

OTOLIETEN

Pieter A. M. Gaemers.

Inleiding

De redactie van Afzettingen heeft me gevraagd om een inleidend artikeltje over otolieten te schrijven, omdat het al lang geleden is dat ik zo'n inleiding voor de leden van de WTKG geschreven heb (Gaemers, 1968) en er langzamerhand veel nieuwe leden zijn bijgekomen die dat artikeltje niet ter beschikking hebben.

Voor de Strandwerkgemeenschap (SWG) heb ik enige jaren daarna ook een dergelijk artikel geschreven (Gaemers, 1974), maar veel WTKG-leden zijn geen lid van de SWG. (Het is misschien nuttig om in dit verband te wijzen op het bestaan van de bibliotheek van de WTKG die beheerd wordt op het Natuurhistorisch Museum in Maastricht en waarvan door onze leden veel te weinig gebruik wordt gemaakt; zo is er bijvoorbeeld ook een ruilabonnement met de SWG). Een andere reden om weer eens een inleiding over otolieten te schrijven is de sterk toegenomen kennis op dit gebied, waaraan ook schrijver dezes zijn aandeel heeft bijgedragen.

Wat zijn otolieten?

Letterlijk uit het grieks vertaald betekent otoliet gehoorsteen. Ze komen voor bij vissen en bestaan voor ongeveer 90 à 99% uit calciumcarbonaat in de vorm van aragoniet; dit is een kristallijne vorm van kalk die onder normale atmosferische omstandigheden enigszins instabiel is, in tegenstelling tot de stabiele vorm calciet. Gehoorsteentjes worden nog al eens verward met gehoorbeentjes die bij zoogdieren voorkomen. Zoals de naam al zegt bestaan deze laatste uit bot; ze hebben evolutionair niets met otolieten te maken ook al bevinden ze zich eveneens in het gehoor-evenwichtsorgaan en hebben ze deels dezelfde functie. Ook inktvissen bezitten kleine kalklichaampjes in het gehoor-evenwichtsorgaan, welke statolieten genoemd worden. Hierover schreef G. C. Cadée in "Afzettingen" van november 1981.

Alleen bij de beenvissen zijn de otolieten zodanig goed ontwikkeld, dat ze grotere lichaampjes vormen die de mogelijkheid hebben om te fossiliseren. Ze variëren in grootte van minder dan een millimeter tot enkele centimeters. De meeste fossiele otolieten zijn minder dan één cm lang. Ook kraakbeenvissen (haaien en roggen) zijn in het bezit van otolieten, maar deze bestaan uit honderden of duizenden mikroskopisch kleine kalkkristallen die vrij in de endolymf (vloeistof in het gehoor-evenwichtsorgaan) zweven. Deze kleine losse kristallen zijn nog nooit fossiel gevonden en de kans dat dat ooit gebeurd is uiterst gering. Zelfs als ze gevonden zouden worden, zouden ze ons niet goed kunnen helpen, omdat de soorten er niet mee gedetermineerd kunnen worden.

Het gehoor-evenwichtsorgaan

Om de bouw van otolieten en hun relatie met het omliggende orgaan te begrijpen, wordt de bouw van het gehoor-evenwichtsorgaan in het kort beschreven. In fig. 1 zien we de ligging van dit orgaan ten opzichte van enkele andere belangrijke organen, zoals oog en hersenen.

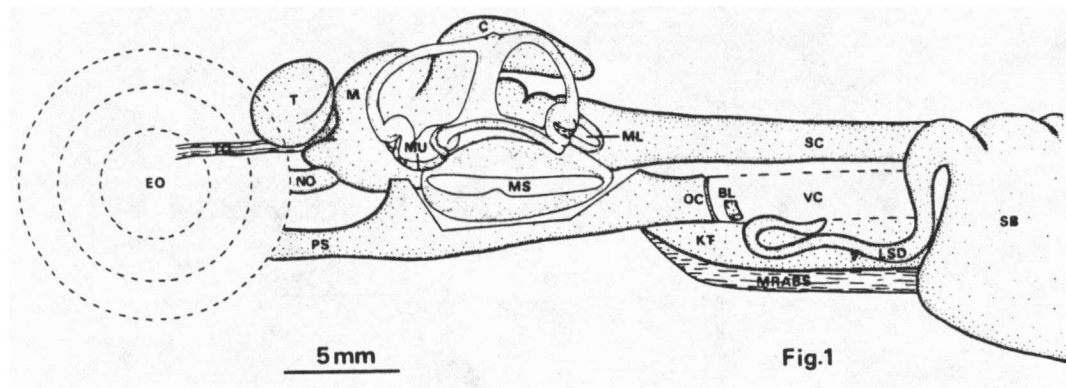


Fig. 1. Ligging van het linker gehoor-evenwichtsorgaan (vliezig labrynt) ten opzichte van de hersenen, oog en zwemblaas bij de kabeljauw, *Gadus morhua* L. (zijaanzicht); uit Dale (1976).

