

SUMMARY

Otoliths are the ear-bones of fishes. As fossils they are only known in the sub-class Teleostei (class Osteichthyes). Originating from the Upper-Jura the Teleostei develop quickly in the Cretaceous. From Upper-Cretaceous to recent times they are the main constituent of the fish-fauna. Nowadays they have reached the height of their development.

Otoliths are the best remains to base systematics of fossil Teleostei on and also for quantitative analyses, mainly because of the fact that other remains are much more seldom found.

The balancing-organ consists of three bended canals, each discharging by means of a widening (ampulla) into the utriculus. Under the utriculus lies the sacculus, which has a recess (lagena). Utriculus, sacculus and lagena all contain an ear-bone, called respectively asteriscus, sagitta and lapillus (see fig. 1). Almost only the sagitta is found as a fossil, being ordinarily the larger one. By means of the otoliths the fish can determine its linear acceleration.

The outline of an otolith is in most cases more or less circular or oval, sometimes with protuberances. The margins are smooth, knotted or dentate. The less recognizable outside can bear tubercles which can be strongly marked or weakly developed. The inside is the most important. The so-called sulcus acusticus (see fig. 2) is very characteristic. The outline is also important for determination. Sometimes there can be difficulties because of the fact that the limits of variability are not satisfactorily known.

About the way of life of tertiary fishes we can get much information by studying the recent representatives of the same group. Of course great care must be taken when making comparisons.

A separation of the habitat is possible after:

1. way of life: pelagic (nocton or plancton) and benthonic
2. sea-depth: litoral, sublitoral, bathyal and abyssal
3. climate: tropic, subtropic, temperate, boreal and arctic.

In one sample usually the remains are found of fishes from several habitats (thanatocoenosis or dead community). This contains autochthon and allochthon elements. The original habitat can usually be found by means of the thanatocoenosis. Otoliths can have great stratigraphical importance in the Kenozoicum for fishes are mainly pelagic and therefore have a wide horizontal dispersion. Moreover their evolution-speed is rather high, so that they have a small vertical range. In consequence of their small size they are easily obtainable from bore-samples.

Dit artikel wil een antwoord geven op de in hoofde gestelde vraag, als inleiding op toekomstige publicaties over deze fossielen. De onbekendheid met deze groep, niet alleen bij vele werkgroepsleden, maar zelfs bij vele beroeps-palaeontologen, rechtvaardigt een dergelijke inleiding.

1. Plaats in de systematiek

Otolieten zijn gehoorbeentjes van vissen. Fossiel zijn ze alleen bekend van de Teleostei, een sub-lasse van de klasse der Osteichthyes (beenvissen), één der vier klassen van het phylum der Pisces (vissen). Haaien en roggen, behorend tot de klasse der Chondrichthyes (kraakbeenvissen) hebben b.v. ook otolieten, maar deze zijn fossiel nog niet gevonden.

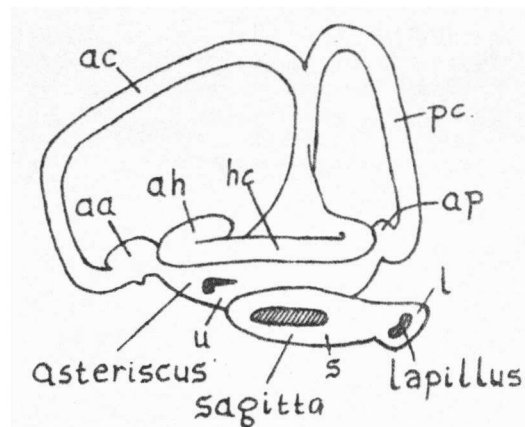
De Teleostei komen in de Boven-Jura voor het eerst voor; in het Krijt maken ze een steeds snellere ontwikkeling door, zodat ze vanaf het Boven-Krijt zelfs het hoofd-

bestanddeel vormen van de visfauna. In het Tertiair gaat dit proces nog steeds door; alle andere visgroepen komen steeds meer op de achtergrond. In de recente fauna staan de Teleostei op het hoogtepunt van hun ontwikkeling.

