

De zeeschildpad *Allopleuron hofmanni* uit de Maastrichtse Krijtzee

Over de evolutie van schildpadden in het algemeen, en een reuzenbaby van 65 miljoen jaar geleden in het bijzonder

door Eric W.A. Mulder

Natura Docet Wonderryck Twente, Oldenzaalsestraat 39, 7591 GL Denekamp
ewamulder@naturadocet.nl

Schildpadden bestaan mogelijk al wel 250 miljoen jaar. In die enorm lange tijd hebben deze dieren zich weten aan te passen aan zeer uiteenlopende omstandigheden; variërend van de Gopherschildpad (*Gopherus agassizii*; afb. 1) in de hete, kurkdroge woestijngelieden van Noord-Amerika, tot de Lederschildpad (*Dermochelys coriacea*; afb. 2), die dankzij de door zijn spieren geproduceerde warmte kan doordringen tot in het ijskoude water van de Barentszee.



Afb. 1. De Gopherschildpad (*Gopherus agassizii*) leeft in de woestijngelieden van Noord-Amerika. Bron: Wikimedia Commons.

In tegenstelling tot krokodillen, slangen en sommige hagedissen roepen schildpadden bepaald geen negatieve gevoelens op. Vrijwel niemand vindt schildpadden eng. Het zijn de meest 'aaibare' reptielen en vanwege hun opvallende lichaamsbouw worden ze onmiddellijk door iedereen herkend (afb. 3). Overigens zijn er ook agressieve soorten (de Bijtschildpadden), maar die zijn juist vanwege hun verborgen levenswijze weer veel minder bekend. Alles is relatief. In wetenschappelijk opzicht is de positionering van de schildpadden binnen de groep van de Gewervelde Dieren (Vertebrata) nog steeds één van de grote uitdagingen van de systematiek. En alsof dat nog niet genoeg zou zijn, is er nog een opmerkelijke vraag. Immers, bij alle gewervelde landdieren bevinden de schouderbladen zich aan de buitenkant van de ribbenkorf. Hoe komt het dan, dat deze botten bij de schildpadden aan de binnenkant zitten (afb. 4)?



Afb. 2. De Lederschildpad (*Dermochelys coriacea*) kan doordringen tot in het ijskoude water van de Barentszee. Bron: Wikimedia Commons.

Schildpadden, een lange geschiedenis

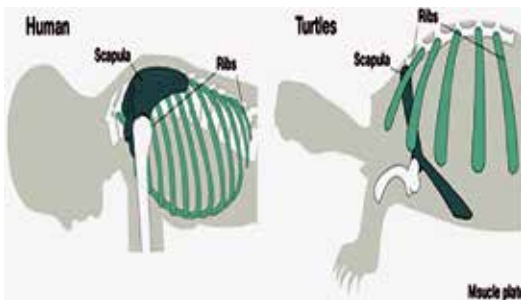
Van de nu levende reptielen zijn verreweg de meeste soorten in het bezit van kaken met tanden. Maar alle schildpadensoorten moeten het doen zonder die bijinstrumenten. In plaats daarvan is hun bek voorzien van een soort snavel. Tijdens de evolutionaire geschiedenis van de reptielen is er blijkbaar meer dan eens een ontwikkeling geweest waarbij óf sommige, óf alle tanden verloren gingen en er snavelvorming optrad. Dat zien we onder meer bij bepaalde theropode dinosauriërs (vleesetende dinosauriërs, waartoe ook de vogels behoren!) en de plantenetende ceratopsiden. Het bezit van een snavel blijkt een secundair verworven eigenschap: de voorouders van de snavelbezitters hadden tanden.

Al heel lang gaan de paleontologen er van uit dat de oerschildpad tanden moet hebben gehad, ondanks het feit dat *Prochanochelys* (tot voor kort de oudst bekende schildpad en afkomstig uit het Laat-Trias van Duitsland) reeds in het bezit was van een snavel en een schild.

In 2008 werd dit vermoeden eindelijk bevestigd. Toen werd in het tijdschrift *Nature* de eerste schildpad met een gebit beschreven, en wel aan de hand van een drietal fossielen. Deze resten zijn 220 miljoen jaar oud, iets ouder dan *Prochanochelys*. Ze werden gevonden in de provincie Guizhou, in het zuidwesten van China. De sedimenten ter plekke zijn afgezet in een kustnabije zee met de invloed van een estuarium. Het



Afb. 3. Skelet van de Griekse landschildpad (*Testudo graeca*), met opengeklapt plastron. Collectie Natura Docet Wonderryck Twente. Foto: Dr. J.H. Parmentier, collectiemedewerker NDWT.



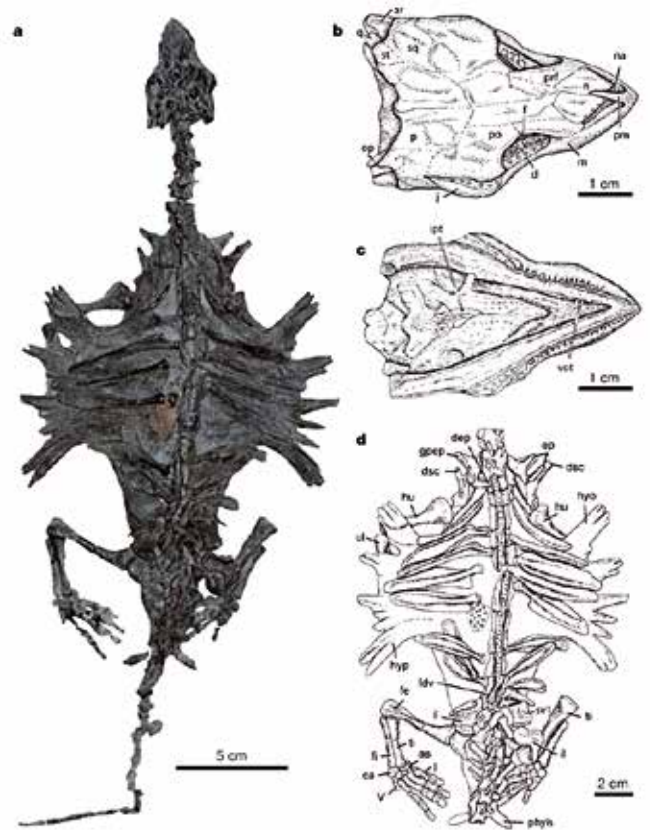
Afb. 4. Vergelijking tussen mens en schildpad wat betreft de positie van het schouderblad. Bron: H. Nagashima et al. (2009); www.riken.jp/engn/r-world/info/release/press/2009/090710/index.html

dier kreeg de naam *Odontochelys semitestacea* (afb. 5, 6). De geslachtsnaam is Grieks en betekent letterlijk: 'schildpad met tanden' (chelys betekent schildpad; dontos betekent tand). Ook de soortnaam is treffend en dus goed gekozen; het is Latijn voor 'halve schaal'.