Belangrijkste afkortingen:

C	cerebellum		VC	wervelkolom
M	mesencephalon	} gedeelten van de hersenen	SB	zwemblaas
T	telencephalon		ML	macula van de lagena
SC	ruggemerg		MS	macula van de sacculus
NO	oogzenuw		MU	macula van de utriculus
EO	omtrekken van het oog			
PS - OC	delen van de onderzijde van de schedel			

Er zijn drie halfcirkelvormige kanalen die loodrecht op elkaar staan (zie fig. 2, waarin ook de afkortingen voorkomen, die hierna in de tekst gebruikt worden): een voorste (DSA), een horizontaal (DSL) en een achterste kanaal (DSP). Deze kanalen monden uit in één vliezig zakje, de utriculus (U) genaamd. Bij deze uitmonding zijn ze verwijd tot een ampulla (AA, AL en AP), waarin zich op een gemeenschappelijke verhoging zintuigharen bevinden. Deze haren buigen met de stroom mee, zodra de endolymf waarmee het gehele orgaan is gevuld, gaat stromen. Als de vis zich gaat bewegen, zal de vloeistof op zijn oude plaats willen blijven door de wet van de traagheid, waardoor zij ten opzichte van het bewegende dier in één of meer van de kanalen gaat stromen, afhankelijk van de bewegingsrichting van de vis. Omdat de kanalen loodrecht op elkaar staan, is er altijd stroming in minstens één kanaal, wanneer de vis van richting of snelheid verandert.

Onder de utriculus (U) bevindt zich de sacculus (S), een tweede zakje dat een uitstulping heeft, die de lagena (L) wordt genoemd. Sacculus plus lagena groeien bij de zoogdieren uit tot het zogenaamde slakkehuis, wat bij deze dieren het gehoororgaan vormt.

De drie zakjes utriculus, sacculus en lagena bevatten ieder een gehoorsteentje, dat omgeven wordt door de endolymf. Het gehoor-evenwichtsorgaan is in tweevoud aanwezig (links en rechts van de hersenen gelegen), zodat elke vis zes otolieten heeft. Zij worden asteriscus (A), sagitta (SA) en lapillus (LA) genoemd en bevinden zich respectievelijk in utriculus, sacculus en lagena. Bij hoger ontwikkelde beenvissen (Teleostei) is de sagitta de grootste otoliet behalve bij de Ostariophysi, waartoe de meervallen en karperachtigen behoren (Fitch, 1972); bij de meervallen is de lapillus de grootste otoliet, bij de karperachtigen is de asteriscus de grootste. De namen van de otolieten zijn uit het Latijn afkomstig: asteriscus betekent sterretje, sagitta betekend pijl(punt) en lapillus steentje. De otolieten danken deze namen ongetwijfeld aan het feit, dat de karperachtigen als uitgangs-

