Zuidoost-Frankrijk is bij fossielenzoekers onder andere bekend door de fraaie, vaak afwijkend gevormde ammonieten die er worden gevonden (zie Klein, 1988). Veel minder bekend zijn de even zo fraaie en afwijkend gevormde belemnieten uit het gebied, zoals bijvoorbeeld sommige 'bladvormige' soorten uit de *Duvalia*-familie, bijvoorbeeld *Duvalia emericii* (Raspail). Deze belemnieten kwamen voor in het Valanginien (van 136,5 tot 132 mln jaar geleden).

Gaan tot het gaatje

Over het ontstaan van opvallende gaatjespatronen in belemnietenrostra

Paul Floor
P. Floor, Haeckmate 11, 8014 MK Zwolle

Mijn eerste vondst van een exemplaar van *Duvalia emericii* (Afb. 1) deed de belangstelling voor belemnieten pas echt opbloeien. Behalve de aparte vorm was het ook het prachtige puntjespatroon dat de oppervlakte van de vondst bedekte, dat mijn aandacht trok. Een patroon dat, zo dacht ik, een onmiskenbaar *Duvalia*-kenmerk was. Het exemplaar op de afbeelding uit het boek aan de hand waarvan ik de vondst determineerde, had dit patroon namelijk ook. Nu is *Duvalia emericii* een zeer variabele soort die niet voor het oprapen ligt. Pas een paar jaar later, na de vondst van een tweede, vergelijkbaar gevormd exemplaar zonder gaatjes en ging ik serieus op zoek naar de veroorzakers van het gaatjespatroon. Uiteindelijk bleken die bekend te zijn: een bepaald soort Cirripedia, namelijk Acrothoracica, in het Nederlands 'franjepootkreeftjes'.

Wat zijn Acrothoracica?

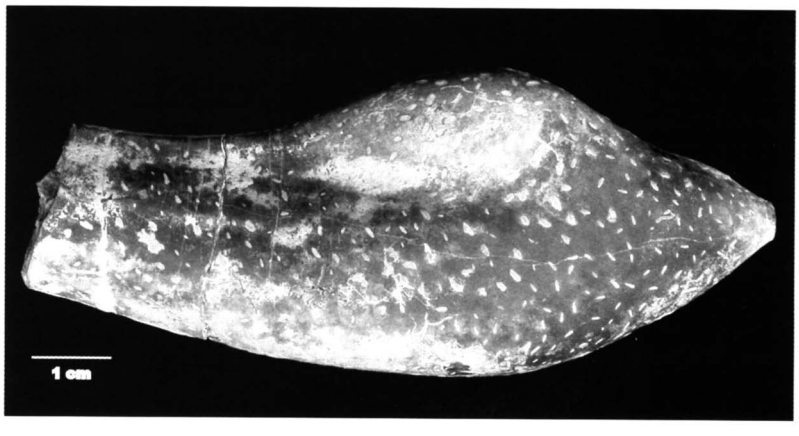
Acrothoracica zijn merkwaardige diertjes. Het zijn kreeftjes, uit de subklasse Cirripedia, maar je moet heel goed kijken om dat te zien. Sommige, bijvoorbeeld de eendenmosselen lijken meer op tweekleppigen, anderen verstoppen zich onder een 'puist' van kalkplaatjes zoals zeepokken. Cirripedia zijn al bekend vanaf het Midden-Cambrium. De Acrothoracica, de veroorzakers van de gaatjes in de belemnieten, bestaan nog niet zo lang, maar ook hun geschiedenis gaat terug tot het Carboon (Lukeneder, 1999).

Acrothoracica beginnen hun leven als larve, zwevend en zwemmend in het plankton, zoekend naar een geschikte ondergrond om zich te vestigen. Als ze die gevonden hebben dan hechten ze zich vast. Bij de keuze van de vestigingsplaats blijken omgevingsfactoren een grote rol te spelen. De vestiging is definitief en als planktoneters zijn de diertjes daarna volledig afhankelijk van 'wat er langskomt'. Dit betekent dat een voortdurende verversing van het omgevingswater, door stroming, onmisbaar is. Onderzoek aan recente soorten (Lambers en Boekschoten, 1986) suggereert dat het wegvallen van de waterbeweging, of zelfs een verandering van de richting van de stroming spoedig tot de hongerdood leidt.

