

# Thelodonten, een raadselachtige groep vissen

W. in't Hout

**Van geen groep vissen is zo weinig bekend als van de vermoedelijk kaakloze thelodonten. Vaak wordt er van deze dieren niet veel meer dan de schubben gevonden, waarmee de op schubben gebaseerde soorten worden vastgesteld.**

**De auteur vond in een ontsluiting in het Boven-Siluur van Zuid-Schotland een fraaie thelodont met een lengte van drie centimeter. Niet alleen de plaats van de ogen bleken op dit exemplaar zichtbaar, maar ook de mondopening. De vondst van dit exemplaar heeft een bijdrage geleverd aan de anatomische kenmerken van deze Paleozoïsche vissen.**

Thelodonten (tepeltandigen) hebben van kop tot en met de staart een huidbedekking van placode (placos = plaatjes) schubben die ook wel huidtandjes worden genoemd. Van slechts vijf soorten is de vorm van het lichaam bekend. Deze 'complete' thelodonten zijn geheel platgedrukt in het gesteente gevonden. Het is dan ook moeilijk op te maken of men de rug- of buikzijde van de vis ziet. De mond, ogen en het kieuwsysteem zijn veelal tijdens het fossiliseren verdwenen. De schubben hoefden daarbij maar iets te verschuiven waardoor die organen niet meer kunnen worden waargenomen. De plaats van de ogen is inmiddels voldoende bekend, maar de anatomie van de mond en neus is zo goed als onbekend (Janvier, 1981).

Een inwendig skelet van been of een ander hard weefsel hadden de thelodonten niet. Door inwendige gasvorming en het snel afvallen van de schubben na de dood, betreffen de meeste vondsten uiteengevallen exemplaren of veelal alleen maar de losse schubben.

Het geringe aantal gegevens over deze vissen heeft er toe geleid, dat maar weinig paleontologen zich met thelodonten bezighouden of hebben bezighouden.

## Opmerkelijk uniform

'Complete' thelodonten zijn bekend uit afzettingen uit het Onder- en Boven-Siluur en het Onder-Devoon van Schotland en het Boven-Siluur van Oesel in het Baltische gebied. Gedeeltelijk bewaardgebleven exemplaren zijn zowel in Canada (Turner, 1986) als in Engeland aangetroffen (Turner, 1982). De vijf soorten waarvan de lichaamsomtrek bekend is, tonen een rug- en een

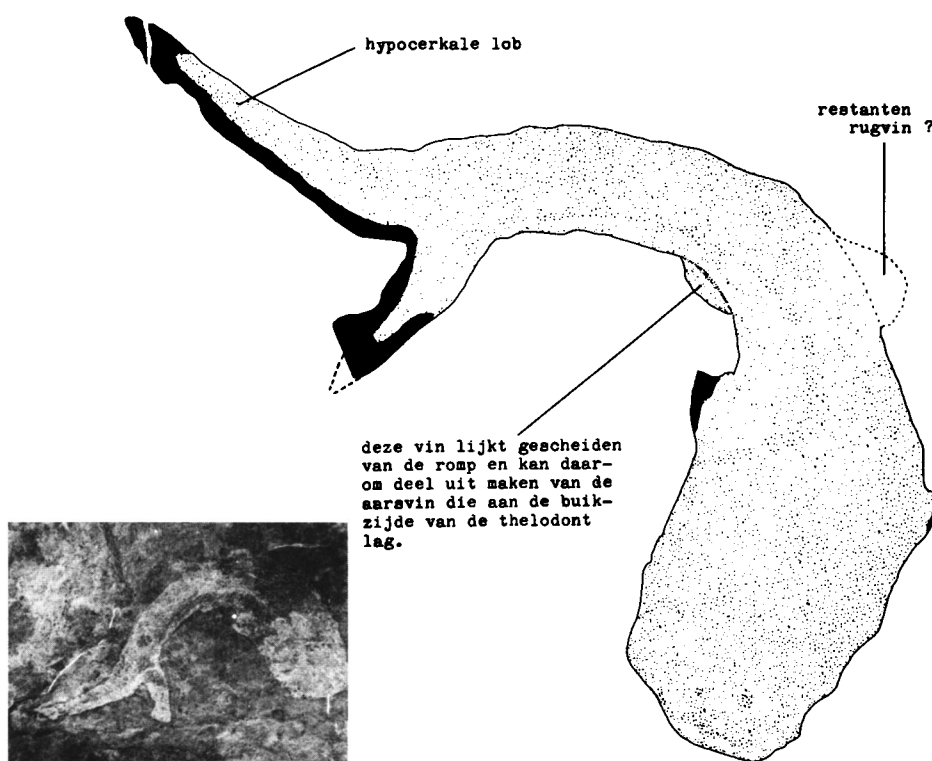


Fig. 1a. *Logania taiti* (lengte 6,5 cm).

Fig. 1b. Omtrektekening. Zwart aangegeven zijn de delen waar de schubben kleiner zijn dan die van de omgeving.

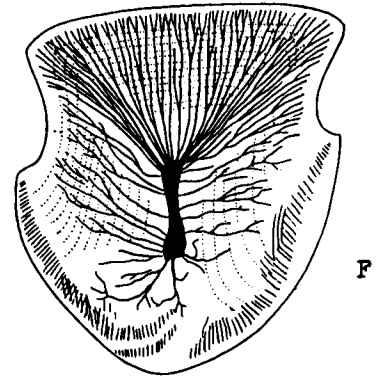
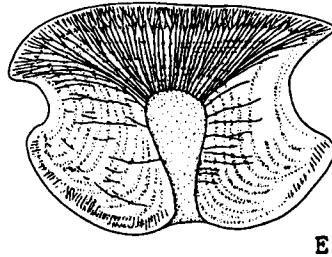
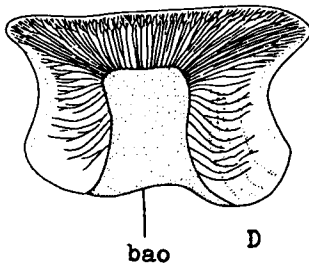
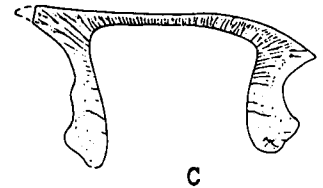
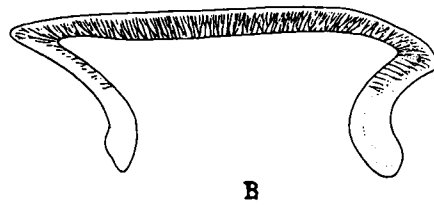
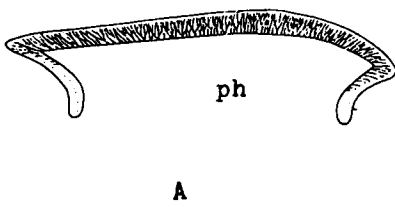
aarsvin, twee borstvinnen en een hypocercale staart. Dit wil zeggen dat de onderste of hypocercale lob de langste is. De relatief grote kop werd waarschijnlijk ten behoeve van de balans door de genoemde staart gecompenseerd (fig. 1a en 1b). De complete soorten zien er opmerkelijk uniform uit. Hun grootte varieerde van enkele centimeters tot meer dan een meter (Turner, 1986).

