



De laatste van de Atrypida:

Costatrypa variabilis, een ongewone Brachiopode uit het Boven-Devoon van Boussu-en-Fagne

SJOERD WENDELAAR BONGA
SJOERD.WENDELAAR@SCIENCE.RU.NL

HANS STEUR
STEURH@XS4ALL.NL

De aanleiding tot het schrijven van dit stukje is de vondst van meerdere 'gekraagde' brachiopoden (Afb. 3) tijdens een excursie van de Werkgroep Fossielen Wageningen naar de groeve La Cimetière bij Boussu-en-Fagne in 1990 (Afb. 2). Lang geleden dus. De groeve is inmiddels omgevormd tot een natuurterrein. Maar deze fossielen hebben bij mij (H.S.) telkens weer de vraag opgeworpen waarom ze die kraag hadden. Dit temeer omdat ik daar nergens informatie over kon vinden, zelfs niet in de twee dikke delen van de beroemde Treatise van Moore (1965) over brachiopoden. Met veel geblader vond ik een enkele brachiopode die iets vergelijkbaars vertoonde, maar een beschrijving of uitleg stond er niet bij.



AFBEELDING 1 LINKER PAGINA. | Binnen aanzicht van rugklep van *Costatrypa variabilis*, met de beide spiraalvormig gewonden armen van de lofofoor. De geribbelde kraag, deels afgebroken (rechts onder) steekt uit buiten de armen. Hoogte van de foto 4 cm. Collectie en foto: H.S.

Toen ik vorig jaar de kisten met fossielen van Boussu nog eens doorkeek, ontdekte ik dat er veel meer van dit soort brachiopoden in zaten. Zes vrijwel volledige exemplaren waarvan er één ook de spiraalarmen liet zien (Afb. 1), en nog een aantal incomplete. Met hulp van het internet zijn Sjoerd en ik er achter gekomen dat het om de soort *Costatrypa variabilis* gaat die in 1970 door Jacques Godefroid als eerste is beschreven. Deze naamgeving werd ons bevestigd door Bernard Mottequin, een specialist op het gebied van de Atrypida, de diergroep waartoe het geslacht *Costatrypa* behoort.

Wij grijpen deze gelegenheid aan om het een en ander te vertellen respectievelijk op te halen over brachiopoden in het algemeen, om op basis van die informatie te komen tot conclusies over bouw – uiteraard met name de kraag – en levenswijze van *Costatrypa variabilis*. Deze soort leefde aan het einde van het Devoon, in één van de woeligste periodes van het Palaeozoïcum en staat model voor het grote aanpassingsvermogen dat de brachiopoden in deze periode kenmerkte.

Brachiopoden (S.W.B. en H.S.)

Brachiopoden behoren tot de stam (fylum) van de Lophophorata, samen met de Bryozoa (mosdiertjes) en enkele kleinere diergroepen. Momenteel leven er nog maar 300 soorten. Maar de huidige bescheiden status van de brachiopoden staat in scherp contrast met hun glorieuze verleden toen zij een dominante positie innamen in veel mariene ecosystemen. Er zijn ruim 30.000 soorten beschreven, voornamelijk uit het Palaeozoïcum, toen de brachiopoden de tweekleppigen (Bivalvia, behorend tot de stam van de Mollusca, de weekdieren) volledig domineerden. Na het uitsterven van de meeste soorten en families, ongeveer 250 miljoen jaar geleden aan het eind van het Perm, beleefden de brachiopoden nog een tweede tamelijk bescheiden bloeitijd in de Jura, maar daarna ging het snel achteruit en werden de rollen omgekeerd: de tweekleppigen namen de vooraanstaande plaats in de mariene ecosystemen van hen over. In hun bloeitijd demonstreerden de brachiopoden een hoge mate van flexibiliteit, zoals uit hun schelpbouw is af te leiden.