De herkomst van de feitelijke ondergrond, het substraat, lijkt iets minder bepalend. We vinden Acrothoracica zowel in dood koraal, als in schelpen van tweekleppigen, slakken etc. Er moet natuurlijk wel in geboord kunnen worden. Aangezien dit in eerste instantie volledig chemisch gaat en daarna 'raspend', met een soort chitineuze tanden op de mantel, beperkt de ondergrond zich in de praktijk tot niet te harde en chemisch oplosbare materialen. Calciet, het voornaamste bestanddeel van koraal en mollusken (o.a. belemnietenrostra) voldoet uitstekend aan deze eisen. Het uiteindelijke resultaat van het etsen en boren is een 'napvormig' kamertje met een ovale tot druppelvormige opening (Afb. 2). Uit het kamertje steken de pootjes waarmee het diertje zijn voedsel uit het water vangt[1]. Bij de in gaatjes levende Acrothoracica, zijn de kalkplaatjes die het lichaam van de in het open water levende Cirripedia normaal bedekken, vrijwel verdwenen. Alleen een plaatje om de opening van het kamertje af te sluiten is nog over. Naast de kamertjes en de rasptanden zijn dit dan ook de enige fossiele overblijfselen die we van de diertjes vinden. Moderne Acrothoracica leven niet dieper in zee dan zo'n 65 meter. Gezien de overeenkomsten in bouw en levenswijze tussen de moderne soorten en hun fossiele verwanten lijkt het waarschijnlijk dat ook zij zich tot deze diepte beperkten.

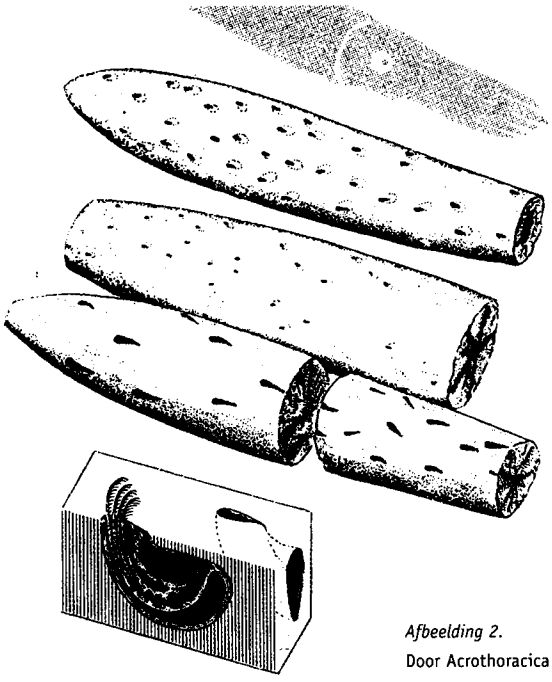
Terug naar de belemnieten

De traditionele theorie ter verklaring van de herkomst van de gaatjes berust feitelijk op (een deel van) bovenstaande uitgangspunten en gegevens. In het kort kwam de theorie op het volgende neer: een belemnietenrostrum was tijdens het leven volledig omgeven door het weefsel van de belemniet, het was een soort inwendig 'skelet.' Daardoor was het beschermd tegen de meeste vormen van inwerking of aanvallen van buitenaf, zeker tegen aanvallers als Acrothoracica. De aantasting moet daarom plaatsgevonden hebben na de dood van de belemniet toen het rostrum op de zeebodem lag. Echter, naarmate ik meer rostra van diverse soorten en ouderdom vond mét gaat-

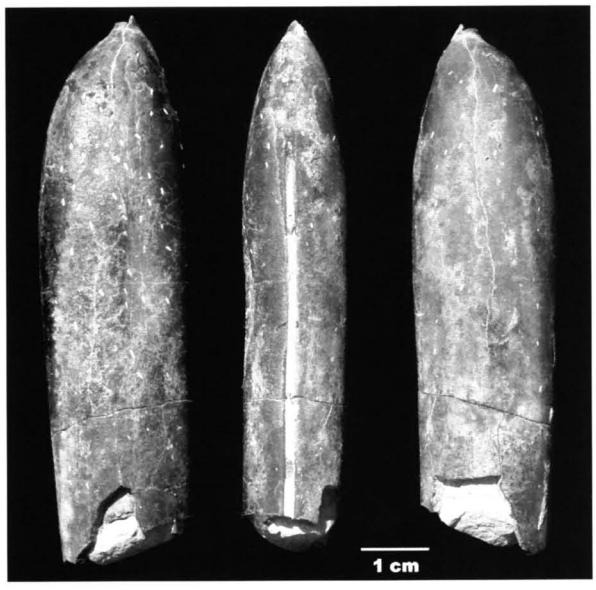


Afbeelding 1. Duvalia emericii (Raspail).

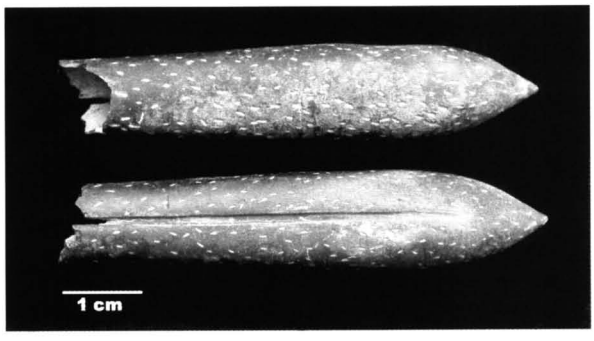
[1] Volgens Petriconi (1971) waren pootjes bij Acrothoracica afwezig. Hij gaat er vanuit dat zij hun voedsel filterden uit water dat zij met behulp van hun gespierde mantel in en uit de met mantelweefsel beklede gaatjes konden pompen.