oudste met zekerheid gedetermineerde thelodonteschubben komen uit het Boven-Ordovicium van het Bratsk-gebied in Siberië (Turner, 1985)

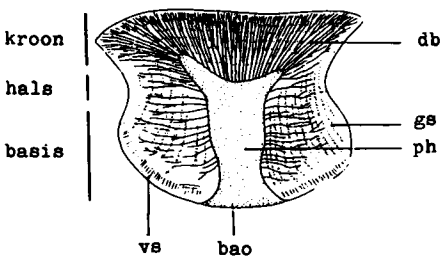
en de geologisch jongste uit het Boven-Devoon van West-Australië. Schubben beschreven uit het Onder-Ordovicium (Tarlo, 1967) zijn van twijfelachtige aard.

## Vervangingsproces

Gross (1967) heeft een studie gepubliceerd over de morfologie (vorm), ontogenese (ontwikkeling) en histologie (huidweefsels) van thelodonteschubben. Uit dit standaardwerk is een aantal van de volgende gegevens, voor wat betreft de schubben, samengevat. De placode schubben van thelodon-

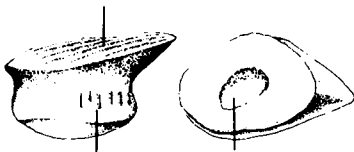


ten, die een afmeting hebben van 0,1 tot 2,5 mm, bestaan uit een kroon en een basis. Het ingesnoerde deel van de kroon wordt hals genoemd. De hals en de kroon bestaan uit tandbeen (dentine) en het basale gedeelte uit cellulair been (aspidine) (fig. 2a en 2b).



**Fig. 2a.** Doorsnede van een placoïde schub uit het geslacht *Theلودوس* (x60). db = dentinebuisjes; ph = pulpholte; bao = basisopening; gs = groeistrepen; vs = vezels van Sharpey (Met deze vezels lag de schub in de huid verankerd. De vezels zelf zijn verdwenen, maar de holtes waarin ze zich bevonden zijn nog waarneembaar). (Uit Gross, 1967).

versiering aan de kroon

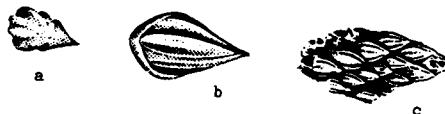


versiering aan de hals basale opening en basis.

**Fig. 2b.** Placoïde schub uit het geslacht *Theلودوس*. Gezien van opzij (a) en van onderen (b). ± x40.

Op basis van de schubhistologie herkende Gross twee hoofdgroepen n.l. de *Theلودontida* en de *Kataporida*. Turner (1985) heeft daar nog twee

hoofdgroepen aan toegevoegd: de *Achanolepida* en *Loganida*. De schubben verschillen in vorm al naar de positie op het lichaam. Het duidelijkst zijn de verschillen te zien tussen de schubben uit het kopgedeelte en die van de romp (fig. 3). Ook ontogenetisch is er



**Fig. 3.** Twee voorbeelden van verschillende schubvormen gezien van boven (x18). a = schub uit de kop; b = schub uit de romp; c = de wijze waarop de schubben op de huid zijn geplaatst. a en b naar Gross, 1967 en c naar Traquair, 1905.

sprake van verschillende vormen. Gross schrijft dat de juveniele schubben maar gedeeltelijk ontwikkelde kronen hebben met zeer ruime pulpholten of pulp-groeven, een zeer lage hals en geen of slechts een eerste, ringvormige, aanzet van de basis (fig. 4). Bij oudere schubben versmalt de pulpholte zich tot een smal kanaal of sluit zich niet zelden geheel, zodat er geen opening aan de onderzijde van de basis valt te onderscheiden.

Bij goed bewaard gebleven intacte exemplaren zijn zowel juveniele als oude schubben door elkaar te vinden. De schubben schijnen dus na een bepaald ontwikkelingsstadium uit te vallen om daarna te worden vervangen door schubben die in hun ontwikkeling iets groter werden dan de voorgaande. Met andere woorden, de vervangende schubben werden groter naarmate de theلودont ouder en groter

**Fig. 4.** De ontwikkeling van een placoïde theلودonteschub in doorsnede. Het betreft hier schubben uit verschillende plaatsen op het lichaam, vandaar de vormverschillen. De ontwikkeling van de schubben is echter hetzelfde. A tot en met E zijn van het geslacht *Theلودوس* en F van het geslacht *Turinia*. A toont een zeer jonge schub, waarvan alleen nog de kroon is gevormd; B en C laten de ontwikkeling zien van hals en basis. De pulpholte bij deze juveniele schubben is nog groot. Bij D en E vernauwt de pulpholte en basale opening zich steeds meer. Tenslotte sluit de basale opening zich bij F, wat een doorsnede is van een 'oude schub'. ph = pulpholte; bao = basale opening. Uit Gross, 1967. (A, B, C, D, E. x75 en F x70)

werd. Het vervangingsproces bleef het hele leven doorgaan. Door de variatie aan vormen die de schubben op de verschillende delen van het lichaam vertoonden, is het moeilijk hieruit te onderscheiden. Toch worden er zowel aan de hand van kenmerken aan de kroon en basis van de placoïde schubben, als op grond van histologische verschillen bij de schubben, nu een vijftig- of zestigtal onderscheiden. Het zijn dus op schubben gebaseerde en geen biologische soorten, aangezien de eigenlijke vis onbekend is! Ook kunnen de schubben aangepaste vormen aannemen. Ritchie (1968) heeft bij *Phlebolepis* (een theلودont uit Oesel) twee half cirkelvormige schubben waargenomen, die het oog hebben omgeven. Turner (1985) meldt aangepaste schubben die deel uit schijnen te maken van het kieuwsysteem. De functie van de schubben is natuurlijk in de eerste plaats bescherming. Gedurende de groei moesten de schubben het lichaam zo compleet mogelijk be-

dekken. Hoe dat probleem werd opgelost is hierboven beschreven. Tenslotte zijn er schubben gevonden waar poriën door heen lopen. Gross en Märss (1979) interpreteerden deze poriën als deel uitmakend van een zijlijn- of koplijnsysteem.