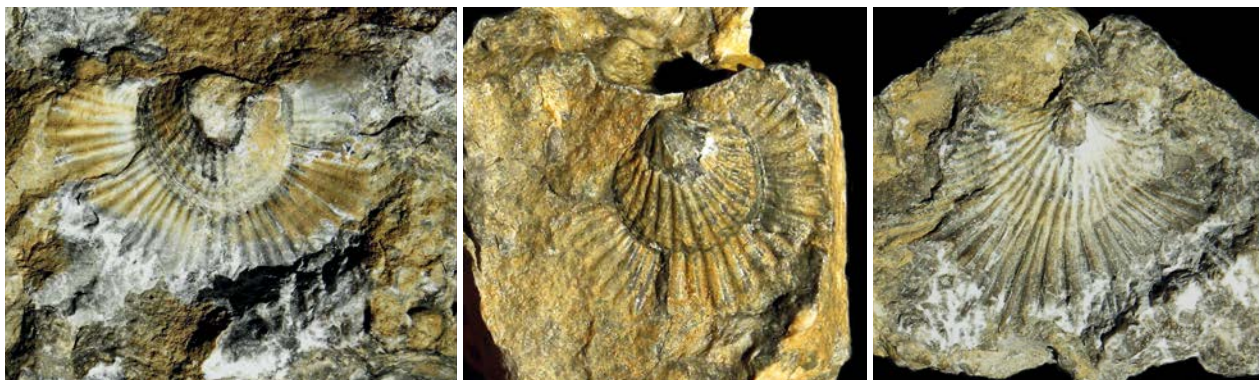
Het lichaam van deze dieren wordt net als bij de tweekleppigen omsloten door een schelp met twee kleppen. Maar anders dan bij de tweekleppigen zijn de kleppen van de brachiopoden tweezijdig symmetrisch en verschillen ze duidelijk van elkaar. Ze worden buikklep (ook wel steeklep) en rugklep (of armklep) genoemd (Afb. 4). Daardoor onderscheiden ze zich van de kleppen van de tweekleppigen die we tegenwoordig veel op het strand vinden: deze zijn elkaars spiegelbeeld (met oesters als uitzondering). De schelpen van brachiopoden vinden we hoogst zelden op het strand want ze leven momenteel vrijwel alleen in diep water en op een harde ondergrond.



AFBEELDING 2. | De groeve La Cimetière bij Boussu en Fagne in 1990, toen er nog gezocht kon worden. Foto's: Antonio Pierik.

Twee groepen

De brachiopoden worden traditioneel ingedeeld in twee hoofdgroepen: de Inarticulata en de Articulata (zie Milson en Rigby, 2009 voor recente alternatieve indelingen). De eerste groep, waarbij de kleppen met spiertjes bij elkaar worden gehouden, is de oudste en deze was in het Onder-Cambrium al vertegenwoordigd. De Articulata, met een complex getand scharnier, kennen we vanaf het Midden-Cambrium en deze overleefden de Inarticulata al snel daarna in soortenrijkdom en diversiteit. Voor een overzicht van de soortenrijkdom van de brachiopoden, zie Winkler Prins (1989, 1990, 1991).



AFBEELDING 3. | *Costatrypa variabilis*, met kraag. Drie exemplaren uit de groeve La Cimetière te Boussu-en-Fagne. Hoogte met kraag 30-33 mm. Collectie en foto's: H.S.