2. Andere resten van fossiele Teleostei

Veel minder frequent dan otolieten worden werveltjes en tandjes gevonden. Andere overblijfselen zijn nog veel zeldzamer en complete visskeletten zijn bijna steeds unica. Vooral wervels, maar ook tanden hebben bovendien nog het nadeel dat ze meestal moeilijk determineerbaar zijn, vooral als er geen heel skelet bekend is. Tenslotte zijn zeer veel Teleostei niet in het bezit van (fossiliseerbare) tanden. Het bovenstaande maakt duidelijk dat otolieten de beste overblijfselen zijn om de systematiek van de fossiele Teleostei op te baseren én om tellingen mee te verrichten.

3. Anatomie van het evenwichtsorgaan



AFB. 1. HET LINKEREVENWICHTSORGAAN VAN EEN DER TELEOSTEI, NAAR ROMER, BLZ. 485, 1963. VERKLARING DER AFKORTINGEN IN DE TEKST.

Om de bouw van de otoliet en zijn relatie met het omliggende orgaan te begrijpen, volgt eerst een bespreking van dit evenwichtsorgaan (afb. 1).

Het evenwichtsorgaan bestaat uit drie gebogen kanalen, een voorste (AC), een horizontaal (HC) en een achterste (PC) kanaal. Deze kanalen monden uit in één vliezig zakje, de utriculus (U). Bij deze uitmonding zijn ze verwijd tot een ampulla (AA, AH en AP), waarin zich op een gemeenschappelijke verhoging zintuigharen bevinden. Deze haren gaan bewegen, zodra de vloeistof waarmee het gehele orgaan is gevuld, gaat stromen.

Als de vis zich gaat bewegen zal de vloeistof op de oude plaats willen blijven, waardoor zij ten opzichte van het bewegende dier gaat stromen.

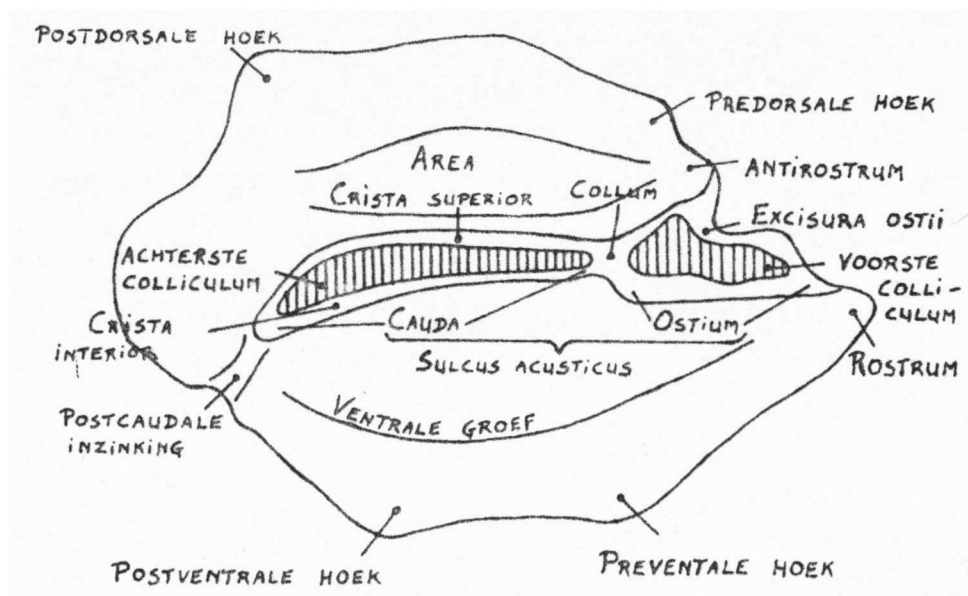
Onder de utriculus (U) bevindt zich de sacculus (S), een tweede zakje met een uitstulping, die lagena (L) genoemd wordt. Sacculus plus lagena groeien bij zoogdieren uit tot het z.g. slakkehuis, wat bij deze dieren het gehoororgaan vormt. Een specifiek gehoororgaan heeft een vis dus nog niet. Zij hebben echter een andere methode ontwikkeld om te horen (zie b.v. Romer, 1963, pp. 484 e.v.).

