exemplaren (Afb. 2a & 2b).



Afbeelding 1.
Reconstructie van
Lasanius door Parrington & Miles (1971).

Afbeelding 2a.
Aalvormig exemplaar
van *L. problematicus*
(lengte 42 mm).



Afbeelding 2b.
Dikkere versie van *L. problematicus* (52 mm).



De laatst genoemde bewaringstoestand komt waarschijnlijk door gasvorming die veroorzaakt werd door anaërobie bacteriën (rotting). In G&H 2005, 2, p. 25 (Van der Bruggen, 2005) is zelfs een vis te zien die doormidden is gescheurd en waarvan de linker- en rechterhelft gespreid in de matrix liggen. De scheuring is waarschijnlijk ook door anaërobie rotting veroorzaakt.

Rugstekels

Het aantal rugstekels varieert van 13 tot ongeveer 23 en schijnt met de leeftijd van een individu iets toe te nemen. De functie van de stekels lijkt in de eerste plaats verdediging, maar tegen welk ander organisme? De toproofdieren in de betreffende faunagemeenschap waren ongetwijfeld de eurypteriden (waterschorpioenen), maar de rugstekels zouden geen enkel verdedigend effect hebben gehad tegen deze veel grotere dieren. Zou er dan een ander dier geweest zijn waartegen de rugstekels enige bescherming hebben kunnen geven?

De enige groep die groot genoeg kon worden om *Lasanius* als prooidier te zien, waren de vermoedelijk eveneens kaakloze vissen uit dezelfde periode en fauna: de Thelodonten.

Het functioneren van de mondopening bij thelodonten is niet echt bekend. Heeft de mondopening gediend om voedseldeeltjes naar binnen te loodsen, of zou een deel van deze groep de mond hebben kunnen gebruiken om een vacuüm te trekken, zodat een prooidier de mondholte ingezogen kon worden? Aangezien bepaalde thelodonten gemeenschappelijke kenmerken hebben

met kaakdragende vissen zou deze veronderstelling op ten minste een aanzet tot kaken duiden, maar dat is vooralsnog niet aangetoond (Van der Bruggen, W. 2005; Märss et al., 2007). In de tweede plaats zouden de rugstekels voor stabilisatie tijdens het zwemmen hebben kunnen zorgen, net als een langgerekte rugvin (*fin-fold*).

