

Ichthyosauriërs: perfectie in convergentie

door Eric W.A. Mulder
e.mulder@naturadocet.nl

Het Mesozoïcum staat om begrijpelijke redenen wel bekend als het tijdperk van de reptielen. Naast dinosauriërs op het land en vliegende pterosauriërs, zijn er ook groepen geweest, die zich gedurende die periode hebben aangepast aan een leven in zee. Bij de ichthyosauriërs (in het Nederlands: "vishagedissen") is, zoals de naam al doet vermoeden, die evolutie wel het verst gegaan. Van ichthyosauriërs zijn al vanaf het begin van de 19^{de} eeuw prachtig bewaard gebleven fossielen bekend uit Engeland. Daarom zijn ook de oudste afbeeldingen van deze uitgestorven dieren verrassend goed en is het interessant om wat nader in te gaan op hun ontdekkingsgeschiedenis.



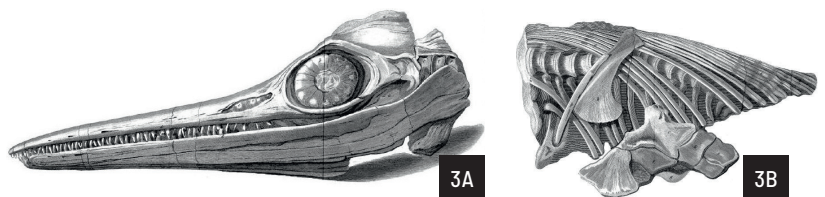
Zeker meer dan tweehonderd jaar is paleontologie niet alleen maar *Männersache*. De persoon bij uitstek om dit te illustreren, is Mary Anning (afb. 1). Mary werd in Lyme Regis, Zuidwest-Engeland geboren, dus bijna aan het strand, dat later beroemd zou worden als de "Jurassic Coast" (afb. 2). Zij groeide op in een arbeidersgezin dat leed onder een grote kindersterfte. Alleen Mary en haar iets oudere broer Joseph zouden volwassen worden. Om het inkomen aan te vullen, verzamelden en verkochten haar ouders al fossielen. Zij kreeg het handelen in fossielen dus met de paplepel ingegoten.



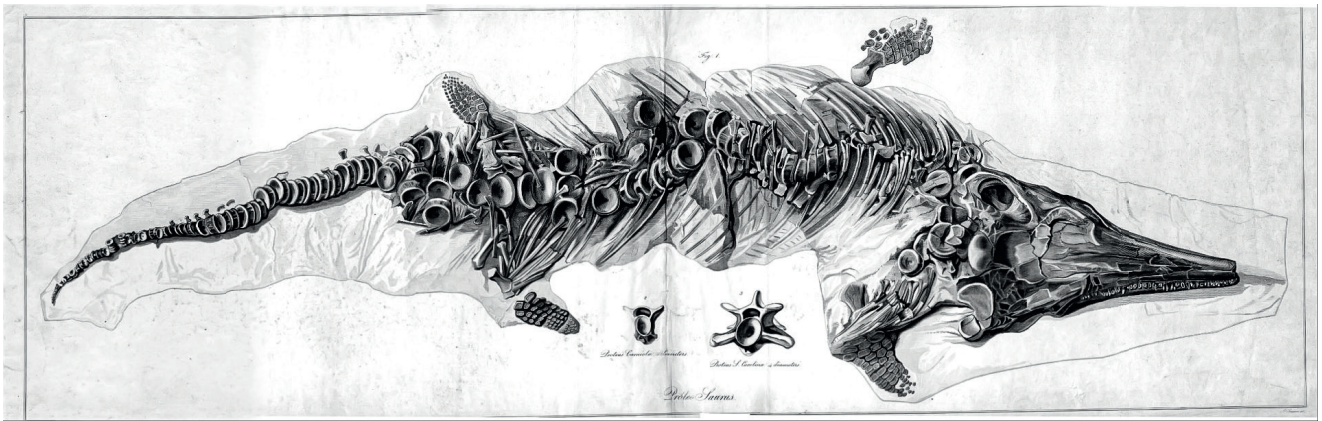
▲ Afb. 2. De "Jurassic Coast" met afzettingen uit de Vroeg-Jura bij Charmouth, Dorset, waar Mary en Joseph Anning belangrijke vondsten deden. Foto: Kevin Walsh; publiek domein.