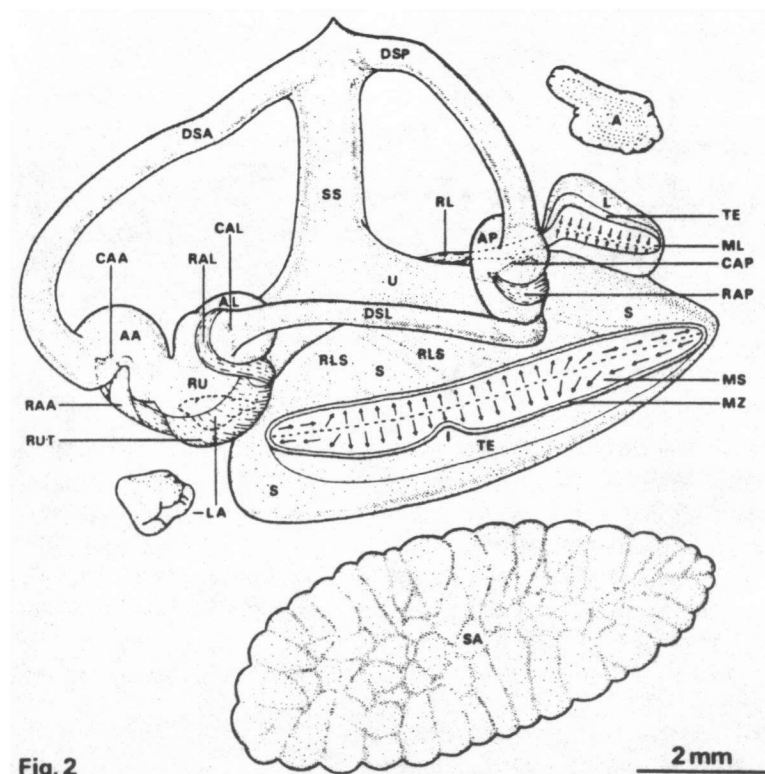


Fig. 2

Fig. 2. Linker gehoor-evenwichtsorgaan van de kabeljauw, *Gadus morhua* L. (zijaanzicht). De otolieten zijn verwijderd om de maculae te laten zien en zijn buiten hun respectievelijke maculae geplaatst met dezelfde oriëntatie die zij hebben in situ, uitgezonderd de lapillus. Deze laatste is ongeveer 90° zijdelings gekanteld. Uit Dale (1976).

Belangrijkste afkortingen:

A	asteriscus	NA	nervus acusticus	} gehoorzenuwen
AA	ampulla anterior	RAA	ramus v.d. voorste ampul	
AL	ampulla lateralis	RAL	ramus v.d. laterale ampul	
AP	ampulla posterior	RAP	ramus v.d. achterste ampul	
DSA	voorste halfcirkelvormig kanaal	RL	ramus v.d. lagena	
DSL	lateraal (=horizontaal) halfcirkelvormig kanaal	RS	ramus v.d. sacculus	
DSP	achterste halfcirkelvormig kanaal	RLS	ramuli v.d. sacculus	}
I	insnijding in de macula sacculi	RUT	ramus v.d. utriculus	
L	lagena	S	sacculus	
LA	lapillus	SA	sagitta	
ML	macula lagena	SS	sinus superior	
MS	macula sacculi	U	utriculus	

punt hebben gediend, want bij deze vissen beantwoorden de namen van de otolieten aan de vormen.

In fig. 2 en 3 kunnen we het verband van de zenuwen met de otolieten zien. Deze figuren zijn, evenals fig. 1 afkomstig uit Dale (1976), die ook een uitgebreide anatomische beschrijving geeft. De grote gehoorzenuw (NA) die van de hersenen afkomt, splitst zich in zes kleinere zenuwen, de rami genaamd, die naar de drie otolieten (RL, RS en RUT) en ampullen (RAA, RAL en RAP) leiden. De ramus saccularis (RS) vertakt zich vervolgens in een groot

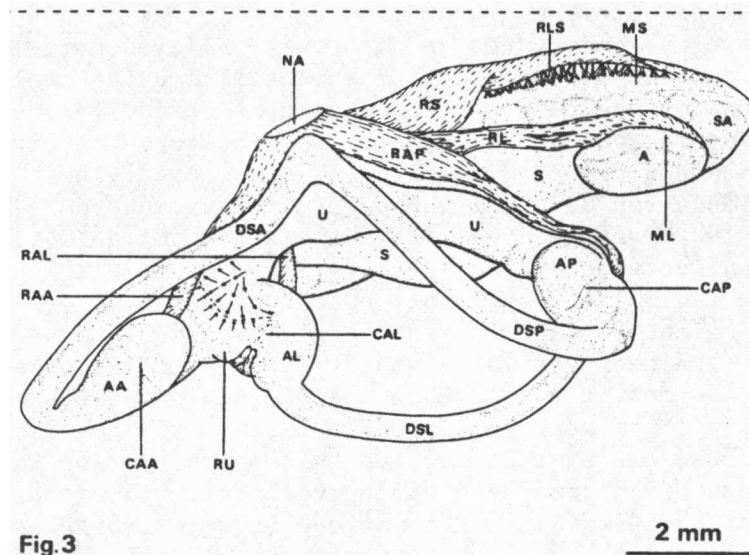


Fig.3

Fig. 3. Linker gehoor-evenwichtsorgaan van de kabeljauw, *Gadus morhua* L. (rugaanzicht) en het verband met de gehoorzenuwen. De stippellijn geeft het symmetrievlak aan, dat verticaal in de lengterichting van de vis verloopt. Uit Dale (1976). Voor de belangrijkste afkortingen zie fig. 2