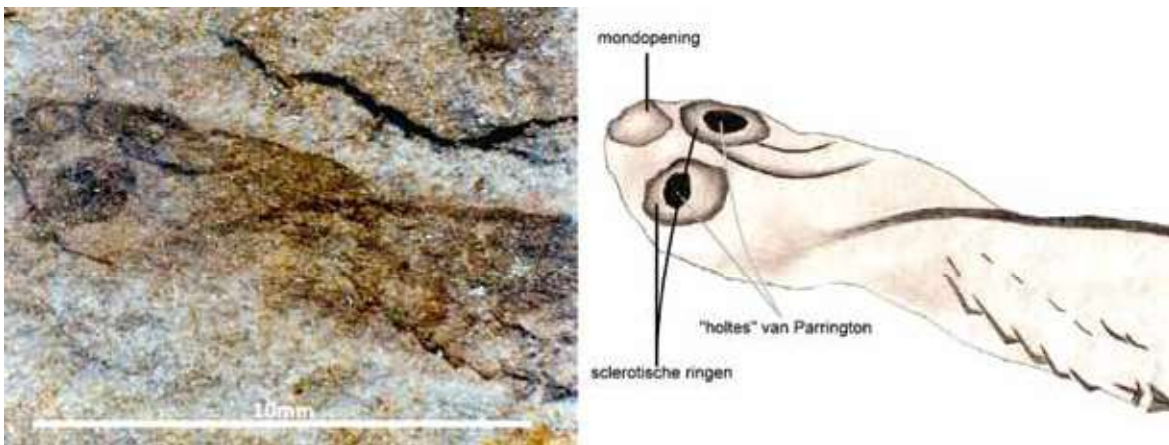
De mondopening

Vóór in de snuit is bij een aantal fossielen een donkere vlek zichtbaar of anders een donkere ring (Afb. 3). Deze wordt ook bij enkele andere schubloze of bijna naakte agnathen aangetroffen. Bij *Euphanerops longaevus* wordt dit object aangeduid met de term "in het midden gelegen vlek" (*median stain*); zie hierover Janvier & Arsenaault, 2007. Deze auteurs twijfelen of deze ronde of ovale plek de mondopening vertegenwoordigt. Volgens mij zijn dit echter bij *Lasanius* de overblijfselen van een zuigmond (*suctorial mouth*), of een mond om voedseldeeltjes ergens vanaf te knabbelen (*nibbling*

mouth). De donkere ring is waarschijnlijk het verkooldde overblijfsel van de kraakbeenring die de mond omgaf. Afbeelding 4 toont de mondopening op een wijze die aan een knabbelfunctie doet denken. Reconstructies van andere anaspiden laten ook een dergelijke mondopening zien. Maar de ronde mond bij *Lasanius* kan tijdens de diagenese (verstening) zodanig zijn vervormd dat deze indruk wordt gewekt.

'Oogstructuren'

Naast de mond liggen twee laterale vlekken (*lateral stains*). Ook over deze structuren zijn de meningen verdeeld. Ritchie (1968) beschrijft bij *Jamoytius kerwoodi* dergelijke structuren als "sclerotische" ringen van kraakbeen die de ogen ter versterking omgaven. Bij *Euphanerops longaevus* zijn de laterale vlekken, die driehoekig van vorm zijn, geïnterpreteerd als wangplaten homolog aan (= van dezelfde oorsprong als) het kraakbeen in het snuitgedeelte van lampreien (Janvier & Arsenaault, 2007). De laterale vlekken van



Afbeelding 3. Craniaal gedeelte met zichtbare mondopening, sclerotische ringen en de 'holtes' van Parrington (1958). Collectie MNHN te Parijs.

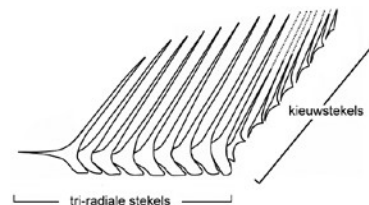


Afbeelding 4. De mondopening ziet er uit alsof het voedseldeeltjes heeft kunnen wegknabbelen. Collectie MNHN te Parijs.

Afbeelding 5.
Driehoekige sclerotische ringen en zichtbare mondopening.
Collectie MNHN te Parijs.



Afbeelding 6.
Lasanius problematicus met otische capsules zichtbaar.



Afbeelding 7.
Reconstructie van de laterale zijde van de kieuwkamer.
De kieuwopeningen pasten in het ronde gedeelte van de kieuwstekels.

Lasanius zijn op twee manieren bewaard gebleven, namelijk als ronde (Afb. 3 & 4), maar ook als driehoekige structuren (Afb. 5). De positie is boven de mondopening, vooraan de schedel. Ze bestaan uit donkere ringen met een lichter middengedeelte. Hierdoor lijkt het niet aannemelijk dat het om wangplaten gaat, maar waarschijnlijk vertegenwoordigen ze de sclerotische ringen die zich om de ogen bevonden. De zowel ronde als driehoekige vorm van de hierboven genoemde structuren zijn mogelijk te verklaren door vervormingen tijdens de diagenese. Bij naakte agnathen is de kans daarop aanzienlijk groter in vergelijking tot vissen met schubben of huidplaten. Opmerkelijk is dat in het lichtere middengedeelte ronde holtes aanwezig zijn (Afb. 3). Misschien gaat het hier om een afdruk van de oorspronkelijke lens.

'Otische capsules'

Achter de donkere rondingen die mogelijk de ogen vertegenwoordigen, bevinden zich, ten opzichte van de omgeving, lichter gekleurde, ronde of ovale structuren. Dit zijn waarschijnlijk de 'otische capsules', het 'gehoor-' en evenwichtsorgaan van vissen (Afb. 6). De positie komt overeen met die bij bepaalde andere kaakloze vissen en de lichtere kleur zien we ook in de vroege lampreij *Priscomyzon* (Gess et al., 2006).

