

Resten van een antiarchozoan placoderm uit de Eifel

LARS BARTEN

Tijdens het Devoon hadden zich reeds diverse groepen van gewervelde dieren ontwikkeld op onze Aarde. Eén van die groepen, de pantservissen, spreekt behoorlijk tot de verbeelding. De vondst van een kopschild van een pantservis uit het Midden-Devoon van de Duitse Eifel, vormde voor mij dan ook een aanleiding om mij nader te verdiepen in deze boeiende en ietwat vreemde groep uitgestorven vissen.

AFBEELDING 1 BOVEN. | *Model van een Antiarchozoan placoderm (Bothriolepis) waarop met witte omlijning is aangegeven welk deel van het pantser is aangetroffen. Gefotografeerd in het KBIN Brussel.*

Koraalrif in de Rheiische zee

De Eifel in het Westen van Duitsland is een gebied dat wordt onderverdeeld in diverse regio's zoals de Nordeifel, Westeifel, Südeifel, Hocheifel en Schnee-Eifel. Het landschap in deze gebieden bestaat voornamelijk uit middelgebergte. De Eifel staat bij

aardwetenschappers bekend als een rijke vindplaats van diverse soorten mineralen en vulkanische gesteenten. Daarnaast kunnen er fossielen uit onder andere het Midden-Devoon worden aangetroffen. Het eerste gedeelte van het Midden-Devoon wordt zelfs internationaal aangeduid met de



naam Eifelien (Werner & Ziegler, 1982). Gedurende deze periode (393.3 (\pm 1.2) Ma - 387.7 (\pm 0.8) Ma), was Europa grotendeels bedekt door een tropische zee waarin vele soorten organismen zich thuis voelden (Van Diggelen & Stemvers-Van Bremmel, 1987). Deze ondiepe zee wordt vaak aangeduid met de naam Rheïsche zee. De koraalriffen die gedurende gedeeltes van het Eifelien in deze zee voorkwamen, vormden een gunstige habitat voor diverse groepen organismen. Voorbeelden hiervan zijn armpotigen (Brachiopoda), trilobieten en andere arthropoden, stekelhuidigen (Echinodermata), waaronder de zeelelies (Crinoidea), koppotigen (Cephalopoda), slakken (Gastropoda), tweekleppigen (Bivalvia), sponzen (Porifera), kwallen (Cnidaria), mosdierjes (Bryozoa), stromatoporen en wormen. Bovendien werd het koraalrif bewoond door enkele vertebraten; dit waren primitieve vissen. Gesteenten die fossielen van deze organismen bevatten, dagzomen in de Eifel en de Ardennen op verschillende plaatsen zoals in steengroeves of bij tijdelijke ontsluitingen gedurende bouw- of wegwerkzaamheden. Karakteristiek voor de Eifel zijn de zogenaamde kalkmulden zoals de Gerolsteiner, Prümer en Hillesheimer kalkmulden. Dit zijn depressies in het landschap waar kalksteenlagen uit het Devoon aan de oppervlakte komen door de plooiing van gesteentelagen (Ernst & Bohaty, 2010). De kalkmulden liggen in een gebied wat wordt aangeduid met de term Kalkeifel. De gesteentelagen in deze regio zijn gevormd gedurende het Midden-Devoon in de relatief ondiepe Rheïsche zee, die als een zeestraat lag ingeklemd tussen grote landmassa's zoals het Old Red Continent in het noorden en Gondwana in het zuiden (Ernst & Bohaty, 2010).

Pantservissen

Pantservissen, ook wel placodermen genoemd, waren een groep van primitieve vissen die volgens sommige auteurs verschenen in het Lochkovien (419,2 (\pm 3,2) Ma - 410,8 (\pm 2,8) Ma), aan het begin van het Devoon (Geys, 1991). Er zijn echter ook fossielen gevonden die aantonen dat de eerste placodermen al verschenen in het Vroeg-Siluur, maar gedurende deze periode waren pantservissen in ieder geval niet erg talrijk (Wang, 1991). In het Vroeg-Devoon nam de diversiteit van de Placodermi echter sterk toe en later werden ze de meest prominente aquatische gewervelde dieren van het Devoon (Young, 2010).

