

Terminologie en determinatie van haaien- en roggentanden

Taco Bor¹

Inleiding

Dankzij digitalisering en het via internet beschikbaar maken van wetenschappelijke literatuur, zijn publicaties over haaien- en roggentanden tegenwoordig goed toegankelijk. Maar door de specifieke terminologie die wordt gebruikt, kunnen ze voor een ‘beginner’ moeilijk te begrijpen zijn. In dit artikel zet ik de termen die het meest worden gebruikt op een rijtje en probeer die met tekst en figuren te verduidelijken. De haaien- en roggentanden terminologie heeft zijn oorsprong in het Frans en Engels, maar voor diverse termen zijn toch ook Nederlandse equivalenten of goede vertalingen beschikbaar. Veel Franse en Engelse termen zijn inmiddels ook overgenomen in de Nederlandse terminologie. Ik gebruik hier zo veel mogelijk de Nederlandse terminologie en vermeld daarbij tussen vierkante haakjes ook de Engelse termen. Om de overzichtelijkheid te bewaren, laat ik de Franse termen verder buiten beschouwing. Weinig gebruikte en onjuiste termen heb ik niet opgenomen, wat uiteraard een subjectieve keuze inhoudt.

De volgende onderwerpen met bijbehorende terminologie worden achtereenvolgens besproken, omdat die een belangrijke rol spelen bij het determineren van haaien- en roggentanden en regelmatig terugkeren in het systematisch gedeelte van wetenschappelijke publicaties:

- Gebitsindeling.
- Oriëntatie.
- Morfologische kenmerken.
- Heterodontie.
- Gebitstypen.
- Histologie.
- Worteltypen.
- Tandwisseling.
- Misvormde tanden.

Na het lezen van deze hoofdstukken moet de wetenschappelijke literatuur een stuk beter te begrijpen zijn. Er komt veel informatie en terminologie voorbij, maar het is echt de minimale basis die nodig is voor wie zich in haaien- en roggentanden wil verdiepen.

Tot slot ga ik nog kort in op het determineren van haaien- en roggentanden in het algemeen. Na het doornemen van de hierboven genoemde onderwerpen, zou iedereen zich de kunst van het determineren van haaien- en roggentanden moeten kunnen eigen maken.

Gebitsindeling (zie figuur 1, 2 en 3)

De kaak van haaien en roggentanden bestaat uit een bovenkaak [upper jaw] (= palatoquadraat) en een onderkaak [lower jaw] (= kraakbeen van Meckel), die beide weer uit een rechter en linker kaakhelft bestaan. De rechter- en linkerkant wor-

den altijd benoemd vanuit het dier gezien. De verbinding tussen de linker en rechter kaakhelft wordt de symphyse [symphysis] genoemd (figuur 1).

Rangschikking

De tanden in de kaak zijn gerangschikt in rijen [rows] parallel aan de as van de kaakboog en files [files] loodrecht op de as van de kaakboog (figuur 1A). De tanden in een rij hebben dus hetzelfde ontwikkelstadium en zijn ontstaan uit verschillende tandkiem posities (zie hoofdstuk over tandwisseling). De tanden in een file, ook wel tandfamilie genoemd, hebben verschillende ontwikkelstadia en zijn ontstaan uit dezelfde tandkiem positie. Deze termen lijken onduidelijk, maar worden toch vaak inconsequent of verkeerd gebruikt (zie discussie en voorbeelden in Mollet & Bourdon, 1998 en Cappetta, 2012). Meestal is uit de context wel op te maken wat een auteur bedoelt.

In de rangschikking van de tanden in rijen en files worden naar Welton & Farish (1993) zes verschillende basispatronen onderscheiden (figuur 2, pag 118):

Onafhankelijk [independent] - Tand en tanden zijn niet in contact met andere tanden, bijvoorbeeld *Cetorhinus*.

Stuitend [juxtaposed] - Tand en tanden staan in parallelle rijen, waarbij de tanden van naast elkaar gelegen files stuitend tegen elkaar zijn geplaatst, bijvoorbeeld *Hexanchus*.

Overlappend [imbricate] - Tand en tanden staan in parallelle rijen, waarbij de tanden van naast elkaar gelegen files elkaar dakpansgewijs overlappen om een continue snijrand te creëren, bijvoorbeeld *Squalus*. Als gevolg hiervan worden alle tanden in een rij gelijktijdig gewisseld.

Verspringend [alternate] - Tand en tanden staan in parallelle rijen, waarbij de tanden in achter elkaar gelegen rijen ongeveer een halve tandbreedte verspringen, bijvoorbeeld *Carcharhinus*.

Vergrendeld [file locking] - De uitstekende ene zijde van de wortel of kroon grijpt in de uitgeholde tegenoverliggende zijde van de wortel of kroon van de volgende tand in de file, bijvoorbeeld *Ptychodus*.

Geplaveid [pavement] - Tand en tanden van naast elkaar gelegen files vormen een strak aaneengesloten tandplaat, bijvoorbeeld *Myliobatis*.

Tandposities

Voor het benoemen van de verschillende tandposities in een haaienkaak staat meestal een kaak van *Odontaspis ferox* of *Carcharias taurus* model (o.a. Leriche, 1905; Applegate, 1965; Nolf, 1986; Cappetta, 1987 en 2012; Siverson, 1999; Cunningham, 2000), omdat daarin de meeste tandgroepen goed zijn te herkennen (figuur 1 en 3, pag 119). De volgende tandposities worden onderkend:

Symphysaire tanden [symphyseal teeth] - Symmetrische tanden die de symphyse van de onderkaak overbruggen.

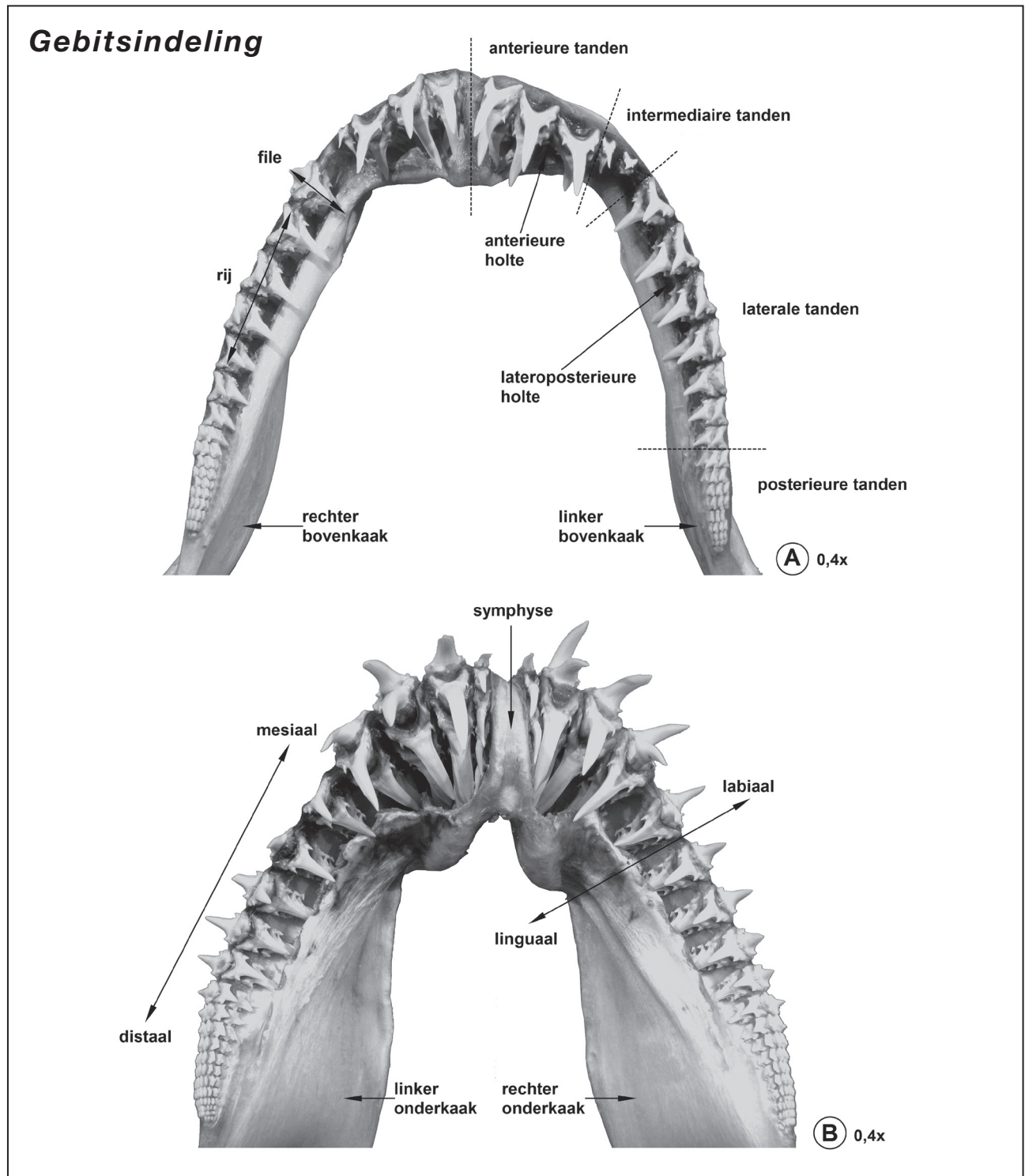
Deze tanden staan dus op de symphyse.