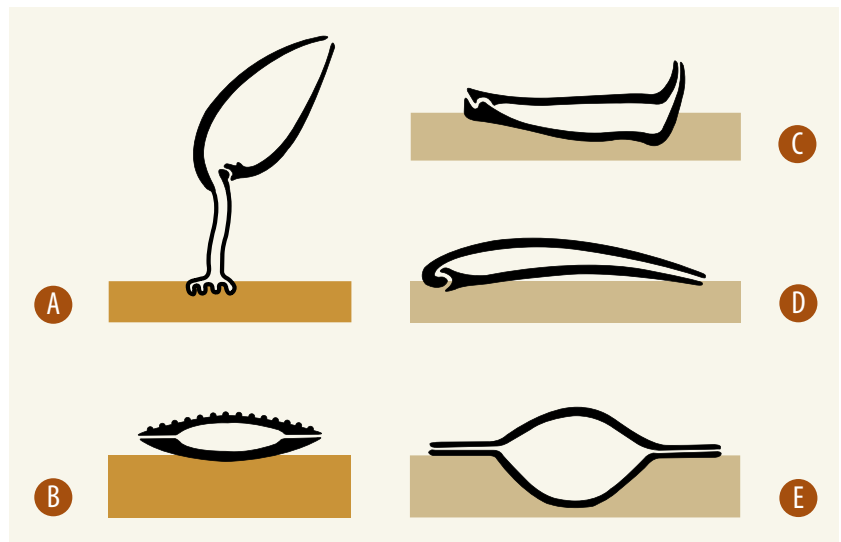


Leefwijze

Brachiopoden behoren, net als de tweekleppigen, tot de dieren die minuscule voedseldeeltjes (zoals éencelligen en larven van ongewervelde dieren) uit het water opnemen. Daar is een waterstroom langs een vangmechanisme voor nodig. Baleinwalvis- sen, die ook een dergelijke voedings- strategie gebruiken, bewegen door het water, nemen via het openen van de bek veel water op en persen dit door hun baleinen door het sluiten van de bek, waarbij het plankton achterblijft. Dit vergt veel energie. Tweekleppigen en brachiopoden laten het water een groot deel van het werk doen: zij zitten op één plaats, zetten de kleppen voor lange tijd open en maken gebruik van de beweging van het water en van een vangmechanisme met een door trilharen getransporteerde slijm- laag. Brachiopoden beschikken over lofoforen als vangmechanisme. Elk dier heeft er één, met twee armen (vandaar de naam armpotigen, of Brachiopoda in het Latijn). Het water komt de schelp aan de zij- kanten binnen en wordt geleid over de armen met uitsteeksels die met heel fijne trilharen zijn bezet en verlaat het dier via een uitstroomopening in het midden. Het gevangen voedsel wordt naar de mondopening geleid. Bij veel brachiopoden rollen de armen lusvormig of spiraalvormig op wanneer de dieren groter worden. Dat was ook het geval bij *Costatrypa variabilis* (Afb. 1).



AFBEELDING 5. | De terebratulide *Terebratula costae*. Aanzicht van rugklep; aan de bovenzijde is de rand van de buikklep zichtbaar, met steelopening. Hoogte van de schelp 7,5 cm; Novoli, Lecce, Mioceen. Collectie S.W.B.; foto: H.S.



AFBEELDING 4. | Overlangse (A - D) en dwarse doorsnede (E) van de kleppen van brachiopoden op een harde (A,B) of zachte (C-E) ondergrond. A: een terebratulide met een steel en een voetje dat is verankerd met uitlopers in de harde ondergrond; de linker klep is de buikklep, de rechter de rugklep; B: een craniide die met de buikklep is gecementeerd op de harde ondergrond; C: *Leptaena*, een strophomenide, ingezakt in een zachte bodem, met opstaande randen aan de (onderliggende) buik- en (bovenliggende) rugklep; D: een strophomenide met de bolle buikklep boven, gelegen op een zachte ondergrond; E: *Costatrypa variabilis* liggend met de kraag op een zachte ondergrond.

Verankering

Om niet met de waterstroom te worden meegevoerd moeten de dieren stevig op hun plaats kunnen blijven. De meest bekende manier van verankering is met behulp van een steel, gevormd van collageen met wat spiertjes en met een vertakt voetje of soms een borsteltje als uiteinde. Bij gesteelde articulate brachiopoden vinden we in de buikklep, vlakbij het scharnier, een opening (foramen) waar de steel doorheen gaat (Afb. 4A, 5). Brachiopoden worden geboren als larven en zweven dan door het water. Dan groeit de steel uit en hechten ze zich op een vast substraat, zoals een rotsbodem of een koraalrif. Door het uitscheiden van kalkoplosmiddelen door de uiteinden van de voetjes worden kleine gaatjes geboord waarin uitsteeksels van de voetjes worden vastgekit (Afb. 4A). Dit proces is goed te volgen bij nu nog levende soorten. De karakteristieke gaatjespatronen zijn al bekend vanaf het Ordovicium en hebben als sporenfossiel zelfs eigen geslachtsnamen gekregen, zoals *Podichnus*.