Voor zover bekend, vond haar broer in 1811 de eerste, goed bewaarde ichthyosaurusschedel van een soort, die nu bekend staat als *Temnodontosaurus platyodon* (afb. 3). Het is bijna ongelooflijk, maar het jaar daarop kwam Mary als meisje van dertien met het voorste deel van de bijbehorende romp thuis! De originele fossielen zijn nog altijd te bewonderen in een soort eregalerij in het Natural History Museum te Londen. Wellicht was Mary ook degene, die in 1818 een bijzonder fraai, compleet skelet van *Temnodontosaurus* vond (afb. 4). Haar ontdekkingen, een leven lang, van ammonieten, plesiosauriërs en ichthyosauriërs, gaven de ontwikkeling van de paleontologie een enorme impuls en leidden zelfs tot de allereerste reconstructie van een "paleo-milieu"

◀ Afb. 1. Mary Anning (1799-1847); geschilderd als "Celebrated geologist of Lyme Regis". Publiek domein.



▲ Afb. 3. Schedel (A) en rompgedeelte (B) van de ichthyosaurus *Temnodontosaurus* gevonden door respectievelijk Joseph Anning in 1811 en Mary in 1812. Tekeningen uit Home (1814). C: replica's in het Royal Ontario Museum, Canada. Publiek domein.



▲ Afb. 4. Compleet skelet van *Temnodontosaurus* gevonden in 1818. Tekening van William Clift uit Home (1819). Dankzij de bewaard gebleven ledematen werd definitief duidelijk dat het hier, en bij vergelijkbare fossielen, niet ging om krokodillen of vissen. Foto: The British Museum.

► Afb. 5. Het oudste voorbeeld van "paleo-art", bekend onder de naam *Duria Antiquior*. Het is de eerste op fossielen gebaseerde reconstructie van een biotoop uit de oertijd, en wel uit de Jura. Het schilderij werd in 1830 gemaakt door de geoloog Henry de la Beche (1796-1855). Hij was bevriend met Mary Anning. Publiek domein.

