

OVER OTOLIETEN

Pieter A. M. Gaemers

Wat zijn otolieten?

Het woord "otoliet" is uit de Griekse taal afkomstig en betekent "gehoorsteen". Ze komen voor bij beenvissen (Osteichthyes) en zijn het best ontwikkeld bij de Teleostei, de hoogst ontwikkelde groep van de beenvissen, die momenteel verreweg het grootste deel uitmaken van de totale visfauna op aarde.

Otolieten zijn kleine, min of meer platte kalklichaampjes die zich in het gehoor-evenwichtsorgaan van de vis bevinden ter weerszijden van de hersenen (fig. 1, 2). Het gehoor-evenwichtsorgaan is een gesloten systeem dat bestaat uit drie halfcirkelvormige kanalen die loodrecht op elkaar staan, waaronder drie zakjes hangen (fig. 3). Dit systeem is gevuld met een vloeistof, de endolymf genaamd, die door de kanalen en zakjes kan stromen. In ieder zakje zit een otoliet die in de vloeistof "zweeft". De zakjes en otolieten zijn verschillend van grootte en vorm, zodat elke beenvis drie soorten otolieten heeft (fig. 3). Zij heten sagitta (betekent: pijl), asteriscus (= sterretje) en lapillus (= steentje). Bij karperachtigen en verwante vissen zoals karperzalmen en meervallen, zien de otolieten er inderdaad zo uit als ze genoemd worden. Bij karperachtigen en karperzalmen is de asteriscus de grootste otoliet, bij meervallen is de lapillus de grootste, maar bij het overgrote deel van de vissen is de sagitta de grootste otoliet en heeft deze de beste kans om te fossiliseren.

Elke beenvis heeft dus zes otolieten, drie links en drie rechts. Zelfs bij prikken (kaakloze vissen), de meest primitieve vissen die er bestaan, komen reeds drie soorten otolieten voor (Studnička, 1912), waarvan de lapillus de grootste is. Daarom mogen we veronderstellen, dat ook alle andere groepen primitieve beenvissen, zoals bijvoorbeeld longvissen, wimpelalen (Polypteridae) en kwastvinnigen (coelacanthen), drie soorten otolieten hebben en dus zes otolieten in totaal.

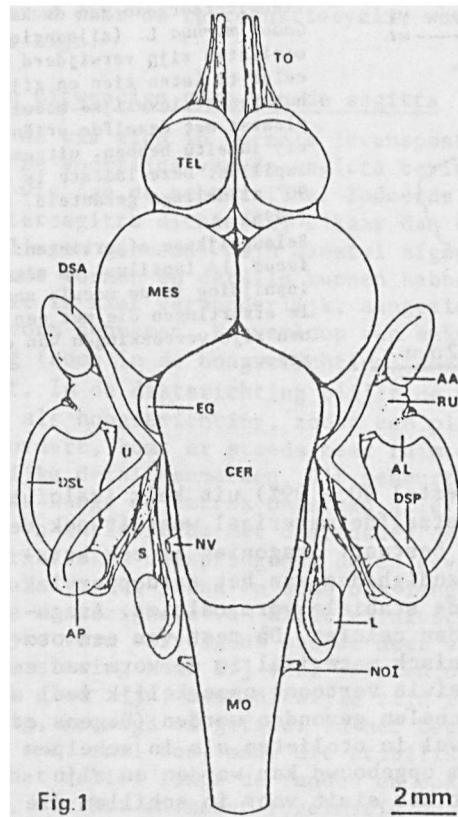


Fig. 1. Ligging van het gehoor-evenwichtsorgaan ten opzichte van de hersenen. Van de rugzijde gezien. TEL, MES, EQ, CER en MO vormen samen de hersenen. DSA, DSL en DSP zijn de drie halfcirkelvormige kanalen. AA, AL en AP zijn de ampullen. S is de sacculus (waarin zich de sagitta bevindt), L is de lagena (waarin zich de asteriscus bevindt) en U is de utriculus (waarin zich de lapillus bevindt); uit Dale (1976).

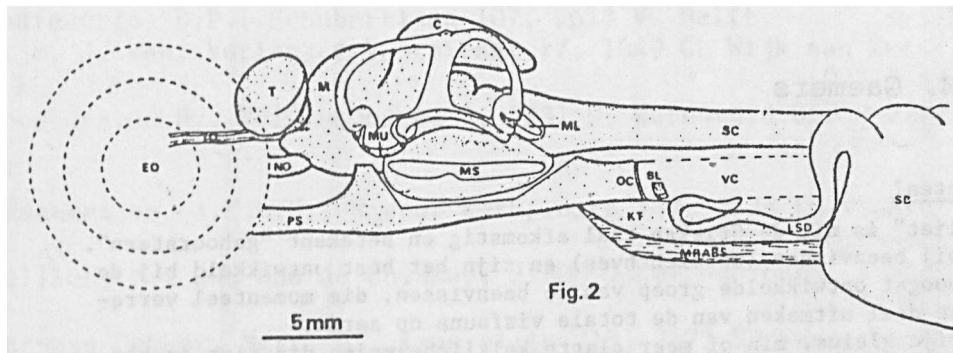


Fig. 2. Ligging van het linker gehoor-evenwichtsorgaan (vliezig labrynt) ten opzichte van de hersenen, oog en zwemblaas bij de kabeljauw, *Gadus morhua* L. Zij aanzicht; uit Dale (1976).
Belangrijkste afkortingen: C cerebellum, M mesencephalon, T telencephalon (C, M en T zijn gedeelten van de hersenen). SC ruggemerg, NO oogzenuw, EO omtrekken van het oog, PS - OC delen van de onderzijde van de schedel, die grotendeels weggelaten is, VC wervelkolom, SB zwemblaas, ML macula van de lagena, MS macula van de sacculus, MU macula van de utricleus.