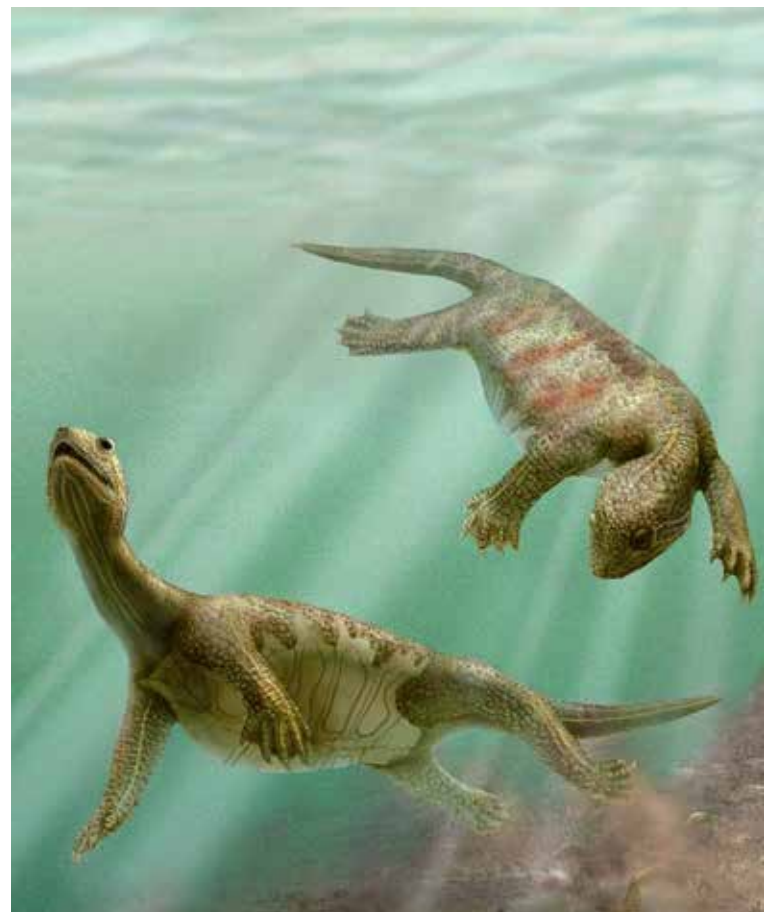
We onderscheiden bij schildpadden in principe een rugschild (carapax) en een buischild (plastron) (afb. 3). (Zie ook de tekstbox met anatomische termen.) Beide zijn eigenlijk tweélagig: er is een botstructuur die uitwendig door schubplaten wordt bedekt. Die schubplaten zijn echter niet aanwezig bij de

Anatomische vaktermen

<i>Carapax</i>	Rugschild
<i>Marginalia</i>	Randschubben van het schild
<i>Neuralia</i>	Tot beenplaatjes gevormde doornuitsteeksels van de wervels
<i>Osteodermen</i>	Verbeende schubben
<i>Peripheralia</i>	Benige randstukken van het schild die worden bedekt door de marginalia
<i>Plastron</i>	Buischild
<i>Pleuralia</i>	Beenplaten vergroeid met ribben



Afb. 5. De 'oerschildpad' met tanden: *Odontochelys semitestacea*, 220 miljoen jaar oud. Bron: www.nature.com/nature/journal/v456/n7221/full/nature07533.html



Afb. 6. Reconstructie van *Odontochelys semitestacea*. Bron: www.nature.com/news/2008/081126/full/news.2008.1260.html

weekschildpadden (Trionychidae), zoals de Chinese drieklauw (*Pelodiscus sinensis*, vroeger: *Trionyx sinensis*, afb. 7). Daar wordt het bot bedekt door naakte huid; een aparte gewaarwording als men een dergelijk dier oppakt. Fossiele resten van *Trionyx* kunnen in Nederland worden gevonden, bijvoorbeeld in de omgeving van Mill bij Nijmegen.



Afb. 7. De Chinese drieklauw (*Pelodiscus sinensis*).
Foto: Dr. J.H. Parmentier, Archief Natura Docet Wonderryck Twente.

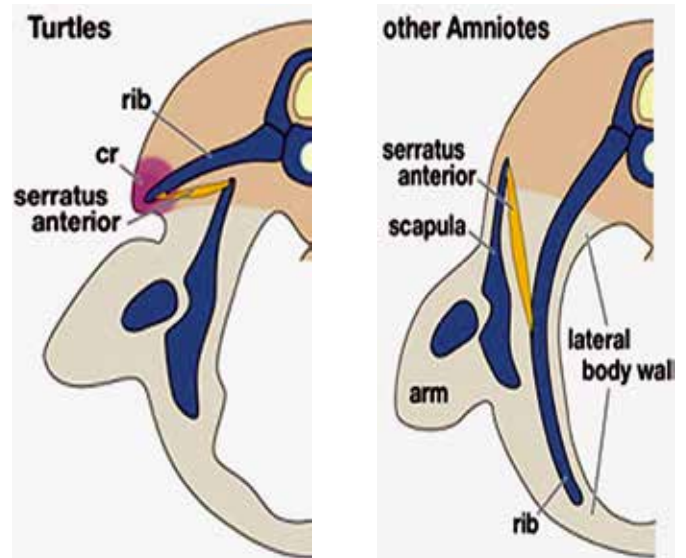
Bij de meeste nu levende schildpadden bestaat de botstructuur van de carapax uit afgeplatte, door extra botweefsel verbrede en samengegroeide ribben (pleuralia). Deze zijn op hun beurt weer vergroeid met de afgeplatte doornuitsteeksels van de ruggenwervels (neuralia). Dan zijn er aan de buitenrand nog aansluitende bot-elementen (peripheralia), die eveneens bedekt worden door schubben (marginalia).