Parasympfysaire tanden [parasymphysial teeth] - Kleine, asymmetrische, vervormde tanden, die direct links en/of rechts naast de symphyse van de kaak staan.

Anterieure tanden of voortanden [anterior teeth] - Grote, veelal rechte tanden, die in de voorste tandproducerende

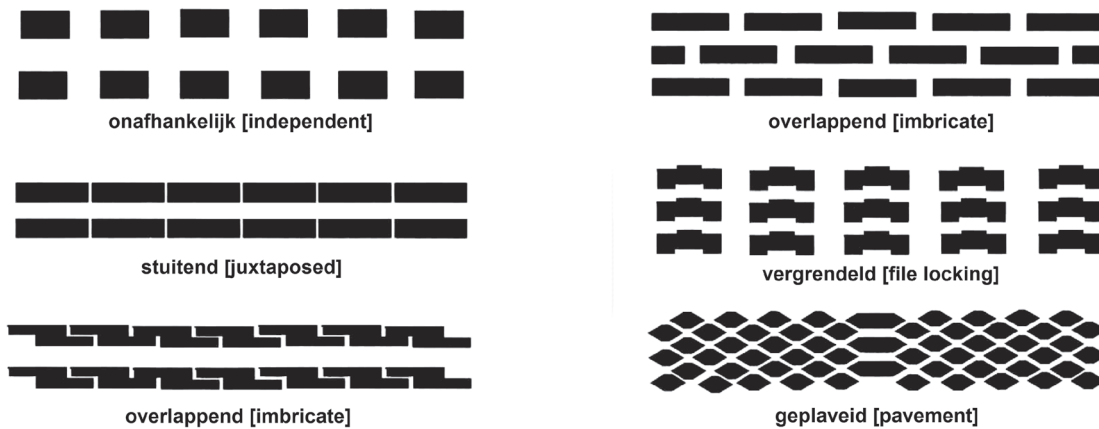
holte ofwel anterieure holte [anterior hollow] van de boven- en onderkaak ontstaan.

Intermediaire tanden [intermediate teeth] - Kleine, soms vervormde tanden, die zich tussen de anterieure en laterale tanden van de bovenkaak bevinden. Ze ontstaan op het kraakbeen dat de voorste en achterste tandproducerende



Figuur 1. Kenmerken van een recente kaak van de zandtijgerhaai *Carcharias taurus*, vrouwelijk dier, totale lengte 184 cm, Zuid Afrika (collectie Taco Bor). A: Bovenkaak. B: Onderkaak.

Rangschikking rijen en files



Figuur 2. Rangschikking van haaien- en roggentanden in rijen en files (naar Welton en Farish, 1993).

holtes van de bovenkaak van elkaar scheidt [intermediate bar] (Siverson, 1999).

Laterale tanden of zijtanden [lateral teeth] - Naar de mondhoek geleidelijk kleiner wordende tanden, die in de achterste tandproducerende holte ofwel lateroposterieure holte [lateroposterior hollow] van de boven- en onderkaak ontstaan.

Posterieure tanden of mondhoektanden [posterior teeth] - Deze tanden, die een enkele keer ook commissurale tanden worden genoemd, zijn kleiner dan de meest distale laterale tanden en hebben een relatief dikke kroon en wortel. Posterieure tanden ontstaan in dezelfde tandproducerende holte als de laterale tanden, waardoor de scheiding niet altijd even duidelijk en dus enigszins arbitrair, of zelfs onmogelijk is.

Als er een gradueel verloop is tussen de anterieure en laterale tanden in een kaak, wordt er gesproken van antero-laterale tanden [anterolateral teeth]. Overeenkomstig spreken we van lateroposterieure tanden [lateroposterior teeth], als er een geleidelijk verloop is tussen de laterale en posterieure tanden in een kaak.

Bovenstaande termen lijken vrij eenduidig, maar in figuur 3 is te zien dat er tussen auteurs verschillende definities en interpretaties zijn:

- Verwarring over de termen symphysaire en parasymphysaire tanden ontstaat door een positionele of functionele benadering van de gebitsindeling. Vanuit een positioneel standpunt gezien, zijn de kleine en vervormde tanden, die naast de symphyse van de *Carcharias taurus* onderkaak staan, verwant met de anterieure tanden, omdat beide ontstaan in de voorste tandproducerende holte van de onderkaak (Siverson, 1999; Cunningham, 2000). Functioneel gezien zijn deze tanden echter duidelijk verschillend.
- De vierde anterieure tand uit de onderkaak van *Carcharias taurus* ontstaat in de voorste tandproducerende holte,

maar wordt door sommige auteurs, vanuit een functioneel standpunt gezien, toch bij de laterale tanden gerekend.

- Intermediaire tanden zijn duidelijk gedefinieerd, maar die term wordt ook nog wel eens incorrect gebruikt, bijvoorbeeld voor de kleinere derde anterieure tand in de bovenkaak van *Isurus oxyrinchus*.
- Sommige auteurs (o.a. Siverson, 1999) geven er de voorkeur aan om de term posterieure tanden voor de meest distale sterk gereduceerde tanden van de lateroposterieure holte niet te gebruiken, met het argument dat de tanden geleidelijk in elkaar overgaan en er geen odontologische kenmerken zijn om de overgang van lateraal naar posterieur te definiëren. Het ontbreken van een duidelijk breakpoint is zeker waar, maar in sommige gevallen (bv. *Carcharias*) is het wel degelijk mogelijk om subjectief een onderscheid te maken tussen snijdende laterale tanden en verbrijzelende posterieure tanden (Cunningham, 2000).

Tandterminologie definiëren vanuit een functioneel gezichtspunt lijkt minder betrouwbaar, omdat, evolutionair gezien, de functie van een tand file kan veranderen met behoud van dezelfde positie in de kaak. In veel recente publicaties worden bij het benoemen van tandposities dan ook de definities van Siverson (1999) en Cunningham (2000) gevolgd.