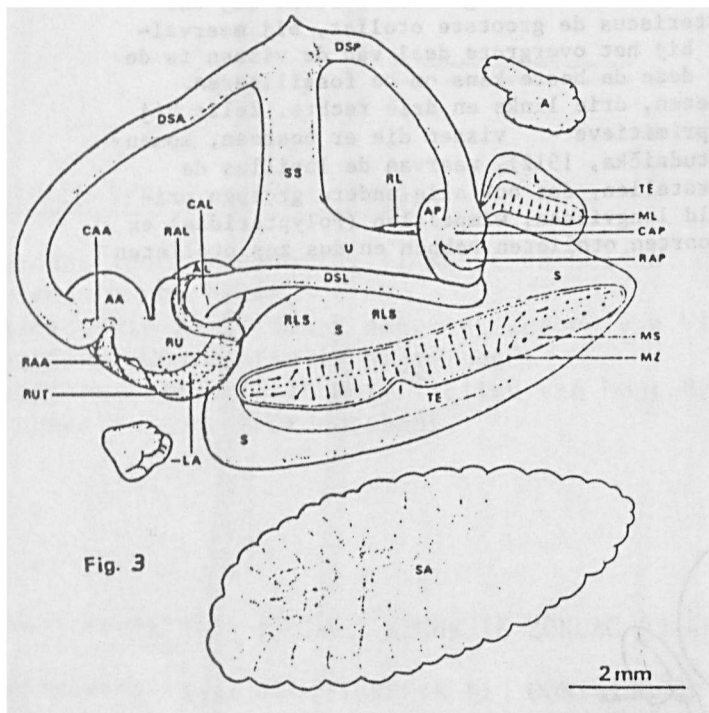


Fig. 3. Linkerhelft van het gehoor-evenwichtsorgaan van de kabeljauw, *Gadus morhua* L. (zij aanzicht). De otolieten zijn verwijderd om de maculae te laten zien en zijn buiten hun respectievelijke maculae geplaatst met dezelfde oriëntatie die zij in situ hebben, uitgezonderd de lapillus. Deze laatste is ongeveer 90° zijdelings gekanteld. Uit Dale (1976).
Belangrijkste afkortingen: A asteriscus, LA lapillus, SA sagitta, I insnijding in de macula sacculi. Alle afkortingen die met een R beginnen zijn vertakkingen van de gehoorzenuw.

Chemische samenstelling en inwendige opbouw

Otolieten bestaan voor het overgrote deel (meestal 90 - 99%) uit kalk (calcium-carbonaat) in de vorm van aragoniet. Dit is hetzelfde materiaal waaruit ook de schelpen van de meeste mollusken (weekdieren) bestaat. Aragoniet is een kristallijne vorm van kalk die onder normale omstandigheden aan het aardoppervlak enigszins instabiel is, in tegenstelling tot de stabiele vorm calciet. Aragoniet lost in een zuur milieu wat sneller op dan calciet. De rest van een otoliet bestaat grotendeels (0,2 - 10%) uit organisch materiaal in de vorm van een vibreus eiwit dat otoline wordt genoemd. Dit eiwit vertoont opmerkelijk veel overeenkomst met de eiwitten die in molluskenschalen gevonden worden (Degens et al., 1969). Dit is zeker geen toeval, want zowel in otolieten als in schelpen zorgen de eiwitten ervoor, dat het kalklichaam opgebouwd kan worden en zijn specifieke vorm kan krijgen. In otolieten komt het eiwit voor in schillen die

parallel aan de oppervlakte verlopen. In doorsnede ziet dat eruit als min of meer concentrische banden. Het eiwit vormt de matrix waarop en waardoorheen de aragonietkristallen groeien. Deze kristallen bestaan uit lange, dunne naalden (zogenaamde prisma's) die radiaalstralig vanuit het centrum van de otoliet naar de oppervlakte lopen. De lange assen van deze naalden staan dus ongeveer loodrecht op de buitenoppervlakte van de otoliet. Dit betekent ook, dat de naalden de eiwitbanden ongeveer loodrecht doorsnijden, zodat er in principe een zeer regelmatig en eenvoudig netwerk ontstaat. Het aantal aragonietnaalden neemt natuurlijk toe tijdens de groei, als de otoliet groter wordt.

Otolieten bezitten een afwisseling van transparante en opake banden. De verschillen in doorschijnendheid worden veroorzaakt door verschillende percentages organisch materiaal. In gematigde streken zoals bij ons, groeit een vis, en ook zijn otolieten, sneller in de zomer en herfst dan in winter en lente. In zomer en herfst vindt veel kalkafzetting plaats, waardoor het percentage organisch materiaal relatief klein is; 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 toch relatief veel eiwit bevat en daardoor ondoorzichtig is. Deze bandvorming is afhankelijk van de temperatuur van het zeewater (want vissen zijn koudbloedige dieren) en van het voedselaanbod. Binnen de jaarlijkse gelaagdheden bestaan nog vele fijnere gelaagdheden, waarvan de fijnste de daggelaagdheid is. Bij een vergroting van 150 tot 200 maal kan men meestal al zien, dat de daggelaagdheid is opgebouwd uit een donkerder (meer opake, meer eiwitbevattende) laag en een lichtere (meer transparante, meer kalkrijke) laag. Er zijn ook wekelijks, tweewekelijkse en maandelijkse, terugkerende patronen te zien in de vorm van duidelijke groepjes van daggelaagdheden; deze worden veroorzaakt door de invloed van getijdebewegingen. Een markante zone met afwijkende daglaagjes kan verklaard worden door veranderingen in het hormonale systeem van de vis tijdens de voortplantingsperiode. Pannella (1971) heeft deze fijnere gelaagdheden als eerste serieus onderzocht en er een verklaring voor gegeven. Tenslotte is er in otolieten van heel jonge vissen soms duidelijk te zien, wanneer de vis overging van een pelagisch larvestadium naar een leven dicht bij de bodem als juveniele vis (Thresher, 1988). In tropische zeeën zonder seizoenen zijn er geen jaargelaagdheden te zien. De meest opvallende banden worden dan gevormd door de reproductiecyclus, wat er in de tropen meestal meerdere per jaar zijn.

Groei en uitwendige vorm van de sagitta

Wanneer de vis zich in normale levenspositie 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 rechtersagitta dichterbij elkaar dan de voorzijden. Sagitta's (in het vervolg ook otolieten genoemd) zijn meestal afgeplatte lichaampjes die zeer veel verschillende vormen en details kunnen hebben. De uitgangsvorm van de omtrek is rond. Dit is niet verwonderlijk, aangezien alle otolieten na hun kiemstadium een bolvorm aannemen. Na verloop van enkele weken gaat de otoliet in de lengterichting (soms in de hoogterichting) sneller groeien, waardoor een ovale vorm ontstaat. In de dikterichting blijft de groei steeds meer achter bij zowel lengte- als hoogterichting, zodat een platte ovale vorm ontstaat. Naarmate de groei vordert, komt er steeds meer ruimte voor de ontwikkeling van allerlei belangrijke detailkenmerken. Dit gebeurt in een snel tempo als de vis nog heel klein is. Langs de omtrek ontstaan allerlei uitsteeksels en inbochtungen, zoals rostrum en antirostrum met daartussen de excisura (zie fig. 4). Ook worden er karakteristieke, uitspringende delen gevormd die hoeken genoemd worden, langs de dorsale (= rug-)rand en soms ook langs de ventrale (= buik-)rand van de otoliet. De aanwezigheid van allerlei uitstulpingen en inbochtungen doen de uiteindelijke vorm vervolgens steeds meer van de eenvoudige basisvorm afwijken. Detailversiering komt bij veel soorten otolieten voor. De randen kunnen natuurlijk ook glad zijn, maar dikwijls zijn ze regelmatig of onregelmatig gegolfd, knobbelig, gezaagd of getand. In het begin neemt het aantal knobbels, vertandingen, enz. snel toe, maar dit stabiliseert zich in de vroege volwassenheid. Dan is het reliëf langs de randen en ook op de buitenzijde van de otoliet het fraaist, sterkst en meest regelmatig ontwikkeld. Wanneer de vis nog ouder wordt,