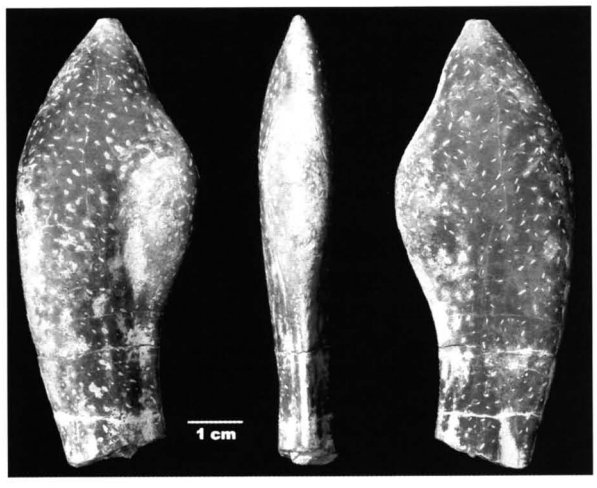
Afbeelding 2.
Door Acrothoracica aangetaste belemnietenrostra met onderaan een op moderne soorten gebaseerde reconstructie.
Naar: Seilacher 1968 (zie ook Petriconi 1971, Lambers & Boekschoten 1986).



Afbeelding 3a.
Duvalia lata (de Blainville) aangetast door Acrothoracica. Linker-, rug- en rechterzijde.



Afbeelding 3b.
Castellanibelus orbignyanus (Duval-Jouve) aangetast door Acrothoracica. Onder de rug- en boven de buikzijde.



Afbeelding 3c.
Duvalia emericii (Raspail) aangetast door Acrothoracica. Linker-, rug- en rechterzijde.

jes, kwamen er steeds meer vragen in mij op waar de traditionele theorie geen bevredigende verklaring voor had.

Eén van die vragen was: 'waarom zijn alle rostra aan beide zijden aangeboord en ook nog in redelijk vergelijkbare mate (Afb. 3a, b en c)?' De traditionele theorie suggereert hiervoor wel een verklaring: door stroming of bioturbatie (het omwoelen van de bodem door levende wezens) werden de rostra vaak verplaatst en omgekeerd, zodat alle zijden op den duur konden worden aangeboord. Voor het materiaal uit mijn collectie leek dit echter hoogst onwaarschijnlijk. In de eerste plaats zijn de sedimenten waaruit de rostra afkomstig zijn erg fijn van structuur. Dit duidt op een geringe stroomsnelheid tijdens de afzetting. In de tweede plaats zijn de aangetaste belemnieten vaak puntgaaf, iets wat niet het geval zou zijn als ze vaak waren omgerold in een turbulent milieu. Ten derde, levende Acrothoracica zouden ernstig in de problemen zijn gekomen door het herhaaldelijke omkeren. Het zou met zekerheid geleid hebben tot het in korte tijd sterven van alle exemplaren die 'op hun kop' zouden komen te liggen, aangezien zij afgesloten raken van de aanvoer van voedsel en zuurstof. Tenslotte speelde ook de vorm van een aantal soorten belemnieten een rol bij mijn scepsis. Hoe hoog zou de stroomsnelheid boven de behoorlijke diepe zeebodem wel niet moeten zijn, om in de modder liggende 'bladvormige' rostra van bijvoorbeeld *Duvalia emericii* keer op keer om te keren? Naar mijn idee voldoende argumenten om de traditionele theorie te verwerpen.

Niet de enige met twijfels...
Als alternatief voor de traditionele theorie van aantasting had ik wel eens gedacht aan de mogelijkheid dat belemnietenrostra na de dood van de belemniet een tijdlang zouden kunnen blijven ronddrijven, zoals wel bekend is van ammonieten. Erg overtuigd van de waarschijnlijkheid van deze 'drijftheorie' was ik echter niet. Belemnieten zijn nogal 'massief' en dus 'zwaar' zeker in verhouding tot ammonieten, maar ook in vergelijking met bijvoorbeeld de ovale witte resten van de recente zeekat, zo bekend uit vogelkooien.

Toch kwam de drijftheorie weer volop in beeld in het voorjaar van 2002, door het kort daarvoor verschenen boek van Gero Moosleitner: 'Fossilien sammeln in Südfrankreich'. Moosleitner merkt op dat de gaatjes in de rostra vaak een zekere oriëntatie vertonen, al gaf hij niet precies aan wat hij daarmee bedoelde. Nader onderzoek aan belemnieten uit mijn eigen collectie, vergeleken met een foto uit zijn boek, verduidelijkte dat

en bevestigde zijn waarnemingen. Het blijkt dat de gaatjes in een groot aantal gevallen min of meer evenwijdig liggen aan de lengte-as van de belemniet, met de brede zijde van de opening richting de punt. Dit is goed zichtbaar bij de 'kogel'vormige soorten, zoals *Castellanibelus orbignyanus,* (Afb. 3b). Maar het gaat in grote lijnen ook op voor anders gevormde soorten zoals de al eerder genoemde *Duvalia emericii.*