Nummering tandposities

Nummering van tandposities is in oplopende volgorde ten opzichte van de mediaanlijn (symphyse) van de kaak, waarbij meestal de volgende (Engelse) afkortingen worden gebruikt: S = symphysaire, A = anterieure, I = intermediaire, L = laterale, P = posterieure, AL = antero-laterale en LP = lateroposterieure tand. Om aan te geven uit welke kaak de tand afkomstig is kan er een U = bovenkaak of L = onderkaak voor worden gezet. Het acroniem UA2 staat dus voor de tweede

Tandgroepen

Leriche, 1905

symphysaire tand	anterieure tanden	intermediaire tanden	laterale tanden
------------------	-------------------	----------------------	-----------------

Applegate, 1965

symphysaire tand	anterieure tanden	intermediaire tanden	laterale tanden	posterieure tanden
------------------	-------------------	----------------------	-----------------	--------------------

Nolf, 1986

parasymphysaire tand	voortanden	intermediaire tanden	zijtanden
----------------------	------------	----------------------	-----------

Cappetta, 1987, 2012

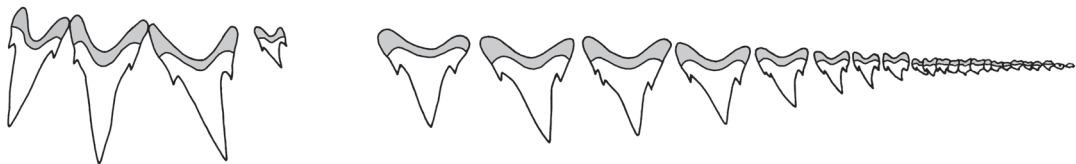
anterieure tanden	intermediaire tanden	laterale tanden	posterieure tanden
-------------------	----------------------	-----------------	--------------------

Siverson, 1999

anterieure tanden	intermediaire tanden	lateroposterieure tanden
-------------------	----------------------	--------------------------

Cunningham, 2000

anterieure tanden			intermediaire tanden	laterale tanden				posterieure tanden
UA1	UA2	UA3	I1	UL1-----8				UP1-----15



← mesiaal distaal →

LA1	LA2	LA3	LA4	LL1-----6				LP1-----13
anterieure tanden				laterale tanden				posterieure tanden

Cunningham, 2000

anterieure tanden	lateroposterieure tanden
-------------------	--------------------------

Siverson, 1999

parasymphysaire tand	anterieure tanden	laterale tanden	posterieure tanden
----------------------	-------------------	-----------------	--------------------

Cappetta, 1987, 2012

parasymphysaire tand	voortanden	zijtanden
----------------------	------------	-----------

Nolf, 1986

symphysaire tand	anterieure tanden	laterale tanden	posterieure tanden
------------------	-------------------	-----------------	--------------------

Applegate, 1965

symphysaire tand	anterieure tanden	laterale tanden
------------------	-------------------	-----------------

Leriche, 1905

Figuur 3. Gebitsindeling van de zandtigerhaai *Carcharias taurus* (afgebeelde tanden naar Bigelow & Schroeder, 1948) met de verschillende definities van de tandgroepen naar Leriche (1905), Applegate (1965), Nolf (1986), Cappetta (1987, 2012), Siverson (1999) en Cunningham (2000), en de nummering van de tandposities.

anterieure tand uit de bovenkaak en LL3 voor de derde laterale tand uit de onderkaak (figuur 3, pag. 119). Soms wordt ook wel gebruik gemaakt van hoofdletters en kleine letters om aan te geven of een tand uit de bovenkaak (hoofdletters [upper case]) of onderkaak (kleine letters [lower case]) komt. Dan staat het acroniem A1 voor de eerste anterieure tand uit de bovenkaak en a1 voor die uit de onderkaak.

Tandformules

Het aantal tand files in een kaak is soortafhankelijk en kan binnen een soort sterk variëren. Bij *Carcharias taurus* bijvoorbeeld is er tussen dieren onderling geen verschil in het aantal voortanden, maar is er wel een grote spreiding in het aantal laterale en posterieure tanden. De samenstelling van het gebit kan worden uitgedrukt in een tandformule [dental formula], waarin per gebitskwadrant het (minimum en maximum) aantal files per tandpositie wordt weergegeven. De tandformule beschrijft de hele boven- en onderkaak, omdat de linker- en rechterkant van de kaak niet identiek zijn. Boven de horizontale lijn staan de tanden van de bovenkaak, daaronder die van de onderkaak. De verticale lijn stelt de mediaanlijn voor met aan de linkerkant de tanden van de rechter kaakhelft en aan de rechterkant die van de linker kaakhelft. Voor 12 recente *Carcharias taurus* kaken ziet de tandformule er als volgt uit (Applegate, 1965):

P6-19	L6-7	I1	A3	A3	I1	L6-8	P8-15
P4-14	L5-6		A4	A4		L5-6	P8-13

In dit voorbeeld zijn er in de linker onderkaak dus 4 anterieure, 5 of 6 laterale en 8 tot 13 posterieure tand files. Als er geen onderscheid wordt gemaakt tussen de aantallen in de linker en rechter kaakhelft, beschrijft de tandformule maar de helft van de onder- en bovenkaak. Per kaakhelft wordt het (minimum en maximum) aantal files per tandpositie weergegeven, ongeacht de kant van de kaak. In die notatie staan voor de schuine streep de tanden van de bovenkaak, daarna die van de onderkaak:

A3, I1, L6-8, P6-19 / A4, L5-6, P4-14

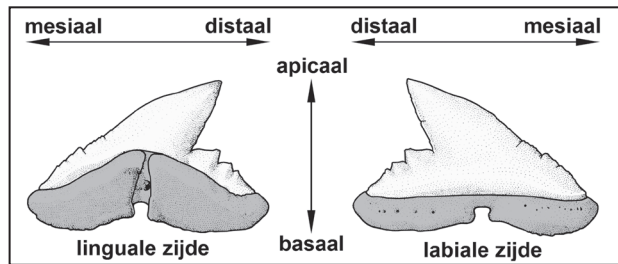
Tandensets

Bij reconstructies van fossiele haaiengebitten worden naar Welton & Farish (1993) drie verschillende typen onderscheiden:

Natuurlijke tandenset [natural tooth set] - Complete rijen tanden uit de boven- en onderkaak, waarbij de natuurlijke samenhang tussen de tanden bewaard is gebleven en er geen twijfel kan zijn over de volgorde van de tanden in het gebit.

Geassocieerde tandenset [associated tooth set] - Gebaseerd op de losse tanden van één individu, waarbij de tanden geen natuurlijke samenhang meer hebben.

Kunstmatige tandenset [artificial tooth set] - Reconstructie op basis van de losse tanden van veel verschillende individuen.



Figuur 4. Oriëntatie van een haaietand. *Physogaleus secundus*, zijtand bovenkaak, Vroeg Eoceen, Marokko (naar Cappetta, 1980).

Oriëntatie (zie figuur 4)

Als de morfologie van haaien- en roggentanden beschreven wordt, is het handig om ze te bestuderen en te beschrijven in een standaard anatomische positie. Voor haaien en roggentanden is dat met de top van de kroon naar boven en de worteltippen naar beneden gericht. Dat geldt voor zowel tanden uit de onderkaak als tanden uit de bovenkaak. Er worden verschillende termen gebruikt om de locatie van een morfologisch kenmerk te beschrijven, waarbij bewoordingen als voor en achter, binnen en buiten zo veel mogelijk worden vermeden, omdat die verwarring kunnen veroorzaken. Bij de beschrijving van haaien- en roggentanden wordt de volgende terminologie gebruikt voor het duiden van vlakken, richtingen en relatieve posities van kenmerken (figuur 1 en 4):

Vlakken

Apicaal [apical] - Naar de top van de kroon gerichte zijde, de top betreffend (Lat. *apex* = top).

Basaal [basal] - Naar de basis van de wortel gerichte zijde, de basis betreffend.

Distaal [distal] - Naar de mondhoek gerichte zijde, met inachtneming van de kaakkromming (Lat. *distalis* = ver, verwijderd).