### Vorm kieuwsysteem nog onzeker

De borstvinnen hebben vraagtekens opgeroepen. Zijn het driehoekige, nogal starre uitsteeksels van de cephalothorax (kop-borststuk) of waren het beweeglijke delen? De auteur geeft de voorkeur aan een beweeglijke structuur. Bij een aantal exemplaren uit de collectie van de auteur, zijn de driehoekige vinnen goed bewaard gebleven en is te zien dat aan de basis van de vin relatief grote schubben liggen. Meer naar de punt van de vin toe worden ze echter beduidend kleiner. Kleinere schubben doen immers meer aan soepelheid en beweeglijkheid denken, dan de grote die aan de basis te vinden zijn. Het is heel goed mogelijk, dat het echte beweeglijke vinnen zijn geweest die eventueel plaatselijk verstevigd waren door kraakbeen (fig. 1b).

De volgens Turner (pers. med.) duidelijke hypocercalc staart toont bij nauwkeurige bestudering van een fraaie *Logania* (fig. 1a), dat ook daar de schubben in grootte verschillen. Met name het gebied tussen de staartvork in (fig. 1b). De hypocercalc lob, waar de chorda naar toe buigt, is voor het grootste deel met relatief grote schubben bedekt, maar aan de binnenrand en de punt van de lob zijn veel kleinere schubben te zien. De bovenste of heterocercalc lob, heeft tot iets boven de basis 'grote' schubben en de rest bestaat uit het veel kleinere dicht opeengepakte type. Het is aan te nemen, dat de binnenrand van de staartvork beweeglijker is geweest dan de rest van de staartvin. De aars- en rugvin lijken schubben van ongeveer dezelfde grootte te hebben. In de literatuur wordt dat ook zo aangegeven (Ritchie, 1968). Over de vorm van het kieuwsysteem bestaat nog onzekerheid (Turner per. med., 1989). Ritchie meende bij twee thelodonten uit Schotland, een *Logania* en een *Lanarkia*, zes tot acht kieuwopeningen te kunnen onderscheiden. Deze kieuwopeningen liggen in een rechte, dicht bij elkaar gelegen, rij. Het waren er waarschijnlijk acht, gelegen onder de borstvinnen.

Halstead en Turner (1973) beeldden een tekening van een thelodont af met kieuwopeningen onder de borstvinnen. Stensi (1964) toont mogelijke

kieuwbogen en openingen bij *Turinia pagei* en zoals eerder gezegd, vermeldde Turner een *Logania* met aangepaste schubben van het kieuwsysteem. Toch schijnt het concrete bewijs over de eigenlijke structuur van de kieuwen nog niet te zijn geleverd. (Voor enige opmerkingen t.a.v. mogelijke aanwijzingen van kieuwopenin-

gen, zie fig. 5 a, b en c). Als er inderdaad sprake is van een rij ronde kieuwopeningen, dan is het wellicht aan te nemen, dat het kieuwsysteem onafhankelijk van de mond functioneerde zoals dit bij prikken en lamprijen, de nu nog levende agnathen, het geval is. De thelodonten zouden dan zuigend algen, detritus (fijn verdeeld organisch



Fig. 5a. *Thelodus scoticus*, NMS-G 1986.34

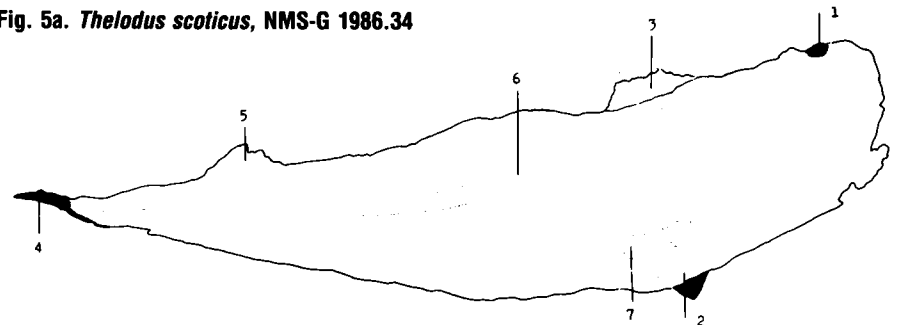


Fig. 5b. Omtrektekening van NMS-G. 1986.34. Deze grote, goed bewaarde, *Thelodus scoticus* werd in 1985 door de heer G. Willis (Universiteit van Glasgow), in de Birk Knowes Jamoytius ontsluiting (Onder-Siluur) in Schotland gevonden. De lengte van het object is van kop tot en met de punt van de staart 19 cm. Het kop-borstgedeelte is 6 cm en de breedste delen, de kop, borst en een deel van de romp variëren tussen 4 en 4,5 cm. Net als bij andere complete thelodonten is het moeilijk te zien of we te maken hebben met de rug- of buikzijde van het dier. De thelodont is bij het vrijkomen uit de matrix voor een deel dwars door de schubben heen gespleten. Wellicht zijn daardoor een aantal van de volgende details zichtbaar geworden: 1. Hier zijn de schubben duidelijk donkerder dan die in de buurt. Het is de plaats waar het oog zich zou moeten bevinden. Bij 2 en 3 zijn de borstvinnen zichtbaar. Van de borstvin 2 zien we alleen de punt van de vin die net als de thelodont uit fig. 1a en 1b, uit het kleinere type schub bestaat. De rest van de vin ligt op of onder het lichaam en is als reliëf zichtbaar (stippellijn). Van de tegenoverliggende borstvin is alleen de basis te zien. 4. De hypocercalc staartvin met aan de staartpunt kleinere dicht tegen elkaar liggende schubben. Bij 5 zijn waarschijnlijk de resten van de korte staartlob te zien. 6. Hier is een baan zichtbaar met een opmerkelijk blekere kleur, die loopt van borstvin 3 tot aan de punt van de staart waar een versmalling is te zien. Mogelijk gaat het hier om een aanwijzing van chorda dorsalis (ruggest reng). De chorda was bij thelodonten nog niet vervangen door wervellichamen, maar was een stevigheidsstreng van kraakbeen waar de spieren omheen lagen. Tijdens de inbedding van het dier zou het voorste deel van de chorda richting borstvin 3 kunnen zijn verschoven. Krimp van het dier na het doodgaan zou een andere verklaring kunnen zijn voor de kromming. Aan de basis van borstvin 2, ligt dicht tegen elkaar een aantal ovaal/ronde structuren, die naar de kop toe vager worden. Wijzen deze structuren op het kieuwsysteem waarvan nog zo weinig bekend is? Bijvoorbeeld de kieuwzakjes? De beschermde Birk Knowes Jamoytius ontsluiting staat erom bekend, dat fossielen hier zeer gedetailleerd, waarbij zelfs weke delen, bewaard zijn gebleven.