Buikschild evolutionair ouder

Odontochelys blijkt van grote wetenschappelijke betekenis te zijn, niet alleen omdat het fossiel laat zien dat de 'oerschildpad' tanden had, maar ook omdat het een stap in de evolutie van het schild documenteert. Het plastron heeft volledig ontwikkelde botplaten, maar de carapax bestaat alleen maar uit neuralia; vandaar de soortnaam *semitestacea*. De ribben zijn wel afgeplat, maar niet samengegroeid. Het plastron is evolutionair dus ouder dan de carapax. De eerste stap in de evolutie van het rugschild is de vorming van neuralia, gekoppeld aan de verbreding van de ribben. Opvallend is dat de embryonale ontwikkeling van de bestaande schildpadden, waarbij het plastron een voorsprong heeft op de carapax, daarmee in overeenstemming is. Vroeger werd wel gedacht, dat het schild zich heeft ontwikkeld uit osteodermen (verbeende schubben, zoals die zich bevinden op de ruggen van krokodillen). De ontdekking van *Odontochelys* laat zien dat dit niet het geval is.

Behalve de aanwezigheid van tanden is ook de schoudergordel van *Odontochelys* bijzonder. Deze bevindt zich namelijk vóór het eerste ribbenpaar. Aldus is dit een fraai intermediair stadium tussen alle andere bekende schildpadden met schouderbladen onder de ribben en alle andere viervoeters met schouderbladen aan de buitenkant van de ribben (afb. 4). Deze paleontologische bijzonderheid van *Odontochelys* heeft ons begrip van de opvallende positie van de schouderbladen bij de schildpadden vergroot. Daarnaast heeft vergelijkend anatomisch en embryologisch onderzoek daartoe bijgedragen. Bij de oplossing van het vraagstuk blijkt de ligging van een bepaalde spier een sleutelrol te spelen. Het gaat om de Voorste Getande Spier, de *Musculus serratus anterior*, die zich bij de vogels, de zoogdieren en de meeste reptielen tussen het schouderblad en de ribben bevindt. Maar bij schildpadden is de situatie net andersom (afb. 8)!

Samen met zijn onderzoeksgroep heeft de Japanner Hiroshi Nagashima in 2009 de volgende ontdekking beschreven. In vergelijking met de situatie bij vogels, zoogdieren en andere

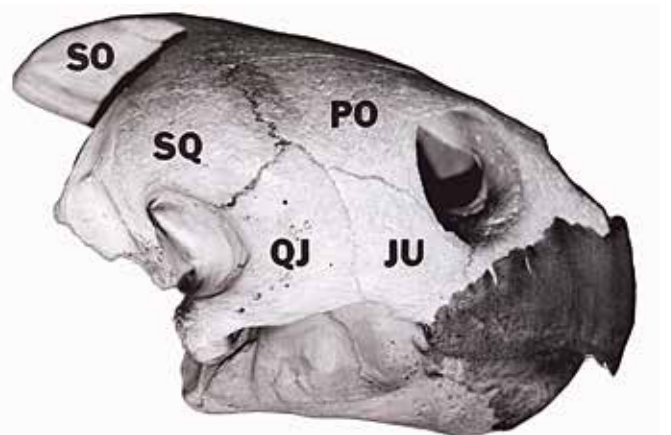


Afb. 8. Dwarsdoorsneden van een schildpad- en zoogdierembryo ter hoogte van de voorpoot. In vergelijking met de situatie bij vogels, zoogdieren en andere reptielen wordt bij schildpadden tijdens de embryonale fase de groei van de ribben vertraagd. Daardoor buigen bij schildpadembryo's de zich ontwikkelende schouderbladen naar binnen en in samenhang daarmee wordt de Voorste Getande Spier, de *Musculus serratus anterior*, omgevouwen. Deze spier komt dus uiteindelijk tussen de ribben en het schouderblad te liggen; in vergelijking met onze eigen anatomie precies omgekeerd! Bron: H. Nagashima e.a. (2009); www.riken.jp/engn/r-world/info/release/press/2009/090710/index.html

reptielen wordt tijdens de embryonale fase de groei van de ribben bij schildpadden vertraagd. Daardoor buigen bij schildpadembryo's de zich ontwikkelende schouderbladen naar binnen; in samenhang daarmee wordt de Voorste Getande Spier omgevouwen. Deze spier komt dus uiteindelijk tussen de ribben en het schouderblad te liggen; in vergelijking met onze eigen anatomie precies omgekeerd! Daarmee is de plaats van het schouderblad bij de schildpad dus tóch minder raadselachtig dan oorspronkelijk werd gedacht.

De schildpadschedel: schijn bedriegt!

De bijzondere anatomie van de schildpadden, die zo sterk afwijkt van die van alle andere gewervelde landdieren, heeft de paleontologie eigenlijk vanaf het begin van deze weten-



Afb. 9. Schedel van de Oneckle karetschildpad (*Caretta caretta*), Collectie Natural History Museum Londen. De massieve bouw is ogenschijnlijk vergelijkbaar met die van de schedel van een oerreptiel uit het Carboon. Schedelbeenderen: SO = supraoccipitale; SQ = squamosum; PO = postorbitale; QJ = quadratojugale; JU = jugale.

schap voor een groot probleem geplaatst: waar passen deze dieren in de ontwikkelingsgeschiedenis van het leven? Lange tijd werd gedacht, dat de schildpadden al bestonden vóórdat er een evolutionaire splitsing optrad tussen de lijn naar de zoogdieren enerzijds en de lijn naar de overige reptielen en vogels anderzijds; dus méér dan 315 miljoen jaar geleden. De schildpadden golden als de directe afstammelingen van de zogenaamde *Cotylosauria*: de ‘stamreptielen’ uit het Carboon. Een belangrijk argument daarbij was het feit dat de schedels van die stamreptielen alleen maar neusgaten en oogkassen hebben en verder een gesloten geheel zijn: exact hetzelfde beeld als bij schildpadden (afb. 9). De schedels van de andere vertebraten hebben méér openingen (zgn. vensters). De gelijkenis tussen de schedels van stamreptielen en schildpadden is echter maar schijn. Het kan namelijk niet anders dan dat tijdens de evolutie de oorspronkelijk wél aanwezige schedelvensters bij de schildpadden weer gesloten zijn! Herhaald DNA-onderzoek heeft immers onomstotelijk aangetoond dat schildpadden veel meer verwant zijn met de andere nu nog levende reptielen, en dat ze dus ook veel ‘jonger’ zijn dan oorspronkelijk werd aangenomen. Een punt van discussie is echter nog steeds of ze dichterbij de ‘hagedissen-slangen-groep’ staan, of dichterbij de ‘krokodil-vogel-groep’.