Kieuwopeningen en kieuwkamer

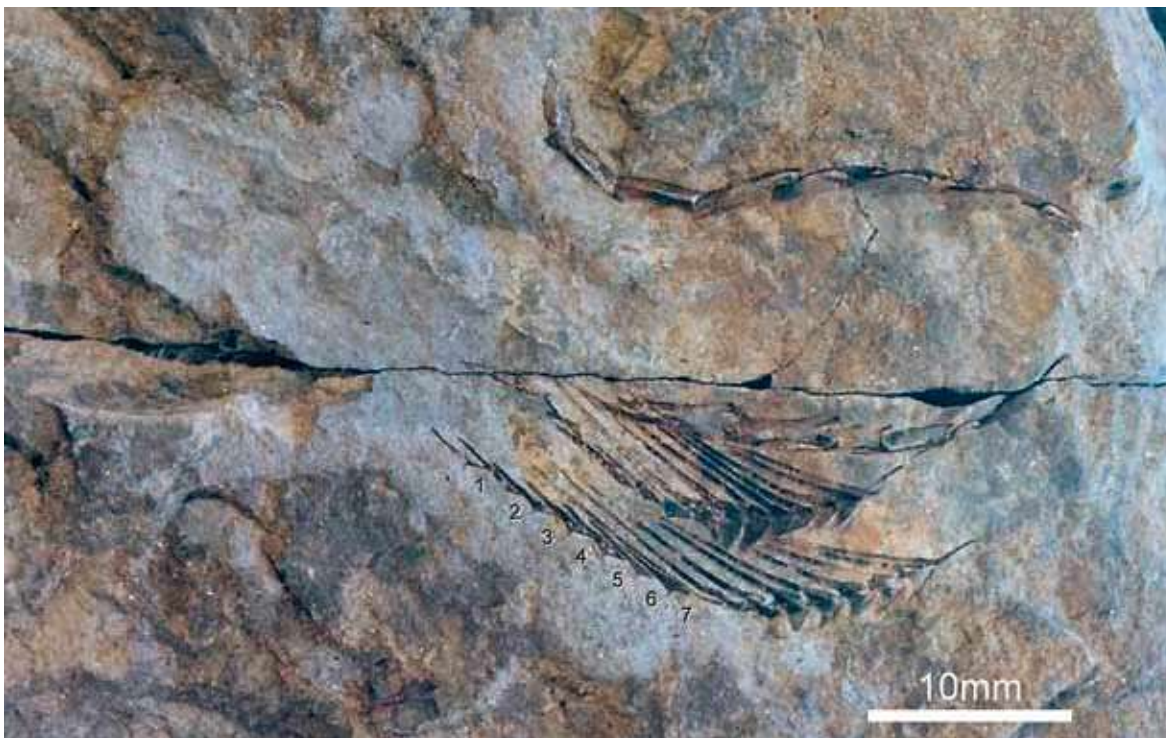
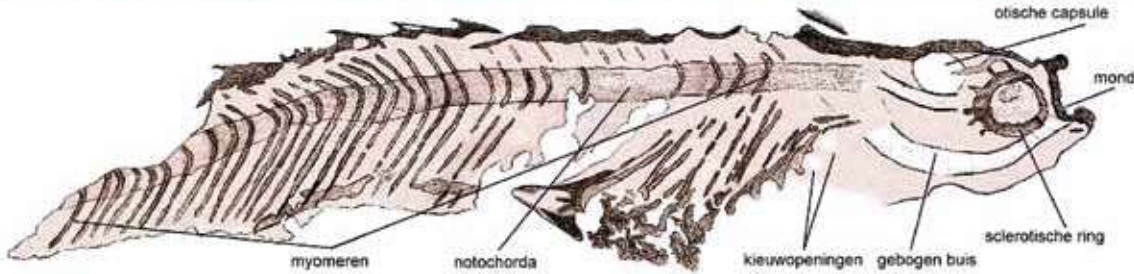
Achter de kop bevindt zich een aantal raadselachtige structuren waarvan de functie niet bekend is (Afb. 7). Vooraan gelegen bevinden zich korte, L-vormige, stekelachtige objecten die van boven naar beneden breder worden. Ik noem ze "kieuwstekels". Aan de basis van die stekels zijn uitsparingen zichtbaar. Deze hebben waarschijnlijk gedeeltelijk de kieuwopeningen omringd. Parrington (1958) heeft ook aangegeven dat deze structuren mogelijk iets met de kieuwen te maken hebben. In de buurt van die kieuwstekels zijn