afval) en kleine organismen als voedsel tot zich hebben genomen. Als thelodonten inderdaad, zoals wordt vermoed, een afgeplatte kop-borst hebben gehad, dan zou dat kunnen duiden op een bentische (op de bodem) levenswijze. De hypocercle staart zou echter voor een snelle opwaartse druk hebben kunnen zorgen, zodat ook wat hogere delen van het water tot hun biotoop konden behoren. Gezien hun lichaamsbouw en de beweeglijke huidbedekking, moeten het vrij goede zwimmers geweest zijn. Toch zullen ze weleens ten prooi zijn gevallen aan eurypteriden, de rovers uit die tijd, die in dezelfde afzettingen kunnen worden aangetroffen. Dit op grond van coprolietachtige kalkconcreties (met kalklaagjes overdekte uitwerpselen), die massa's thelodonteschubben kunnen bevatten (Rolfe, 1973).

De ogen bevonden zich opzij aan de voorzijde van de kop. Aanwijzingen voor dergelijke 'ogen' verschijnen als donkere plekken aan weerszijden van het kopgedeelte. Traquair (1905) beschreef ze als donkere ringvormige verkleuringen van de schubben. In het centrum zijn de schubben dan wat lichter van kleur. Ook zijn er geheel donkere ronde plekken waargenomen. De auteur denkt dat genoemde donkere plekken zelf zijn, maar de overblijfselen van een verkoolde kraakbeenring (sclerotisch kraakbeen) die de oogbol ondersteunde. Een andere mogelijkheid is, dat de oogbal in een komvormig lichaam van kraakbeen lag en de verkoolde resten daarvan de schubben donkerder hebben doen kleuren. De eerder vermelde aangepaste schubben rond de ogen van *Phlebolepis*, zijn voorzover de auteur bekend, nooit bij de Schotse thelodonten waargenomen. De mogelijkheid bestaat natuurlijk, dat het uniforme voorkomen van de intacte thelodonten zich niet tot in alle details uitstrekte. De plaats van de neusopeningen en een aanwijzing voor het pineale orgaan, zijn onbekend. De ligging van de mond is wel bekend, maar niet de vorm en de grootte ervan. Miles (1971, pag. 54) geeft de voorkeur aan een horizontale spleet en Ritchie (1968) gelooft in een vooraan in de kop gelegen spleetvormige opening. Hij vermeldt een rand van kleine ronde schubben langs het voorhoofd van *Phlebolepis*. Het is waarschijnlijk dat deze rand de boven- en ondergrens van de mondopening vormde, aldus Ritchie.

#### Opmerkelijke thelodont

Tijdens een bezoek in 1987 aan een ontsluiting met het predikaat: Gebied

van Bijzonder Wetenschappelijk Belang, gelegen in het mooie Hagshaw heuvelland van Zuid Schotland (Boven-Siluur, Rolfe, 1962), vond de auteur een drie centimeter lange juveniele *Logania*. Op het eerste gezicht leek dit exemplaar niet veel nieuws te beloven. Onder water of in alcohol werden er echter een aantal interessante de-

immers invallen. Hoe komt het nu, dat deze kleine thelodont zowel de mondopening als aanwijzingen voor de ogen toont? Meestal immers, zijn deze organen door compactie van de schubben als gevolg van diagenetische (omzetting van gesteente) processen verloren gegaan. De kleine ovale schubben van het kop-borststuk



Fig. 6a Een onder water gemaakte foto van *Logania taiti* (Lengte 3 cm), uit de Hagshaw Hills in Schotland.

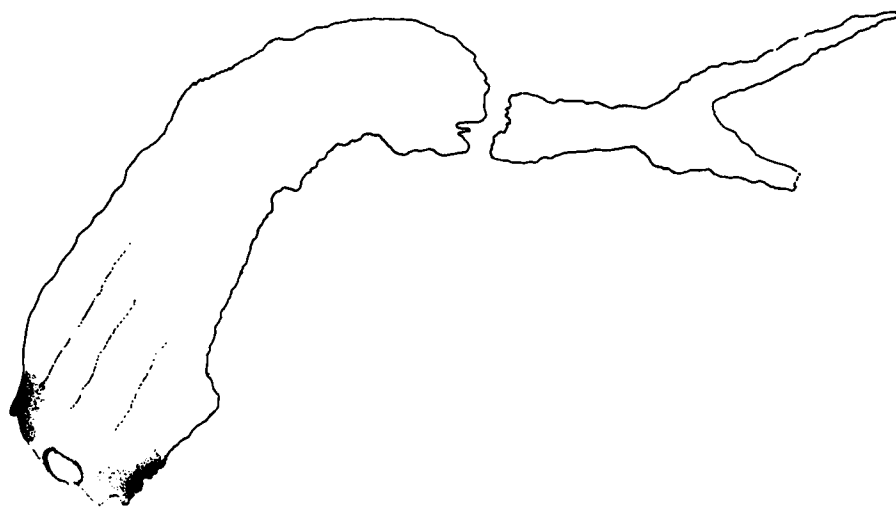


Fig. 6b. Een omtrektekening van fig. 6a. met indicaties van de 'ogen' en de vorm van de mondopening.