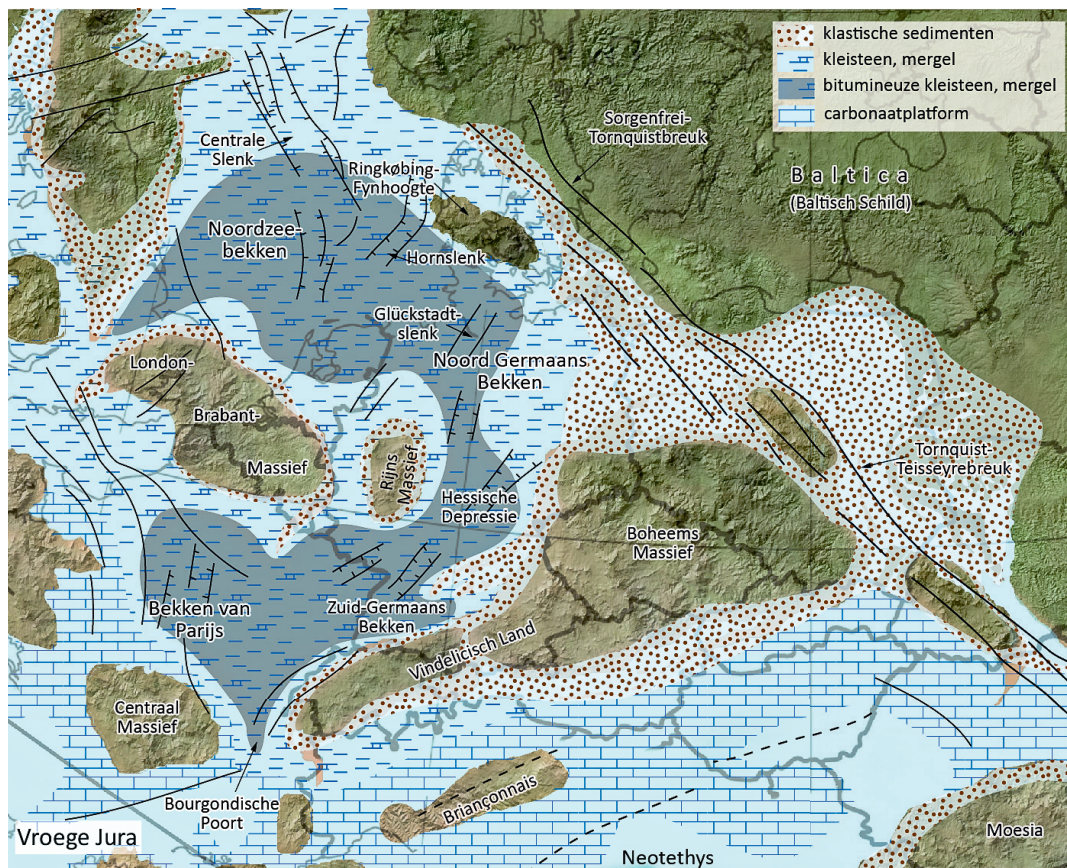


(afb. 5)! Overigens zijn van *Temnodontosaurus*, een apex-carnivoor (toppredator, red.), grote exemplaren bekend van tot wel twaalf meter. De naamgever van de groep, *Ichthyosaurus*, waarvan Mary óók fossielen vond, bleef met een maximumlengte van ruim drie meter een stuk kleiner.

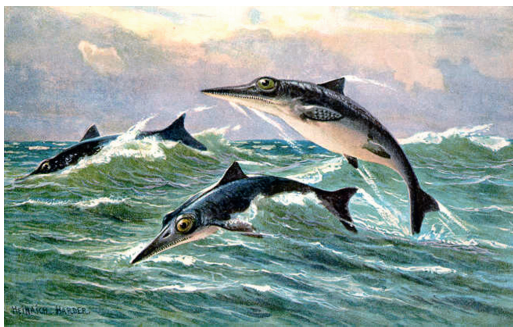
Voortschrijdend inzicht

Ook op het Europese vasteland bevindt zich een klassieke vindplaats van ichthyosauriërs. Het is een groeve die speciaal vanwege de fossielen (nog) wordt bezocht. Deze ligt in de onmiddellijke nabijheid van het wereldberoemde Urweltmuseum Hauff in Holzmaden, in Baden-Württemberg. In deze Duitse deelstaat zijn meerdere plaatsen waar hetzelfde sediment wordt aangetroffen. Een heel grote groeve, die ook economisch wordt geëxploiteerd voor de cementindustrie, bevindt zich bij Dotternhausen, zo'n 70 km ten zuidwesten van Holzmaden.

Het bitumineuze sediment in al deze ontsluitingen staat bekend onder de naam *Posidonienschiefer*. In de Vroeg-Jura werd dit gebied bedekt door een zee, die zich over grote delen van Europa uitstreckte (afb. 6). Er werd slib in fijne laagjes afgezet als gevolg van seizoenswisselingen en onder daarmee



▲ Afb. 6. Paleogeografie van Europa tijdens de Vroeg-Jura. Afbeelding met toestemming overgenomen uit Meschede (2015) en door deze auteur speciaal voor dit artikel aangepast.



▲ Afb. 7. Ichthyosauriërs, geschilderd door Heinrich Harder (1858-1935). Ansichtkaart uit een serie van dertig exemplaren, in 1916 uitgegeven onder de titel „Tiere der Urwelt“. Publiek domein.

samenhangende en regelmatig optredende zuurstofarme omstandigheden. Daardoor was de verrotting van organisch materiaal onvolledig, zijn de ontstane fossielen perfect bewaard gebleven en bleken de ichthyosauriërs van Holzmaden en omgeving van groot belang. Want deze exemplaren bestaan meestal uit complete skeletten en soms hebben zelfs de zachte lichaamsweefsels hun sporen nagelaten. In een enkel geval is dat organisch materiaal niet eens volledig versteend!