aantal nog kleinere zenuwen, de ramuli saccularis genaamd (RLS). Deze ramuli komen uit op de macula succuli (MS), die een lange smalle band vormt van voor naar achter over de verticaal georiënteerde wand van de sacculus. Een brede insnijding (I) is aanwezig vóór het midden van de ventrale rand van de macula. Het zintuigelijk oppervlak van de macula is verticaal georiënteerd. Het is licht concaaf in de dwarsrichting en sterker concaaf in de lengterichting, en vormt aldus een lange, ondiepe trog. De macula sacculi vult de ruimte van de gehoorgroef (sulcus acusticus) van de sagittale otoliet op. Tussen deze macula en de sagitta bevindt zich het otolitisch membraan. De sulcus acusticus, ook wel kortweg sulcus genoemd, duidt dus de plaats aan waar het otolitisch membraan, en via dit de macula sacculi, aangrijpt op de sagitta. Functioneel gezien is dus de sulcus het belangrijkste onderdeel van de otoliet.

De sagitta's en asterisci dienen primair voor het gehoor (het waarnemen van geluiden), terwijl de lapilli en halfcirkelvormige kanalen de vis inlichten over zwaartekracht en evenwicht, waarmee deze zijn positie kan bepalen. De sacculus met de sagitta wordt algemeen als het voornaamste gehoororgaan beschouwd. De grootte en langgerekte vorm van de macula sacculi bij de kabeljauw, samen met het zenuwbanenpatroon, ondersteunt de hypothese dat de macula kan functioneren als een frekwentie-analysator van geluidstrillingen. Morris & Kittleman (1967) ontdekten, dat otolieten piezoëlektrisch zijn. Het is bekend, dat vissen veranderingen in statische druk (hydrostatisch of atmosferisch) kunnen waarnemen, ook wanneer ze geen zwemblaas hebben. Daarmee zijn ze in principe in staat om te weten hoe diep ze zich onder water bevinden. Drukveranderingen kunnen minstens voor een deel met het oor worden vastgesteld, maar de manier waarop dit bij vissen gaat is nog niet bekend. Dit zou heel goed mogelijk kunnen zijn met behulp van de piezoëlektrische eigenschappen van otolieten.