Volgens Moosleitner kon het rondom aangeboord zijn van de rostra worden verklaard door uit te gaan van aantasting tijdens een drijffase en was de oriëntatie van de gaatjes daarvoor aanvullend bewijs. Zeestromingen die de drijvende rostra meevoerden zouden gezorgd hebben voor een bepaalde, constante en gerichte stroming langs de belemniet. De Acrothoracica zouden zich daaraan hebben aangepast, met de voorkeursrichting als gevolg. Het eerste deel van zijn redenering, de aantasting tijdens de drijffase, kwam zeer plausibel over. Het tweede deel, ter verklaring van de oriëntatie, leek mij niet te kloppen. Voorwerpen die geheel of grotendeels onder water steken nemen namelijk de snelheid aan van de stroming uit de omgeving. Een Acrothoracica gevestigd in zo'n belemniet ervaart dus geen stroming rondom de belemniet, hij heeft dus ook niet de mogelijkheid om zich daarop te oriënteren. Juist de Acrothoracica op een zich *niet* verplaatsende belemniet zouden de aanwezigheid van stroming kunnen ervaren, met andere woorden, zich oriënteren.

Verder was er nog iets betreffende de oriëntatie van de gaatjes wat tegen Moosleitners theorie pleitte: stromingen in open zee die zich over grote(re) gebieden doen gelden zijn horizontale stromingen. De oriëntatie van de gaatjes is evenwijdig aan de lengteas van de belemniet. Dit betekent dat de belemnieten horizontaal in het water moeten hebben gedreven. Gezien het gewicht van het rostrum en dus de ligging van het zwaartepunt bij de combinatie rostrum met fragmocoon lijkt dat niet logisch. Daarmee was ik dus in het voorjaar van 2003, ook met de drijftheorie, voor mijn gevoel weer grotendeels terug bij 'af.'

[2] Helemaal alleen staat Seilacher niet, zie Petriconi (1971)

De rol van het toeval

Veel onderzoek heeft af en toe een duwtje in de rug nodig. Tijdens de 'Themadag Cephalopoden' van de NGV in mei 2003 kreeg ik dat duwtje in de persoon van Nico Janssen. Ook hij bleek zich bezig te houden met belemnieten, gedeeltelijk uit hetzelfde gebied, maar in ieder geval van dezelfde ouderdom als de exemplaren met de Acrothoracica-gaatjes. Nico bleek te beschikken over een omvangrijke bibliotheek met tal van publicaties over belemnieten met onder meer enige artikelen, waaronder Seilacher (1968), waarnaar ook door Moosleitner werd verwezen.

Seilacher en de Acrothoracica

Seilachers artikel was een poging om te beredeneren wat de normale richting was waarin belemnieten zwommen. Als vertrekpunt voor zijn verhaal nam hij daarbij het belemnietenrostrum. Er is geen twijfel over het feit dat het rostrum tijdens het leven van de belemniet aan de 'achterkant' zat en dat de gestroomlijnde punt ervan 'achterwaarts' wees. Het is dan ook logisch om de conclusie te trekken dat een 'achterwaartse' beweging minder weerstand opleverde en dus met een hogere snelheid en verhoudingsgewijs lagere inspanning door de belemniet kon worden uitgevoerd dan een 'voorwaartse' beweging.

Toch bewogen belemnieten zich, volgens Seilacher, onder normale omstandigheden 'voorwaarts', dat wil zeggen met hun kop vooruit. Deze schijnbare tegenstrijdigheid verklaart hij door een zogenaamde 'twee versnellingen' theorie. De eerste versnelling is de normale versnelling: de belemniet beweegt vooruit, kan zien waar hij heengaat, gebruikt zijn vangarmen om de omgeving af te tasten of zijn prooi te grijpen. De voortbeweging vindt plaats door de 'vinnen' aan de achterzijde. De tweede versnelling is een 'nood'versnelling. Door het met kracht uitstoten van water uit de mantelholte schiet de belemniet met hoge snelheid achterwaarts. Deze 'nood'versnelling kan de belemniet redden uit levensbedreigende situaties en het verschil maken tussen leven en dood. Het is dus logisch dat deze manier van voortbeweging via natuurlijke selectie een grote invloed heeft op de vorm van een belemniet. Hierdoor kunnen de lichamelijke aanwijzingen voor de normale 'voorwaartse' zwembeweging uit het zicht verdwijnen.