Een vroege splitsing

Iedereen weet wat er gebeurt als je een Griekse landschildpad op zijn kop tikt: die zal het dier intrekken. De kop verdwijnt onder het rugschild omdat de hals verticaal in een S-bocht gevouwen wordt. Deze *Testudo graeca* behoort tot de Halsbergers, de *Cryptodira*. Verreweg de meeste schildpadden behoren tot deze groep, en alle soorten die tot deze groep behoren, beheersen dat kunstje in meer of mindere mate.

Een veel kleiner aantal soorten schildpadden gedraagt zich anders bij een schrikreactie: hier worden hals en kop opzij geklapt zodat beide lichaamsdelen zichtbaar blijven tussen rug- en buikschild. Vertegenwoordigers van deze groep worden Halswenders oftewel *Pleurodira* genoemd. Een voorbeeld is de met uitsterven bedreigde McCords Slangenhalschildpad (*Chelodina mccordi*) van het nabij Timor gelegen eiland Roti (afb. 10).

Al tijdens het Trias, en zeker meer dan 200 miljoen jaar ge-



Afb. 10. Een zeldzame Halswender: de McCords Slangenhalschildpad (*Chelodina mccordi*). Dit is een gekweekt exemplaar uit de dierentuin van Münster. Foto ter beschikking gesteld door Tierpark Nordhorn (D).

leden, zijn deze twee groepen uit elkaar gegaan. De evolutie van de schildpadden was toen nog maar net begonnen met vormen die in het water in hun element waren, zoals *Odontochelys*. Dit milieu, variërend van moeras / zoet water tot kustnabije zee, is het uitgangspunt voor latere ontwik-

kelingen geworden. De *Pleurodira* bleven in deze omgeving steken, hoewel ze tijdens het Krijt tot een grote soortenrijkdom kwamen. Er kan in dit geval dus gesproken worden van vergane glorie. De *Cryptodira* zijn verder gegaan. Vanaf het Vroeg-Krijt kwamen er typen met een sterkere aanpassing aan een leven in open zee: zij kregen vinvormige zwempoten. De hierna te bespreken *Allopleuron* uit het Maastrichts Krijt is daarvan een voorbeeld, evenals de nu nog bestaande zeeschildpadden. De afhankelijkheid van het land is echter altijd gebleven: om eieren te leggen. De gemeenschappelijke voorouder van *Odontochelys* en alle andere schildpadden was immers een landreptiel. Daarom is het opmerkelijk dat er binnen de *Cryptodira*-groep uiteindelijk óók landschildpadden zijn ontstaan. Dat gebeurde in het Laat-Krijt. De zeeschildpadden waren er dus eerder dan de landschildpadden, en de landschildpadden stammen af van een waterschildpad!

Een 65 miljoen jaar oude reuzenbaby

De bekende kalksteenpakketten van Zuidoost-Nederland en het aangrenzende Noordoost-België documenteren een leefgemeenschap van rond het einde van het dinosaurustijdperk, zo'n 70 tot 65 miljoen jaar geleden. Deze oude ‘Maastrichtse Krijtze’ is eigenlijk qua omstandigheden goed te vergelijken met de situatie rond de Bahama's in onze tijd: helder, redelijk warm en niet al te diep water met uitgestrekte ‘velden’ van Zeegrass.

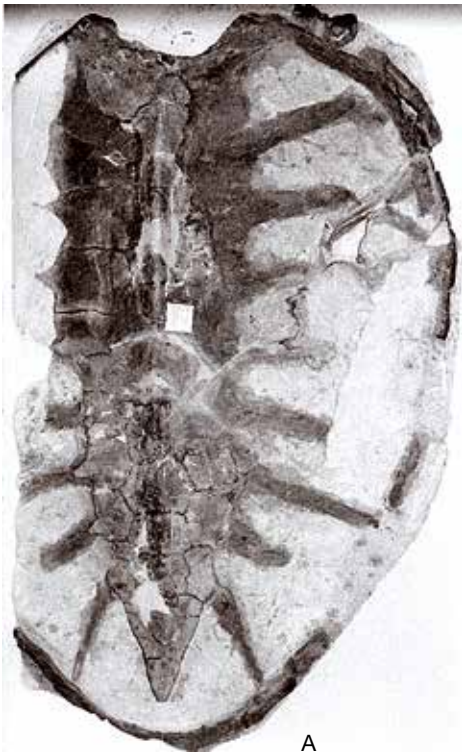
Volgens de overlevering kwamen in de tweede helft van de 18de eeuw uit de voornoemde Limburgse sedimenten de eerste fossielen van grote gewervelde dieren aan het licht. Enkele bleken méér raadselachtig dan verwacht: het waren géén krokodillen of walvissen, zoals aanvankelijk werd gedacht. Uiteindelijk bleek er sprake te zijn van zeevaranen, die nu niet meer bestaan. Dankzij de beroemdste vertegenwoordiger, *Mosasaurus hoffmanni*, werd het de onderzoekers duidelijk, dat er dus ‘uitgestorven dieren’ bestonden, die in de ‘oertijd’ hadden geleefd. Dit “Grand Animal des Carrières de Maestricht”, met een lengte van meer dan 15 meter, werd bestudeerd door de Franse paleontoloog Baron Georges Cuvier en in 1829 van een naam voorzien door de Engelse arts Gideon Mantell. Dat gebeurde min of meer volgens de regels van de zoölogische nomenclatuur. In de wetenschappelijke literatuur staat de naam dus genoteerd als *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829.

Bij het materiaal uit Limburg waren van begin af aan echter óók vondsten die meteen werden herkend als resten van zeeschildpadden en die als zodanig natuurlijk nooit tegen de fascinerende mosasaurus opkonden. Tóch leverden ze een wetenschappelijk vraagstuk op, zij het op een meer bescheiden schaal. Voor zover ze te determineren zijn, zijn verreweg de meeste van deze schildpadresten toe te schrijven aan de soort, die *Allopleuron hoffmanni* is gaan heten.