Placodermen hadden een aantal bijzondere kenmerken. Zo behoorden zij tot de Gnathostoma, oftewel de dieren met kaken. Placodermen waren namelijk één van de eerste groepen van dieren die een onderkaak (mandibula) ontwikkelden. Daarnaast was hun lichaam beschermd door een stevig omhulsel van pantsersplaten (Campbell *et al.*, 2018). De meest tot de verbeelding sprekende pantservis is ongetwijfeld de *Dunkleosteus* Newberry, 1874. Dit was een gigantische predator met een maximale lengte van iets minder dan 10 meter, die met zijn vlijmscherpe kaken het toproofdier was van de Devonische zeeën (Campbell *et al.*, 2018). In België worden zeer sporadisch resten gevonden van deze grote vissen of van vergelijkbare soorten (De Buissonjé, 1991). Maar er waren ook talloze kleinere placodermen die lager in de voedselketen stonden dan hun carnivore verwanten.

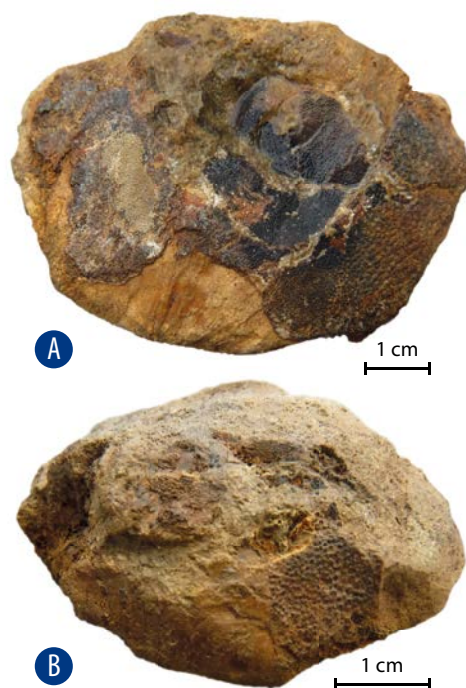
Antiarchi & Arthrodira

De klasse Placodermi is in te delen in diverse ordes waarvan de twee voornaamste hier nader worden toegelicht. Enerzijds kent men de pantservissen met een relatief bewegelijk pantser en scharnierende kaken: de Arthrodira. Tot deze groep behoorden *Dunkleosteus* en zijn verwanten zoals *Titanichthys* Newberry, 1874, *Dinichthys* Newberry, 1868 en *Coccosteus* Agassiz, 1843, die eenzelfde lichaamsbouw kenden. Alleen de kop en het voorste gedeelte van de romp waren voorzien van pantsersplaten (Geys, 1991). De Arthrodira stonden in de Devonische ecosystemen vaak hoog in de voedselketen. Anderzijds waren er talrijke kleine placodermen, die tot maximaal een halve meter lang konden worden. Deze pantservissen bezaten minder bewegelijke pantsers en minder duidelijk ontwikkelde kaken. Deze orde wordt aangeduid met de naam Antiarchi, oftewel de Antiarche placodermen (Geys, 1991). Paleontologen hebben nog geen consensus bereikt over hoe de belangrijkste ordes van de klasse Placodermi aan elkaar verwant zijn. Dit is mogelijk te danken aan het feit dat men tot nu toe vooral

veel fossielen heeft teruggevonden van (hoog) ontwikkelde placodermen die relatief laat verschenen in de evolutie van deze klasse. Phylogenetisch onderzoek heeft zich voornamelijk gericht op deze meer ontwikkelde pantservissen omdat er maar weinig fossielen van vroege placodermen bekend zijn die verduidelijking zouden kunnen geven wat betreft onderlinge verwantschappen (Young, 2010).

Ontdekking in de Eifel

In de zomer van 2020 deed ik een interessante vondst in de Eifel. Langs een onverhard wandelpad bij het gehucht Schwirzheim lag een strook land die een tijd terug was omgeploegd. Daar lag een kleine steen met een structuur die ik herkende als het pantser van een pantservis. Naast deze onverwachte vondst werden er ook talrijke brachiopoden aangetroffen, voornamelijk *Spinocyrtia ostiolata* Schlotheim, 1820 maar ook andere zoals *Schizophoria schnuri junkerbergensis* Struve, 1965 & *Athyris* sp. McCoy, 1844. Bovendien bleken ook koralen, zowel solitaire als kolonie-vormende exemplaren, goed vertegenwoordigd op deze locatie.