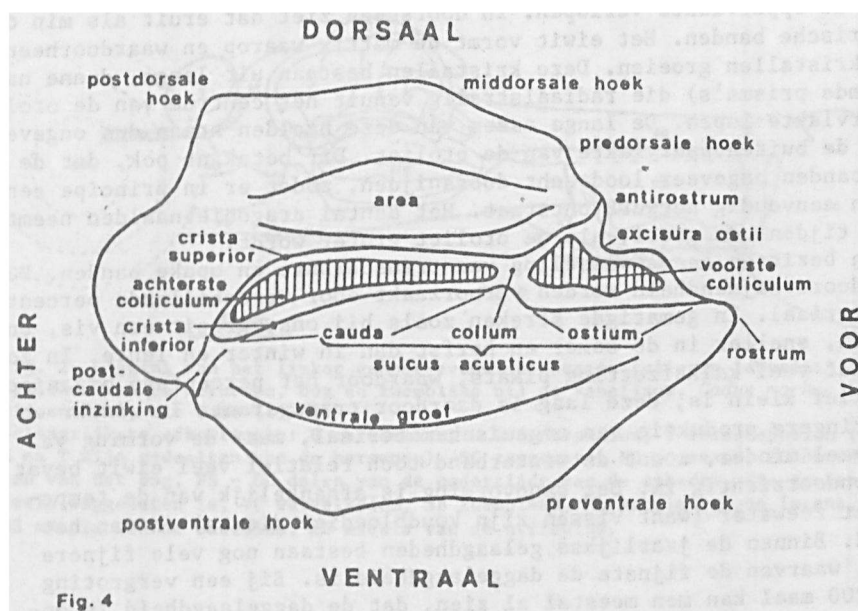


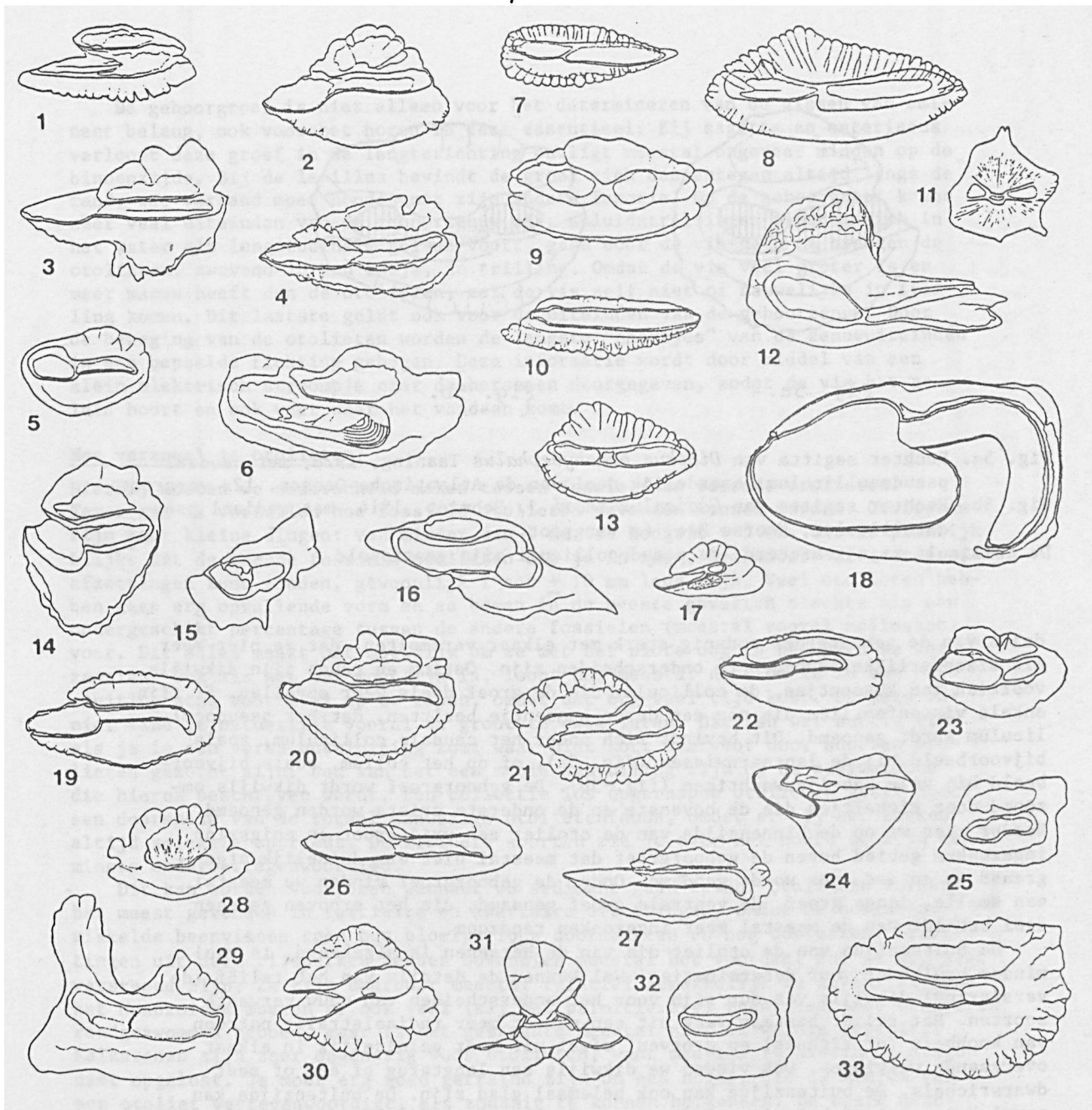
Fig. 4

Fig. 4. Binnenzijde van een linker sagitta met terminologie; grotendeels naar Chaine en Duvergier (1934).

zijn er twee mogelijkheden. Meestal wordt het reliëf dan weer geringer, doordat de groeven geleidelijk aan steeds meer worden opgevuld en de uitsteeksels afgevlakt. Soms wordt het reliëf bij het oud worden steeds grilliger en kan zelfs op een groter of kleiner deel van de otoliet nog sterker ontwikkeld raken dan tevoren. Veel otolieten krijgen tijdens de groei een meer of minder sterke kromming in de lengterichting. Deze is van de zijkant van de otoliet het best te zien. Van de zijkant bekeken kunnen de randen van de otoliet scherp zijn (puntig) of stomp (bol), of afgeplat, of iets ertussenin. Tenslotte bieden ook de mate van langgerektheid en dikte van de otoliet allerlei mogelijkheden voor verschillen in vorm.