Aanvankelijk was niet bekend dat ichthyosauriërs een rugvin bezaten, zoals geïllustreerd wordt door het schilderij van De la Beche (afb. 5). Hier hebben de ichthyosauriërs “nog” een krokodilachtige gedaante. Het was de preparateur en hobby-paleontoloog Bernhard Hauff (1866-1950), die aan het eind van de 19^{de} eeuw de karakteristieke rugvin ontdekte die doet denken aan die van dolfijnen. Bovendien vond hij de staartvin, die al werd vermoed vanwege de knik in de serie staartwervels en die bij veel skeletten kan worden waargenomen. De naar beneden gebogen staartwervels vormden samen met de naar boven gerichte staartvin een gevorkte staart in het verticale vlak (afb. 7).

Hauff is tevens de stichter van het Urweltmuseum, dat nog altijd wordt beheerd door één van zijn nazaten. Helaas wordt ook in dit

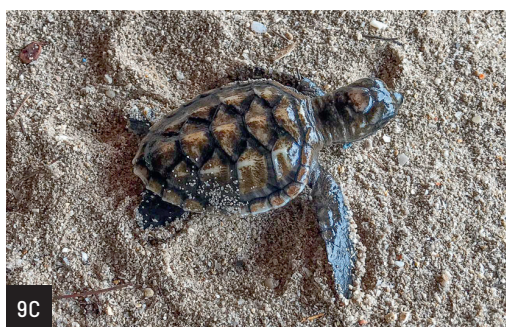
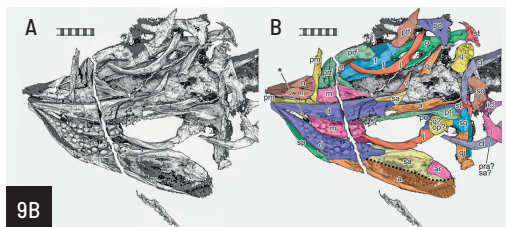


museum al geruime tijd een praktijk toegepast, waarbij een additionele lichaamsvorm wordt “gebeeldhouwd” in het geval van fossielen waarvan alleen het skelet bewaard is gebleven (afb. 8). Over smaak valt niet te twisten, natuurlijk. Het echter is maar zeer de vraag, of dan aan de oorspronkelijke lichaamsvorm wel altijd recht gedaan wordt.

De meest visachtige tetrapode

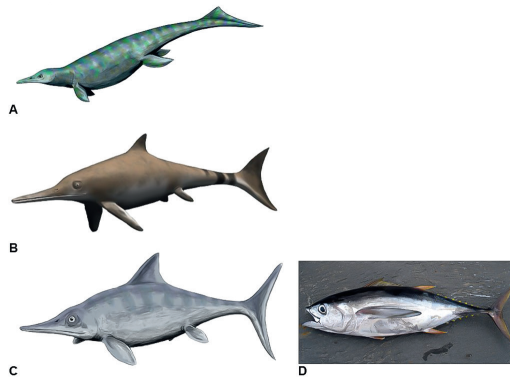
De ichthyosauriërs waren, net als de huidige dolfijnen dat nu zijn, volkomen aangepast aan een leven in zee dankzij een secundaire adaptatie: door de ontwikkeling van een spoel- tot torpedovormige lichaam, vinvormige ledematen en nieuwvormingen als rug- en staartvin. Beide groepen hadden landbewonende voorouders.

▲ Afb. 8. De ichthyosaurus *Stenopterychius* uit Holzmaden. A: exemplaren (grootste ca. 3 m) in het Urweltmuseum Hauff te Holzmaden, met “gebeeldhouwde” lichaamsomtrek; B: “klassiek” geprepareerd exemplaar (lengte 1,40 m) in museum Natura Docet te Denekamp. A: publiek domein; B: foto G. Beersma, Zwolle.