ook, zij het heel zelden, ronde, wat vage openingen zichtbaar (Afb. 8). Net als bij andere anaspide vissen zijn dit de kieuwopeningen. Bij een paar exemplaren zijn ze duidelijk genoeg om het aantal kieuwopeningen te bepalen op zeven (Afb. 9). Achter de kieuwstekels ligt een aantal vergelijkbare, maar veel langere stekelvormige objecten. Dit zijn de tri-radiale stekels welke samen met de kieuwstekels één geheel vormen. Dit geheel noem ik de "kieuwkamer" (de functieruimte van de kieuwen; *branchial cage*).

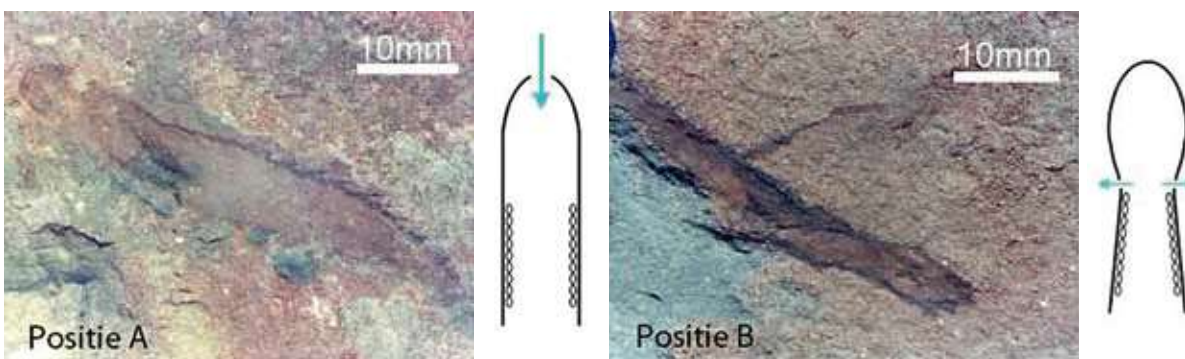
Vanuit de posities waarin de linker en rechter helften van dit geheel elkaar ontmoeten (bij verschillende exemplaren zichtbaar) zou men de beweging van deze structuren kunnen reconstrueren. Het achterste gedeelte heeft een min of meer vaste positie, terwijl het voorste gedeelte in verschillende standen voorkomt. De positie van de vóórangelegene tri-radiale stekels, in verschillende fossielen, toont aan dat er een bepaalde ruimte wordt gecreëerd. Als dit gebied in beweging komt, zoals in afbeelding 10a & 10b staat aangegeven, lijkt het aannemelijk dat de kieuwopeningen onderhevig zijn aan een pompbeweging. Deze gedachte wordt ondersteund door bijvoorbeeld de hedendaagse lampreien, die ook via een dergelijke pompbeweging water, onafhankelijk van de mond, kunnen opnemen. De constructie zoals hier beschreven, zou uitstekend passen bij een vis waarvan de kieuwopeningen in een korte, schuine rij zijn gegroepeerd. Immers, agnathen zoals *Euphanerops* en *Jamoytius* hebben een langgerekte kieuwruimte, doordat de kieuwen in een rechte rij over een groter gebied zijn verspreid. Vanwege de geringe lengte van de kieuwruimte had *Lasanius* een kleiner gebied beschikbaar voor spieren die voor de ademhaling konden worden ingezet. Daarom betekenden de tri-radiale- en de kieuwstekels de beste aanpassing om meer spieren bij de ademhaling te kunnen betrekken in een situatie als bij *Lasanius*.