De vormenrijkdom bij otolieten is werkelijk ongelooflijk groot. Om daarvan een indruk te geven, zijn er op plaat 1 allerlei meer of minder spectaculaire vormen afgebeeld. De meest simpele otolietenomtrek is rond of ovaal. Veel otolieten zijn driehoekig. Dit kunnen regelmatige of onregelmatige driehoeken zijn; dikwijls zijn de hoeken afgerond, maar één of meer hoeken kunnen ook spits zijn. Otolieten kunnen gelijkzijdig, gelijkbenig of ongelijkbenig driehoekig zijn. Er zijn ook veel min of meer vierhoekige otolieten (ze kunnen vierkantig zijn, ruitvormig, trapeziumvormig, enz.) en vijfhoekige en meerhoekige otolieten, met al hun variaties. Ook zijn er nogal wat otolieten die dusdanig wonderlijke uitstulpingen hebben, dat ze niet eenvoudig als een meetkundige figuur beschreven kunnen worden. Dit is mogelijk omdat er voor otolieten (behalve de hele jonge bolvormige stadia) geen noodzaak is om symmetrie-elementen te bevatten. De enige symmetrie bestaat meestal in de aanwezigheid van linker- en rechterotolieten die in principe elkaars spiegelbeeld zijn, maar zelfs hierin is de symmetrie nooit volledig. Het geheim van de onuitputtelijke vormenrijkdom bij otolieten ligt vooral in de asymmetrie, die er voor zorgt dat geen enkel deel van de otoliet precies een herhaling of een spiegeling is van een ander deel.

De binnenzijde, dat wil zeggen de naar de hersenen toegekeerde zijde, van de otoliet is het belangrijkste gedeelte. Deze zijde is meestal bol of plat. In figuur 4 worden de voornaamste onderdelen van de otoliet benoemd. De in de lengterichting verlopende groef, de gehoorgroef of sulcus acusticus genaamd, of kortweg sulcus, is het belangrijkste onderdeel voor de determinatie. Hiermee kunnen vooral hogere systematische eenheden zoals orden en families gede-termineerd worden. Deze groef bestaat meestal uit twee of drie delen: het voorste deel heet ostium omdat dit gedeelte bij zeer veel otolieten aan de voorrand open is, het achterste deel heet cauda wat staart of einde betekent en meestal naar achteren toe gesloten is. De overgang van ostium naar cauda is dikwijls vernauwd en wordt collum (hals) genoemd. Bij sommige groepen vissen zijn alle



Plaat 1. Vormenrijkdom bij otolieten.

Alle afbeeldingen zijn binnenzijden van sagitta's (de naar de hersenen toegekeerde zijden met de gehoorgroef) afkomstig van recente vissen. Van alle soorten wordt de wetenschappelijke naam gegeven, zo mogelijk de Nederlandse naam, de familie en de vergroting. Alle exemplaren bevinden zich in de collectie van Pieter A. M. Gaemers.

Fig. 1. *Clupea harengus*, haring, Clupeidae, 6x. Fig. 2. *Salmo trutta*, forel, Salmonidae, 6x. Fig. 3. *Argentina silus*, grote zilversmelt, Argentinidae, 3x. Fig. 4. *Esox lucius*, snoek, Esocidae, 3x. Fig. 5. *Pterothrissus gissu*, Pterothrissidae, 3x. Fig. 6. *Conger conger*, zeepaling, Congridae, 3x. Fig. 7. *Merlangius merlangus*, wijting, Gadidae, 3x. Fig. 8. *Merluccius merluccius*, heek, Merlucciidae, 3x. Fig. 9. *Raniceps raninus*, vorskwab, Ranicipidae, 3x. Fig. 10. *Emphyus chuss*, rode gaffelkabeljauw, Phycidae, 3x. Fig. 11. *Bregmaceros bathymaster*, Bregmacerotidae, 13x. Fig. 12. *Mora moro*, Moridae, 3x. Fig. 13. *Coelorinchus coelorhynchus*, langstaart, Macrouridae, 3x. Fig. 14. *Antigonia eos*, hoge zwijnsvis, Caproidae, 6x. Fig. 15. *Hoplostethus atlanticus*, ruwe roodvis, Trachichthyidae, 3x. Fig. 16. *Melamphaes macrocephalus*, Melamphaidae, 6x. Fig. 17. *Callionymus lyra*, pitvis, Callionymidae, 6x. Fig. 18. *Argyrosomus regius*, ombervis, Sciaenidae, 3x. Fig. 19. *Dicentrarchus labrax*, zeebaars, Serranidae, 3x. Fig. 20. *Opsodentex macrophthalmus*, grootogige zeebrasem, Sparidae, 3x. Fig. 21. *Oreochromis mossambicus*, Mozambicaanse tilapia, Cichlidae, 3x. Fig. 22. *Trachinus draco*, grote pieterman, Trachinidae, 3x. Fig. 23. *Apogonichthys ellioti*, kardinaalsvis, Apogonidae, 3x. Fig. 24. *Myripristis clarionensis*, eekhoornvis, Holocentridae, 3x. Fig. 25. *Gobius paganellus*, rotsgrondel, Gobiidae, 6x. Fig. 26. *Sphyræna lucasana*, barracuda, Sphyrænidae, 3x. Fig. 27. *Trachurus trachurus*, horsmakreel, Carangidae, 3x. Fig. 28. *Lophius piscatorius*, zeeduivel, Lophiidae, 3x. Fig. 29. *Porichthys myriaster*, paddevis, Batrachoididae, 3x. Fig. 30. *Trigla lucerna*, rode poon, Triglidae, 6x. Fig. 31. *Zeus faber*, zonnevis, Zeidae, 13x. Fig. 32. *Solea solea*, tong, Soleidae, 6x. Fig. 33. *Pleuronectes platessa*, schol, Pleuronectidae, 6x.

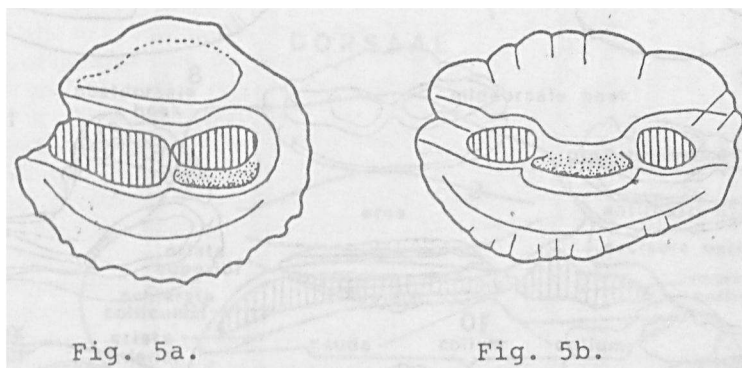


Fig. 5a. Rechter sagitta van *Diaphus brachycephalus* Taaning, 1928, met caudaal pseudocolliculum; noordelijk deel van de Atlantische Oceaan, 12x vergroot.
 Fig. 5b. Rechter sagitta van *Gadidulus thori* J. Schmidt, 1914, met mediaal pseudocolliculum, Noorse Zee, 6x vergroot.
 De colliculi zijn gearceerd, de pseudocolliculi zijn gestippeld.

delen van de gehooragroef zodanig sterk met elkaar versmolten, dat ze niet meer als afzonderlijke eenheden te onderscheiden zijn. Ostium en cauda zijn dikwijls voorzien van kussentjes, de colliculi, die de groef deels weer opvullen. Er zijn enkele vissenfamilies die nog een derde kussentje bezitten, dat het pseudocolliculum wordt genoemd. Dit bevindt zich onder het caudale colliculum, zoals bijvoorbeeld bij de lantaarnvissen (fig. 5a), of op het collum, zoals bijvoorbeeld bij vele kabeljauwachtigen (fig. 5b). De gehooragroef wordt dikwijls omzoomd door richeltjes die de bovenste en de onderste crista worden genoemd. Verder zien we op de binnenzijde van de otoliet een vrij groot en enigszins ingezonken gebied boven de gehooragroef dat meestal niet erg duidelijk afgegrensd is en dat area wordt genoemd. Onder de gehooragroef vinden we meestal een smalle, lange groef, de ventrale groef genaamd, die het erboven gelegen deel scheidt van de meestal meer ingezonken randzoom.