Brachiopoden worden vrijwel altijd afgebeeld als gesteelde exemplaren. Voor de nu nog levende soorten is dat terecht. Ook de fossiele brachiopoden uit Jura, Krijt en Tertiair waren vrijwel altijd gesteeld, zoals we kunnen concluderen uit de aanwezigheid van een steelopening. Toch doet het gesteelde model de diergroep als geheel onrecht, vooral als het om het Paleozoïcum gaat. Het hechten van een steel vereist een harde ondergrond. Maar op de meeste plaatsen is de zeebodem zacht en modderig of zanderig. Vanaf het Cambrium tot nu toe zijn maar heel weinig gesteelde soorten bekend die zich in zacht substraat weten te redden. De inarticulate Lingulida, die tot de oudste brachiopoden worden gerekend, kunnen dat wél. Zij hebben een sterk gespierde, contractiele steel die onderin een buisvormige gang is vastgehecht. Wanneer er gevaar dreigt kan het dier zich hierin terugtrekken. Nog een enkele andere soort is in staat om zich in zandige bodems te verankeren, bijvoorbeeld door zich met een borstelvormig uiteinde aan hun voet in het zand te verankeren. Terwijl de zachte modderige bodems met kalkslib of klei sinds lang worden overheerst door de tweekleppigen, waren in het Paleozoïcum deze bodems het onbetwiste domein van de brachiopoden. En daar heersten in die tijd de steelloze soorten.

Costatrypa variabilis, die de aanleiding vormde voor het schrijven van dit stuk vanwege zijn bijzondere kraag, hoort tot de vele soorten uit die tijd die hun hele



leven, of het grootste deel daarvan doorbrachten zonder steel. Die werd niet aangelegd of al snel na het larvale stadium afgeschafte waarna het steelgat dichtgroeide. Hoe vonden deze dieren een vaste plek? Er blijken verschillende oplossingen te zijn gevonden. We zullen hiervan een aantal laten passeren en komen dan terug op de vorm en waarschijnlijke levenswijze van onze *Costatrypa* en de groep waartoe deze behoort: de orde Atrypida.

Varianten van verankering

Sommige soorten steelloze brachiopoden, zoals de inarticulate Craniida, hebben evenals het overgrote deel van de gesteelde soorten veelal een harde ondergrond nodig. Ook zij vertegenwoordigen een heel oude groep die al bekend is uit het Cambrium, maar leven net als de Lingulida ook nu nog, waardoor we hun levenswijze goed kennen (Afb. 4B, 6). In Nederland worden ze fossiel gevonden in het Limburgse Boven-Krijt. Veel van deze soorten hechten zich, na een zwerftocht als larve, op een harde ondergrond. Daarbij wordt hun buikklep vastgemetseld met een soort kalkcement op bijvoorbeeld een rots, een koraal of een zee-egel.

Bij de articulate brachiopoden vinden we met name bij één groep, de Strophomenida, verschillende andere oplossingen voor een steelloos bestaan. Daardoor waren deze dieren in staat te leven op zachte, modderige bodems. Ze hechtten zich als larve nog wel met een (meestal korte) steel aan de ondergrond, maar als ze wat groter werden, kozen ze al snel voor een leven zonder steel. Dit zien we bijvoorbeeld bij de *Leptaena*-achtigen, een groep soorten die goed bekend is bij kenners van het Siluur van Gotland of het Onder-Devoon van de Eifel en de Ardennen. Bij deze dieren hebben beide kleppen een opstaande rand die varieerde in hoogte. Hoe flexibel de dieren in feite waren, is geanalyseerd door de Zweed

Ole Hoel (2005). Hij concludeerde dat in ondiep water met flinke stroming en sedimentatie de steel vaak tijdens het volwassen leven bleef bestaan. Op wat rustiger plaatsen konden de dieren zich vastcementeren op de ondergrond, waarna de steel degenereerde en de steelopening dichtgroeide. Op nog rustiger en diepere plekken met kalkslib en kleiige modder lagen de dieren vaak los op het sediment. Ze bleven op hun plaats door hun stevige en dus vrij zware buikklep weg te laten zakken in de modder. De opstaande rand, die soms flink uitgroeide, zorgde er voor dat de in- en uitstroom van het water ongehinderd kon plaatsvinden en er geen sediment in de lichaamsholte kon binnenstromen (Afb. 4C, 7).