Om zijn theorie dat de voorwaartse beweging toch de 'normale' is te onderbouwen betrok Seilacher de door de Acrothoracica gemaakte gaatjes in zijn verhaal en wel op zeer originele wijze. Hij stelde namelijk dat de aan- of afwezigheid van oriëntatie in het patroon van aantasting te verklaren is door uit te gaan van het tijdstip waarop de aantasting heeft plaatsgevonden. Als de aantasting 'pre-mortaal' plaatsvond, dus terwijl het dier nog rondzwom, dan leidde dit tot een regelmatig en georiënteerd patroon. Als het aantasten plaatsvond na de dood (post-mortaal) dan was er sprake van een onregelmatig patroon zonder bepaalde oriëntatie. Logischerwijs was de noodversnelling voor de oriëntatie van de Acrothoracica veel minder bepalend dan voor het uiterlijk van de belemniet. Als de belemniet zoals Seilacher dacht het grootste deel van de tijd, horizontaal, met zijn kop naar voren rondzwom dan hadden zij voornamelijk te maken met een stroming langs de belemniet die van kop richting staart ging. Dat zou dan leiden tot de bekende, al beschreven oriëntatie van de gaatjes: in de lengterichting, met de brede kant van de opening richting de punt van de belemniet. Voor Seilacher was dit het bewijs waar hij naar zocht.

Om aannemelijk te maken dat aantasting tijdens het leven mogelijk was ging Seilacher er van uit dat het rostrum tijdens het volwassen deel van het leven van de belemniet niet of slechts zeer dun bedekt was met levende cellen. Veel van zijn collega's waren (en zijn) dat overigens niet met hem eens[2] en het zou alleen op basis daarvan dus makkelijk zijn, om zijn 'pre-mortaal theorie' meteen naar de prullenbak te verwijzen. Toch leek mij dat niet verstandig. Seilachers theorie bood tenslotte wel een heel elegante mogelijkheid om de hiervoor al eerder beschreven oriëntatie van de gaatjes te verklaren.

Weer vast?

Inmiddels waren er dus drie theorieën over de gaatjes en hun mogelijke oriëntatie bekeken. De 'traditionele' van de op de bodem liggende om en om rollende rostra, maar die was afgeschreven. De 'drijftheorie' van Moosleitner, die weliswaar het rondom aanboren kon verklaren,

maar niet de oriëntatie. Tenslotte was daar de theorie van Seilacher, met een originele, beargumenteerde, maar ook zeer discutabele theorie over het pre-mortaal ontstaan en de oriëntatie van de gaatjes. Ik kon weinig anders concluderen dan dat ik weer 'vast' zat. Het onderzoek moest over een andere boeg en er moest nieuwe informatie komen aan de hand van een aantal nieuwe vragen, naar onderwerp gegroepeerd:

1. de belemnieten uit het Valanginien zitten redelijk gesorteerd per laag in het sediment. Dit was tijdens eerder veldwerk gebleken en werd bevestigd door de literatuur en onderzoek door Nico Janssen in hetzelfde gebied. In de meeste lagen komen ook verschillende soorten tegelijk voor. Betekent dit voorkomen in dezelfde laag ook dat de mate waarin de diverse soorten zijn aangetast vergelijkbaar is?
2. in welke mate verschilt het aantal aangetaste individuen per soort en zijn er ook soorten die niet werden aangetast?
3. Seilacher spreekt in zijn artikel over een beperkte bedekking van het rostrum door levend weefsel bij volwassen belemnieten van bepaalde soorten, met name *Duvalia* en *Hibolithes*. Zijn daarvoor aanwijzingen bij de gevonden belemnieten uit mijn collectie? Zijn het vooral (of alleen) de grootste exemplaren van bepaalde soorten die zijn aangetast?
4. zit er ook variatie in de grootte van de geboorde gaatjes tussen belemnieten van een bepaalde soort. Is de omvang van de gaatjes bij vergelijking van verschillende soorten altijd verschillend? Zit er variatie in de grootte van de gaatjes die we vinden per individuele belemniet?

Vragen die alleen maar beantwoord konden worden door het zoeken naar en het vinden van meer belemnieten. Met andere woorden: op naar Zuid-Frankrijk.

Opnieuw veldwerk, de opbrengst

Tijdens het late voorjaar en de zomer van 2003 bezocht ik een drietal al eerder door mij bezochte en bemonsterde vindplaatsen gelegen in de Drôme-Provençale (Afb. 4). Weer thuis was ik ruim anderhalve kilo belemnieten en belemnietenfragmenten rijker. Het grote uitzoeken kon beginnen. Uiteindelijk bleken er 407 exemplaren tussen te zitten die zo compleet waren dat ze voor determinatie in aanmerking kwamen. Ze bleken te behoren tot 20 verschillende soorten en 51 exemplaren bleken door Acrothoracica te zijn aangeboord. Een totaaloverzicht met de namen en aantallen staat in de tabel 1.

Afbeelding 4. Typische Boven-Valanginien ontsluiting uit de Drôme-Provençale ter hoogte van de 'Verrucosum' zone. Grijs verweerde mergels afgewisseld met wat hardere kalk en kalk-mergelbanken. De inzet toont een 'in situ' detailopname van een in fragmenten uiteengevallen, maar wel complete *Duvalia emericii*.

Antwoorden op vragen en discussie over mogelijke consequenties

Op basis van de gevonden belemnieten en de in het veld gedane waarnemingen bleek het mogelijk om de eerder beschreven vervolgvragen te beantwoorden. Daarbij is, om de rol van het toeval enigszins te beperken, uitgegaan van de soorten waarvan een redelijk aantal exemplaren (meer dan 8) gevonden zijn.