AFBEELDING 2. | A. de onderzijde van het kopschild van een *Antiarche* placoderm uit Schwirzheim in de Eifel, Duitsland. B. de bovenzijde van het kopschild van een *Antiarche* placoderm. Deze zijde is behoorlijk beschadigd en toont nog maar weinig van de originele pantsersplaten.



Het fossiel van de pantservis werd aangetroffen in de zogenaamde Prümer kalkmulde. Omdat het hier gaat om een akkervondst, is de precieze stratigrafische herkomst van het kopschild (Afb. 2A & B) niet meer te achterhalen, maar vermoedelijk is het afkomstig uit de Junkerberg Formatie, die dagzoomt in de omgeving van Schwirzheim. Het jongste gedeelte van de Junkerberg Formatie wordt gekenmerkt door het algemene voorkomen van de brachiopode *Spinocyrtia ostiolata*, die op de vindplaats van het pantservis-fragment ook veel werd aangetroffen. Toen het bovenste gedeelte van deze formatie werd afgezet gedurende het late Midden-Eifeliën (Nardin & Bohaty, 2013), bestond de omgeving uit een koraalrif dat rijk was aan de eerdergenoemde levensvormen. Het is niet moeilijk voor te stellen dat een placoderm voldoende voedsel tot zijn beschikking moet hebben gehad in een dergelijk ecosysteem.

Antiarchi: bepantserde tanks

De eerdergenoemde Antiarchi waren een zeer zwaar bepantserde groep placodermen. Men kan deze vissen het beste zien als een soort doos van botmateriaal (pantser) met slechts openingen voor de ogen, mond, vinnen en staart (Olive, 2015). Dit stevige, strak aaneengesloten pantser bood de nodige bescherming tegen grote predatoren maar had als nadeel een sterk verminderde mobiliteit ten opzichte van de Arthrodira. De staart was niet bedekt met pantserplaten maar bij een aantal soorten wel met kleine benige schubjes. Morfologisch konden deze benige schubben verschillen afhankelijk van de soort (Burrow & Turner, 1999). De staart had verder nog enkele vlezige vinnen. De bepantserde borstvinnen waren relatief lang en niet echt handig om te zwemmen maar des te meer om in de bodem mee te woelen. Antiarchi waren dan ook echte bodembewoners en alhoewel er weinig bekend is over hun dieet, voedden Antiarchi zich mogelijk vooral met kleine bodemorganismen en detritus, dat ze via hun mond filterden. De mondopening was dan ook aan de onderzijde van de kop gelegen. De Antiarchi waren na de Arthrodira de meest succesvolle groep placodermen. Deze bepantserde 'tanks' ontwikkelden zich vanaf het Midden-Devoon tot vele soorten om vervolgens in het Laat-Devoon of begin van



AFBEELDING 3. | detailopname van de ornamentatie van de pantserplaten.

het Carboon uit te sterven (Olive, 2015). Het uitsterven van deze groep bijzondere vissen was mogelijk te wijten aan de opkomst van de kraakbeenvissen, die veel sneller en wendbaarder waren en daardoor de placodermen konden wegconcurreren (Geys, 1991). Ook kan een globale uitstervingsgolf tussen het Frasnien en het Famennien hebben bijgedragen tot de extinctie van de placodermen (Young, 2010). Placodermen, en dan met name de Antiarchi, worden nog wel eens afgeschilderd als trage en onhandige bodembewoners die bedoemd waren om uit te sterven maar dat is onterecht. In feite waren ze juist bijzonder succesvol; dankzij hun sterke pantser waren placodermi uitstekend in staat om te overleven in een vijandige omgeving en ze bereikten in een geologisch gezien relatief korte tijd een enorme diversiteit aan soorten. De Antiarch *Bothriolepis* Eichwald (Afb. 1), 1840 had zelfs een wereldwijde verspreiding gedurende het Midden en Laat-Devoon (Downs *et al.*, 2011).

Placodermen uit de Eifel en omgeving

De ontdekking van het kopschild van een Antiarche placoderm is in de Eifel een niet-alledaagse vondst. Resten van pantservissen zijn namelijk relatief schaars in het fossielenarchief van dit gebied. In bijvoorbeeld de uitgebreide Eifel-fossielen expositie van het Naturkundemuseum Gerolstein, bevindt zich maar één specimen uit de directe omgeving dat afkomstig is van een pantservis (pers.obs.). Het gaat hier om een fragment van een Antiarche placoderm dat is ontdekt in Gerolstein. Ook in de collecties van de het Geologisch-Paleontologisch Instituut van de universiteit van Bonn bevinden zich een aantal fragmenten van placodermen afkomstig uit de Eifel (Friman, 1982).