De buitenzijde van de otoliet die van de hersenen is afgekeerd, is veel minder bruikbaar voor determinaties. Wel kunnen de details van het reliëf (de versiering) dikwijls van nut zijn voor het onderscheiden van nauw verwante soorten. Het reliëf bestaat vaak uit een min of meer radiaalstralig patroon van knobbels (of richels) en groeven, ofwel uit meer geleidelijk in elkaar overgaande welvingen. Ook vinden we dikwijls een lengterug of één of meer dwarsrichels. De buitenzijde kan ook helemaal glad zijn. De buitenzijde kan zowel bol, plat of hol zijn. Bij sommige families vinden we bij volwassen otolieten vaak massieve, grote verdikkingen op deze zijde. Dit is bij de ombervissen (*Sciaenidae*) het meest opvallend. De hoeveelheid 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.

Waarvoor dienen otolieten in de vis?

Zoals de naam al zegt, dienen gehoorstenen voor het gehoor. Dit geldt in ieder geval voor de sagitta en de asteriscus. De lapillus echter dient voor het evenwicht en de positiebepaling. Het is bovendien zeer waarschijnlijk, dat otolieten meerdere functies tegelijk hebben. Otolieten blijken sterk piezoëlektrisch te zijn. Dat betekent dat ze onder invloed van (water)druk enigszins vervormd worden, waardoor elektriciteit ontstaat. Dit zou vissen een goede mogelijkheid geven om te kunnen weten hoe diep ze onder water zitten. Immers elke tien meter water boven de vis betekent één atmosfeer druk extra. Hoe dieper de vis onder het wateroppervlak zit, hoe sterker daarom de vervorming van de otolieten zal zijn en hoe meer elektriciteit ontstaat. Of vissen dit voor hun dieptebepaling gebruiken is nog niet wetenschappelijk vastgesteld, maar het lijkt wel zeer waarschijnlijk (zie Morris & Kittleman, 1967).

De gehoorgroef is niet alleen voor het determineren van de vissen van eminent belang, ook voor het horen is deze essentieel. Bij sagitta en asteriscus verloopt deze groef in de lengterichting en ligt meestal ongeveer midden op de binnenzijde. Bij de lapillus bevindt de groef zich daarentegen altijd langs de rand, wat verband moet houden met zijn andere functie. Op de gehoorgroef komen zeer veel uiteinden van de gehoorzenuw uit. Geluidstrillingen planten zich in het water als longitudinale golven voort, gaan door de vis heen en brengen de otolieten, zwevend in hun zakje, in trilling. Omdat de vis veel groter is en meer massa heeft dan de otolieten, zal de vis zelf niet of nauwelijks in trilling komen. Dit laatste geldt ook voor de uiteinden van de gehoorzenuw. Door de beweging van de otolieten worden de langste "haartjes" van de zenuwuiteinden in een bepaalde richting gebogen. Deze informatie wordt door middel van een klein elektrisch stroompje naar de hersenen doorgegeven, zodat de vis het geluid hoort en ook weet waar het vandaan komt.

Hoe verzamel je otolieten?

Hierbij moeten we onderscheid maken tussen fossiele en recente otolieten. Eerst zal ik vertellen hoe fossiele otolieten gevonden kunnen worden. Otolieten zijn maar kleine dingen: van minder dan 1 mm tot hooguit $\pm$ 5 cm. Uit de praktijk blijkt dat de meeste fossiele otolieten die je in zee-, brakwater- of zoetwaterafzettingen kunt vinden, gewoonlijk 1 tot $\pm$ 10 mm lang zijn. Veel otolieten hebben geen erg opvallende vorm en ze komen in de meeste gevallen slechts als een ondergeschikt percentage tussen de andere fossielen (meestal vooral mollusken) voor. Dit alles maakt het moeilijk om ze met het blote oog in het veld te verzamelen. Ook als het wel mogelijk is, loont het meestal niet om ze in een ontsluiting stuk voor stuk op te rapen, omdat dat erg veel tijd kost. Op deze manier vind je natuurlijk vooral de grootste exemplaren. Dit kan wel nuttig zijn als je in een verse ontsluiting komt waar niet kort daarvoor door anderen otolieten gezocht zijn. Dan kan het een mooie aanvulling zijn op de zeefmethode die hierna beschreven wordt. Een collectie los opgeraapte otolieten geeft nooit een doorsnede van de totaal aanwezige otolietenfauna, omdat er bij het zoeken altijd selectie optreedt. De kleinere soorten zie je over het hoofd of zijn tenminste ondervertegenwoordigd.

Dit kan worden voorkomen wanneer we sediment gaan zeven. Otolieten worden het meest gevonden in tertiaire en kwartaire afzettingen, omdat de hoogstontwikkelde beenvissen toen hun bloeiperiode doormaakten en nog doormaken. Afzettingen uit deze tijdperken hebben bovendien meestal het voordeel dat ze nog niet versteend zijn. Ze zijn daardoor meestal relatief gemakkelijk te zeven. Tijdens het Mesozoïcum moeten er ook veel (zij het primitievere) beenvissen met otolieten rondgezwommen hebben, maar is het gesteente meestal niet of weinig geschikt. Kalkstenen zijn zeer ongunstig voor otolieten, want meestal is hierin de aragoniet opgelost. Je moet erg goed getraind zijn om een holte, die de afdruk van een otoliet vertegenwoordigt, als zodanig te kunnen herkennen. De beste mesozoïsche sedimenten voor otolieten zijn nog niet verharde kleien. Zanden uit deze periode zijn evenals kalken meestal zodanig versteend, dat ze niet gezeefd kunnen worden. De oudste otolieten die tot nu toe gevonden zijn, komen uit het bovenste Onder-Devoon of onderste Midden-Devoon van Spitsbergen (Talimaa in Nolf, 1985).