tails zichtbaar (fig. 6a en 6b). Niet alleen is de plaats van de ogen door donkere plekken aangegeven, maar vooral verrassend was dat de vorm van de mondopening zichtbaar werd!. Deze blijkt cirkelvormig te zijn. De mondrand bestaat uit kleine schubben die stellig op hun plaats werden gehouden door een ondersteuning van ringvormig kraakbeen. Zonder deze ondersteuning zou de mondopening

zijn, met uitzondering van enkele rijen, in de niet al te fijnkorrelige siltsteen minder goed bewaard gebleven. Dit in vergelijking met de grote ovale tot langwerpige schubben van de romp en staart. Hierdoor zijn de verkoolde resten van de kraakbeenondersteuning van ogen en mond zichtbaar geworden. Door het ondersteunende kraakbeen van de mond zijn de schubben van de mondrand op hun plaats

gebleven. De gedachte van Ritchie, dat de mondrand uit kleine schubben heeft bestaan, blijkt dus juist. De vorm van de mond is echter anders: Het blijkt geen spleet te zijn, maar cirkelvormig. Schrijver dezes is niet de enige die tot de conclusie is gekomen dat het hier om een interessante vondst gaat. Dr. Peter Forey (British Museum of Natural History in Londen), gespecialiseerd in Vroeg-Paleozoïsche vissen, heeft de Logania nader bekeken en ziet geen andere mogelijkheid dan dat het cirkelvormige lichaam de vorm van de mond is. Ook mevr. Dr. S.M. Andrews (Royal Scottish Museum in Edinburgh), eveneens gespecialiseerd in Paleozoïsche vissen, is na het zien van een foto van het exemplaar, dezelfde mening toegedaan. De thelodont bevindt zich op dit moment in het British Museum of Natural History in Londen.

### Verwantschap met andere Agnatha?

Valt er aan te tonen dat thelodonten verwant zijn aan een andere groep vissen?

Door de aanwijzingen van een cirkelvormige mond rijst het vermoeden dat thelodonten tot de agnathen gerekend dienen te worden. Er zijn overeenkomsten te noemen met andere, fossiele en recente agnathen, maar of daar veel waarde aan moet worden gehecht lijkt twijfelachtig. Het voornaamste punt van verschil is wel het huidskelet van de thelodonten. Daar we van de inwendige structuren zo goed als niets weten, vallen deze buiten beschouwing. Toch is er een groep agnathen, de Heterostraci (Grieks heteros = verschillend of anders; ostrakon = pantser, scherf), die een ogenschijnlijk belangrijk punt van overeenkomst hebben met de thelodonten. Naast de opzij van de kop geplaatste ogen, zoals bij de thelodonten, hebben ze een uitwendig skelet met een bovenlaag van tandbeen dat bij bepaalde soorten uit knobbeltjes bestaat. Die tandbeeknobbeltjes zijn aan de basis ingesnoerd en tonen

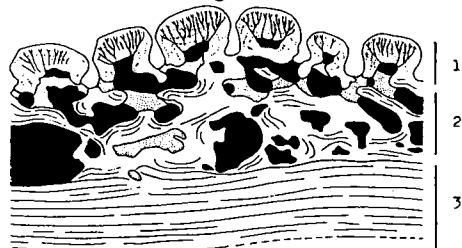


Fig. 7. Doornede van en huidplaat met volledig ontwikkelde oppervlakte (1), midden (2) en basale lagen (3) van *Lampraspis tuberculata*, Denison, Heterostraci. De oppervlaktelaag toont de tandbeeknobbeltjes met een insnoering aan de basis en de pulpholte (x38). Naar Denison, 1973.

veelal een pulpholte waarmee ze op thelodonteschubben lijken (fig. 7). De meningen over de betekenis van die gelijkenis zijn verdeeld. Ørvig (1977) is van mening dat huidtandjes, (wat thelodonteschubben eigenlijk zijn) die hij odontodes noemt, de eerste vormen vertegenwoordigen van een uitwendig skelet bij vertebraten. Turners hypothese is, dat thelodonten een aftakking zijn van een Heterostraci-achtige vis uit het Ordovicium. De onder het tandbeen gelegen beenlagen zouden dan in de loop der tijd zijn.

In elk geval lijkt het erop dat thelodonten en heterostraciïden nauwer met elkaar verwant zijn dan met de andere agnathen.

### Verwantschap met de Gnathostomata?

De kloof met deze groep vormen de kaken, of beter gezegd, het ontbreken ervan. Er wordt verondersteld, dat de kaken uit de eerste kieuwboog van een kaakloze voorouder zijn ontstaan. Tot nu toe is echter geen fossiele of recente agnaath bekend die daar voor in aanmerking zou komen. Miles (1971, pag.4): 'Het cruciale punt is, dat agnathen en gnathostomen uiteenlopend zijn gespecialiseerd. Dit wordt goed aangetoond door de kieuwen die zich bij de agnathen aan de binnenkant van de kieuwbogen bevinden en bij de gnathostomen aan de buitenkant daarvan. Daar het onwaarschijnlijk is, dat de ene situatie is voortgekomen uit de andere, schijnt het dat de agnathen niet de voorouders van gnathostomen kunnen zijn geweest en daarom moeten de twee hoofdgroepen bij de vertebraten uit een gemeenschappelijke voorouder zijn voortgekomen en van gelijke ouderdom zijn'. Het bovenstaande wordt helaas niet door vondsten bevestigd, want de tot nu toe oudste resten van agnathen, huidplaatjes van heterostraciïden (Repetski, 1978), zijn uit afzettingen afkomstig die in het Boven-Cambrium zijn gevormd, terwijl de oudste resten van gnathostomen uit het Onder-Siluur stammen.