De meeste vondsten uit de Eifel lijken afkomstig te zijn uit het Givetien. Zo beschreef Otto (2005) een Arthrodire placoderm uit het Givetien van Gerolstein genaamd *Beyrichosteus radiatus*. Andere Arthrodire pantservissen uit de Eifel zijn *Belemnacanthus giganteus* Eastman, 1898 en *Rhenonema eifeliense* Kayser, 1880 (Denison, 1978).

Uit het Midden-Devoon van de Eifel zijn zoals eerder vermeld ook Antiarche placodermen bekend (Friman, 1982). Een voorbeeld is het genus *Gerdalepis* Hoffmann, 1916, dat alleen bekend is uit het Midden-Devoon van Duitsland. Volgens Friman kwam dit geslacht voor vanaf het Midden-Eifeliën tot aan het begin van het Givetien, en bestond dit genus uit een tweetal soorten: *G. Rhenana* Beyrich en *G. Jesseni* Friman. Ten tweede is ook het genus *Grossaspis* White & Moy-Thomas, 1940 uit het Givetien bekend, gebaseerd op enkele pantserfragmenten.

In andere gebieden in het westen van Duitsland zijn ook vondsten gedaan. In de beroemde Hunsrück leisteen zijn goedbewaarde fossielen aangetroffen van pantservissen uit het Onder-Devoon (Eemsien) (Geys, 1991). Een bekende vindplaats was bijvoorbeeld de steengroeve bij Bundenbach waar met enige regel-



maat fossielen van placodermen zoals *Stensioëlla heintzi* Broili, werden aangetroffen (Südkamp, 1980). Ook in het Midden-Devoon van Sauerland zijn placodermen aangetroffen, waaronder *Arthrodira* (Otto, 1998) maar ook *Antiarchi* (Otto, 1999).

Het gevonden kopschild

De kop van een *Antiarche* placoderm is als het ware een soort bouwpakket dat bestaat uit verschillende met elkaar vergroeide beenplaten, die samen een stevig geheel vormen. Het aangetroffen kopschild heeft een lengte van ongeveer 4 centimeter en een breedte van ongeveer 6 centimeter en zal dus toebehoord hebben aan een kleine vis die rond de 30 centimeter lang moet zijn geweest. De bovenkant van de schedel waar de oogkas (*orbitaal venster*) zou hebben gezeten, is helaas behoorlijk beschadigd en bevat nog maar heel weinig van de originele pantserplaten (Afb. 3). Wel zijn er aan de voorkant van het stuk nog duidelijk de afdrukken van de binnenzijde van enkele platen te zien, die het schild een enigszins halfronde vorm gaven. Een van die afdrukken is van de *premedian plate*. Deze pantserplaat zat onderaan bij de voorzijde van de kop. Een gedeelte van de linker laterale plaat is ook zichtbaar.

De onderzijde van het stuk is eveneens beschadigd maar in mindere mate dan de bovenzijde. Hier zijn de pantserplaten en hun oppervlakte-structuur of ornamentatie relatief goed bewaard gebleven alhoewel ze een klein beetje zijn verdrukt. De ornamentatie van het stuk bestaat voornamelijk uit kleine richels en knobbelletjes van botmateriaal, en is kenmerkend voor typische *Antiarchen* zoals *Bothriolepis*. De oppervlakte-structuur van het pantser komt het beste overeen met *Gerdalepis* maar het determineren van dit soort beschadigde stukken blijft uitermate moeilijk. De onderzijde van de kop van *antiarche* placodermen bevatte,

zoals eerder al vermeld, meestal de mond-opening waardoor voedsel werd opgenomen. Bij het gevonden specimen is de mondopening echter niet goed zichtbaar, waarschijnlijk omdat de pantserplaten verdrukt zijn. Als laatste moet worden opgemerkt, dat de ornamentatie aan de zijkanten van het kopschild grover is en naar binnen steeds fijner wordt.

Tot slot

Hoewel het fossiel dat in deze bijdrage kort werd besproken nogal fragmentarisch en beschadigd is, en bovendien esthetisch ook niet erg aansprekt, laat het zien dat ook dit soort ontdekkingen het toch waard kunnen zijn om nader bekeken te worden. Ik hoop dat dit artikel heeft geleid tot het inzicht dat placodermen, die vaak als primitieve en logge dieren worden afgeschilderd, eigenlijk juist bijzonder goed waren aangepast aan een leven in de gevaarlijke koraalriffen van het Devoon.