Nadere bestudering van de diverse combinaties van belemnietensoorten uit bepaalde lagen lijkt aan te tonen dat er in de mate van aantasting inderdaad een zekere overeenkomst zichtbaar is. *Castellanibelus orbignyanus* en *Duvalia emericii* komen samen[3] voor en zijn beide in redelijk vergelijkbare percentages aangetast.

[3] Ook *Hibolihtes laryi* hoort bij deze combinatie, maar met zeven gevonden exemplaren valt deze soort net buiten de grens, getrokken ten behoeve van de statistische betrouwbaarheid.

Tabel 1 – **Overzicht van gevonden belemnieten gesorteerd op het percentage dat door Acrothoracica is aangeboord. De vet gedrukte namen en gegevens zijn van de in de tekst besproken soorten**

Soortnaam	% aangetast v.h. totaal	Aantal	Aantal aangetast
Berriasibelus sp.	100	1	1
Berriasibelus exstinctorius	**60**	**10**	**6**
Castellanibelus sp. *B.*	50	2	1
Berriasibelus heres	33	3	1
Mirabelobelus blainvillei	31	13	4
Duvalia lata	29	7	2
Hibolithes laryi	29	7	2
Hibolithes sp.	26	62	16
Castellanibelus orbignyanus	**16**	**57**	**9**
Duvalia emericii	**15**	**40**	**6**
Berriasibelus gr. *conicus*	6	18	1
Duvalia vaunagensis	0	1	0
Duvalia hybrida	0	1	0
Duvalia gr. *dilatata*	0	3	0
Duvalia aff. *lata zeugitana*	0	4	0
Duvalia gr.*binervia*	0	5	0
Pseudobelus sp.	0	12	0
Hibolithes* cf. *jaculoides	**0**	**13**	**0**
Duvalia* aff. *gervaisiana	**0**	**23**	**0**
Duvalia binervia	**0**	**125**	**0**

Blijkbaar maakten de Acrothoracica als ze voorkwamen weinig onderscheid tussen deze qua bouw zeer verschillende soorten belemnieten. In andere lagen, komen andere belemnieten-combinaties voor. In één van die populaties vond ik geen aangetaste rostra. Dit is het geval bij de combinatie *Duvalia binervia*, *Hibolithes* cf. *jaculoides* en *Duvalia* aff. *gervaisiana*. Dit zijn soorten en dat is opvallend, die gevonden zijn boven de zogenaamde 'Verrucosum event' zone. Dit is de naam voor een uitstervingsgolf die de overgang van Onder- naar Boven-Valanginien kenmerkt. Een mogelijke verklaring was dat ook de Acrothoracica-soorten die in het betreffende gebied leefden door deze gebeurtenis tijdelijk zijn verdwenen. Later bleek dat Nico Janssen beschikte over (weliswaar maar enkele) aangetaste belemnieten van boven dit 'event.' De Acrothoracica waren er dus nog wel.

Dan wat betreft het aantal aangetaste individuen bij vergelijking van de verschillende soorten, dat verschilt sterk. Als ik me weer richt op de soorten die statistisch een redelijk betrouwbaar percentage opleveren dan varieert het percentage van 0 (*Duvalia binervia*) tot 60 (*Berriasibelus exstinctorius*). De vindplaats speelt niet of nauwelijks een rol. Er is geen statistisch relevant verschil per vindplaats in de mate waarin een bepaalde soort is aangetast.

Ten derde lag er de vraag of alleen volwassen exemplaren werden aangetast. Deze kan ontkennend worden beantwoord. Het zijn niet altijd, (of alleen maar) de grootste exemplaren van een bepaalde soort die aangetast zijn. De consequentie hiervan voor Seilachers theorie is volgens mij duidelijk. Ook juveniele en onvolwassen belemnieten zouden, uitgaande van bovenstaande gegevens, dus een onbedekt rostrum gehad moeten hebben. Dit is wel zeer onwaarschijnlijk. Alles wat er op dit moment bekend is over belemnieten lijkt er op te wijzen dat het onmogelijk was dat een onbedekt rostrum nog kon doorgroeien.

Tenslotte waren er meerdere vragen over de grootte van de gaatjes. Ook hier zijn duidelijke antwoorden mogelijk. De gaatjes kunnen zowel binnen een bepaalde soort als tussen de diverse soorten in grootte verschillen. Exemplaren waarin zowel grote als kleine gaatjes naast elkaar voorkomen bestaan ook, maar zijn schaars. Het lijkt er op dat de grootte van de gaatjes vooral werd bepaald door de hoeveelheid tijd die de belemniet ronddrijvend doorbracht, dit bepaalde immers de tijd die de Acrothoracica kregen om te boren. Er zijn geen aanwijzingen voor de veronderstelling dat een bepaald soort belemniet zijn 'eigen' Acrothoracica had.