Wat voor ons nu het belangrijkste is, zijn de otolieten, de gehoorsteentjes (eigenlijk: evenwichtssteentjes). Zowel de utriculus als de sacculus en de lagena bevatten ieder een gehoorsteentje, zodat elke vis zes otolieten heeft. Zij worden respectievelijk asteriscus, sagitta en lapillus genoemd. Fossiel worden bijna uitsluitend de sagitta's teruggevonden, die zich in de sacculus bevinden. Bij de Teleostei zijn ze zo groot, dat ze bijna de gehele sacculus vullen. De twee andere zijn meestal veel kleiner en worden (misschien door hun geringe grootte) vrijwel nooit gevonden.

De otolieten zweven in de vloeistof. Wanneer de vis b.v. vooruit gaat zwemmen, dan zullen de otolieten op hun plaats willen blijven, waardoor ze tegen de achterkant van de zakjes drukken. Zintuigharen geven deze prikkels door naar de hersenen. Met de otolieten kan de vis dus zijn lineaire versnelling en helling bepalen.

4. Bouw van de otoliet (sagitta)

Elke beenvis heeft twee sagitta's, een linker en een rechter. De algemene bouw is steeds dezelfde. De omtrek is meestal ovaal tot rond, soms zijn er duidelijke uitsteeksels. De randen kunnen glad, knobbelig of getand zijn.



AFB. 2. BINNENZIJDE VAN EEN LINKER OTOLIET.
 NAAR CHAINE & DUVERGIER, BLZ. 47, 1934 EN
 W. WEILER, BLZ. 10, 1942.

De buitenkant (de van de hersenen afgekeerde zijde) is het minst determinatief. Deze is meestal convex, maar kan ook vlak of concaaf zijn. Deze zijde is bezet met knobbeltjes, die zeer geprononceerd kunnen zijn; vaak zijn ze zwak ontwikkeld of ontbreken zelfs geheel. In dit laatste geval zijn soms de jaarringen te zien. Binnen één soort zijn geheel gladde en knobbelige exemplaren mogelijk, b.v. bij *Gadus friedbergi* (Ch. & Duv.), de meest algemene beenvis in het Anversien en de Reinbek-Stufe. Beter zijn de jaarringen te zien als we een overlangse doorsnede maken door de otoliet. Deze ringen ontstaan doordat er seizoenswisselingen zijn. Door een verschil in kleur zijn ze gemakkelijk van elkaar te onderscheiden. De in voorjaar en zomer afgezette kalklaag is licht van kleur, terwijl die welke in najaar en winter wordt gevormd donker gekleurd is. Gedurende het gehele leven van de vis gaan deze vormingen door, zodat door middel van de jaarringen de leeftijd van de vis bepaald kan worden.

De binnenzijde van de otoliet is het belangrijkste gedeelte. Deze zijde is meestal vlak, soms convex, maar nooit concaaf. Op afb. 2 vindt U de termen voor de aparte

delen van de otoliet. De over de lengterichting verlopende gleuf, de sulcus acusticus, is het meest karakteristiek. Ook de omtrek is belangrijk voor de determinatie, uitgezonderd de variabele ostiaalrand.

De variatiebreedte per soort van de diverse onderdelen van de otoliet zijn nog niet voldoende bekend, waardoor determinatiemoelijkheden soms onvermijdelijk zijn.

5. Faciesbepaling.

Omdat de Tertiaire visfauna grotendeels genera omvat die tegenwoordig nog voorkomen, kunnen we over de leefwijze van deze dieren toch heel wat te weten komen, door de vertegenwoordigers in de recente fauna te bestuderen. Dat bij vergelijking de grootste voorzichtigheid betracht moet worden is duidelijk, daar de voorouders niet dezelfde leefwijze gehad hoeven te hebben.