Andere strophomeniden die in een modderige omgeving hebben geleefd, bezaten vrij grote en lichte kleppen, waarbij de buikklep licht convex en de rugklep licht concaaf was. Ze lagen waarschijnlijk met de bolle kant naar boven, wat de meeste stabiliteit gaf in stromend water (Afb. 4D, 8). Deze dieren konden kennelijk voorkomen dat ze in de modder wegzakten door hun grote oppervlak en bleven op hun plaats omdat ze door hun platheid weinig weerstand boden aan het water. Veel brachiopodenfamilies stierven uit aan het eind van het Devoon. Maar de strophomeniden, waaronder veel bewoners van zachte bodems, wisten zich heel goed te handhaven in het Carboon en Perm en behoorden zelfs tot de weinige overlevenden van het grote uitsterven aan het eind van het Perm, toen 90 procent van de brachiopodenfamilies verdween. Een belangrijke groep vormen de Productacea, waaronder de vrij be-



AFBEELDING 6. | Buitenzijde en binnenzijde van de rugklep van een craniïde. De groep dankt zijn naam (cranium = schedel) aan de spierafdrukken ("ogen") en het aanhechtpunt van de lofofoor ("neus") van de rugklep. Boven-Krijt, Denemarken. Hoogte kleppen: 13 mm. Collectie S.W.B.; foto: H.S.



AFBEELDING 7. | Rugklep (l) en buikklep (r) van *Leptaena depressa*. Siluur, Muldeformatie, bij Djupvik, Gotland. Hoogte van de buikklep: 26 mm. Collecties H.S. en S.W.B.; foto: H.S.

kende soort *Horridonia horribilis* uit het begin van het Trias. Deze ontleent zijn merkwaardige naam aan de lange holle stekels die van de zware buikklep in de zachte bodem staken, een verankering vergelijkbaar met de huizen-op-palen die men vroeger op de zachte modderige bodem in Amsterdam bouwde. De strophomeniden vormden dus een omvangrijke groep met een groot aantal specialisten met een steelloze leefwijze. Ze leefden vanaf het Ordovicium tot in de Jura.

Costatrypa variabilis

Wat valt er over onze gekraagde *Costatrypa variabilis* te concluderen? Zoals eerder vermeld behoorde dit dier tot een heel andere groep, namelijk de orde van de Atrypida. Dit was een grote en in Siluur en Devoon zeer succesvolle groep van brachiopoden die vooral leefde in vrij ondiepe maar warme tropische zeeën rond de evenaar. Ze zijn bekend vanaf het Ordovicium tot het einde van het Devoon. *C. variabilis* leefde in het Frasnien, in het Boven-Devoon, van ongeveer 376 tot 370 miljoen jaar geleden. Zijn leefgebied waren de bijzonder uitgestrekte tropische kustzeeën op de zuidflank van het continent Laurussia, bestaande uit het huidige Noord-Amerika en West- en Noord-Europa en om die reden ook wel Euramerika genoemd (Afb. 9). In die ondiepe zeeën die deel uitmaakten van de Rheïsche Oceaan ontwikkelden zich in het Devoon de grootste rifcomplexen ooit, met een omvang van enkele miljoenen vierkante kilometers. Ter vergelijking: het Groot Barrière Rif langs de Australische kust heeft 'maar' een omvang van 350.000 vierkante kilometer! Ten zuiden van Laurussia kwam het grote continent Gondwana langzaam maar zeker aanzetten. De oceaan tussen beide continenten werd daarbij langzaam dichtgedrukt, wat zijn hoogtepunt vond in het Carboon, toen Gondwana versmolt met Laurussia. De ontsluitingen waar nu fossielen van *C. variabilis* worden gevonden liggen in gebieden die in het Boven-Devoon lagen op het continentale plat aan de zuidflank van Laurussia. Onze exemplaren van *C. variabilis* komen uit het Synclinoorium van Dinant, een sedimentatiebekken dat in het Carboon licht werd geplooid. Behalve in de Ardennen wordt de soort gevonden in de Eifel en in het Poolse Heilig Kruis gebergte.