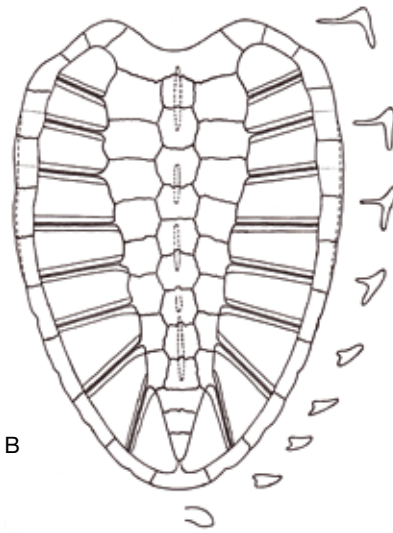
Lederschildpad of Soepschildpad?

Rond 1800 werden alle bekende schildpadden (fossiel én recent) taxonomisch ingedeeld in drie grote groepen. Het belangrijkste criterium dat daarbij werd gehanteerd was de leefomgeving. De genusnaam *Testudo* dekte de landschildpadden, *Emys* de zoetwater- en moerasschildpadden, en *Chelonia* de zeeschildpadden. Geheel in deze lijn werd het schildpadmateriaal uit Limburg door de Britse zoöloog John Edward Gray in 1831 gelabeld met de naam *Chelonia hoffmanni*.

Zowel de soortnaam van de eerst beschreven mosasaurus als die van de schildpad wijzen erop dat deze namen zijn gegeven als eerbetoon aan de 18de-eeuwse Maastrichtse stadschirurgijn (van Zwitserse afkomst) Johann Leonhard Hoffmann. De arts was bekend geworden door zijn eigen imposante collectie Limburgse fossielen en door het feit dat Europese geleerden van naam door hemzelf werden uitge-



A



B

Afb. 11. A. Carapax van *Allopleuron hofmanni* in een sedimentblok, aanwezig in het Natural History Museum te Londen. Dit is een bijzonder exemplaar omdat alle elementen in anatomisch verband aanwezig zijn. B. Reconstructie van de carapax van *Allopleuron hofmanni* met de dwarsdoorsneden van de peripheralia.

nodigd om deze te bestuderen. Later maakte John Edward Gray in zijn publicatie over de schildpad een schrijffout. Vandaar dat hier in de soortnaam één *f* te weinig staat!

Zoals dit ook het geval was met sommige andere verzamelingen van Krijtfooslieden uit de omgeving van Zuid-Limburg, kwam een deel van de collectie van Hoffmann terecht in Haarlem, in het instituut dat we nu kennen als Teylers Museum. In de tweede helft van de 19^{de} eeuw publiceerde de toenmalige conservator Tiberius C. Winkler een catalogus in verscheidene delen, waarin deze aanwinsten staan gerubriceerd.

De 'Schildpad van Hoffmann'

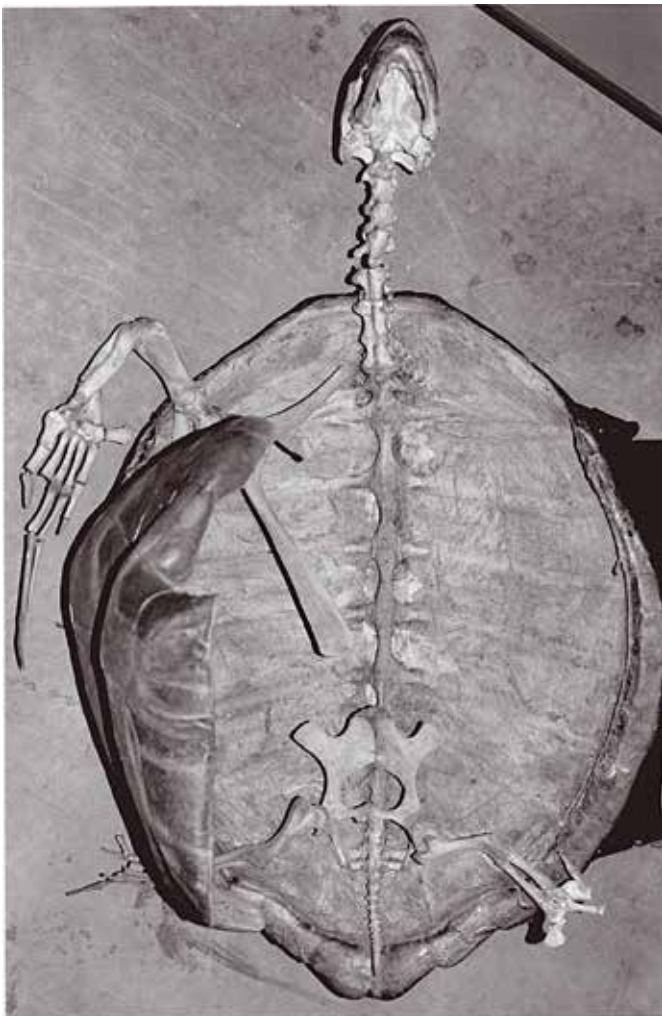
Winkler was bijzonder geïnteresseerd in de 'Schildpad van Hoffmann'. Door de reductie van carapax-elementen heeft deze fossiele soort grote fontanellen tussen de pleuralia en verschilt wat dat betreft van de Soepschildpad *Chelonia mydas*, waarbij de carapax één aangeengsloten geheel vormt (afb. 11 en 12). Die afwijkende pleuralia leverden uiteindelijk ook een andere genusnaam op, zodat de Limburgse schildpad vanaf

1888 te boek staat als *Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831). De sterk gereduceerde carapax leidde tot verwarring. Sommigen meenden dat *Allopleuron* moest worden ingedeeld bij de recente Lederschildpad (*Dermochelys coriacea*), die eigenlijk geen carapax heeft, noch de bijbehorende schubplaten (afb. 2). *Allopleuron* werd daarbij dan beschouwd als een voorloper. Andere onderzoekers zagen toch meer overeenkomst met de soepschildpadachtigen (Cheloniidae): de Soepschildpad (*Chelonia mydas*) zélf en o.a. de Onchte karetschildpad (*Caretta caretta*). Ook Tiberius Winkler boog zich over dit probleem en kwam tot de conclusie, dat *Allopleuron* "une tortue de mer véritable" is; dus méér verwant met de soepschildpadachtigen. Hij wees op het feit dat, in tegenstelling tot de situatie bij de Lederschildpad, er bij *Allopleuron* wel degelijk neuralia, pleuralia en peripheralia aanwezig zijn (afb. 11).