Het is aan te raden om een zo fijn mogelijke zeef te gebruiken, om zo ook de allerkleinste otolieten te kunnen verzamelen. Het hangt echter van de korrelgrootte van het sediment af, welke maaswijdte het gunstigst is. Bij kleien en fijne zanden blijkt een maaswijdte van 0,3 mm het meest geschikt (deze maaswijdte is ook aan te bevelen voor het verzamelen van mollusken en andere niet te kleine fossielen). Een fijnere maaswijdte is dikwijls wel mogelijk, maar beneden 0,3 mm vind je meestal weinig otolieten meer. Dan vind je voornamelijk de echte microfossielen zoals ostracoden, veel foraminiferen, nannoplankton, enz. Als het sediment grover is, kunnen we beter overschakelen naar een grovere maaswijdte tussen 0,5 en 1 mm. In grove zanden zonder klei zijn namelijk de kleine otolieten en andere kleine aragonietfossielen normaliter door oplossing verdwenen, omdat het corrosieve grondwater door zulke sedimenten gemakkelijk en snel kan circuleren. Met de grovere maaswijdte vermijden we, dat we enorme zandresidu's overhouden waar toch weinig uitkomt. Vinden we een slecht gesorteerde sediment waarin naast grof en fijner zand ook een redelijk percentage klei voorkomt, dan is een fijne maaswijdte 0,3 of 0,5 mm toch nodig, omdat

verwacht mag worden dat de otolieten in zulke sedimenten goed geconserveerd zijn.

Als het sediment niet al te kleiig is, kan het ter plaatse gezeefd worden als er tenminste voldoende water voorhanden is dat toegankelijk is. Droog zeven is zelden mogelijk; dit kan alleen met kurkdroog, los zand. Meestal zijn we dus afhankelijk van een sloot, een vijver, grote plâssen op een bouwterrein, een beekje of een rivier. Soms is de zee de enige mogelijkheid, maar dan moeten we oppassen dat de golven de fossielen niet uit de zeef slaan. Stromend water is het meest ideaal, omdat het modderwater dat tijdens het zeven ontstaat, meteen weggevoerd wordt. Daarom is het gebruik van motorspuiten op zeefafels ook heel plezierig.

Als het sediment erg kleiig is, kost het teveel tijd en is het te moeilijk om het meteen ter plaatse te zeven, en lopen de fossielen meer risico op beschadiging. Dan moet het eerst thuis (of in het veld) goed gedroogd worden. Als het daarna weer nat gemaakt wordt, is de structuur van de klei zodanig veranderd, dat het gemakkelijker door de zeef gaat. Bij hele vette kleien, vooral als ze ook nog bitumineus zijn, is deze laatste methode dikwijls nog een marteling. Zulke kleien kunnen het beste in emmers van hoogwaardig plastic (uit de bouw bijvoorbeeld) ingevroren worden in een diepvriezer wanneer ze hun natuurlijke poriënwater nog bezitten. Na 24 uur in de vriezer gezeten te hebben, zetten we het sediment onder water met gewoon kraanwater. Na een dag is de klei te zeven. Het invriezen gaat met uitzetting gepaard (ijs neemt meer volume in dan water), waardoor de oorspronkelijke structuur van de klei vernietigd wordt.

Het residu (het "gruis") dat na het zeven overblijft, wordt vervolgens door een serie zeven met verschillende grovere maaswijdten (bijvoorbeeld 5, 2, 1 en 0,6 mm) in verschillende frakties gezeefd om het uitpikken te vergemakkelijken en om zo minder kans te hebben otolieten en andere fossielen over het hoofd te zien. Dit zeven in frakties kan zowel nat als droog gebeuren. We doorzoeken eerst de grofste fraktie en vervolgens steeds fijnere. De grovere frakties kunnen we met het blote oog uitpikken, de fijnere (onder 1 mm) met een binoculair. Strooi steeds kleine beetjes gruis uit op een vlakke, witte of zwarte ondergrond. Een andere kleur, bijvoorbeeld groen, kan ook heel goed zijn. Er moet in ieder geval contrast zijn met het gruis en het moet rustig zijn voor onze ogen. De fossielen en fragmenten van fossielen moeten zodanig gespreid liggen, dat ze niet over elkaar of te dicht naast elkaar liggen. Het werkt heel prettig als je een, twee of drie smalle banen gruis uitstrooit en deze systematisch van de ene naar de andere kant uitzoekt.

Ook in het gruis zijn otolieten dikwijls niet erg opvallend. Je kunt ze gemakkelijk voor fragmenten van schelpen houden als je nog weinig ervaring hebt. Recente otolieten zijn wit, maar fossiele otolieten zijn meestal gekleurd. Als ze niet afgesleten of verweerd zijn, zijn fossiele otolieten bijna altijd donkerder gekleurd dan de meeste molluskenschalen. Ze hebben meestal een karakteristieke bruine, oranje of geelachtige kleur. Maar zoek otolieten in het gruis nooit alleen op kleur, maar ook op vorm uit, anders laat je er vaak toch heel wat in het gruis zitten.

Gebruikelijke aantallen otolieten in goede afzettingen liggen in de orde van grootte van 10 tot 20 stuks per kilogram droog sediment. Om een goed beeld van een visfauna uit een aardlaag te krijgen, moeten we veel otolieten, liefst duizenden, verzamelen, want pas dan vinden we ook de zeldzamere soorten. Een grondige bestudering van zo'n visfauna vereist dus meestal al gauw het zeven van honderden kilo's sediment. Voor een beginner zijn zulke hoeveelheden natuurlijk nog te hoog gegrepen, maar ook niet echt nodig.

Er zijn afzettingen waarin maar heel weinig otolieten voorkomen. Dit zijn vooral strandafzettingen en sedimenten gevormd in (zeer) ondiep zeewater. Ook afzettingen gevormd in diverse brakwater- en zoetwatermilieus bevatten vaak maar weinig otolieten. Tenslotte vinden we geen otolieten op grote diepten in de diepzee, omdat daar de kalk opgelost wordt. In het gewone bereik van shelf-zeeën zijn grote aantallen zeepokken, bryozoën of koralen meestal een aanwijzing dat er weinig otolieten gevonden kunnen worden. Gunstige milieus voor otolieten zijn meestal rijk aan individuen en soorten van volmariene gastropoden, vooral wanneer er Turridae in voorkomen. Rijke concentraties van otolieten komen alleen voor wanneer de sedimentatiesnelheden laag zijn en in zogenaamde transgressielagen. Deze laatste bevatten voornamelijk materiaal uit oudere lagen die geërodeerd zijn en waarvan alleen de meest resistente fossielen zijn overgebleven.

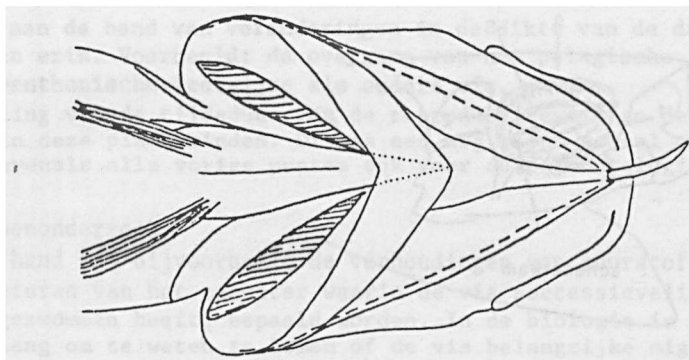


Fig. 6. Kop van een steenbolk, *Trisopterus luscus* (L.), van de buikzijde gezien.