◀ Afb. 9. Model (A) en schedel (B) van de vroege ichthyosaurus-achtige *Cartorhynchus*. Let op de knobbeltanden, die als bolletjes in de kaken (d, m) zichtbaar zijn. C: baby Karetschildpad op het strand van Pulau Beralas Pasir (White Sand Island), Riau-archipel, Indonesië. A: Nobu Tamura, publiek domein; B: publiek domein; C: foto Eric Mulder

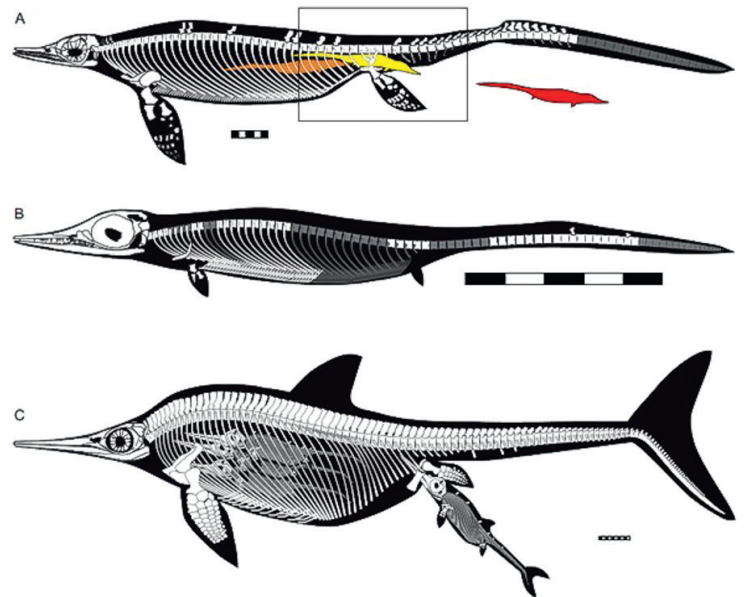
► Afb. 10. *Utatusaurus* (A) uit het Vroeg-Trias, *Ichthyosaurus* (B) uit de Vroeg-Jura en *Ophthalmosaurus* (C) uit de Laat-Jura illustreren de steeds verdere aanpassing aan een marien leven, culminerend in een tonijn-achtige manier van zwemmen. Vergelijk de staart van *Ophthalmosaurus* met die van een tonijn (D). Publiek domein.



Vissen zijn primair aan een waterleven aangepast. Wanneer niet-verwante groepen een evolutie doormaken die gestuurd wordt door hun leefmilieu en die leidt tot een vergelijkbare lichaamsvorm, dan is er sprake van convergentie.

Over de oorsprong van de ichthyosauriërs is nog veel onbekend. Wél is duidelijk, dat hun ontstaan samenhangt met het herstel van het leven na de uitstervingsgolf, die het einde van het Perm markeert, 252 miljoen jaar geleden. Eén van de oudste fossielen, die in verband kan worden gebracht met de stamboom van de ichthyosauriërs en die mogelijk model kan staan voor een voorouderlijke in zee levende vorm, is *Cartorhynchus* uit het Olenekien (de laatste tijdsfase van het Vroeg-Trias) van Chaohu, oostelijk China (afb. 9). Het holotype (d.w.z. het fossiel, dat gebruikt is voor de beschrijving) is maar 40 cm lang en is mogelijk een juveniel exemplaar. Het heeft een hagedisachtig lichaam en vin-vormige ledematen, waarmee het wellicht nog in staat was om op het strand te kruipen, ongeveer zoals net uitgekomen zeeschildpadjes dat doen. Misschien ging *Cartorhynchus* alleen de zee in om te fourageren. Maar uit Olenekien-afzettingen in Japan is “al” de oudste ichthyosaurus met een volledig mariene levenswijze

► Afb. 11. Evolutie van de geboorte bij ichthyosauriërs van “kop-eerst” (A) naar “staart eerst” (C). A: *Chaohusaurus*; B: embryo; C: *Stenopterygius*. Maatstrepen bij A, B en C: 5 cm. Overgenomen uit Motani et al. (2014); Creative Commons Attribution License.



▲ Afb. 12. *Ophthalmosaurus* uit de Jura. Let op de sclerotica-ring (kring van beenplaatjes) in de oogkas. Publiek domein.

bekend: *Utatusaurus* (afb. 10). In het verdere verloop van het Trias, de Vroeg- en Laat-Jura werd de aanpassing aan een zeeleven vervolmaakt.