Een eerste scheiding in milieus kunnen we maken door de becnvissen in een pelagische (los van de bodem) en een benthonische (aan de bodem gebonden) groep te verdelen. De pelagische groep is te verdelen in nekton (zwimmers) en plan ton (zwevers). Ook is er een indeling mogelijk naar de diepte in litoraal (gebied tussen hoog- en laagwater), sublitoraal (van laagwaterlijn tot 200 m diepte), bathyaal (van 200 m tot 1000 m diepte) en abyssaal (onder 1000 m). Beide laatste worden wel samengevat in het oceanisch milieu (Brouwer 1959). Weiler (1942) gebruikt de term pelagisch o. de zeediepte aan te geven, ongeveer in plaats van sublitoraal. Dit geeft echter grote verwarring met de oorspronkelijke betekenis.

Natuurlijk is er ook een indeling mogelijk volgens het klimaat (temperatuur van het zee water) in tropisch, subtropisch, gematigd, boreaal en arctisch. Vele vissen komen in twee of meer van deze klimaatzones voor.

Bestuderen we een monster, dan zullen er resten van vissen in voorkomen afkomstig uit meer dan één milieu. Deze associatie of gemeenschap noemt men thanatocoenose (dode gemeenschap). Deze bevat elementen die ter plaatse hebben geleefd (autochtoon) en voor een deel ergens anders (allochtoon, elementen die getransporteerd zijn). Bovendien kunnen er resten in voorkomen, die verspoeld zijn uit oudere lagen (eveneens allochtoon). De thanatocoenose staat tegenover de biocoenose (levende gemeenschap), die meestal uitsluitend autochtoon is (Brouwer 1959).

Het oorspronkelijk milieu, dat weerspiegeld is in het sediment plus fossielinhoud, is meestal te bepalen aan de hand van de associatie. Vindt men b.v. in een monster een hoger percentage litorale elementen dan in een tweede monster, dan kan men in het algemeen concluderen, dat het in ondieper water is gevormd.

6 Stratigrafische waarde.

Otolieten kunnen grote waarde hebben als gidsfossilien. Vissen zijn grotendeels pelagisch en hebben dus meestal een grote horizontale verspreiding, wat een eerste vereiste is voor een gidsfossil. Bovendien moet een gidsfossil een zo klein mogelijk verticaal bereik hebben (d.w.z. kort geleefd hebben). Ook aan deze voorwaarde wordt redelijk voldaan, want de evolutiesnelheid is vrij groot.

Door hun geringe afmetingen zijn zij in tamelijk grote hoeveelheden en meestal gaaf uit boormonsters te verkrijgen. Dit laatste is des te belangrijker omdat bij de moderne boormethoden vrijwel geen macrofossielen in determineerbare toestand worden bovengebracht.

Door hun grote bloeitijd in het Kenozoicum kunnen zij in dit tijdvak van grote stratigrafische betekenis zijn.

Literatuur.

Brouwer, A., Algemene paleontologie. Zeist, 1959.

Chaine, J., & Duvergier, J., Recherches sur les otolithes des poissons. Etude descriptive et comparative de la Sagitta des Teleostéens - Act. Soc. Linn. Bordeaux, I, 86, pp. 5-256, 13 pl., 13 afb., Bordeaux 1934.

Posthumus, O., Bijdrage tot de kennis der Tertiaire vischfauna van Nederland. Oligocene én Miocene otolieten uit het Peelgebied en van Winterswijk - Verh. Geol. Mijnbouwk. Genootsch. Ned. & Kol., Geol. Ser., VII, pp. 105-142, Den Haag, 1923.

Romer, A. S., The vertebrate body. 3rd ed., Philadelphia - London, 1963.

Weiler, W., Die Otolithen des rheinischen und nordwestdeutschen Tertiärs - Abh. Reichamts f. Bodenforsch., N.F., 206, Berlin, 1942.