Dit zijn vooral haai- en roggetanden en otolieten. In zulke afzettingen kunnen soms wel 2000 otolieten per kilogram sediment voorkomen, maar de meeste zijn dan door transport afgesleten. Een goed voorbeeld van zo'n afzetting is de basislaag van het Ledien (Midden-Eoceen) van Balegem, Oosterzele en Meldert in Vlaanderen.

Om fossiele otolieten goed te kunnen determineren, is een goede kennis van recente otolieten nodig. Recente otolieten zijn natuurlijk het best te verzamelen door vissen te opereren. De methode waarbij we de grootste zekerheid hebben de otolieten te vinden en ze heel uit de vis te halen, gaat in het kort als volgt. We leggen de vis neer met zijn buikzijde omhoog. Via de streeplijn zoals die in figuur 6 snijden we met een scherp mes de keel open langs de onderkaken en de kieuwdeksels. Ook snijden we het voorste deel van de romp aan de buikzijde (die in een punt uitloopt boven de kieuwen) los, zoals de stippellijn in figuur 6 is aangegeven. Dan kunnen we het hele gedeelte van keel en kieuwen van de vis afrekenen. De schedel wordt vervolgens zichtbaar, waarvan we eerst het restant van het verhemeltevlies wegsnijden (figuur 7). We snijden de kop van de romp af tussen de schedel en de eerste wervel (pijlen in figuur 7). Dan maken we een lange, diepe snede overlangs door het symmetrievlak van de schedel, waarna we de twee schedelhelften kunnen openbuigen. Als deze snede scheef verloopt, is de kans groot dat we één van de sagitta's kapot maken. Verwijder dan eerst

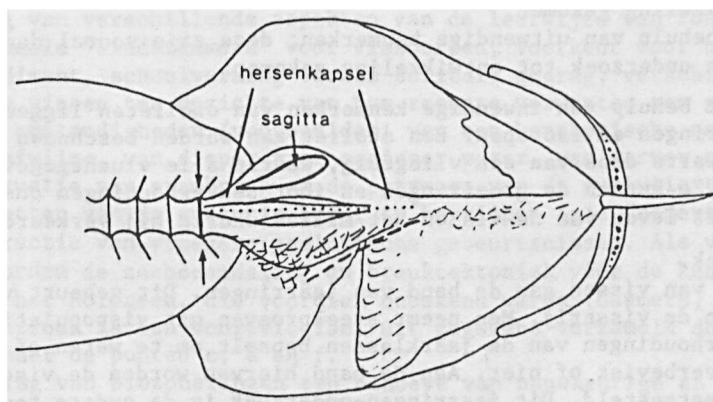


Fig. 7. Kop van een steenbolk, waarvan het keel- en kieuwgedeelte zijn verwijderd.

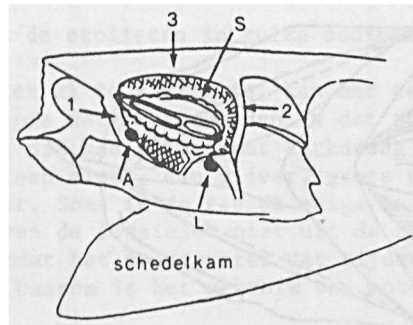


Fig. 8. Rechter schedelhelft van een steenbol, waaruit de hersenen zijn verwijderd.

de hersenen en als dat nodig is ook nog wat bot van de schedel (pijl 1, 2 en/of 3 in figuur 8) als de sagitta's, die dan zichtbaar moeten zijn, nog te veel opgesloten liggen. Verwijder de sagitta's met een pincet uit de schedel en spoel deze tussen duim en wijsvinger onder de kraan af om als dat nog nodig is het zakje weg te spoelen waar ze inzaten. Wrijf met name de binnenzijde van de otoliet goed schoon om het bijna onzichtbare membraan te verwijderen waardoor de gehoorzenuw zijn uiteinden stak, anders krijgt de otoliet later een vies bruin huidje, dat moeilijk te verwijderen is. In de figuren 6 - 8 is een kabeljauw-achtige, de steenbol, als voorbeeld genomen. In figuur 8 wordt met S de sagitta aangegeven, met A de asteriscus en met L de lapillus. Omdat de twee laatste otolieten meestal veel kleiner zijn dan de sagitta, zijn ze veel moeilijker te vinden. De otolieten kunnen tenslotte droog in een buisje, doosje of slide bewaard worden, met een etiket erbij waarop soort, lengte, geslacht, vindplaats, datum, en dergelijke vermeld worden. Het is ten eerste aan te raden om met een "gemakkelijke" vissoort die relatief grote otolieten heeft, te beginnen, bijvoorbeeld een kabeljauw, schelvis of wijting. Voor een uitgebreid artikel over het uitprepareren van otolieten verwijs is naar Gaemers (1985).

Wat kunnen wij met otolieten doen?

De wetenschappelijke en praktische toepassingen van otolietenonderzoek kunnen we in twee groepen splitsen:

- I. toepassingen met behulp van inwendige kenmerken; deze zijn vooral via de biologie tot ontwikkeling gekomen,
- II. toepassingen met behulp van uitwendige kenmerken; deze zijn vooral dankzij paleontologisch onderzoek tot ontwikkeling gekomen.

I. De toepassingen met behulp van inwendige kenmerken van otolieten liggen op het terrein van groeiringen en isotopen. Een otoliet kan worden beschouwd als een "black box", de zwarte doos van een vliegtuig, waarin alle vluchtgegevens worden geregistreerd. Zo kunnen de groeiringen en isotopenverhoudingen ons veel vertellen over het leven van de vis en het milieu waarin hij verkeerde.

1. groeiringenonderzoek.

- a. leeftijdsbepaling van vissen aan de hand van jaarringen. Dit gebeurt vooral ten behoeve van de visserij. Men neemt steekproeven uit vispopulaties waarvan men de verhoudingen van de jaarklassen bepaalt om te weten of een populatie wordt overbevist of niet. Aan de hand hiervan worden de visquota voor de vissers vastgesteld. Dit jaarringen-onderzoek is de oudste toepassing van inwendige otolietenkenmerken. Reibisch (1899) was de eerste die hierover publiceerde.
- b. leeftijdsbepaling van vislarven en juveniele vissen aan de hand van dag-gelaagdheden. Ook dit onderzoek is van groot belang voor de visserij. Hiermee kunnen de groeisnelheden van de zeer jonge vis bepaald worden.
- c. bepaling van veranderingen in de leefwijze van de vis tijdens de groei, en bepaling van het tijdstip waarop deze verandering plaatsvindt. Dit is moge-

lijk aan de hand van veranderingen in de dikte van de daglaagjes en de patronen erin. Voorbeeld: de overgang van het pelagische larvestadium naar een benthonische leefwijze als oudere vis.