Mogelijk is, dat de 'eerste' gnathostomen nog niet gevonden zijn. Ze konden in een omgeving hebben geleefd die fossilisatie niet toestond of bepaalde fossiele visresten zijn niet als die van gnathostomen herkend. Dit lijkt echter minder waarschijnlijk. Naast genoemde kaken en kieuwen, zijn er veel meer verschillen op te noemen. Kort gezegd kan worden gesteld, dat er sprake is van een flinke kloof tussen de agnathen en gnathostomen als een eventueel verwantschap moet worden aangetoond. Er is echter een opvallende

overeenkomst met een hoofdgroep binnen de gnathostomen. De gnathostomen zijn in twee hoofdgroepen verdeeld, namelijk de Osteichthyes of beenvissen en de Chondrichthyes of kraakbeenvissen. Met kraakbeenvissen worden haaien, roggen en draakvissen bedoeld. Zij hebben in tegenstelling tot de beenvissen een inwendig skelet van kraakbeenweefsel dat echter kan verkalken. Zo verkalken de wervellichamen van de meeste Neoselachii (moderne haaien, waar alle nu levende haaien toe worden gerekend) geheel of gedeeltelijk. Been schijnt nooit een belangrijke rol te hebben gespeeld in hun lichaamsstructuur, maar de kraakbeenvissen hebben daarentegen wel de mogelijkheid dit weefsel te vormen (Zangerl, 1981). Nu hebben alle Neoselachii en bepaalde Paleozoïsche en Mesozoïsche soorten, een huidbedekking van placoïde schubben die een opmerkelijke gelijkenis vertonen met de placoïde schubben van thelodonten. Welke overeenkomsten zijn er te constateren?

a) Allereerst ontogenetisch (vergelijk fig. 10 en fig. 4).

b) Zowel bij kraakbeenvissen (voor het gemak als haaien aangeduid, omdat bij de meeste soorten uit die groep, zowel fossiel als recent, huidtandjes een belangrijke rol hebben gespeeld als huidbedekking) als thelodonten, verschillen de schubben, naar de plaats op het lichaam, in vorm.

c) Zij hebben beide de mogelijkheid om aangepaste schubben te produceren.

d) Bij haaien met het placoïde schubtype en thelodonten is er sprake van een schub-vervangingsproces gedurende het hele leven.

e) De bouw en de weefselstructuur van de schubben vertonen overeenkomsten.

De gemeenschappelijke ontogenetische, morfologische en histologische kenmerken, schijnen alleen bij haaien met het placoïde schubtype en bij thelodonten voor te komen.

### Vingervormige elementen op de huid

Er zijn echter een paar verschillen op te noemen tussen haaien met placoïde schubben en thelodonten:

1) Haaieschubben bezitten halsporiën (fig. 8 en 2a)

2) Thelodonten hebben die halsporiën niet, maar wel een schubbasis die bij bepaalde soorten veel complexer is als die van haaien.

3) De kronen en een deel van de hals, zijn bij de meeste haaien met een dunne emailachtige laag bedekt. Deze

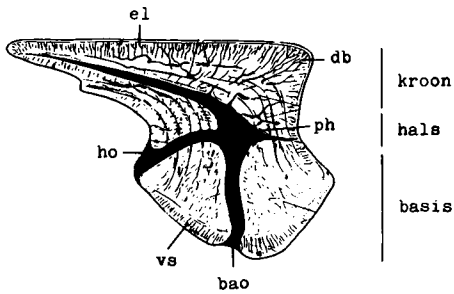


Fig. 8. Een placoïde schub (doorsnede) van *Egestolepis grossi*, een kraakbeenvis, met openingen aan de hals en basis. Beide kunnen, bij het ouder worden, dichtgroeien. bao = basale opening; db = dentinebuisjes; el = email-achtige laag; ho = halsopening; ph = pulpholte; vs = vezels van Sharpey, (x93). Naar Karatajute-Talimaa, 1973.

wordt door enkele auteurs vitrodentine genoemd en schijnt niet bij thelodonten voor te komen (Turner, 1976; Gross, 1967). Reif (pers. med., 1989) zegt echter dat thelodonteschubben eigenlijk opnieuw, maar nu met behulp van een raster electronen-microscop bekeken moeten worden om te zien of die emallaag wel dan niet aanwezig is. Er moet vermeld worden, dat niet alle haaien een huidbedekking hadden van placoïde schubben die, na een bepaalde ontwikkeling, uitvielen om daarna te worden vervangen door nieuwe. Dit schubtype wordt aangeduid met 'het niet-groeiende type'. Tijdens het Mesozoïcum en Paleozoïcum leefden er ook haaien met schubben die worden aangeduid met het 'groeiende type'. Deze dieren hadden huidtandjes of huidstekels (lepidomoria, odontodes) die met elkaar konden fuseren tot vingervormige elementen op de huid (fig. 9). De individuele huidtandjes bestaan ook uit een kroon, hals, basis, halsporie, pulpholte en een opening onderaan de basis.

Er wordt aangenomen, dat de lepidomoria een 'oertype' vertegenwoordigen en de placoïde schubben ervan zijn afgeleid. De gefuseerde lepidomoria

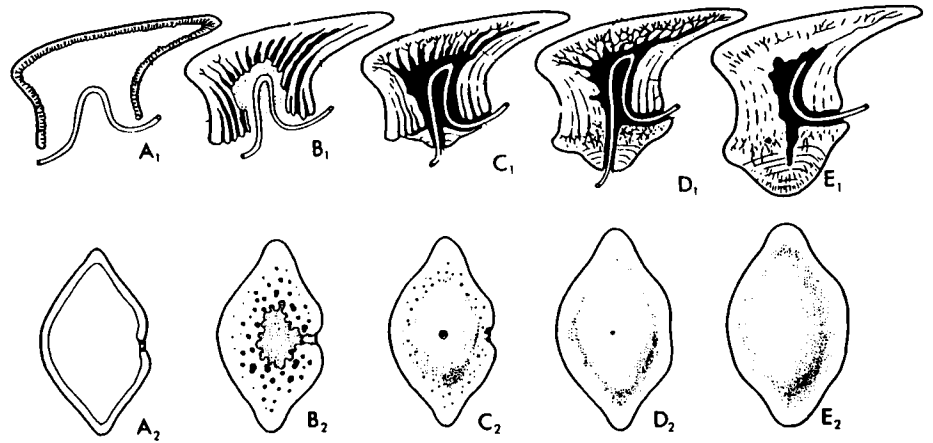


Fig. 10. Ontogenetische ontwikkeling van een placoïde schub bij *Egestolepis grossi* in doorsnede (boven) en basaal gezien (onder). Ook hier eerst de vorming van de kroon en hals gevolgd door de basis. De openingen aan basis en hals dienen als toegang voor bloedvaten en zenuwen zoals in A1 t/m E1 wordt getoond. Bij A2 t/m D2 vernauwt de basale opening zich en is bij E2 geheel gesloten. Naar Karatajute-Talimaa, 1973.