AFBEELDING 8. | De strophomenide *Xyphostrophia umbraculum*. M-Devoon, Givetien, Jebel Makrib, Marokko. Hoogte schelp: 49 mm. Collectie S.W.B.; foto: H.S.



AFBEELDING 9. | Reconstructie van de ligging van de continenten vlak na de overgang van Frasnien naar Famennien in het Boven-Devoon (367 miljoen jaar geleden). De huidige vindplaats Boussu-en-Fagne, Ardennen (oranje ster) lag in die tijd op het continentale plat van Euramerika/Laurussia (hier aangegeven als North America met Baltica). De vindplaats vormde toen de bodem van een ondiepe zee in de tropische zone ten zuiden van de evenaar. Met dank aan Palaeios en A. White.

Hoewel alle door H.S. gevonden exemplaren beschikken over een kraag, zijn er in dezelfde groeve maar ook elders niet-gekraagde exemplaren van *C. variabilis* aangetroffen (Afb. 10). Dat verklaart het feit dat Godefroid bij zijn eerste beschrijving van de soort in 1970 nergens de kraag noemde of afbeeldde. Pas in het artikel van Godefroid & Hauser (2003) wordt een kraag getoond. Mottequin (2008) laat ook foto's van gekraagde exemplaren zien. Hoewel het mogelijk is dat een kraag afbreekt (Afb. 1), bijvoorbeeld bij het verspoelen van een klep, wijst het voorkomen van ongekraagde exemplaren er op dat die kraag pas werd gevormd als er behoefte aan was, als een speciale aanpassing aan bijzondere omstandigheden. Het ligt voor de hand dat het daarbij gaat om een aanpassing aan een zeer slappe bodem waar brachiopoden zonder kraag gemakkelijk in kunnen wegzakken. De matrix waarin deze fossielen zijn gevonden, wijst inderdaad op een modderig milieu. Een kraag zorgt voor oppervlakte-vergroting en daarmee voor een stabielere ligging van de schelpen, een effect dat vergelijkbaar is met dat van een sneeuwschoen (Afb. 4E). Daardoor waren de dieren waarschijnlijk in staat te leven op bodems die ontoegankelijk waren voor ongekraagde exemplaren.



Het bezit van een kraag was zeer bijzonder bij de brachiopoden, maar was niet uniek voor *C. variabilis*: ook bij de sterk verwante soorten *Costatrypa fossae* (Godefroid 1998) en *Costatrypa varicostata* (Racki en Balinski, 1998), die deels leefden in dezelfde periode, kwam dit wel voor.

Het einde van de Atrypida

De fossiele vondsten wijzen er verder op dat *Costatrypa variabilis* een echte overlevingskunstenaar was in roerige tijden. Zoals eerder vermeld zijn de Atrypida uitgestorven in het Boven-Devoon. Dit vond plaats bij één van de grootste ecologische rampen die zich op aarde hebben voorgedaan: de Kellwasser-crisis die een periode van meer dan 5 miljoen jaar besloeg in het Frasnien en eindigde op de grens van Frasnien en Famennien (ongeveer 370 miljoen jaar geleden). Deze crisis had een omvang die vergelijkbaar was met de ecologische crisis tijdens de Krijt/Tertiair overgang. Anders dan bij de grote Krijt/Tertiair-crisis zijn er geen aanduidingen gevonden dat een inslag van een meteoriet betrokken was bij de Kellwasser-gebeurtenissen. Het uitsterven begon toen de zeespiegel steeg en het zeewater in de ondiepe tropische gebieden flink kouder werd en arm aan zuurstof. In deze periode kwam het grote supercontinent Gondwana steeds dichterbij, waardoor mogelijk warme zeestromen rond de evenaar werden veranderd. Uit recent onderzoek in België is duidelijk geworden dat op het land op veel plaatsen het plantendek verdween door ondermeer grote bosbranden en erosie, waardoor de enorme koraalriffen in de kustzeeën werden overbelast met sedimenten (Kaiho *et al.*, 2013; Hillbun *et al.*, 2015). Naar schatting stierf 70% van de mariene diersoorten uit, waaronder veel brachiopoden. In de groeve Boussu-en-Fagne zijn de gevolgen nog duidelijk te zien in de bovenste lagen van het Frasnien die zijn afgezet in de tweede fase van de Kellwasser-crisis: de groene en zwarte schalies uit die tijd tonen aan dat er veel met organische stoffen verrijkte modder werd afgezet onder zuurstof-arme omstandigheden. Voorafgaand aan de heftigste fase van de Kellwasser-crisis waren er nog maar een paar soorten van de Atrypida te vinden in het bekken van Dinant. De meeste stierven al snel daarna ook uit. Uiteindelijk wordt alleen *Costatrypa variabilis* nog aangetroffen (Mottequin, 2008). De fossiele vondsten wijzen er dus op dat deze soort, met zijn kraag de echte specialist van modderige bodems, de laatste overlevende van de Atrypida was!