- d. bepaling van de tijdsduur van de reproductiecyclus en de tijd van het jaar waarin deze plaatsvinden. Dit is een nog bijna geheel onbetreden terrein, dat evenals alle vorige punten ook voor de paleontologie van belang kan zijn.

2. isotopenonderzoek.

Aan de hand van bijvoorbeeld de verhoudingen van zuurstofisotopen kunnen de temperaturen van het zeewater waarin de vis successievelijk gedurende zijn leven gezwommen heeft, bepaald worden. In de biologie is dit bijvoorbeeld van belang om te weten te komen of de vis belangrijke migraties heeft gemaakt van ondieper, warmer water naar dieper, kouder water. In de paleontologie kunnen hiermee bijvoorbeeld zomer- en wintertemperaturen van zeeën uit lang vervlogen tijden bepaald worden.

II. De toepassingen met behulp van uitwendige kenmerken van otolieten liggen primair in de mogelijkheid om vissoorten nauwkeurig te determineren. Daaruit vloeien vele andere toepassingen voort. De mogelijkheid om groeiverschijnselen aan de oppervlakte van otolieten te bestuderen is nog nauwelijks onderzocht.

1. determinatie van vissoorten.

- a. otolieten kunnen bij verschillende recente, nauwverwante soorten in veel gevallen tot een trefzekerder soortdeterminatie leiden dan met uitwendige kenmerken mogelijk is (zie bijvoorbeeld Schmidt, 1969).
- b. onderzoek van maaginhouden van recente predators om voedselketens te reconstrueren. Otolieten zijn voor de determinatie van de gegeten vissen onmisbaar, omdat deze vaak de enig goed herkenbare resten van vissen zijn.
- c. onderzoek van monsters van de huidige zeebodem. Otolieten daaruit kunnen helpen om de geografische en diepte-verspreiding van recente vissoorten beter te leren kennen. Van veel soorten is deze namelijk onvoldoende bekend. Dit onderzoek is ook van groot belang om de paleoecologie van fossiele visfauna's beter te begrijpen.
- d. archeologisch onderzoek. Vroegere volken die vis gegeten hebben, hebben afval achtergelaten waarin otolieten gevonden worden. Zo kan men bepalen welke vissoorten gegeten werden en welke het belangrijkste waren voor de consumptie.
- e. reconstructie van fossiele visfauna's. Koken (1884) was de eerste die fossiele otolieten determineerde en recente otolieten als vergelijkingsmateriaal gebruikte.
- f. reconstructie van vroegere zeediepten en temperaturen, eventueel in samenhang met isotopenonderzoek.
- g. bepaling van verschillende aspecten van de leefwijze van fossiele vissen, bijvoorbeeld "kinderkamers" voor vissoorten, voorkeur voor bepaalde typen bodemsediment, schoolvorming versus solitair gedrag, verschil in gedrag van fossiele vissen ten opzichte van hun recente verwanten ten gevolge van veranderde omstandigheden (voorbeelden: van een benthonische naar een pelagische leefwijze, van dieper naar ondieper water, van warmer naar kouder water)
- h. reconstructie van stambomen om de patronen van de evolutie te leren kennen en de wetten van de evolutie beter te begrijpen (zie Gaemers, 1976).
- i. reconstructie van vroegere geologische gebeurtenissen. Als voorbeeld kan genoemd worden de zeebodemdaling en breuktektoniek vóór de kust van Noorwegen tijdens het Holoceen, die voordien onbekend waren (Gaemers, in voorbereiding). Dit onderzoek is een voortvloeijsel uit gegevens verzameld door onderzoek genoemd onder de punten c, e en f.
- j. opstelling van biozoneringen ten behoeve van nauwkeurige en betrouwbare ouderdomsbepalingen van aardlagen met behulp van evolutiereeksen van otolieten (punt h). Het constateren van nog ontbrekende schakels in evolutiereeksen maakt het bovendien mogelijk om nog onbekende stukken tijd met hun nog onbekende fauna te voorspellen (Gaemers, 1978).

2. groeiverschijnselen.

Aan de hand hiervan kan mede bepaald worden of er tijden: de groei ook groei-ringen gedeeltelijk of geheel geresorbeerd kunnen worden.

Besluit

Mede dankzij de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie en vele van haar leden ben ik er toe gekomen om otolieten te gaan bestuderen. Ik beschik nog steeds over zoveel interessant otolietenmateriaal dat ik er nog vele jaren mee bezig zal zijn. Natuurlijk ben ik altijd geïnteresseerd om nieuw materiaal te zien, omdat er altijd iets moois of iets nieuws tussen kan zitten. Ook ben ik bereid om te helpen met determineren. Overdag ben ik bereikbaar op het Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie waar ik gastmedewerker ben. Het adres is: Hooglandse Kerkgracht 17, 2312 HS Leiden, telefoon: 071 - 143844. Mijn privé-adres is: Zwenkgras 3, 2318 TH Leiden, telefoon: 071 - 220449.

Literatuur

- Chaine, J. & J. Duvergier, 1934. Recherches sur les otolithes des poissons. Étude 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.
- 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., 1978. A biozonation based on Gadidae otoliths for the north-west European younger Cenozoic with the description of some new species and genera.- Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., 15 (4): 141-161.
- Gaemers, P. A. M., 1984. Otolieten.- Afzettingen (W. T. K. G.), 5 (3): 79-87.
- Gaemers, P. A. M., 1985. Het uitprepareren van otolieten uit vissen.- Het Zeepaard, 45 (2): 75-87.
- Koken, E., 1884. Ueber Fisch-Otolithen, insbesondere über diejenigen der nord-deutschen Oligozän-Ablagerungen.- Z. deutsch. geol. Ges., 36: 500-565.
- Morris, R. W. & L. R. Kittleman, 1967. Piezoelectric property of otoliths.- Science, 158: 368-370.
- Nolf, D., 1985. Handbook of Paleoichthyology, Vol. 10 - Otolithi Piscium.- Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 145 p.
- Pannella, G., 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns.- Science, 173: 1124-1127.
- Reibisch, J., 1899. Ueber die Eizahl bei Pleuronectes platessa und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen.- Wissensch. Meeresuntersuch., Abt. Kiel, N.F. 4: 231-248.
- Schmidt, W., 1969. The otolith as a means for differentiation between species of fish of very similar appearance.- Abidjan, Ivory Coast, 20-28 October 1966, Proc. Symp. Oceanogr. Fish. Resour. trop. Atlantic, UNESCO, p. 393-396.
- 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.
- Studnička, F. K., 1912. Die Otoconien, Otolithen und Cupulae terminales im Gehörorgan von Ammocoetes und von Petromyzon. Nebst Bemerkungen über das "Otosoma" des Gehörorgans der Wirbeltiere überhaupt.- Anatomischer Anzeiger, 42 (22/23): 529-562.
- Thresher, R. E., 1988. Otolith microstructure and the demography of coral reef fishes.- Trends Ecol. Evol. (TREE), 3 (3): 78-80.