ria varieerden in grootte en gecompliceerdheid naar de plaats op het lichaam. Bij thelodonten heeft het geslacht Lanarkia stekelvormige huidtandjes die op de lepidomoria lijken. Alleen de halsporie ontbreekt en fusie is niet waargenomen. Samengevat zijn er de volgende haaieschubben waargenomen:

- Placoïde schubben van het niet-groeiende type.
- Schubben van het groeiende type, die wel of niet na een bepaald stadium toch uitvallen (Reif, 1978).
- Tenslotte, om het beeld volledig te maken, leefden er haaien met een huidbedekking van groeiende en niet groeiende schubben en geslachten die secundair een naakte of bijna naakte huid hadden ontwikkeld. Nog niet zo lang geleden werd aangenomen, dat haaien met het groeiende schubtype er eerder waren dan die met het 'niet groeiende' type, waar o.a. de Neoselachii onder vallen. Het is dan ook aannemelijk, dat de placoïde schubben zijn afgeleid van de lepidomoria, die als een eenvoudige versie van de placoïde schubben kunnen worden gezien.

Verder zou er sprake zijn van een tijds-hiaat tussen het voorkomen van thelodonten (Ordovicium-Devoon) en haaien met placoïde schubben (Trias-heden). Dat beeld is echter door het werk van micropaleontologen drastisch veranderd. De oudste tot nu toe beschreven haaieschubben komen nu uit het Boven-Siluur van Tuwa (USSR) (*Egestolepis grossi*, Karatajute-Talimaa, 1973). Het betreffen onmiskenbaar placoïde 'niet-groeiende' schubben (fig. 8 en 10). Er zijn schubben bekend van nog oudere Ondersilurische haaien (Turner, pers. med., 1989). Het is mogelijk, dat de placoïde schubben uit de lepidomoria zijn ontwikkeld, maar gefuseerde lepidomoria verschenen pas in het Laat-Paleozoïcum. Tandens van Silurische haaien zijn niet aangetroffen. Dat wil zeggen dat ze nog gevonden moeten worden, of hun tanden zijn niet te onderscheiden van de slijmvliesstandjes in de mondholte waar ze schijnbaar uit zijn voortgekomen. Haaietanden zijn in structuur homolog aan hun schubben of huidtandjes. Het zijn eigenlijk aangepaste huidtandjes die ook aan een voortdurend vervangingsproces onderhevig zijn. De oudst bekende haaietanden zijn in afzettingen uit het Onder-Devoon aangetroffen (Turner, 1985).

### Verwantschap met kraakbeenvissen?

Op grond van bovenstaande overeenkomsten is een aantal deskundigen, waaronder Turner, dat het mogelijk acht dat de Thelodonti een zuster-groep vormen van de Chondrichthyes of kraakbeenvissen. Dit houdt in, dat beide groepen één of meerdere kenmerken bezitten die alleen voor thelodonten en kraakbeenvissen gelden.

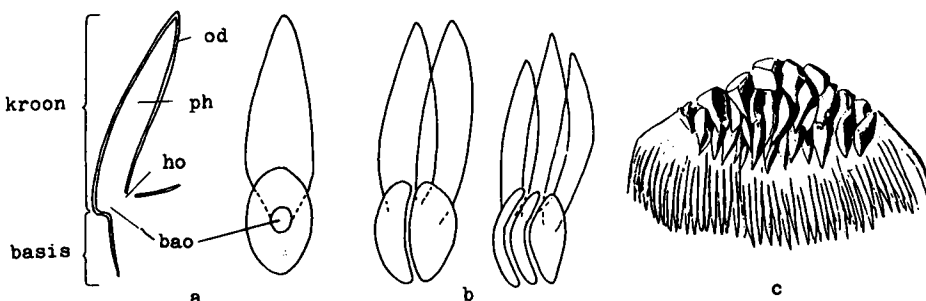


Fig. 9. Doorsnede van een lepidomorium (a); enkele gefuseerde lepidomoria (b); een complexe schub van vele gefuseerde lepidomoria (c). od = orthodontine; ph = pulpholte; ho = halsopening; bao = basisopening. (Sterk vergroot). Naar Zangerl, 1981.



Deze gemeenschappelijke schubkenmerken zijn hierboven besproken. Verder betekent het dat ze een gemeenschappelijke voorouder hebben gehad en zijn dus van gelijke ouderdom. Dit komt ongeveer overeen met hun eerste tot nu toe bekende voorkomen: De oudste thelodonteschubben zijn namelijk uit het Boven-Ordovicium gedateerd, terwijl de oudste resten van kraakbeenvissen uit het Onder-Siluur stammen. Ondanks de beschreven schubgelijkenissen moet er toch rekening gehouden worden met een andere mening. Janvier (1981) stelt, net als Ørvig, dat de placoïde schubben of huidtandjes van thelodonten een kenmerk van primitieve vertebraten waren. Thelodonten kunnen daarom als een groep beschouwd worden, waarin enige van de andere grote visgroepen, zowel agnathen als gnathostomen, hun wortels vinden.

Als voorbeeld nemen we de Heterostraci die eerder in verband met thelodonten zijn genoemd. In de lijn van deze hypothese wordt dan aangenomen, dat de Heterostraci van een thelodontachtige voorouder met tandbeenweefsel af moet stammen. De beenlagen, die zich onder de tandbeenknobbeltjes bevinden, zouden dan in de loop der tijd zijn ontwikkeld. (Dit in tegenstelling tot de vermelde hypothese van Turner, die de ontwikkeling net andersom stelt!). We moeten hierbij dan wel verder in het Cambrium terug, want de oudst bekende huidplaatjes met beenweefsel van Heterostraci stammen uit het Boven-Cambrium. De overeenkomsten tussen thelodonte- en haaieschubben betekenen op grond van deze gedachte een gedeeld primitief kenmerk en hoeft daarom niet op een (nauwe) verwantschap te duiden.