Afbeelding 8.
Lasanius problematicus met goed bewaard gebleven zachte weefsels. 35 mm. Collectie MNHN te Parijs.

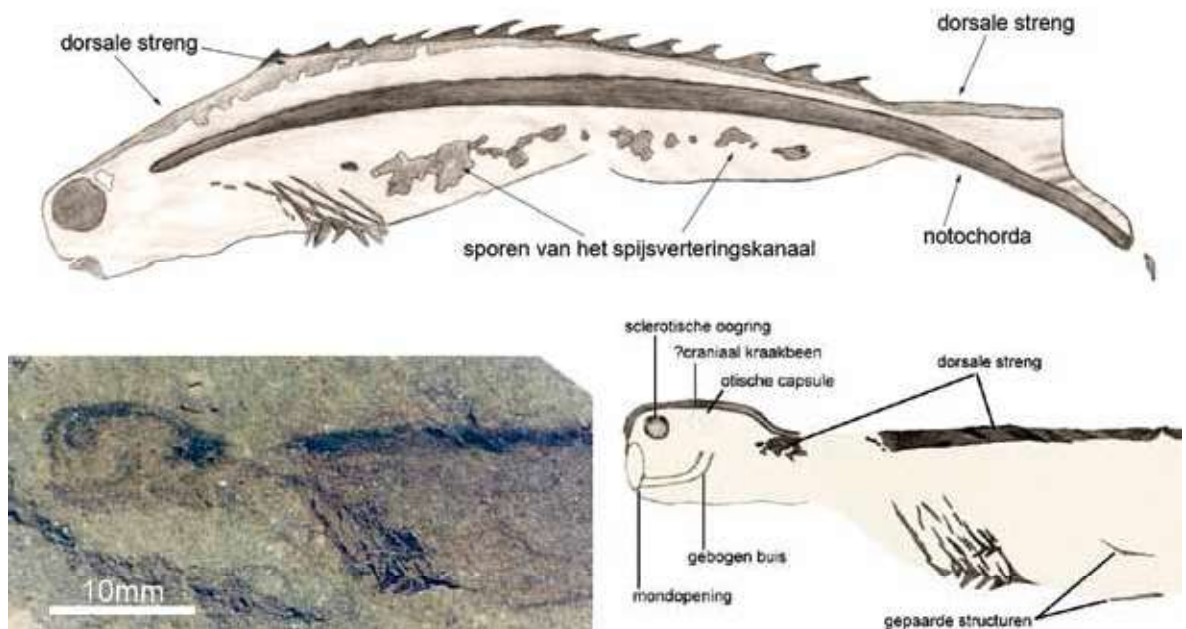


Afbeelding 9.
Deze *L. problematicus* toont de kieuwkamer aan beide kanten (zie Afb. 7). De positie van de kieuwopeningen zijn op dit exemplaar met cijfers aangegeven. Collectie MNHN te Parijs.



Afbeelding 10.
Reconstructie van de mogelijke beweging in de kieuwkamer. Positie A: de tri-radiale stekels staan parallel t.o.v. elkaar. Water vloeit via de mondopening richting kieuwkamer. De kieuwopeningen zijn gesloten. Positie B: Het voorste deel van de tri-radiale stekels wordt ingeknepen terwijl de mond gesloten is; het water stroomt via de kieuwopeningen naar de buitenwereld. Het is ook mogelijk dat bij deze vissen de ademhaling onafhankelijk van de mond plaats kon vinden zoals bij de nu nog levende lampreien. Ook kan er gedacht worden aan een functie gelijkend op een balg.

Afbeelding 11. Tekening van het exemplaar uit G&H 2001 (jrg. 55, nr. 3, p.16, Afb. 3). *L. problematicus* met aangegeven de dorsale streng (notochorda) en sporen van het spijsverteringskanaal.