Labiaal [labial] - Naar de lip gerichte zijde, buitenzijde van de bek (Lat. *labium* = lip).

Linguaal [lingual] - Naar de tong gerichte zijde, binnenzijde van de bek (Lat. *lingua* = tong).

Mesiaal [mesial] - Naar de symphyse gerichte zijde, met inachtneming van de kaakkromming (Gr. *mesos* = midden).

Occlusaal [occlusal] - De zijde van het kauwvlak (Lat. *occludere* = afsluiten, afdekken), parallel aan de kroonbasis.

Richtingen

Apico-basaal [apico-basal] - Van de top naar de basis toe.

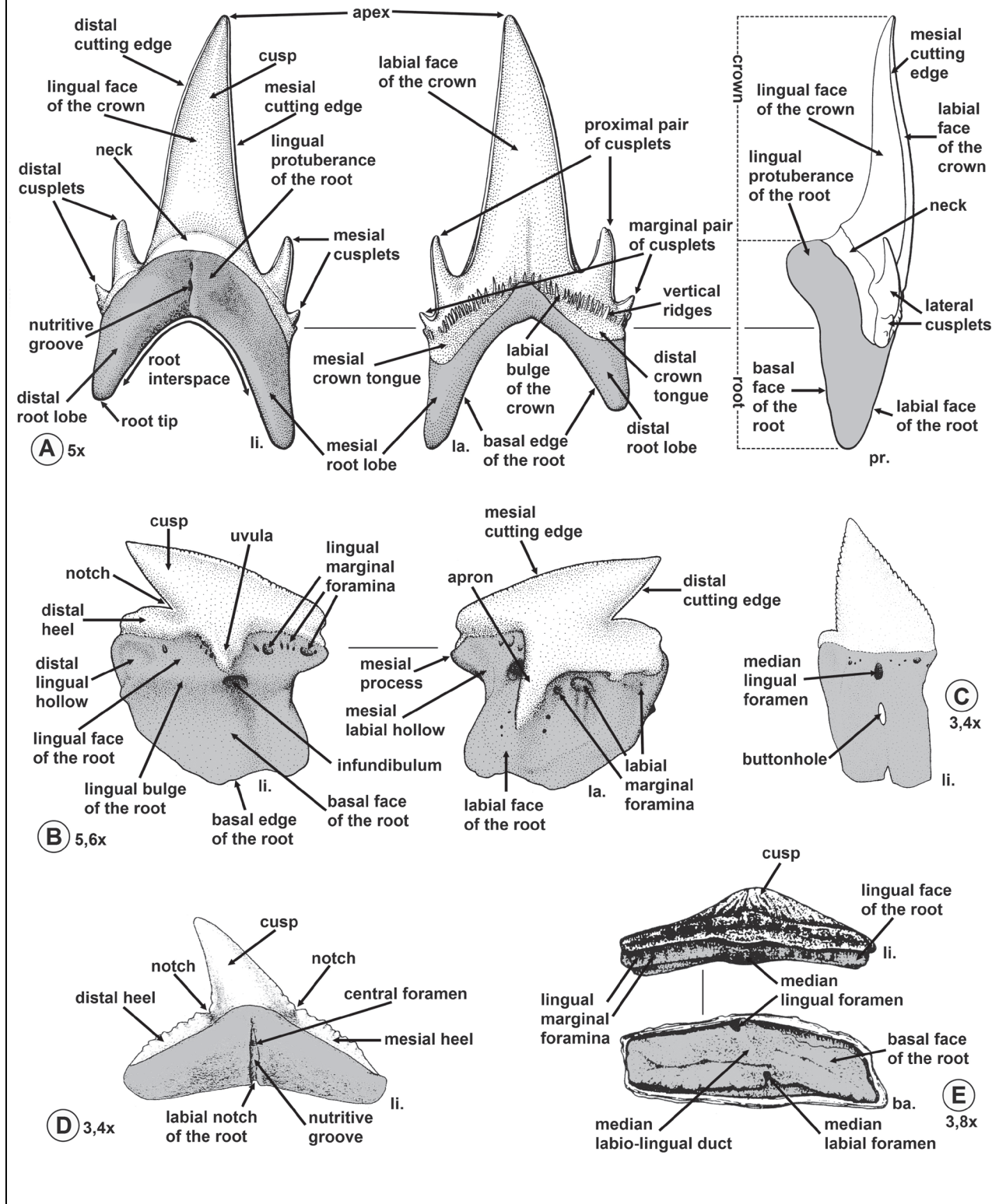
Labio-linguaal [labio-lingual] - Van de buiten- naar de binnenzijde toe, loodrecht op de as van de kaakboog.

Mesio-distaal [mesio-distal] - Van de symphyse naar de mondhoek toe, parallel aan de as van de kaakboog.

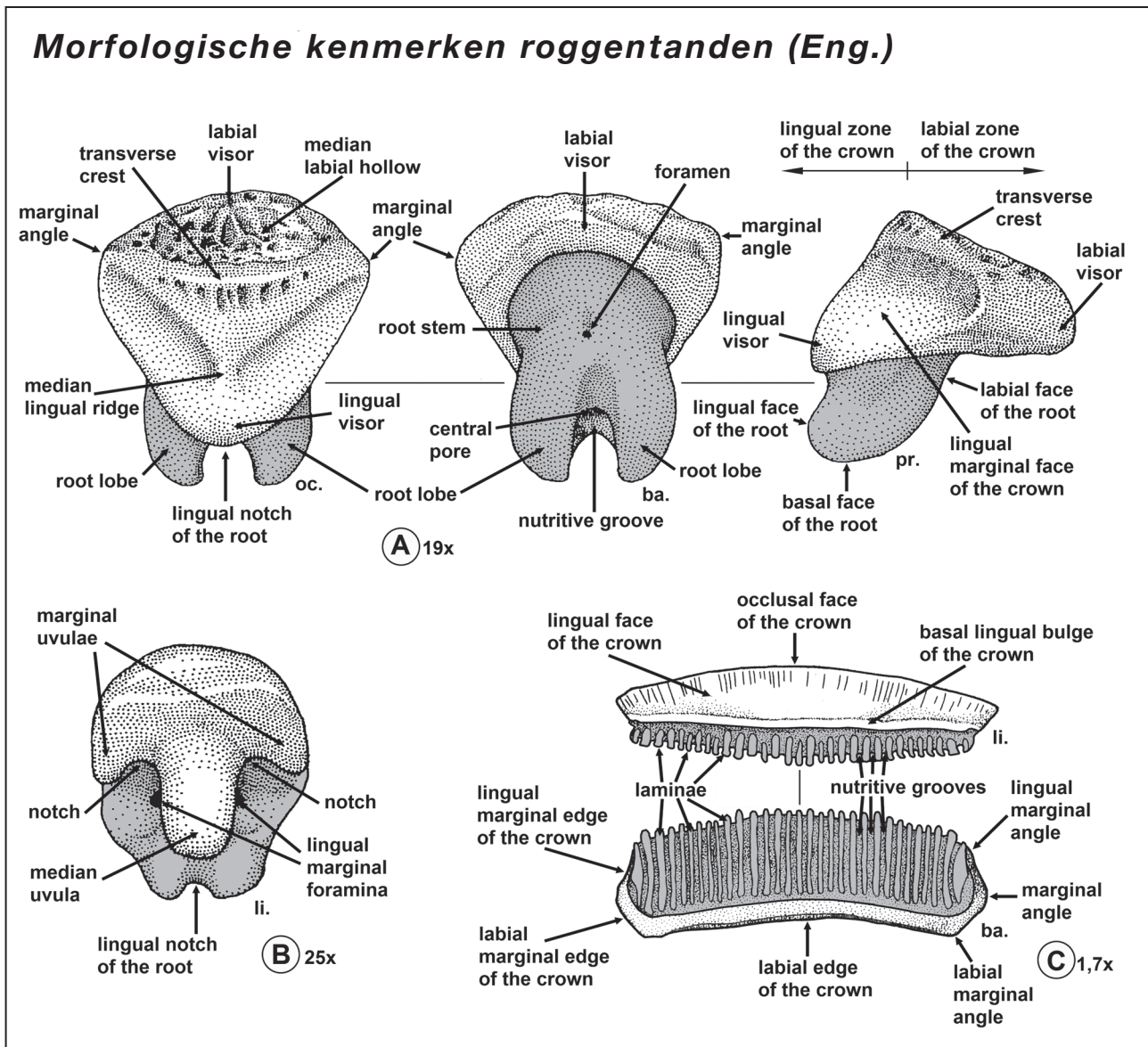
Relatieve posities

Mediaan [median] - In het midden gelegen (Lat. *medianus* = in het midden).