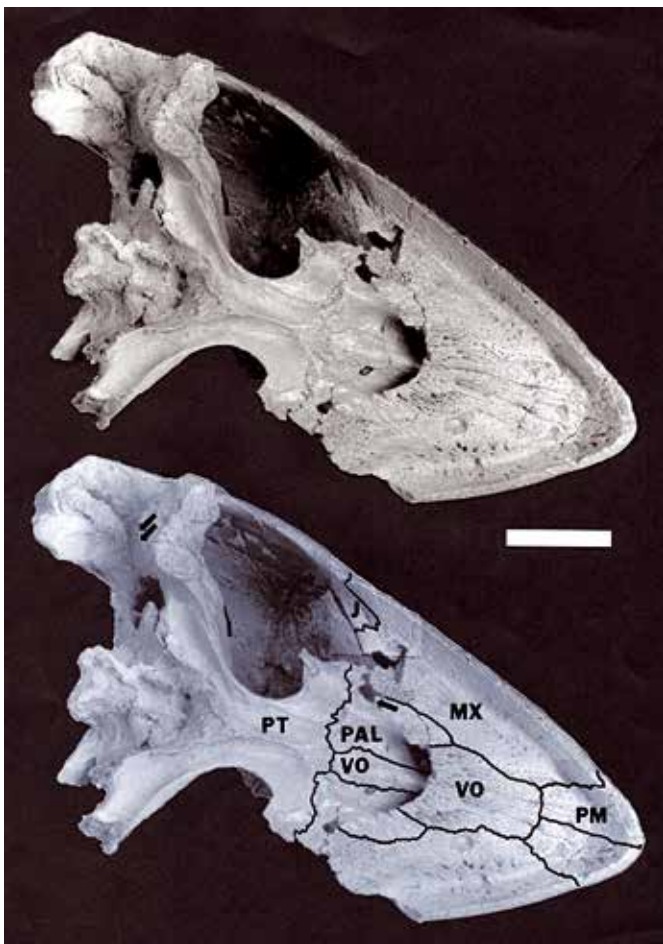
Ook *Allopleuron* heeft, net als de Soepschildpad en de Onchte karetschildpad, een secundair gehemelte met inwendige neusopeningen achterin de keel (afb. 13 en 14). Er zijn nog meer overeenkomsten. De kaken worden bedekt door een snavel van keratine (afb. 9 en 13 t/m 15). Ook al is dit orgaan bij de fossiele *Allopleuron* niet bewaard gebleven, de botstructuur van kaakrand en gehemelte wijst daarop. De carapax wordt bedekt door schubplaten en er zijn marginalia, die de peripheralia bedekken, waarbij ze telkens een halve lengte verspringen. Dat *Allopleuron* deze structuren ook heeft gehad wordt bewezen door minuscule groeven, die op sommige pleuralia en peripheralia nog te zien zijn (afb. 16 en 17). Dat de zwempoten grote gelijkenis vertonen is eigenlijk geen verrassing (afb. 18 en 19). Opvallend is het uitstekende *pisiforme* oftewel erwtvormig beentje: één van de middenhandsbeentjes. Dit is een belangrijk aanhechtingspunt voor sterke spieren, die krachtige slagen met de voorpoten mogelijk maken: zeeschildpadden 'vliegen' onder water. Het voorgaande samengevat: Winkler had het bij het rechte eind.

'Eeuwige jeugd'

In de omvangrijke collectie van NCB Naturalis te Leiden bevindt zich een object dat voor ons onderwerp heel interessant is. Het is de kleine, amper 15 cm lange carapax van een



Afb. 12. Skelet van de Soepschildpad (*Chelonia mydas*). Collectie NCB Naturalis. Het plastron is opengeklapt, daardoor zijn schoudergordel, bekken, wervelkolom en de binnenkant van de carapax zichtbaar. Lengte carapax: 57 cm.



Afb. 13. Schedel van *Allopleuron hofmanni* met secundair gehemelte (onderaanzicht). Collectie Natuurhistorisch Museum Maastricht. Schedelbeenderen: J = jugale; MX = maxilla; PM = premaxilla; PAL = palatum; PT = pterygoid; VO = vomer. Enkele pijl: foramen palatinum posterior; dubbele pijl: incisura columellae auris. Maatstreef: 5 cm



Afb. 14. Onderaanzicht van afb. 9. Schedel van de Onechte karetschildpad (*Caretta caretta*).

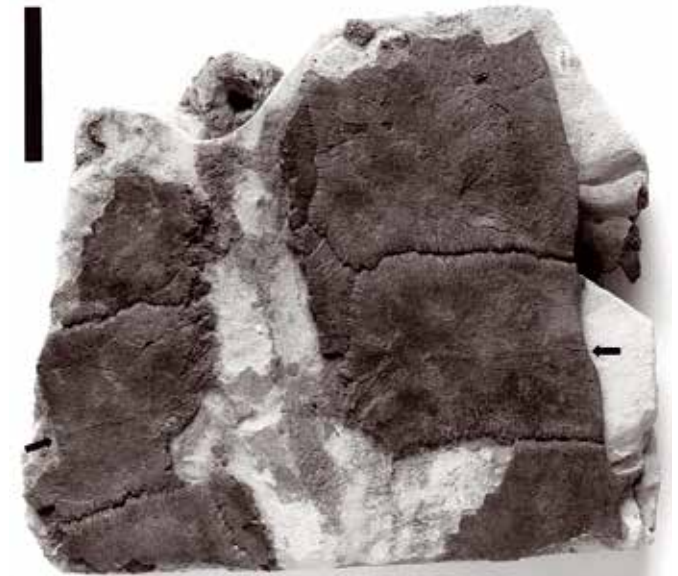
nog jong exemplaar van de Soepschildpad (afb. 20). Omdat de schubplaten enigszins zijn gekrompen door indroging, wordt de onderliggende botlaag geaccentueerd. Daardoor is zichtbaar dat zich tussen de ribben fontanellen bevinden, omdat de pleuralia nog niet zijn uitgegroeid en deze de peripheralia dus nog niet hebben bereikt. Dat is een juveniel kenmerk, want naarmate soepschildpadachtigen ouder worden zet het uitgroeien van de pleuralia zich voort totdat de rand van de carapax is bereikt en de botlaag dus een aaneengesloten 'schild' vormt. Het bijzondere is nu, dat de carapax van afb. 20 grote gelijkens vertoont met die van *Allopleuron*. Vergelijk met afb. 11! Ondanks het feit dat een uitgegroeide *Allopleuron* gemakkelijk een carapaxlengte van 1,50 m kon bereiken bij een spanwijdte van de voorpoten van ca. 2 m, bleef de carapax blijkbaar in het jeugd stadium steken. Ziehier de reuzenbaby van 65 miljoen jaar geleden... De gereduceerde carapax is dus in feite een niet-volggroeide carapax. Daarmee in samenhang zijn ook de botten van het plastron



Afb. 15. Schedel van *Allopleuron hofmanni*. Collectie Natuurhistorisch Museum Maastricht.