Afbeelding 12. Cranium en deel van de romp van *L. problematicus* met aangegeven dorsale streng, sclerotische oogring, ?dorsaal gelegen craniaal kraakbeen, otische capsule, mondopening, gebogen buis en onbekende gepaarde structuren. Collectie MNHN te Parijs.

Myomeren of flinterdunne schubben

Twee onderzochte exemplaren laten duidelijke afdrucken van V-vormige structuren langs de romp zien en enkele fossielen tonen deze een stuk vager (Afb. 8). Opmerkelijk is dat deze V-vormige objecten alleen voorkomen bij kleine, dus jongere dieren. Bij grotere vissen ontbreken deze structuren helemaal. Het gaat hier om V-vormige, uiterst dunne schubben, of om myomeren (spiersegmenten) die om de notochorda (zie hieronder) gegroepeerd waren. Janvier & Arsenaault (2007) denken dat soortgelijke V-vormige structuren in *Euphanerops longaevus* mogelijk flinterdunne schubben zijn, die alleen voorkomen bij juveniele dieren. Dit zou overeen kunnen komen met de situatie bij *Lasanius*, omdat andere anaspiden een volledig ontwikkeld kleed hebben van schubben met een V-vormige structuur. Maar de mogelijkheid dat het om spiersegmenten gaat kan niet worden uitgesloten.

De notochorda

Een afdruk van de notochorda komt vaker voor dan de hierboven beschreven spiersegmenten of dunne schubben (Afb. 11). De notochorda is (bij gebrek aan een wervelkolom) een staafvormige verstevigingsstreng, die aan de rugzijde van het dier, vanaf de kop tot naar de onderste staartlob doorloopt. Om de notochorda heen liggen de spiersegmenten.

Dorsale streng

Verschillende onderzochte exemplaren demonstreren de aanwezigheid van een streng die boven de notochorda ligt. Deze streng begint in de buurt van de kop en loopt door tot in de bovenste staartlob. Dit is in verschillende exemplaren zichtbaar (Afb. 11 & 12). De positie van de streng ten opzichte van de rugstekels geeft de indruk dat deze daarin verankerd hebben gelegen. Daarom lijkt het aannemelijk dat deze dorsale streng voor extra stevigheid bij dit fragiele dier heeft gezorgd.

Spijsverteringskanaal

Achter de mondopening bevindt zich een licht gebogen buis die in twee exemplaren zichtbaar is (Afb. 3, 8 & 12). Kan dit beschouwd worden als het begin van het spijsverteringsstelsel? Heeft hier een slijmklier gelegen (*endostyl*) om voedseldeeltjes in te vangen, waarna het geheel, ter vertering, het darmkanaal in ging? Of was het gebogen object een ademhalingsbuis (*inhalation duct*)? Mogelijk is het darmkanaal in verschillende exemplaren zichtbaar als een vlekkerige donkere lijn (Afb. 11).

Caudale- en anale vin

De staart is duidelijk 'hypocercaal', dat wil zeggen dat de onderste staartvin langer is dan de bovenste. Een zichtbaar vinweb tussen de staartlobben is een enorme zeldzaamheid (Afb. 13). De reconstructies uit het verleden zijn gebaseerd op exemplaren die met een gekromd lichaam zijn gefossiliseerd. Die kromming werd mogelijk veroorzaakt door postmortale samentrekking van de spieren. Hierdoor is de staart meer neerwaarts gekromd dan tijdens het leven het geval was (Afb. 13). Een aantal vissen die niet door samengetrokken spieren zijn aangetast demonstreren een hypocercale staart die ten opzichte van de rest van het lichaam veel rechter is (Afb. 14). De grote staartvin van *L. problematicus* duidt op een krachtig voortstuwingsapparaat. Een anale vin is typisch voor de geschubde anaspiden, maar is nog niet aangetroffen bij *Lasanius*. Er wordt echter wel verondersteld dat *L. problematicus* er een zou hebben gehad. Wellicht is een anale vin toch zichtbaar in afbeelding 15.