LITERATUUR

- Buissonjé, P.H. de, 1991. *Monsterachtige vissen ver weg en dichtbij: Pantservissen (Placodermen) uit het Laat Devoon van de Ardennen*. *GEA* 24 (4), 101-128.
- Burrow, C.J. & Turner, S., 1999. *A review of placoderm scales, and their significance in placoderm phylogeny*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(2), 204-219.
- Campbell, N.A., Urry, L.A., Cain, M.L., Wasserman, S.A., Minorsky, P.V. & Reece, J.B., 2018. *Biology, A global approach*. Eleventh edition. Pearson. Unit 5, *The Diversity of life*. Paragraaf 34.3, 778. ISBN 978-0134093413.
- Denison, R., 1978. *Placodermi*. *Handbook of Paleichthyology* 2, 60. ISBN 978-0-89574-027-4.
- Diggelen, J. van & Stemvers-van Bommel, J., 1987. *De fossielen van de Devonische Eifel*. *GEA* 20 (1), 10-23.
- Downs, J.P., Criswell, K.E. & Daeschler, A.B., 2011. *Mass mortality of juvenile antiarchs (Bothriolepis sp.) from the Catskill Formation (Upper Devonian, Famennian Stage), Tioga County, Pennsylvania*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 161, 191-203.
- Ernst, A. & Bohaty, J., 2010. *The Middle Devonian (Middle Eifelian to lowermost Lower Givetian) of the Eifel Synclines (Rhenish Massif, Germany)*. *Berichte-Reports, Institut für Geowissenschaften, Universität Kiel* 23, 30-45.
- Friman, L., 1982. *Ein mitteldevonischer Antiarche, Gerdalepis jesseni n. sp., aus der Sötenicher Mulde, Nord-Eifel (Rheinisches Schiefergebirge)*. *Paläontologische Zeitschrift* 56, 229-234.
- Geys, J.F., 1991. *De geschiedenis van het leven*. Deel 4. Devoon. *Publicaties van de Belgische Vereniging voor Paleontologie*. Gebruikte paragrafen: 1.2 (Paleogeografie), 1.3 (Stratigrafie van het Devoon) & 9.3 (Placodermi, 9.3.7 & 9.3.8).
- Nardin, E. & Bohatý, J., 2013. *A new pleurocystitid blastozoan from the Middle Devonian of the Eifel (Germany) and its phylogenetic importance*. *Acta Palaeontologica Polonica* 58 (3), 533-544.
- Olive, S., 2015. *Devonian antiarch placoderms from Belgium revisited*. *Acta Palaeontologica Polonica* 60 (3), 711-731.
- Otto, M., 1998. *New finds of vertebrates in the Middle Devonian Brandenburg Group (Sauerland, Northwest Germany)*. Part 1. *Arthrodira*. *Paläontologische Zeitschrift* 72 (1/2), 117-134.
- Otto, M., 1999. *New finds of vertebrates in the Middle Devonian Brandenburg Group (Sauerland, Northwest Germany)*. Part 2. *Ptyctodontida, Acanthodii, Actinopterygii and Sarcopterygii*. *Paläontologische Zeitschrift* 73 (1/2), 113-131.
- Otto, M., 2005. *Beyrichosteus radiatus n. g., n. sp., ein brachythoraker Arthrodire mit vollständig verknöchertem Endokranium aus dem höheren Mittel-Devon (Givetium) der Eifel*. *Paläontologische Zeitschrift* 79 (4), 493-505.
- Südkamp, W.H., 1980. *Pantservis boven water*. *Grondboor & Hamer* 3:105-108.
- Wang, J.-Q., 1991. *The Antiarchi from Early Silurian of Hunan [in Chinese, with English abstract]*. *Vertebrata Palasiatica* 29, 240-244.
- Werner, R., & Ziegler, W., 1982. *Proposal of a boundary stratotype for the Lower-Middle Devonian Boundary (partitus-Boundary)*. *On Devonian Stratigraphy and Palaeontology of the Ardenno-Rhenish Mountains and Related Devonian Matters: Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 55, 13-84.
- Young, G.C., 2010. *Placoderms (Armored Fish): Dominant Vertebrates of the Devonian Period*. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 38, 523-550.