Tenslotte de veronderstelling dat kraakbeenvissen hun oorsprong in een bepaalde thelodont vinden. Omdat we van inwendige structuren weinig of niets weten en er slechts vijf intacte soorten bekend zijn, kunnen thelodonten wel of niet de mogelijkheid hebben geboden tot de ontwikkeling van een kaakdragende vis. Bovenstaande hypothese stelt dat thelodonten die mogelijkheid wel boden. Om genoemde veronderstellingen een concreter aanzien te geven, is meer en bij voorkeur zo compleet mogelijk, materiaal nodig. Complete fossiele haaïen en thelodonten zijn echter schaarse vondsten. Zo nu en dan worden er toch spectaculaire vondsten gedaan zoals bijvoorbeeld intacte haaïen uit het Boven-Devoon (V.S.) en in 1982 zijn bijzonder gedetailleerd be-

waard gebleven haaïen en draakvissen in Bearsden (Carboon, Schotland) bij toeval ontdekt. Totdat er meer materiaal voorhanden komt zullen thelodonten wel hun raadselachtige karakter houden. Gezien het bovenstaande en het feit dat, voorzover nu bekend, placoïde schubben tijdens het Paleozoïcum alleen bij thelodonten en kraakbeenvissen zijn aangetroffen, valt de mogelijkheid niet uit te sluiten dat thelodonten en kraakbeenvissen aan elkaar verwant zijn.

### Dankwoord

De auteur dankt hierbij: Dr. W.D.I. Rolfe, Keeper of Geology, Royal Museum of Scotland te Edinburgh en Dr. Isaac Isbrücker van het Instituut voor Taxonomische Zoölogie te Amsterdam voor het laten overkomen van een interessante thelodont uit Schotland. Dr. Isbrücker wordt tevens zeer bedankt voor het doornemen van de tekst op viskundig gebied en de getoonde gastvrijheid. De heer Maarten van den Bosch, verbonden aan het Nationaal Natuurhistorisch Museum in Leiden dient vermeld te worden, want hij heeft de auteur op de schubgelijkenissen tussen haaïen en thelodonten opmerkzaam gemaakt. Cees Laban, redacteur van Grondboor en Hamer en Dr. Han Nijssen, hoofd van de Afdeling Vissen van het Instituut voor Taxonomische Zoölogie voor hun medewerking die heeft bijgedragen aan de totstandkoming van dit artikel. Theo M.G. van Kempen, Vrije Universiteit te Amsterdam, heeft de tekst kritisch doorgenomen. Zijn waardevolle opmerkingen zijn in het artikel opgenomen. Tenslotte Dr. Peter Forey, British Museum of Natural History te Londen voor de leerzame gesprekken over de fascinerende vissenwereld uit het Paleozoïcum.

### Summary

Thelodonts are considered to be an enigmatic group of jawless fishes. An attempt has been made to draw a picture on the basis of relevant literature and intact specimen from the author's collection. A juvenile *Logania* is discussed showing the circular shape of the mouth. Remarks are made on the flexibility with regard to scale-size reduction on the pectoral and tailfins. A well preserved large *Thelodus* borrowed from the Royal Museum of Scotland, is described concerning possible indications of the branchial structure. Finally the striking similarities between thelodont and 'shark' scales with three possibilities as to phylogenetic ancestry: 1) Thelodonts being the sister group of chondrichthyans.

- 2) Thelodonts and chondrichthyans sharing a primitive character which does not have to suggest a relationship.
- 3) Thelodonts being ancestral to chondrichthyans.

### Literatuur

- Denison, R.H., 1973: Growth and wear of the shield in Pteraspidae (Agnatha). *Palaeontographica (A)*, 143, 1-10.
- Gross, W., 1967: über Thelodontier-schuppen. *Palaeontographica (A)* 127, 1-67.
- Halstead, L.B. and Turner, S., 1973: Silurian and Devonian agnathans. In: Hallam ed., *Atlas of Palaeobiogeography*, 67-79, Amsterdam.
- Janvier, P., 1981: The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil 'Agnathans'. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1 (2) 121-159.
- Karatajute-Talimaa, V.N., 1973: *Elegestolepis grossi* gen. et sp. nov., ein neuer Typ der Placoïdschuppe aus dem obern Silur der Tuwa. *Palaeontographica (A)* 143, 35-50.
- Märss, T., 1979: Lateral line Sensory System of the Ludlovian thelodont *Phlebolepis elegans* Pander. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised* 28 (Geol.3), 108-111. (In het Russisch met een samenvatting in het Engels).
- Moy-Thomas, J.A. & Miles, R.S., 1971: *Palaeozoic fishes*, 2nd. ed. London.
- Ørvig, T., 1977: A survey of odontodes ('dermal teeth') from developmental, structural, functional and phyletic points of view. In: Andrews, S.M., Miles, R.S. and Walker, A.D. (eds.), *Problems in Vertebrate Evolution*, Linn. Soc. London.
- Reif, W.E., 1978: Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Paläont. Z.* 1/2, 110-128.
- Repetski, J.E., 1978: A fish from the Upper Cambrian of North America. *Science, Washington*, 200, 529-532.
- Ritchie, A., 1968: *Phlebolepis elegans* Pander, an Upper Silurian thelodont from Oesel, with remarks on the morphology of thelodonts. In Ørvig, T. (ed.), *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*, 82-88. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- Rolfe, W.D.I., 1962: The geology of the Hagshaw Hills Silurian inlier, Lanarkshire. *Trans. Edinburgh Geol. Soc.*, 18: 240-269.
- Rolfe, W.D.I., 1973: In Bluck, B.J. ed. *Geology of the Glasgow district, Excursion 14 and 15*. Glasgow.
- Stensiö, E.A., 1964: Les cyclostomes ou ostracoderms. In Piveteau, J. *Traité de Paléontologie*, 4 (1), 96-383. Paris.
- Tarlo, L.B.H., 1967: The Fossil Record, Chapter 25, Agnatha. *Geological Society of London*
- Traquair, R.H., 1905: Supplementary report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Upper Silurian rocks of Scotland. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 40, 879-888.
- Turner, S., 1976: Thelodonti, Agnatha. *Fossilium Catalogus* 1: Animalia, pars 122, 1-35.
- Turner, S., 1982: A new articulated thelodont (Agnatha) from the Early Devonian of Britain. *Palaeontology*, vol. 25, part 4, 879-889.
- Turner, S., 1985: Remarks on the early history of chondrichthyans, thelodonts and some 'higher elasmobranchs'. *New Zealand Geological Survey Record* 9, Homibrook Symposium Extended Abstracts.
- Turner, S., 1986: *Thelodus Macintoshi* Stetson 1928, the largest known thelodont (Agnatha: Thelodonti). *Breviora* 486.
- Zangerl, R., 1981: *Handbook of Paleichthyology*, volume 3A: Chondrichthyes I, Stuttgart, New York.