Conclusies

De traditionele theorie over de wijze waarop belemnietenrostra werden aangetast door Acrothoracia was door mij eerder al min of meer verworpen. De recente vondsten en de daaruit voortvloeiende antwoorden op de gestelde vragen geven geen enkele aanleiding om deze mening te herzien. Integendeel zelfs: géén van de door mij in situ gevonden Valanginien belemnieten uit de Drôme-Provençale vertoont tekenen van erosie die veroorzaakt zouden kunnen zijn door transport langs of over de zeebodem. Op basis van het totaal ontbreken van rostra die éénzijdig zijn aangetast, kan worden gesteld dat er geen aantasting meer heeft plaatsgevonden nadat de rostra op de zeebodem terecht waren gekomen. Dit zou kunnen pleiten voor Seilachers theorie van pre-mortale aantasting, mede omdat bij alle gevonden rostra sprake is van georiënteerde gaatjes. Toch spreken sterke argumenten de theorie tegen. In de eerste plaats zijn het niet alleen maar de volwassen exemplaren die zijn aangetast en in de tweede plaats beperkt de aantasting zich niet tot bepaalde soorten. Dit alles, gecombineerd met de wetenschap dat Acrothoracica maar tot op beperkte diepte voor kunnen komen leidt tot de conclusie dat de rostra moeten zijn aangetast toen ze na de dood van de belemnieten nog een tijdlang ronddreven in zee. Het verschil in drijfvermogen bepaalde daarbij zowel de gevoeligheid voor aantasting per soort als de mate van aantasting per individu. Goed drijvende soorten of exemplaren werden vaker en intensiever aangetast. Soorten of exemplaren die heel kort, slecht of zelfs helemaal niet dreven zelden of nooit. Moosleitner heeft dus wel degelijk een beetje gelijk, maar zijn verklaring voor de oriëntatie van de gaatjes klopt niet.

Een 'nieuwe' theorie

In de literatuur komen we regelmatig theorieën tegen over het 'nut' van het rostrum voor de nog levende belemniet. Twee elementen komen steeds naar voren:

1. het rostrum leverde een stukje structurele sterkte
2. het vormde een tegenwicht voor de, ten opzichte van de rest van het lichaam, sterk ontwikkelde 'kop met poten'.

Hier gaat het vooral om het tweede element. Als dit waar is, dan betekende dit dat het zwaartepunt van een belemniet zich na de dood van het dier en tijdens het vergaan van de zachte weefsels ver naar achteren zou verplaatsen. Het rostrum van een overleden belemniet zou dus in (vrijwel) verticale stand zijn gaan ronddrijven of, nog beter gezegd, met een door de golfslag veroorzaakte, op en neer gaande beweging hebben rondgedobberd. Hierdoor ontstond een waterbeweging in de lengterichting langs het rostrum, die de oriëntatierichting van de Acrothoracica verklaart: haaks op de stroming richting het fragmocoon, maar vooral richting de waterspiegel, dus naar het licht en tegen de zwaartekracht in. Indien deze theorie zou kloppen dan zou de logische consequentie daarvan zijn dat alle gaatjes post mortaal verklaard kun-

Afbeelding 5. De *Duvalia lata constricta* (de Blainville) die aan de basis stond van de gemaakte reconstructie, met de reconstructie zelf.

nen worden. Met andere woorden pre-mortale, door Acrothoracica veroorzaakte gaatjes bestaan niet.

Toetsing door experiment

Beredeneren hoe uitgestorven dieren zich tijdens hun leven hebben gedragen is altijd in zekere mate speculatief, datzelfde geldt voor pogingen om te beschrijven wat er met hun stoffelijke resten gebeurde. Je kunt wel beweren dat sommige dode belemnieten een tijdlang konden blijven drijven en dan ook nog in een bepaalde stand, maar welke 'bewijzen' heb je daarvoor? Om de theorie zo goed mogelijk te onderbouwen is een drijf-experiment uitgevoerd met een gereconstrueerde belemniet. Als basis voor de reconstructie is uitgegaan van een uitzonderlijk fraai bewaarde *Duvalia lata constricta* uit de collectie van Jaap Klein. Het gaat hier om een exemplaar van in het totaal 17 centimeter lengte, met een weliswaar platgedrukt, maar goed bewaard (deel van het) fragmocoon. De omtrek van het fragmocoon is 9 centimeter aan het uiteinde en het bestond uit tenminste 11 kamers. De lengte van het rostrum is 9 centimeter. Dankzij een tweetal breuken in het fragmocoon was het mogelijk om een behoorlijk accurate schatting te maken van het gewicht van het rostrum. Ik kwam daarbij uit op 35 gram.

Voor de reconstructie van het rostrum heb ik gebruik gemaakt van 35 gram boetseerklei en voor het fragmocoon van een plaat schuimachtig isolatiemateriaal met een laagje glasvezels, beter bekend als 'Superwand'. Hiervan heb ik rondjes gesneden, die op elkaar zijn geplakt en tenslotte met het rostrum verbonden (Afb. 5).