Inwendige opbouw en samenstelling van otolieten

Behalve uit aragonietkristallen bestaan otolieten voor een wisselend per-

centage (0,2 - 10 %) uit organisch materiaal. Dit is een vibreus eiwit, dat door hun ontdekkers otoline genoemd is (Degens et al., 1969). De verhoudingen van de aanwezige aminozuren in dit eiwit variëren enigszins bij zeer verschillende soorten vissen, maar de samenstelling van otoline kan toch opmerkelijk constant genoemd worden, gezien het brede fylogenetische en ecologische spectrum dat Degens et al. onderzochten. Het eiwit komt voor in concentrische banden die parallel liggen aan de oppervlakte van de otoliet (in jongere stadia van de groei van de otoliet vormden deze banden ooit zelf de oppervlakte van de otoliet). Het eiwit vormt de matrix waarop de aragonietkristallen groeien. Deze kristallen bestaan uit lange naalden (prisma's) die radiaalstralig vanuit het centrum van de otoliet naar de oppervlakte groeien. De lange assen van deze naalden staan dus ongeveer loodrecht op de buitenoppervlakte van de otoliet. Dit betekent, dat de naalden de organische matrix $\pm$ loodrecht doorsnijden, of beter gezegd, dat aragoniet en eiwit door elkaar heen groeien in een zeer regelmatig netwerk. Otolieten bezitten een afwisseling van transparante en opake banden. De verschillen in doorschijnendheid worden veroorzaakt door verschillende percentages organisch materiaal. In gematigde streken groeit een vis, en ook zijn otolieten, sneller in zomer en herfst dan in winter en lente. In zomer en herfst treedt er gewoonlijk veel kalkvorming op, waardoor er relatief weinig organisch materiaal tussen zit; deze laag is daardoor transparant. In winter en lente is er een geringere produktie van organisch materiaal, maar de vorming van kalk is nog veel minder, zodat de winterband relatief veel organisch materiaal bevat en daardoor opaak is. Deze bandvorming is afhankelijk van de temperatuur van het zeewater en van het voedselaanbod. Reibisch (1899) was de eerste die deze bandvorming gebruikte om de leeftijd in jaren van de vis af te lezen. In de visserijbiologie wordt leeftijdsbepaling aan de hand van otolieten tegenwoordig op grote schaal gedaan, waarbij methoden en technieken sterk uitgebreid en verfijnd zijn. Pannella (1971) was de eerste, die de mogelijkheid van fijnere gelaagdheden binnen de otoliet serieus onderzocht. Hij ontdekte, dat er vele soorten gelaagdheden bestonden, waarvan de fijnste de daggelaagdheid is. Bij een vergroting van 150 tot 200 maal kan men reeds zien, dat deze daggelaagdheid is opgebouwd uit een donkerder (meer opaak, meer eiwitbevattende) laag en een lichtere (meer transparante, minder eiwitbevattende) laag. Ook ontdekte Pannella, dat er $\pm$ wekelijkse, tweewekelijkse en maandelijkse, terugkerende patronen te vinden waren in de vorm van duidelijke groepjes van daggelaagdheden; deze kunnen verklaard worden door de invloed van getijdebewegingen op de groei van otolieten. Tenslotte vond hij ook een markante zone met afwijkende daglaagjes, die hij in verband kon brengen met de rijping van de gonaden, dus wanneer de ei- en zaadcellen voor de voortplanting worden gevormd. De daggelaagdheden zijn minder duidelijk en daarom moeilijker te tellen in het koudste gedeelte van het jaar. In tropische zeeën, waar normaliter geen seizoenen bestaan, zijn er geen jaargelaagdheden te zien. De meest opvallende banden zijn dan de banden die veroorzaakt worden door de reproductiecyclus, wat er in de tropen meestal meerdere per jaar zijn.

Morfologie van de sagitta

In mariene sedimenten worden voornamelijk, en dikwijls zelfs uitsluitend, de sagitta's teruggevonden. Bij de meeste Teleostei zijn ze zo groot, dat ze bijna de gehele sacculus vullen. De twee andere typen otolieten zijn meestal vele malen kleiner. De lapilli worden alleen dan gevonden, wanneer ook heel kleine sagitta's in het sediment bewaard zijn gebleven. Zij zijn dikwijls niet groter dan een zandkorrel en ook hun vorm wijkt niet veel van die van een zandkorrel af, zodat men ze gemakkelijk over het hoofd ziet. De asterisci

zijn zeer dun en fragiel, en overleven het fossilisatieproces kennelijk niet, want ik heb er nog nooit één fossiel gevonden. Daarom beperk ik me hier tot de beschrijving van de vorm van de sagitta.

Wanneer de vis zich in normale positie bevindt, staan de sagitta's verticaal. De voorzijde van de sagitta bevindt zich verder van het symmetrievlak door de vis dan de achterzijde. Zodoende liggen de achterzijden van de linker en rechter sagitta dichterbij elkaar dan de voorzijden. Sagitta's (in het vervolg steeds otolieten genoemd) zijn afgeplatte lichaampjes die zeer veel verschillende vormen kunnen hebben. De uitgangsvorm van de omtrek is meestal ovaal of rond. De aanwezigheid van allerlei uitsteeksels doen de uiteindelijke vorm meer of minder van de basisvorm afwijken. Ook de mate van langgerektheid en dikte bieden vele mogelijkheden voor verschillen in vorm. Er zijn regelmatige en onregelmatige driehoekige, vierhoekige, vijf- en meerhoekige otolieten. De hoeken kunnen puntig of afgerond zijn. Ook zijn er otolieten die dusdanig wonderlijke uitstulpingen hebben, dat ze niet eenvoudig als een geometrisch lichaam beschreven kunnen worden. Een aardig maar zeker niet compleet overzicht van vormen van otolieten vindt men bij Ohe (1980), die ook veel vaktermen van onderdelen van otolieten opsomt. De randen van otolieten kunnen glad zijn, regelmatig of onregelmatig gegolfd, knobbelig, gecrenuleerd of getand; van de zijkant bekeken kunnen ze puntig (scherp) of bol (stomp) zijn.