Reconstructie met opmerkingen

Op grond van de door mij aangetroffen nieuwe details is een reconstructie gemaakt van *Lasanius problematicus* (Afb. 16). De gepaarde structuren in afbeelding 12 kunnen overblijfselen vertegenwoordigen van de voorspelde laterale vinnen [o.a. Parrington, 1958; Janvier, 1987; Blom, 2008]. Door mij is verder geen



Afbeelding 13.
Gekromd exemplaar met vinstralen bewaard in de collectie van BMNH te Londen. 90 mm.

enkel spoor gevonden van mogelijke laterale vinnen. Het uitsteeksel van de achterste tri-radiale stekels waar de laterale vinnen aan vast zouden zitten, zoals bij de andere anaspiden, lijkt mij bij *Lasanius* niet aanwezig. De achterste stekel is weliswaar naar achter gericht, maar zodanig dat het onwaarschijnlijk lijkt dat daar een laterale vin aan vast zou zitten. Daarbij komt dat *Lasanius* over het algemeen als een aalachtig wezen bewaard is gebleven, waardoor een aalachtige voortbeweging door het water kan worden vermoed; net als de situatie bij de lampreien en slijmprikken die ook geen laterale vinnen bezitten. In tegenstelling tot *Lasanius* hebben de anaspiden die wél duidelijk met schubben zijn bedekt een veel plomper lichaam en ze zijn minder lenig door hun schubbenkleed. Daarom zouden laterale vinnen bij andere anaspiden de stabilisatie hebben kunnen vergroten. Zou het kunnen dat *Lasanius* als enige van de nu bekende anaspidengroep geen laterale vinnen bezat?

LITERATUUR

- Blom, H., 2008. A new anaspid fish from the Middle Silurian Cowie Harbour Fishbed of Stonehaven, Scotland. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3): pp. 594 - 600.
- Brugghen, G. van der, 2010. New observations on the Silurian anaspid *Lasanius problematicus* Traquair. *Fossil Quarry Articles No.1*.
- Brugghen, W. van der, 2005. Enige bijzondere kaakloze vissen (Agnatha) uit het Onder-Siluur van Lanarkshire (Schotland). *Grondboor & Hamer jrg. 59 (2)*: pp. 24 - 28.
- Brugghen, W. van der & Brugghen, G. van der, 2001. Verzamelbepervingen leidden tot de vondst van nieuwe silurische agnathen en ander belangrijk materiaal. *Grondboor & Hamer jrg. 55 (3)*: pp. 15 - 19.
- Parrington, F. R., 1958. On the nature of the Anaspida. In: *Studies on fossil vertebrates* (ed. T. S.



Afbeelding 14.
L. problematicus met de staart in natuurlijke positie. Lengte vis: 45 mm. Collectie MNHN te Parijs.



Afbeelding 15.
Achterste deel van afbeelding 2 met mogelijk een anale vin te zien, aangegeven met pijltjes.

Westoll), pp.108 - 128. The Athlone Press, London.

- Janvier P., 1987. The paired fins of anaspids: one more hypothesis about their function. *Journal of Paleontology*, vol. 61 (4): pp. 850 - 853.
- Janvier, P. & Arsenault, M., 2007. The anatomy of *Euphanerops longaevus* Woodward, 1900, an anaspid-like jawless vertebrate from the Upper Devonian of Miguasha, Quebec, Canada. *Geodiversitas* 29 (1): pp. 143 - 216.
- Moy-Thomas, J. A. & Miles, R. S., 1971. *Palaeozoic Fishes*, 2nd Edition. Chapman and Hall, London.
- Ritchie, A., 1963. Niet gepubliceerd proefschrift. Universiteit van Edinburgh.
- Ritchie, A., 1968. New evidence on *Jamoytius kerwoodi* White, an important ostracoderm from the Silurian of Lanarkshire, Scotland. *Palaeontology*, vol. 11: pp. 21 - 39.
- Gess et.al. 2006. A lamprey from the Devonian period of South Africa. *Nature* 443: pp. 981 - 984.



Afbeelding 16.
Nieuwe reconstructie van *Lasanius problematicus* met een lengte van ongeveer 50 mm aan de hand van vers opgegraven materiaal.