Morfologische kenmerken haaiantanden (Eng.)



Figuur 5. Morfologische kenmerken van haaiantanden. la. = labiaal, li. = linguaal, ba. = basaal, oc. = occlusaal, pr. = profiel aanzicht. A: *Palaeohypotodus rutoti*, voortand, Midden Paleoceen, België (naar Cappetta, 1987). B: *Centrophorus squamosus*, 4de tand onderkaak, Recent (naar Ledoux, 1970). C: *Scymnorhinus licha*, 3de tand onderkaak, Recent (naar Ledoux, 1970). D: *Carcharhinus priscus*, zijtand onderkaak, Vroeg Mioceen, Duitsland (naar Bracher & Unger, 2007). E: *Heterodontus vincenti*, zijtand, Midden Eoceen, Engeland (naar Kemp et al., 1990).



Figuur 6. Morfologische kenmerken van roggentanden. la. = labiaal, li. = linguaal, ba. = basaal, oc. = occlusaal, pr. = profiel aanzicht. A: *Dasyatis rugosa*, Vroeg Mioceen, Duitsland (naar Bracher & Unger, 2007). B: *Rhinobatos* sp., Vroeg Mioceen, Duitsland (naar Bracher & Unger, 2007). C: *Myliobatis dixoni*, symphysaire tand bovenkaak, Midden Eoceen, België (naar Nolf, 1986).

Proximaal [proximal] - Dichter naar het midden gelegen (Lat. *proximus* = dichtbijgelegen).

Lateraal [lateral] - Verder van het midden, aan de buitenzijde gelegen (Lat. *lateralis* = zijkant betreffend).

Marginaal [marginal] - Aan de buitenrand gelegen (Lat. *marginalis* = rand betreffend).

Morfologische kenmerken van haaien- en roggentanden (zie figuur 5 en 6)

De bestudering van de morfologische kenmerken van haaien- en roggentanden vormt het belangrijkste deel van de determinatie. De verscheidenheid in vorm is erg groot, zodat in de loop der tijd een groot aantal kenmerken zijn benoemd en in het verleden een kleine wildgroei in terminologie is ontstaan. Tegenwoordig volgen de meeste auteurs min of meer

de terminologie die gebruikt wordt in de handboeken van Cappetta (1987, 2012), zodat de afgelopen 25 jaar de gebruikte terminologie een stuk consistentier en de publicaties daardoor leesbaarder zijn geworden. In figuur 5 en 6 zijn de meest voorkomende morfologische kenmerken van respectievelijk haaien- en roggentanden benoemd. Omdat het overgrote deel van de wetenschappelijke publicaties en websites over haaien- en roggentanden in het Engels is, heb ik ervoor gekozen om in deze figuren de Engelse termen weer te geven. Deze termen worden verklaard in een tabel die aan het eind van dit artikel is toegevoegd (tabel 1, pag. 132-134). In deze op de Engelse term gesorteerde tabel vindt u de Nederlandse vertaling van de term en een nadere omschrijving. De Nederlandse terminologie is voor een belangrijk deel gebaseerd op Nolf (1986).

Karteling

Een belangrijk kenmerk van haaiantanden is een eventuele karteling van de snijranden. Purdy (2006) geeft bruikbare definities om redelijk objectief de mate van karteling aan te geven:

Zwak [weak serration] - alleen zichtbaar met behulp van een vergrootglas of microscoop.

Zeer fijn [very fine serration] - moeilijk te zien met het blote oog, maar voelbaar met een vingernagel.

Fijn [fine serration] - zichtbaar met het blote oog, maar de kartels zijn moeilijk te tellen met het blote oog.

Grof [coarse serration] - goed zichtbaar en de kartels zijn gemakkelijk te tellen met het blote oog.

Afmetingen

Een ander belangrijk kenmerk van haaien- en roggentanden zijn de afmetingen, die vaak als volgt worden gedefinieerd:

Hoogte [height] - De apico-basale afmeting van een tand, kroon of wortel, gemeten loodrecht op de kroonbasis of de raaklijn aan de wortelpunten.

Breedte [width] - De mesio-distale afmeting van een tand, kroon of wortel, gemeten parallel aan de kroonbasis of de raaklijn aan de wortelpunten.

Diepte [depth] - De labio-linguale afmeting van een tand, kroon of wortel.

Lengte [length of slant length] - Grootste diagonale afmeting van een haaietand van de uiterste punt van de kroon naar de uiterste punt van de wortel. Deze afmeting wordt weinig gebruikt in wetenschappelijke publicaties, maar des te meer op commerciële websites.

Gebruik voor het opmeten van haaien- en roggentanden een digitale schuifmaat; geen liniaal, dat is te onnauwkeurig. Voor kleine tandjes is het handiger om die vanaf een digitale foto op te meten. Een nuttig stukje software voor het meten van afstanden en hoeken op een beeldscherm is 'MB-Ruler' (freeware) van Markus Bader (<http://www.markus-bader.de/MB-Ruler>).

Aan het eind van dit artikel is een tabel toegevoegd (tabel 2, pag. 135) met een overzicht van de betekenis van veel gebruikte Engelse termen om de eigenschappen van de morfologische kenmerken van de kroon en wortel van haaien- en roggentanden te beschrijven. In dit kader is het nuttig om ook eens het boek van Kent (1994) over de fossiele haaien van Chesapeake Bay te bestuderen, omdat daarin veel van deze beschrijvende termen ook in de afbeeldingen zijn aangegeven.

Heterodontie (zie figuur 7)

Een opvallend kenmerk van het gebit van haaien en roggen is de heterodontie. Dat wil zeggen dat de vorm van de tanden afhankelijk is van de plaats in het gebit, het geslacht en de volwassenheid van het dier. Door Compagno (1970) zijn vier verschillende vormen van heterodontie gedefinieerd:

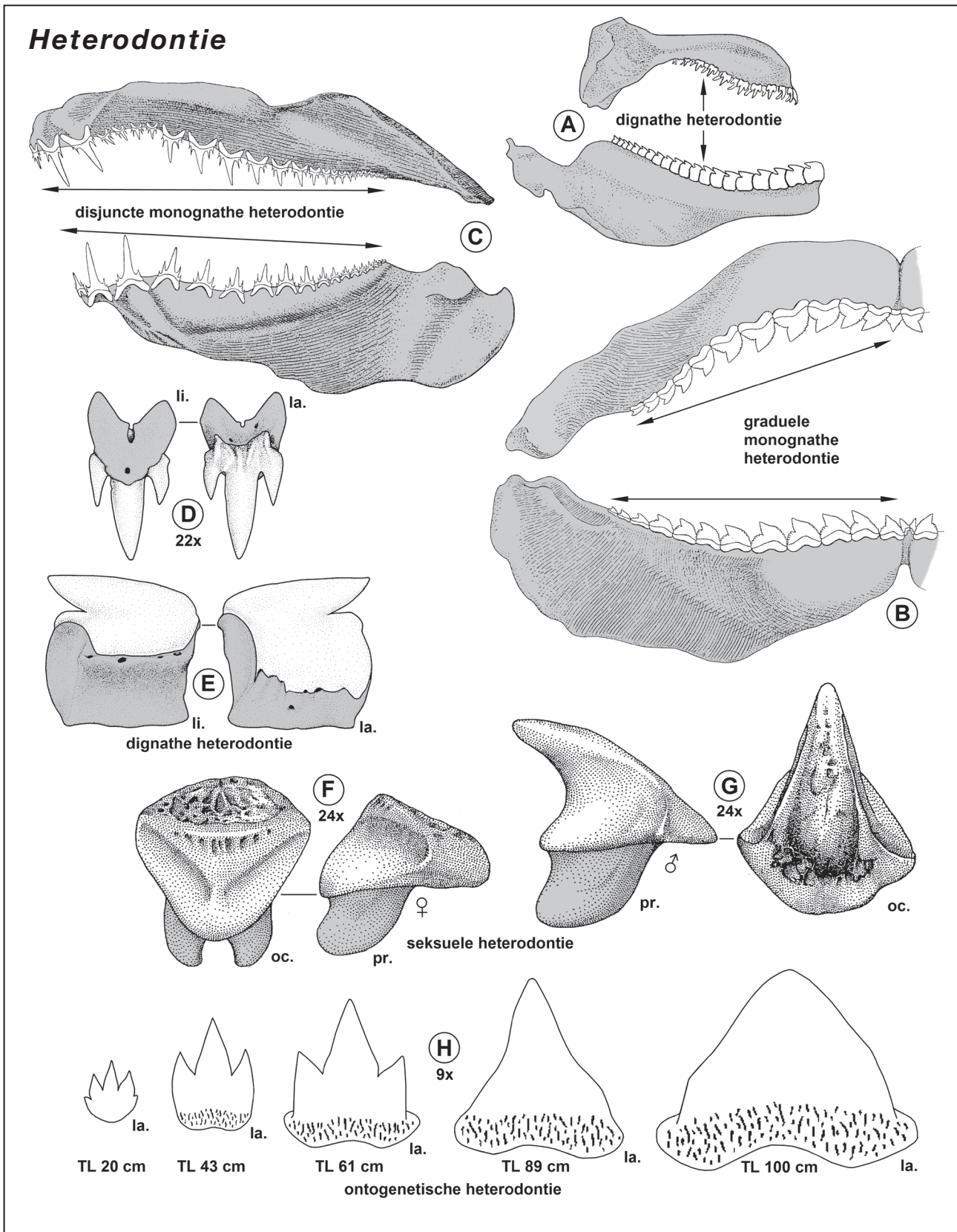
Dignathe heterodontie [dignathic heterodonty] verwijst naar morfologische verschillen tussen de tanden van de bo-

ven- en onderkaak, waarbij tegenoverliggende tanden met elkaar worden vergeleken. Dignathe heterodontie komt veelvuldig voor bij haaien en kan erg uitgesproken zijn, waarbij de tanden van de boven- en onderkaak in niets op elkaar lijken (bv. *Etmopterus*, figuur 7A, D-E). Bij roggen is dignathe heterodontie vaak minder duidelijk aanwezig.

Monognathe heterodontie [monognathic heterodonty] verwijst naar morfologische verschillen tussen de tanden van één kaak, waarbij de tanden binnen één rij van de onder- of bovenkaak met elkaar worden vergeleken. Als de morfologie van aangrenzende tanden geleidelijk verandert, wordt dat graduele monognathe heterodontie [gradient monognathic heterodonty] genoemd (bv. *Galaeocerdo*, figuur 7B). Als de verschillen zo groot zijn dat verschillende functionele tandtypen kunnen worden onderscheiden, spreken we van disjuncte monognathe heterodontie [disjunct monognathic heterodonty] (bv. *Odonaspis*, figuur 7C).

Seksuele heterodontie [sexual (gynandric) heterodonty] komt regelmatig voor bij haaien en roggen, maar de morfologische verschillen zijn pas goed zichtbaar als de mannetjes geslachtsrijp worden. Het is vooral bij roggen sterk ontwikkeld, bijvoorbeeld bij *Dasyatis* en *Raja*, waar de tandkronen van mannelijke dieren vaak rechter en puntiger zijn dan die van vrouwelijke dieren (figuur 7F-G). Tot voor kort werd gedacht dat, indien aanwezig, de aanwezigheid van puntige tandkronen bij mannelijke dieren een statisch kenmerk is. Kajiura & Tricas (1996) hebben echter aangetoond dat bij tenminste één soort, *Dasyatis sabina*, het een seizoensgebonden kenmerk is en de mannetjes alleen in de paringstijd puntige tandkronen hebben en de rest van het jaar een gebit vergelijkbaar met dat van de vrouwtjes. Bij haaien is seksuele heterodontie minder uitgesproken. Bij *Notorynchus* bijvoorbeeld is de hoofdspits van onderkaaktanden rechter en sterker ontwikkeld bij mannelijke dan bij vrouwelijke dieren.

Ontogenetische heterodontie [ontogenetic heterodonty], waarbij er morfologische verschillen zijn tussen de tanden van juveniele en volwassen dieren, is een algemeen verschijnsel bij haaien en roggen. Het is vooral aanwezig bij soorten met een sterk ontwikkelde seksuele heterodontie, bijvoorbeeld *Dasyatis*. Een bekend voorbeeld van ontogenetische heterodontie is *Heterodontus*, in detail beschreven door Reif (1976), waarbij de juveniele dieren een weinig gedifferentieerd gebit hebben met kleine en puntige tanden met bijspitsen, terwijl de volwassen dieren een uitgesproken heterodont gebit hebben met stomppuntige anterieure en afgeplatte laterale tanden. Bij *Heterodontus* verdwijnen tijdens de groei van het dier de bijspitsen, ontstaat er ornamentatie en wordt de kroon steeds breder en massiever (figuur 7H). Een ander voorbeeld is *Carcharodon carcharias*, waar bijspitsen aanwezig zijn op de tanden van juveniele dieren, maar ontbreken op de tanden van volwassen dieren (Hubbell, 1996). Bij *Lamna nasus* daarentegen hebben volwassen dieren tanden met goed ontwikkelde bijspitsen, die ech-



Figuur 7. Voorbeelden van heterodontie. la. = labiaal, li. = linguaal, oc. = occlusaal, pr. = profiel aanzicht. A: Dignathe heterodontie - *Etmopterus spinax* kaak, Recent (naar Poll, 1947). B: Graduele monognathe heterodontie - *Galeocerdo cuvier* kaak, Recent (naar Leriche, 1926). C: Disjuncte monognathe heterodontie - *Odontaspis ferox* kaak, Recent (naar Leriche, 1905). D-E: Dignathe heterodontie - 1e bovenkaak (D) en onderkaak (E) tand van *Etmopterus spinax* (naar Ledoux, 1970). F-G: Seksuele heterodontie - vrouwelijk (F) en mannelijk (G) morfotype van *Dasyatis rugosa*, Midden Mioceen (naar Bracher & Unger, 2007). H: Ontogenetische heterodontie - symphy-saire tanden van *Heterodontus portusjacksoni* van een dier met een totale lengte van 20, 43, 61, 89 en 100 cm, Recent (naar Reif, 1976).

ter afwezig zijn bij pasgeboren dieren (Purdy & Francis, 2007). Bij *Hexanchus* is er tijdens de groei van het dier een duidelijke toename van het aantal bijspitsen in de onderkaaktanden (Adnet, 2006). Een andere uiting van ontogenetische heterodontie zien we bijvoorbeeld bij *Striatolamia* uit het Eoceen, waar de tanden van juveniele dieren een veel slankere en sterker geplooid tandkroon hebben dan volwassen dieren. En zo zijn er nog veel meer voorbeelden te noemen.