Afb. 16. Peripheralia van *Allopleuron hofmanni*. Collectie Natuurhistorisch Museum Maastricht. De pijlen geven de groeven van marginalia aan.



Afb. 17. Pleuralia van *Allopleuron hofmanni*. Collectie Teylers Museum, Haarlem. De pijlen geven de groeven van schubplaten aan. Maatstreef: 10 cm.

bij *Allopleuron* zeer bescheiden ontwikkeld (afb. 21). Het biologische verschijnsel waarbij uitgegroeide dieren larvale of juveniele kenmerken behouden, heet neotenie. Een bekend voorbeeld is de Axolotl, de Mexicaanse salamander, die als larve tóch geslachtsrijp wordt. Maar het betreft in principe óók de Dodo, die eruitzag als een reusachtig duivenjong.

CSI: crime scene investigation

De zeeschildpad *Allopleuron* leefde in één van de eerste (oudste) zee gras-biotopen ter wereld. Het is alleszins plau-



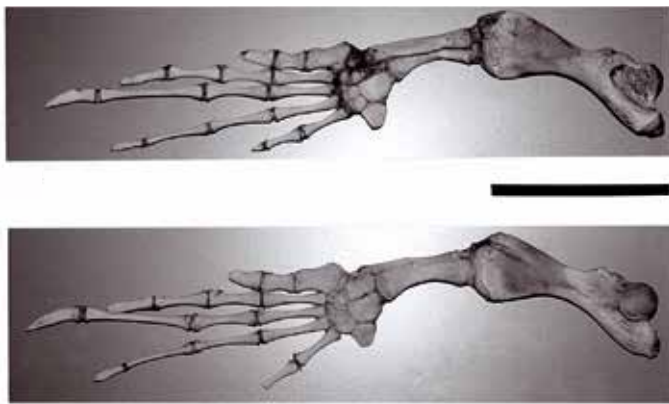
Afb. 18. Linker voorpoot van *Allopeuron hofmanni* (onderaanzicht). Collectie Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel.

erg onwaarschijnlijk. Om aldus tot de as van de carapax te kunnen doordringen, moet een dergelijke beet zó krachtig zijn geweest dat het slachtoffer die nooit overleefd zou hebben en opgepeuzeld zou zijn. De juiste verklaring is veel simpeler: afwijkingen in de rangschikking van carapax-elementen blijken bij zeeschildpadden zó vaak voor te komen dat ze nauwelijks nog abnormaal te noemen zijn. Ook wat dat betreft is *Allopeuron* dus vergelijkbaar met de tegenwoordige soorten.

De collectie van Teylers Museum bevat wél een stuk dat een fatale ontmoeting van *Allopeuron* met *Mosasaurus* zou kunnen documenteren. Het gaat daarbij om een randstuk (peripheralium) met beschadigingen, waarin twee opeenvolgende tanden van de bovenkaak van een mosasaurus blijken te passen (afb. 23)!

Andere soorten

Veel zeldzamer dan de fossielen van *Allopeuron* zijn die van de zeeschildpad *Glyptochelone suycerbuyki*. Hier gaat het waarschijnlijk om een tropische soort die met een 'Warme Golfstroom' avant la lettre de Limburgse Krijtzee binnenkwam.



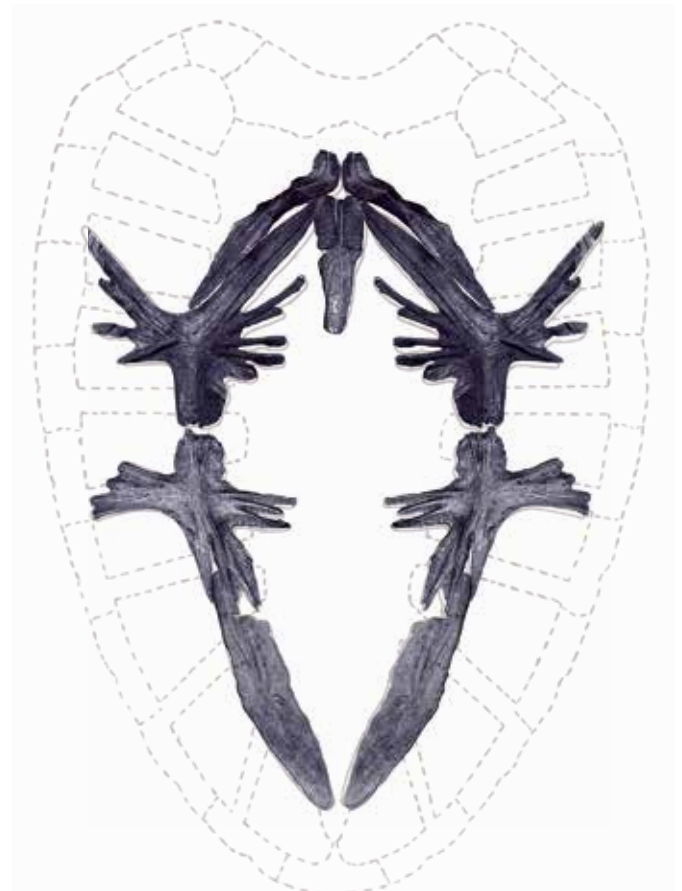
Afb. 19. Voorpoten van de Onechte karetschildpad (*Caretta caretta*). Boven: rechtvoorpoot onderaanzicht. Onder: linkervoorpoot bovenaanzicht. Collectie NCB Naturalis. Maatstreep: 10 cm.

sibel dat de levenswijze van deze soort vergelijkbaar is met die van de tegenwoordige Soepschildpad. Af en toe zal een exemplaar van de 'Limburgse' schildpad ten prooi zijn gevallen aan *Mosasaurus hofmanni*, die het woud van de aanwezige waterplanten natuurlijk prima kon gebruiken als hinderlaag.