De wijze van verplaatsing door het water veranderde van een aal-achtige manier van zwemmen bij de vroege soorten naar een voortstuwing met hoge snelheid door het sterk oscillerend heen en weer bewegen van de staart, in het horizontale vlak, zoals dat bij tonijnen wordt waargenomen (afb. 10). Bij sommige goed bewaarde fossielen is te zien, dat zelfs de huidstructuur met kruislings t.o.v. elkaar georiënteerde vezels een frappante overeenkomst vertoont met die van tonijnen! De vinvormige ledematen van de ichthyosauriërs verloren hun rol bij de voortbeweging en dienden uiteindelijk alleen nog voor de balans en het veranderen van richting. Ze verstijfden in dat veranderingsproces door de enorme toename van het aantal kootjes. Hierdoor werden de oorspronkelijke vijf vingers ook onherkenbaar: ze verdwenen als het ware. Datzelfde geldt respectievelijk voor spaakbeem en ellepijp in de voorpoten en voor scheen- en kuitbeem in de achterpoten.

Ichthyosauriërs waren levendbarend. De embryo's hadden uiteraard voedingsstoffen en zuurstof nodig. Net zoals dat het geval is bij de tegenwoordige levendbarendende reptielen, moeten ze daarom ook bij de ichthyosauriërs via een placenta-achtig orgaan met het moederlichaam verbonden zijn geweest. Dat doet sterk denken aan de situatie bij zoogdieren. Maar er is daarenboven nóg een frappante overeenkomst met dolfijnen. Bij de vroegste ichthyosauriërs, waartoe ook *Chaohusaurus* behoort, kwam bij een bevalling de kop van het jong het eerst naar buiten: een indicatie dat die aan land plaatsvond! Bij de voort-

gaande aanpassing aan een volledig bestaan in zee veranderde dat: de staart van het jong passeerde als eerste het geboortekanaal (afb. 11). Dat is precies zoals een bevalling ook bij walvissen en dolfinen plaatsvindt! Vanwege de aanwezigheid van longen, moet de eerste ademtocht bij een geboorte onder water immers zolang mogelijk worden uitgesteld. Bij een “staart-eerst-bevalling” is de kans op verdrinking het kleinst.

Unieke eigenschappen

Ichthyosauriërs hadden een kenmerkende kop met lange smalle kaken, hetzij voorzien van rijen kleine tandjes, hetzij soms vrijwel tandeloos (afb. 3 en 12). Dit wijst erop, dat ze joegen op vissen en pijlinktvissen. Ze maakten daarbij gebruik van een uitstekend gezichtsvermogen. De gewelfde bovenkant van het achterste deel van de schedel creëerde een ruimte die bijna volledig werd opgevuld door grote oogbollen. Van alle reptielen die ooit geleefd hebben, hadden ichthyosauriërs in verhouding de grootste ogen. De afmeting van een oog kan worden afgeleid van de grootte van de fossiel bewaard gebleven sclerotica-ring (afb. 12). Deze bestaat uit een krans van beenplaatjes en bevindt zich achter de iris en vóór de lens. Hij ondersteunt het accommodatievermogen: het aanpassen van de sterkte van de ooglenzen om op een gewenste afstand scherp te zien. *Ophthalmosaurus* (Grieks voor “ooghagedis”), met een wereldwijde verspreiding van Midden-Jura tot Vroeg-Krijt, spande de kroon. Het zes meter lange dier had oogbollen met een diameter van bijna 25 centimeter! Daarom wordt aangenomen dat *Ophthalmosaurus* zelfs tot op grote diepte op zicht kon jagen.

Dankzij de uitstekende staat van preservatie is bij sommige fossielen ook de maaginhoud (ten dele) bewaard gebleven. Daaruit kan worden afgeleid, dat de ichthyosauriërs *picky* waren. Ze aten blijkbaar alleen de zachte delen van pijlinktvissen, want tussen de ribben worden slechts haakjes van afgebeten belemnietenarmen teruggevonden, en nooit harde rostra. Dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld de Jura-haai *Hybodus*, die complete pijlinktvissen verslond (afb. 13).