Gebitstypen (zie figuur 8)

Haaien en roggen hebben een gespecialiseerd gebit, waarbij het type gebit samenhangt met het voedsel dat wordt gegeten. Gebaseerd op de functie van de tanden en de aanpassing van het gebit aan de voedingsgewoonte, heeft Cappetta (1986, 1987, 2012) een indeling gemaakt in een aantal gebitstypen. Ondanks de grote morfologische variatie van haaien- en roggentanden, is het aantal basale gebitstypen beperkt. Het gebitstype wordt bepaald door twee factoren, het gemeenschappelijke bouwplan van de taxonomische groep en aanpassingen aan het dieet. Een gebit kan eenvoudig van samenstelling zijn en bestaan uit een enkel type, maar het komt vaak voor dat een gebit is samengesteld uit meerdere typen om het de benodigde functionaliteit te geven. Een uitgebreide discussie is terug te vinden in de genoemde publicaties van Cappetta.

Grijpen [clutching type] - Bij dit type is het gebit in het algemeen weinig gedifferentieerd met een geringe dignathe en een graduele monognathe heterodontie. Er zijn meerdere tandrijen functioneel. De tanden zijn klein en puntig en hebben vaak meerdere bijspitsen, wat het vasthouden van de prooi vergemakkelijkt. De tandkroon kan glad of aan de linguale en/of labiale zijde geplooid zijn. Dit gebitstype komt veel voor bij op of bij de zeebodem levende haaien, die kleine vissen en andere kleine, actieve prooi vangen die in zijn geheel wordt verzwolgen (bv. *Squatina* en *Scyliorhinus* - figuur 8A). Daarnaast is dit gebitstype aanwezig bij de mannelijke dieren van een aantal soorten roggen, waarvan de vrouwelijke dieren een gebit hebben om prooi te verbrijzelen (bv. *Raja*). Het gebitstype komt ook voor bij plankton etende haaien (bv. *Cetorhinus*) en roggen (bv. *Manta*), maar daar is het rudimentair en speelt het weinig of geen rol meer bij de voedselvoorziening.

Scheuren [tearing type] - Dit type heeft een uitgesproken disjuncte monognathe heterodontie. Bij de voortanden zijn vaak meerdere tandrijen functioneel, bij de zijtanden meestal één rij. De voortanden hebben een smalle kroon, de zijtanden een wat bredere kroon. De tanden hebben in het algemeen duidelijke snijranden en naast de hoofdspits kunnen één of meer paren bijspitsen aanwezig zijn. De linguale zijde van de hoofdspits kan glad of sterk geplooid zijn. Door verbreding van de zijtanden is er een tendens naar een snijdend gebitstype. Het gebit is erg geschikt voor het spietsen en in bedwang houden van actieve prooi, zoals vissen en inktvissen. Het komt voor bij haaien die zowel kustnabij (bv. *Carcharias*) als in diep water leven (bv. *Odontaspis*, figuur 8B).

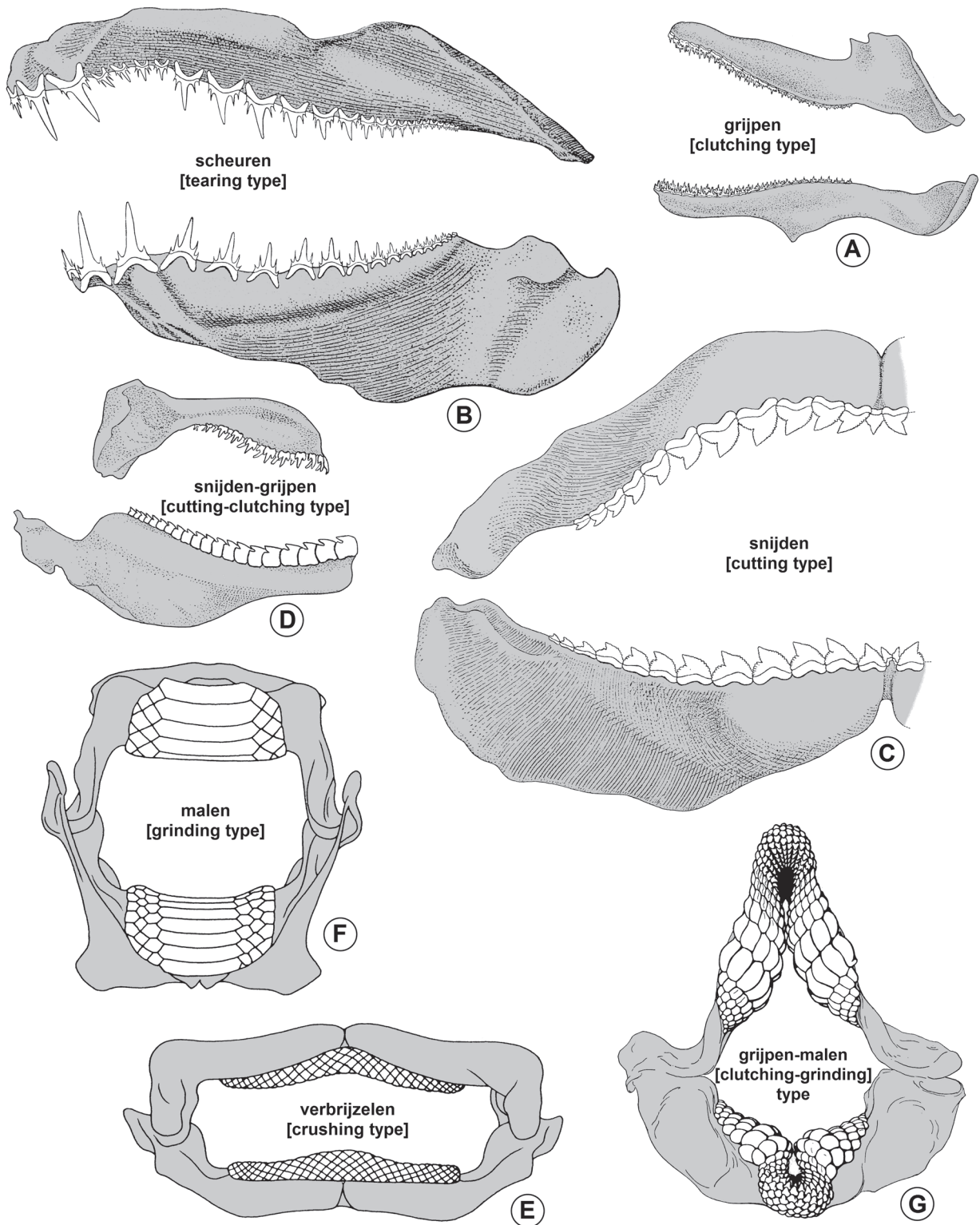
Snijden [cutting type] - Dit gebitstype wordt gekenmerkt door een geringe dignathe en een grotendeels graduele monognathe heterodontie, met brede en dunne tanden. De tanden hebben een brede wortelbasis, de tandkroon is meestal distaal gebogen en heeft een gekartelde of een gladde, scherpe snijrand. Er is slechts één rij tanden functioneel, waarvan de tanden los van elkaar kunnen staan (bv. *Carcharodon*) of elkaar gedeeltelijk overlappen (bv. *Squalus*) en een aaneengesloten scherp mesblad vormen. Een gekartelde snijrand verbetert de effectiviteit van dit gebitstype aanzienlijk (bv. *Galeocerdo*, figuur 8C). De karteling kan eenvoudig of complex zijn; bij laatstgenoemde is de grove karteling zelf ook gekarteld. Dit gebitstype komt bij veel soorten haaien voor en is erg geschikt om stukken vlees uit een grotere prooi te snijden en die uiteen te rukken.