De binnenzijde van de otoliet (de naar de hersenen toegekeerde zijde) is het belangrijkste gedeelte. Deze zijde is meestal convex of vlak.

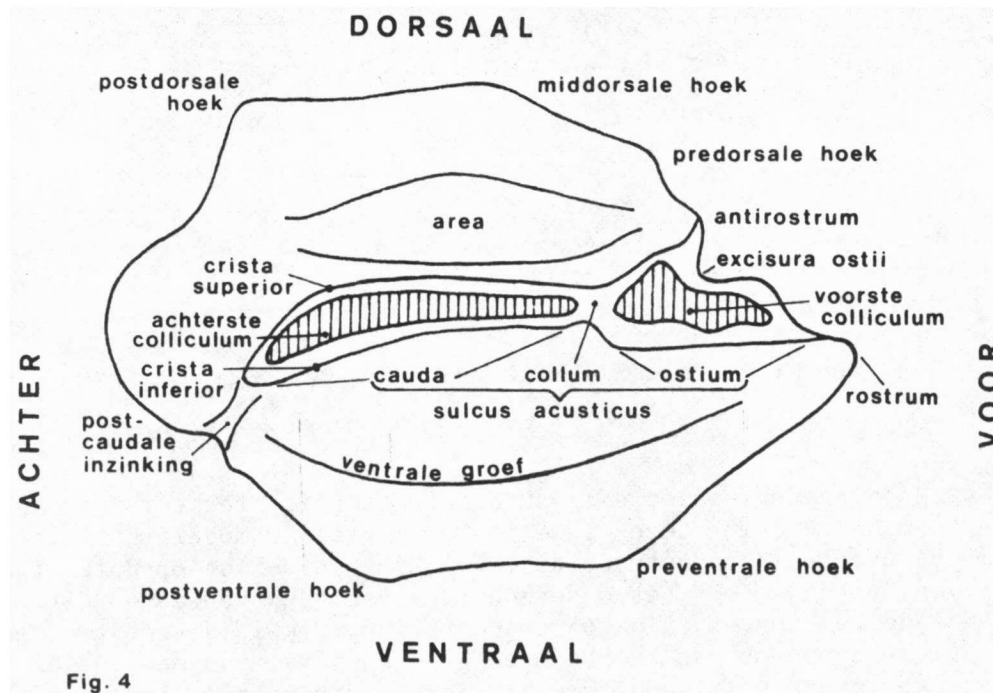


Fig.4. Binnenzijde van een linker sagitta met terminologie; grotendeels naar Chaine & Duvergier, 1934.

In figuur 4 staan de termen voor de belangrijkste onderdelen van de otoliet. De in de lengterichting verlopende groef, de sulcus acusticus, is het meest karakteristiek. Samen met de kenmerken van de omtrek kan men meestal tot een nauwkeurige determinatie komen. Schwarzhan (1978) heeft een aantal belangrijke sulcus-typen onderscheiden en benoemd die kenmerkend zijn voor grotere groepen vissen (hoger dan de rang van familie). Dezelfde auteur heeft ook een nieuwe term ingevoerd voor een deel van de sulcus, het pseudocolliculum (fig. 5), dat onder andere voorkomt bij verschillende lantaarnvissen (Myctophidae, voorbeeld *Diaphus*) en bij een aantal kabeljauwachtigen (Gadidae, voorbeeld *Gadiculus*). Dit pseudocolliculum is een extra colliculaire verdikking die zich meestal in de vorm van een richel bevindt onder het caudale colliculum of in het onderste gedeelte van het collum. De colliculi zijn kussenvormige verdikkingen die de sulcus gedeeltelijk opvullen en die bij de meeste otolieten aanwezig zijn. De sulcus is verder opgebouwd uit ostium, collum en cauda; dit zijn respectievelijk het voorste, middelste en achterste gedeelte. Deze gedeelten kunnen zodanig met elkaar versmolten zijn, dat ze niet meer als afzonderlijke eenheden te onderscheiden zijn. De sulcus wordt in veel gevallen omzoomd door richeltjes, de cristae genaamd. Dorsaal hiervan gelegen bevindt zich de area, een meer of minder duidelijk ingezonken gebied.