Nieuwere inzichten

Dankzij ontdekkingen van de laatste decennia is gebleken, dat vanaf het vroegste Trias de soortenrijkdom en diversiteit van de ichthyosauriërs snel toenam, in combinatie met een wereldwijde verspreiding. In die zin geeft het verwantschapsschema (cladogram) van afb. 14 een onvolledig beeld. Zo ontwikkelden zich meerdere keren soorten met knobbeltanden, geschikt om schelpen te kraken

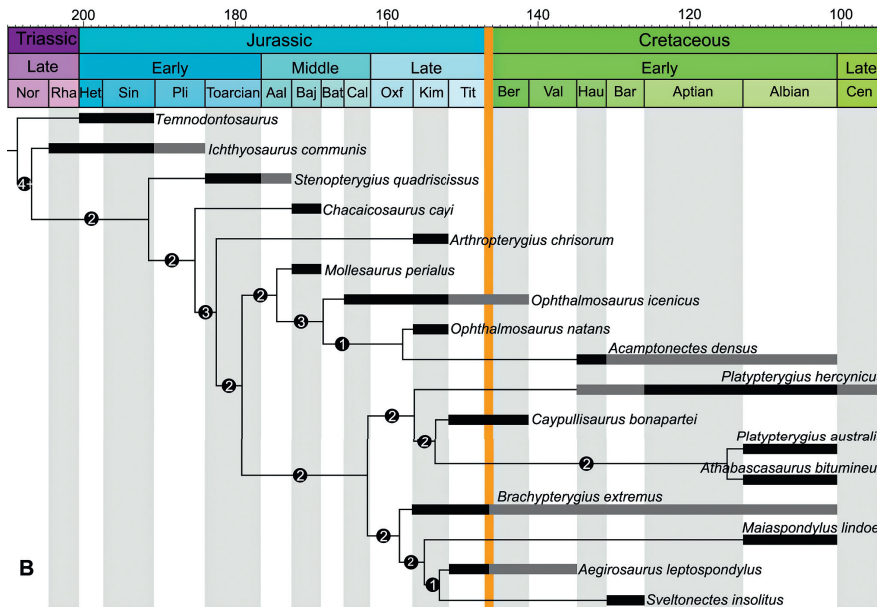


(afb. 9). Opmerkelijk genoeg verdwenen deze voedselspecialisten ook weer, nog in de loop van het Trias.

Het meest indrukwekkend is wel, dat er al in het Trias een “T. rex van de zee” ontstond: *Thalattoarchon saurophagis* (Grieks: “de koning van de zee, die sauriërs eet”). De term “apexcarnivoor” is hier bijna een eufemisme. Het dier was negen meter lang. De schedel, geschat op een lengte van anderhalve meter, had vlijmscherpe tandkronen van méér dan vijf centimeter. Uiteraard stonden bij dit dier andere soorten ichthyosauriërs op het menu. “De orka van het Trias” is misschien wel de beste metafoor.

Lange tijd braken paleontologen zich het hoofd, waarom de ichthyosauriërs niet aan het eind, maar al tijdens het Krijt (dus miljoenen jaren vóór het eind van de dinosauriërs) zijn uitgestorven. Zo is er wel gedacht, dat de vishagedissen werden weggeconcurrerd door nieuw verschenen (geëvolueerde) mariene predatoren, zoals de plesiosauriërs van het Laat-Krijt, of dat ze verhongerden vanwege een massa-extinctie onder hun favoriete prooi. Het fossielenbestand laat zien, dat beide hypothesen onhoudbaar zijn. Ichthyosauriërs en plesiosauriërs bestonden naast elkaar en toen de ichthyosauriërs uitstierven waren er nog steeds belemnieten en moesten de mosasauriërs nog komen. Er zijn sterke aanwijzingen, dat juist een combinatie van factoren heeft geleid tot het verdwijnen van de ichthyosauriërs. Tijdens het Cenomaan (onderste etage van Laat-Krijt, 100–94 miljoen jaar geleden; afb. 14) stond de dynamiek van de soortenrijkdom (“evolutionair” vermogen) bij de ichthyosauriërs op een laag pitje: er ontstonden geen nieuwe soorten. Bovendien is uit onderzoek van oceaansedimenten gebleken, dat er tijdens het Cenomaan ingrijpende milieuveranderingen op wereldschaal plaatsvonden. Er traden

▲ Afb. 13. De haai *Hybodus hauffianus* uit de Jura van Holzmaden, met maaginhoud bestaande uit belemnieten-rostra. Foto: Mike Haller; publiek domein.