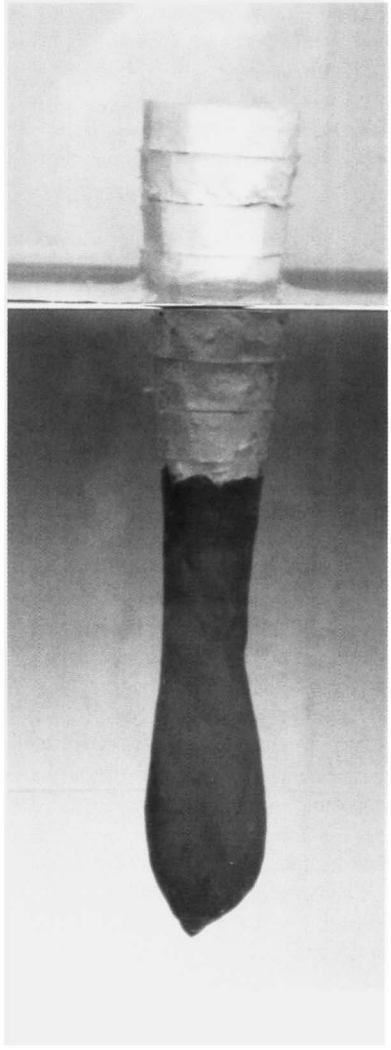
Deze gereconstrueerde belemniet is te water gelaten in een speciaal daarvoor in elkaar gezet glazen aquarium van 20 x 20 x 50 (d x b x h). De resultaten die zichtbaar werden kwamen volledig overeen met de verwachtingen. De belemniet dreef inderdaad in verticale positie zoals te zien op afbeelding 6. Het drijfvermogen was zelfs groter dan verwacht. Het nagemaakte fragmocoon stak een behoorlijk stuk boven de waterspiegel uit. Dit betekent dat zelfs een gedeeltelijk met water of een andere vloeistof gevuld fragmocoon er niet toe hoefde te leiden dat een belemnietenrostrum onmiddellijk zonk. Ook de verwachtingen met betrekking tot de invloed van de golfslag werd getoetst. Hier kwamen de bevindingen eveneens volledig overeen met de verwachtingen. De combinatie rostrum/fragmocoon raakte inderdaad in een op en neer gaande beweging met als gevolg een waterbeweging evenwijdig aan het rostrum. Een filmpje van dit experiment, samen met nog een aantal afbeeldingen van wat minder bekende belemnietensoorten en aanvullende informatie over Cirripedia, kan op internet worden bekeken op het volgende adres: www.regionalgeology.nl Selecteer het woord 'research' in het uitrolmenu linksonder, klik op 'GO', en de rest wijst zich vanzelf.

Tot slot

Door een combinatie van waarnemen, verzamelen en experimenteren is getracht om een samenhangende theorie te formuleren ter verklaring van het ontstaan en de oriëntatie van Acrothoracica-gaatjes in belemnieten uit het Valanginien van de Drôme-Provençale. Alle resultaten van het onderzoek wijzen erop dat de gaatjes zijn ontstaan toen de rostra na de dood van de belemniet nog een tijdlang in zee ronddreven. De bij het onderzoek gebruikte methode en middelen liggen binnen het bereik van elke amateur paleontoloog met verbeeldingskracht en doorzettingsvermogen. Ik hoop dan ook dat veel mensen uit het bovenstaande inspiratie opdoen om aan iets vergelijkbaars te beginnen.

Dankwoord

Bij deze wil ik Nico Janssen bedanken voor zijn informatie en stimulerende opmerkingen en Jaap Klein voor het beschikbaar stellen van de belemniet nr. 53084 uit zijn collectie, die aan de basis heeft gestaan van de reconstructie.



Afbeelding 6. Een drijvende 'belemniet'.

Literatuur

Codez, J., Saint-Seine, R. de, 1957. Révison des Cirripèdes acrothoraciques fossiles. Bull. Soc. Geol. Fr., serie 6, no 7 : 699-719.

Diggelen, J. van, 1986. Belemnieten. Gea, 19(1): 1-36.

Janssen, N.M.M. & Clément, A., 2002. Extinction and renewal patterns among Tethyan belemnites in the Verrucosum Subzone (Valanginian) of southeast France. Cretaceous Research (2002) 23, 509-522.

Klein, J., 1988. Het Onder-Krijt van de Provence. Gea, 21(1): 1-36.

Lambers, P. & Boekschoten, G.J., 1986. On fossil and recent borings produced by acrothoracic cirripeds. Geologie en Mijnbouw 65: 257-268.

Lowry, J.K. (1999 onwards). 'Crustacea, the Higher Taxa: Description, Identification, and Information Retrieval.' Version: 2 October 1999. http://crustacea.net/.

Lukeneder, A., 1999. Acrothoracica-Bohrspuren an einem Belemnitenrostrum (Unterkreide, Obervalangium; Oberösterreich) Ann. Naturhist. Mus. Wien. 101A: 137-143

Petriconi, V., 1971. Zur Schwimmrichtung der Belemniten und Ökologie bohrender Cirripedier. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology., 9: 133-147

Seilacher, A., 1968. Swimming habits of Belemnites-Recorded by boring barnacles. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology. 4 (1968): 279-285