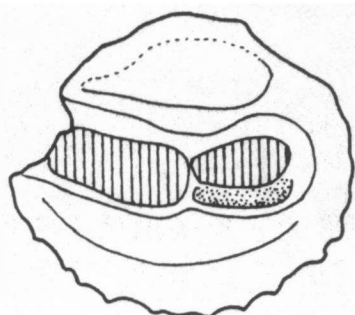


Fig. 5a

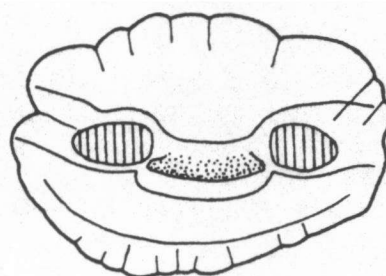


Fig. 5b

Fig. 5a. Rechter sagitta van *Diaphus brachycephalus* Taaning, 1928, met caudaal pseudocolliculum, noordelijk deel van de Atlantische Oceaan, 12 x vergroot.

Fig. 5b. Rechter sagitta van *Gadiculus thori* J.Schmidt, 1914, met mediaal pseudocolliculum, Noorse Zee, 6 x vergroot.

De colliculi zijn gearceerd, de pseudocolliculi zijn gestippeld. Beide exemplaren collectie Gaemers.

De buitenzijde van de otoliet die van de hersenen is afgekeerd, is veel minder determinatief. met deze zijde is het meestal onmogelijk om grotere taxonomische groepen te onderscheiden. Wel kan het reliëf op deze zijde dikwijls van nut zijn voor het onderscheiden van nauw verwante soorten. De buitenzijde kan convex, vlak of concaaf zijn. Dikwijls treedt er een radiaalstralig patroon op van knobbels en groeven ofwel van meer geleidelijk in elkaar overgaande welvingen. Ook kan deze zijde geheel glad zijn. Bij sommige families, vooral bij de ombervissen (Sciaenidae) komen nog al eens massieve, grote verdikkingen voor. De aanwezigheid van knobbels en groeven, evenals de sterkte van het reliëf, verandert meestal nogal sterk tijdens de groei van de otoliet. Daarmee is het dikwijls mogelijk om te zeggen in welke leeftijdscategorie een otoliet thuishoort: larvaal, juveniel, volwassen of oud. Hieraan heb ik zelf onderzoek gedaan en hoop er in de toekomst

meer over te publiceren. Otolieten van vissen die enkele dagen oud zijn, zijn bolvormig en hebben geen uitstulpingen of afplattingen. De afplatting tot een discusvorm treedt al snel op. Daarna treedt er differentiële groei op, waarbij de lengte meestal sneller in grootte toeneemt dan de hoogte. Vervolgens ontstaan er dikwijls langs de omtrek steeds meer knobbels of andere onregelmatigheden, waardoor de randen fraai gesculptureerd raken. Deze knobbels worden steeds groter en hoger tot er een maximum aan (regelmatig) reliëf is in de vroege volwassenheid. Daarna zijn er twee mogelijkheden. Ofwel het reliëf wordt weer geringer doordat de groeven geleidelijk aan steeds meer worden opgevuld en de knobbels afgevlakt, ofwel het reliëf, en met name de knobbels langs de randen van de otoliet, wordt grilliger en kan zelfs op sommige plaatsen nog sterker worden. Ook de dorsale en ventrale zijkanalen en het dwarsprofiel van de otoliet kunnen helpen om relatief nauw verwante soorten te onderscheiden. De mate van kromming in de lengterichting, de dikte van de otoliet en de plaats waar de maximale dikte zich bevindt, zijn hierbij van belang.

Besluit

De studie van fossiele otolieten is van groot belang voor de kennis van fossiele beervisfauna's. Complete skeletten van vissen ontbreken in de meeste afzettingen en de fragmentaire botresten die dikwijls samen met otolieten gevonden worden, zijn meestal moeilijk te determineren. Door de grote vormenrijkdom bij de otolieten zijn de meeste soorten beenvissen aan de hand van hun otolieten juist goed te determineren. De grote pionier op het gebied van fossiele otolieten was de Duitser Ernst Koken, die hiervoor in 1884 zijn eerste publikatie schreef. Het is dit jaar dus precies honderd jaar geleden, dat de studie van fossiele otolieten officieel een aanvang nam. Ondanks een vrij groot aantal publikaties dat sindsdien verschenen is, is het duidelijk, dat nog slechts een fractie van de fossiele beervissoorten die er geleefd moeten hebben, beschreven is wat hun otolieten betreft. Zelfs van de minstens 20.000 recente beervissoorten zijn de otolieten in zeer veel gevallen nog onbekend.