Dankwoord

Wij danken Prof. Dr. Antonio Pierik (University of Kaiserslautern) voor het opdiepen van de foto's van Afbeelding 1 en de fossielen van Afbeelding 10.



AFBEELDING 10. | *Costatrypa variabilis*. Exemplaren zonder kraag; Frasnien, Boussu en Fagne. Hoogte schelp 22 mm. Collectie Antonio Pierik, foto H.S.

Dr. Bernard Mottequin van het Royal Belgian Institute of Natural Sciences te Brussel danken wij voor het bevestigen van de determinatie van onze gekraagde fossielen van *C. variabilis*.

LITERATUUR

- Godefroid, J., 1970. *Caractéristiques de quelques Artypida du Dévonien belge. Annales de la Société Géologique de Belgique* 93, 87-126.
- Godefroid, J., 1998. *Le genre Costatrypa COPPER, 1973 (Brachiopoda, Atrypida) dans le Frasnien du sud de la Belgique. Bull. - Inst. R. Sci. Nat. Belg., Sci. Terre* 68: 97-114.
- Godefroid, J. & J. Hauser, 2003. *The Frasnian Pentamerida and Atrypida (Brachiopoda) from the Reichle quarry (Eifel, Germany). Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 73, 53-68.
- Godefroid, J. & S. Helsen, 1998. *The last Frasnian Atrypida (brachiopoda) in Southern Belgium. Acta Palaeontologica Polonica* 43, 241-272.
- Hillbun, K. & T. Playton, 2015. *Upper Kellwasser carbon isotope excursion pre-dates the F-F boundary in the Upper Devonian Lennard Shelf carbonate system, Canning Basin, Western Australia. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 438, 180-190.
- Hoel, O.A., 2005. *Diversity and life habits of Silurian strophomenid brachiopods of Gotland. 47 pp, University of Uppsala.*
- Kaiho, K., S. Yatsu, M. Oba, P. Gorjan, J.-G. Casier & M. Ikeda, 2013. *A forest fire and soil erosion event during the late Devonian mass extinction. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 392, 272-280.
- Milson, C., & S. Rigby, 2009. *Fossils at a glance. Wiley-Blackwell. 172 p.*
- Moore, R. C., 1965. *Treatise on invertebrate paleontology, Part H 1,2. University of Kansas Press.*
- Mottequin, B., 2008. *Late middle to late Frasnian Atrypida, Pentamerida and Terebratulida (Brachiopoda) from the Namur-Dinant basin (Belgium). Geobios* 41, 493-513.
- Racki, G. & A. Balinski, 1998. *Late Frasnian Atrypida (Brachiopoda) from Poland and the Frasnian-Famennian biotic crisis. Acta Palaeontologica Polonica* 43, 273-304.
- Winkler Prins, C. F. *Brachiopoden, delen I-V, in Gea 1989-3, 1989-4, 1990-2, 1990-4 en 1991-2.*