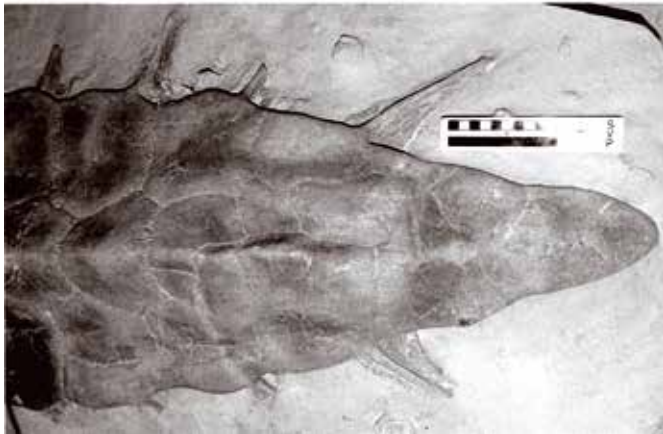
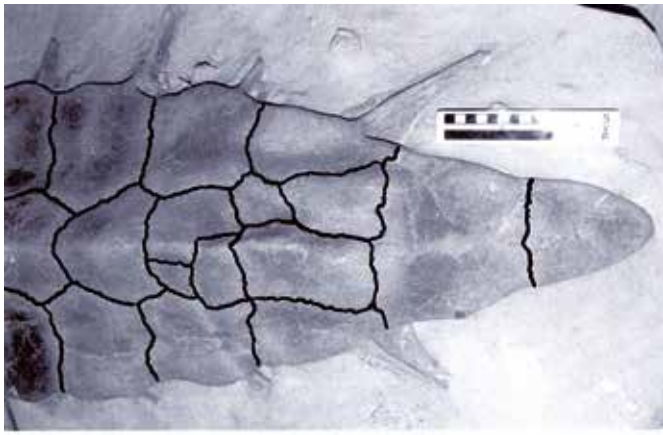
Het Natuurhistorisch Museum Maastricht bezit een zeer opvallend *Allopeuron*-fossil. Het achterste gedeelte van de carapax laat een boventallig en onregelmatig gerangschikt aantal neuralia zien (afb. 22; vergelijk afb. 11). Er is wel geopperd dat het hierbij gaat om een schildpad die een mosasaurusbeet overleefd heeft, waarbij die afwijkende neuralia dan zijn te beschouwen als littekenweefsel. Deze interpretatie is



Afb. 20. Carapax van een jong exemplaar van de Soepschildpad (*Chelonia mydas*). Collectie NCB Naturalis. Maatstreep: 5 cm.



Afb. 21. Compositiefoto van het plastron van *Allopeuron hofmanni* (onderaanzicht), gebaseerd op materiaal uit de collectie van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel. Reconstructie van de positie van het plastron t.o.v. de carapax (stippellijnen) van *Allopeuron hofmanni* (onderaanzicht).

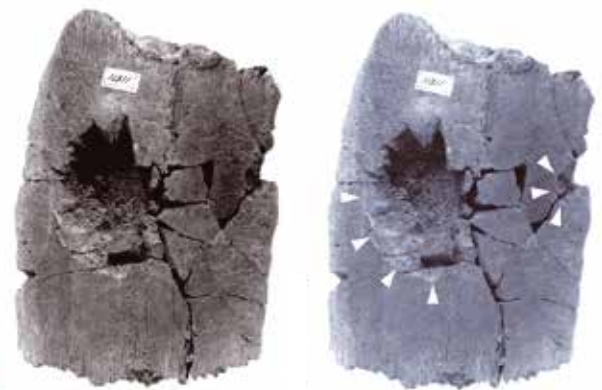


Afb. 22. Carapax van *Allopleuron hofmanni* met onregelmatige neuralia, Collectie Natuurhistorisch Museum Maastricht.

Incidenteel worden resten gevonden van nog veel grotere schildpadden, afkomstig van de open oceaan, zoals de nog niet wetenschappelijk beschreven *Platychelone emarginata* en de zogenaamde 'Schildpad van Visé' (misschien één en dezelfde soort). Deze zijn mogelijk als kadaver in de Limburgse Krijtzee terechtgekomen. Ook zijn er geïsoleerde peripheralia van kleine schildpadjes bekend. Helaas zijn deze tot nu toe niet te determineren.



Afb. 23. Links: Moordaanslag van 65 miljoen jaar geleden. Bron: Wikipedia. Rechts het bewijs: *Allopleuron hofmanni*: randstuk (peripheralium) met mogelijke sporen van een mosasaurusbeet. Collectie Teylers Museum, Haarlem.



Dankwoord

De auteur is de redactie van Gea erkentelijk voor de uitnodiging om deze bijdrage te schrijven. Hij dankt dierenarts Dr. Heike Weber van het Tierpark Nordhorn (Duitsland) voor het beschikbaar stellen van de foto van de McCords Slangenhalsschildpad (afb. 10) en Dr. Jan Parmentier uit Borne voor zijn vrijwilligerswerk (collectiefotografie) ten dienste van Natura Docet Wonderryck Twente. Voor dit artikel heeft dat de afbeeldingen 3 en 7 opgeleverd.

De auteur is werkzaam als conservator bij Museum Natura Docet Wonderryck Twente, dat momenteel wordt verbouwd en uitgebreid en in mei 2013 zal worden heropend.

Literatuur

- Gaffney, E.S., 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194: 263 pp.
- Gaffney, E.S., Tong, H. & Meylan, P.A., 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae and Arapemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300: 698 pp.
- Li, C., Wu, X.-C., Rieppel, O., Wang, L.-T. & Zhao, L.-J., 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456: 497-501.
- Lutz, P.L. & Musick, J.A. (eds.), 1997. *The Biology of Sea Turtles*. CRC Press, Boca Raton, Boston, London, New York, Washington D.C.: viii + 432 pp.
- Mulder, E.W.A., 2003. On latest Cretaceous tetrapods from the Maastrichtian type area. (Proefschrift.) Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Reeks XLIV, aflevering 1. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht: 188 pp.
- Nagashima, H., Sugahara, F., Takechi, M., Ericsson, R., Kawashima-Ohya, Y., Narita, Y. & Kuratani, S., 2009. Evolution of the Turtle Body Plan by the Folding and Creation of New Muscle Connections. *Science* 325: 193-196.
- Wyneken, J., Godfrey, M.H. & Bels, V. (eds.), 2008. *Biology of Turtles*. CRC Press, Boca Raton, Boston, London, New York, Washington D.C.: xiii + 389 pp.