Het bestuderen van fossiele en recente otolieten maakt het mogelijk om de evolutielijnen van allerlei soorten beenvissen te ontsluiten. Een eerste aanzet hiertoe was een publikatie over de evolutie van kabeljauwachtigen (Gaemers, 1976). Sindsdien staan mij veel nieuwe gegevens ter beschikking die een uitbreiding en revisie van deze evolutiepublikatie noodzakelijk maken. Deze kennis heb ik kunnen gebruiken om een biozonering met kabeljauwotolieten op te stellen voor het noordwesteuropese Tertiair en Kwartair vanaf het begin van het Oligoceen (Gaemers, 1978). Een meer uitgebreide en verbeterde versie van deze biozonering zal binnenkort gepubliceerd worden. Met deze zonering is het mogelijk om in Noordwest-Europa meer gedetailleerde ouderdomsbepalingen te leveren dan met die van foraminiferen, nannoplankton, diatomeeën of dinoflagellaten. Het is zelfs mogelijk om er hiaten mee te voorspellen die in geheel Noordwest-Europa of een zeer groot deel ervan optreden.

Literatuur

- Cadée, G. C. , 1981. Fossiele statolieten van inktvissen. Afzettingen, 2: 83 - 87
- Chaine, J. & J. Duvergier, 1934. Recherches sur les otolithes des poissons. Etude descriptive et comparative de la sagitta des téléostéens. Act. Soc. Linn. Bordeaux, 86: 5 - 256.

- Dale, T., 1976. The labyrinthine mechanoreceptor organs of the cod *Gadus morhua* L. (Teleostei: Gadidae). A scanning electron microscopical study, with special reference to the morphological polarization of the macular sensory cells.-Norw. J. Zool., 24: 85 - 128.
- Degens, E. T., W. G. Deuser & R. L. Haedrich, 1969. Molecular structure and composition of fish otoliths.- Marine Biol., 2 (2): 105-113
- Fitch, J. E., 1972. Fish otoliths and their uses.- Peninsula Oceanographer, 4 (2): 1 - 2.
- Gaemers, P. A. M., 1968. Wat zijn otolieten? - Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., 5 (1): 9 - 13.
- Gaemers, P. A. M., 1974. De betekenis en taxonomische waarde van otolieten. - Het Zeepaard, 34 (3): 29 - 40.
- Gaemers, P. A. M., 1976. New concepts in the evolution of the Gadidae (vertebrata, Pisces) based on their otoliths.- Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., 13 (1): 3 - 32.
- Gaemers, P. A. M., 1987. A biozonation based on Gadidae otoliths for the northwest European younger Cenozoic, with the discription of some new species and genera. - Meded. Wergr. Tert. Kwart. Geol., 15 (4): 141 - 161.
- Koken, E., 1884 Ueber Fisch-Otolithen, insbesondere über diejenigen der norddeutschen Oligozän-Ablagerungen.- Z. deutsch. geol. Ges., 36: 500 - 565.
- Morris, R. W. & L. R. Kittleman, 1967. Piezoelectric property of otoliths. - Science, 158: 368 - 370.
- Ohe, F., 1980. Terminology and diagram on morphological characters of fish-otoliths.- "Kaseki notomo", Tokai Fossil Soc., 21: 11 - 19.
- Pannella, G., 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns.- Science, 173: 1124 - 1127.
- Reibisch, J., 1899. Ueber die Einzahl bei Pleuronectes platessa und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen.- Wissenscg. Meeresuntersuch., Abt. Kiel, N. F. 4: 231 - 248
- Schwarzahns, W., 1978. Otolith-morphology and its usage for higher systematical units, with special reference to the Myctophiformes s.l.- Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., 15 (4): 167 - 185.
-

N.B. In dit artikel van Pieter Gaemers worden soms termen gebruikt als caudaal (= in de richting van de staart = achter) en rostraal (= in de richting van de kop = voor). Dit zijn typische zoölogisch anatomische termen die in de literatuur worden gebruikt. In het boekje "Technische Termen" ten gebruike bij het zoölogisch en anatomisch onderwijs aan de nederlandse universiteiten, van de uitgeverij E. J. Brill te Leiden worden vele van dit soort termen duidelijk en kortbondig verklaard.

L. V.