▲ Afb. 14. Verwantschapsschema, oftewel cladogram (niet volledig) van de ichthyosauriërs. Cen = Cenomaan. Overgenomen uit Fischer et al. (2012); Creative Commons Attribution 4.0 International License.

enorme fluctuaties op in de temperatuur en chemische samenstelling van het oceaanaanwater, samenhangend met algenbloei, zuurstofloze omstandigheden en daling van de concentratie van broeikasgas (CO₂) in de atmosfeer. Deze schommelingen hielden wellicht verband met veranderende zeestromen, mogelijk als gevolg van continentverschuivingen, in het bijzonder het uiteengaan van Afrika en Zuid-Amerika, waardoor de noordelijke en zuidelijke Atlantische Oceaan één geheel gingen vormen.
... Een milieucatastrofe *avant la lettre*...

Dankwoord

Dank aan Annemieke van Roekel (redactie Gea) voor de uitnodiging om dit artikel te schrijven en in het bijzonder aan prof. dr. Martin Meschede (Universität Greifswald, Dtsl.). Niet alleen stelde hij welwillend zijn paleogeografische kaart van de Vroeg-Jura beschikbaar (hier afb. 6); op eigen suggestie paste hij deze óók aan voor de Nederlandse lezers.

Geraadpleegde literatuur

- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R., Arkhangelsky, M.S. & Friedman, M., 2016. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nat Commun* 7, 10825 (2016). doi.org/10.1038/ncomms10825.
- Fischer, V., Maisch, M.W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J., Joger, U., Krüger, F.J., Pardo Pérez, J., Tainsh, J. & Appleby, R.M., 2012. New Ophthalmosaurid Ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous Demonstrate

Extensive Ichthyosaur Survival across the Jurassic-Cretaceous Boundary. *PLoS ONE* 7(1): e29234. doi:10.1371/journal.pone.0029234.

- Home, E., 1814. Some Account of the Fossil Remains of an Animal More Nearly Allied to Fishes Than Any of the Other Classes of Animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 104: 571-577.
- Home, E., 1819. An account of the fossil skeleton of the Proteo-Saurus. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 109: 209-211.
- Huang, J.-d., Motani, R., Jiang, D.-y., Ren, X.-x., Tintori, A., Rieppel, O., Zhou, M., Hu, Y.-c. & Zhang, R., 2020. Repeated evolution of durophagy during ichthyosaur radiation after mass extinction indicated by hidden dentition. *Scientific Reports* 10: 7798. DOI: 10.1038/s41598-020-64854-z.

- Kuypers, M.M.M., 2001. Mechanisms and biogeochemical implications of the mid-Cretaceous global organic burial events. *Geologica Ultraiectina* 209: 135 pp.
- Lindgren, J., Sjövall, P., Thiel, V. et al., 2018. Soft-tissue evidence for homeothermy and crypsis in a Jurassic ichthyosaur. *Nature* 564: 359-365. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0775-x.
- Lingham-Soliar, T., 2016. Convergence in Thunniform Anatomy in Lamnid Sharks and Jurassic Ichthyosaurs. *Integrative and Comparative Biology* 56(6): 1323-1336. https://doi:10.1093/icb/icw125.
- Lomax, D. R., 2010. An *Ichthyosaurus* (Reptilia, Ichthyosauria) with gastric contents from Charmouth, England: First report of the genus from the Pliensbachian. *Paludicola* 8: 22-36.
- Meschede, M., 2015. *Geologie Deutschlands*, 249 pp. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Motani, R., Jiang, D.-y., Tintori, A., Rieppel, O. & Chen G.-b., 2014. Terrestrial origin of viviparity in Mesozoic marine reptiles indicated by Early Triassic embryonic fossils. *PLoS ONE* 9(2): e88640. doi.org/10.1371/journal.pone.0088640.
- Mulder, E.W.A. & Jagt, J.W.M., 2019. *Globidens(?) timorensis* E. VON HUENE, 1935: not a durophagous mosasaur, but an enigmatic Triassic ichthyosaur. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 293/1 (2019): 107-116.

Websites

- www.lymeregismuseum.co.uk/
- https://jurassiccoast.org
- www.urweltmuseum.de