Snijden-grijpen [cutting-clutching type] - Dit gebitstype wordt gekenmerkt door een sterk ontwikkelde dignathe en een grotendeels graduele monognathe heterodontie. In één van de kaken zijn de tanden breed en dun met een distaal gebogen kroon, terwijl de tanden in de andere kaak een smalle en rechtopstaande tandkroon hebben. Bij sommige soorten treffen we de brede, platte tanden in de bovenkaak aan (bv. *Carcharhinus*), terwijl die bij andere soorten juist in de onderkaak voorkomen (bv. *Etmopterus*, figuur 8D). Dit gebitstype heeft een erg efficiënte beet, de spitse tanden in de ene kaak stellen de haai in staat om de prooi vast te houden, terwijl de brede tanden in de andere kaak dienst doen als snijmes.

Verbrijzelen [crushing type] - Bij dit type bestaat het gebit uit een groot aantal tanden met afgeronde, bolvormige tandkronen, die bij elkaar een aaneengesloten en vrij geprofileerd oppervlak vormen. De tandkronen hebben vaak een kam, het oppervlak kan glad of sterk geornamenteerd zijn. Dit gebitstype komt veel voor bij soorten die op of bij de bodem leven en zich voeden met schelpdieren, kleine visjes en inktvisjes. Het is wijd verspreid onder roggen (bv. *Rhynchobatus* en *Raja*, figuur 8E), maar zeldzaam bij haaien (bv. *Mustelus*). Het komt ook voor bij plankton etende roggen (bv. *Mobula*), maar daar is het rudimentair en speelt het weinig of geen rol meer bij de voedselvoorziening.

Malen [grinding type] - De tanden hebben een hoge kroon met een vier- of zeshoekige omtrek, die bij elkaar een aaneengesloten tandplaat met een vlak oppervlak vormen. Bij evolutionair vroege vormen heeft het gebit een geringe monognathe heterodontie en is het samengesteld uit een groot aantal tanden met een holaulacorhize type wortel (bv. *Rhombodus* uit het Krijt). Door een progressieve verbreding van de tanden ontstonden gebitten met minder tandfiles, waarvan de tanden een polyaulacorhize worteltype hebben. De monognathe heterodontie werd sterker en kan gradueel (bv. *Rhinoptera*) of disjunct (bv. *Myliobatis*, figuur 8F) zijn. *Aetobatus* heeft nog maar een enkele tandfile en vertegenwoordigt het meest geëvolueerde stadium van dit gebitstype. De robuuste tandplaten in de boven- en onderkaak vormen maalstenen die stevige schelpen kunnen vermalen. Dit type komt veel voor bij roggen die op of bij de bodem leven en zich voeden

Gebitstypen



Figuur 8. Voorbeelden van bij haaien en roggen voorkomende gebitstypen. A: Grijpen [clutching type] - *Scyliorhinus canicula* kaak, Recent (naar Poll, 1947). B: Scheuren [tearing type] - *Odontaspis ferox* kaak, Recent (naar Leriche, 1905). C: Snijden [cutting type] - *Galeocerdo cuvier* kaak, Recent (naar Leriche, 1926). D: Snijden-grijpen [cutting-clutching type] - *Etmopterus spinax* kaak, Recent (naar Poll, 1947). E: Verbrijzelen [crushing type] - *Raja clavata* kaak, Recent (naar Cappetta, 1986). F: Malen [grinding type] - *Myliobatis* sp. kaak, Recent (naar Cappetta, 1986). G: Grijpen-malen [clutching-grinding type] - *Heterodontus portusjacksoni* kaak, Recent (naar Peyer, 1968).

met gastropoden, bivalven en schaaldieren.

Grijpen-malen [clutching-grinding type] - Het gebit heeft een uitgesproken monognathe heterodontie, met puntige voortanden van het grijpend type en afgeplatte zijtanden van het malend type. De emailachtige laag van de tandkroon is dik met een geornamenteerd oppervlak. Dit gebitstype komt alleen voor bij *Heterodontus* (figuur 8G), bij de zeebodem levende haaien die zich voeden met gastropoden, bivalven, zee-egels en soms vis.

Snijden-malen [cutting-grinding type] - Bij dit type heeft het gebit een uitgesproken monognathe heterodontie, met anterolaterale tanden van het snijdend type die vrij snel overgaan in lateroposterieure tanden van het malend type. Het is tot nu toe alleen bekend van *Ptychocorax*, een haai uit het Krijt.

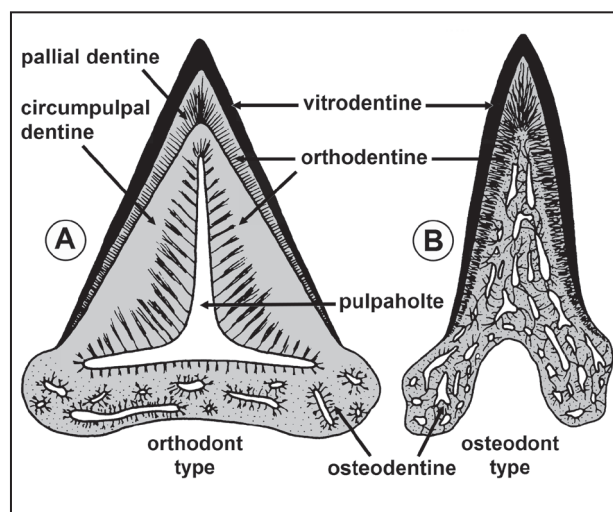
Verbrijzelen-malen [crushing-grinding type] - Dit type heeft een uitgesproken monognathe heterodontie. Het grootste deel van het gebit heeft zeshoekige tanden om te malen, maar bij de symphyse is een aantal tandfiles aanwezig om te verbrijzelen. Dit gebitstype komt erg weinig voor en alleen bij roggen (bv. *Pastinachus*, alleen bovenkaak).

Histologie (zie figuur 9)

De tanden van haaien en roggen zijn uit composiet materiaal opgebouwde structuren. Als zodanig is de functie van de tanden niet alleen bepaald door de vorm, maar ook door de materialen waaruit deze zijn opgebouwd. De gemeneraliseerde matrix in haaien- en roggentanden bestaat grotendeels uit fluorapatiet ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)\text{F}$) met ondergeschikte hoeveelheden hydroxyapatiet ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)\text{OH}$) and carbonaatapatiet ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3, \text{F})(\text{OH}, \text{F})$) (Venneman et al., 2001). De tandvorming begint met de vorming van een uit orthodentine bestaand tandomhulsel rondom een met tandmerg gevulde centrale holte, de pulpaholte [pulp cavity]. Het tandmerg bevat bloedvaten, zenuwen en cellen die tandbeen (dentine) kunnen aanmaken. Daarna vormt zich aan de buitenkant van het orthodentine omhulsel een harde en glanzende emailachtige laag [enameloid] van vitrodentine, bestaand uit verschillend georiënteerde lagen apatiet kristallieten, waarvan de bundels parallel aan of loodrecht op het kroonoppervlak georiënteerd kunnen zijn, of geen voorkeursrichting hebben. Vitrodentine is heel hard en sterk. Bij orthodentine kan nog onderscheid worden gemaakt tussen het aan de buitenkant gelegen pallial dentine en het rond een open pulpaholte gelegen circumpulpal dentine. De pulpaholte kan secundair opgevuld zijn met osteodentine, een meer spongieus uitziende vorm van dentine. Ook de tandwortels bestaan uit osteodentine. Histologisch worden bij haaien- en roggentanden twee typen onderscheiden:

Orthodont type - Tand met een centrale pulpaholte, waarbij het voorkomen van osteodentine beperkt is tot de wortel (bv. *Carcharhinus*, figuur 9A).

Osteodont type - Tand waarvan de pulpaholte secundair is opgevuld met osteodentine, waarbij het osteodentine doorloopt tot in de kern van de kroon (bv. *Lamna*, figuur 9B).



Figuur 9. Doorsnede en histologie van haaiantanden (naar Nolf, 1986 en Cappetta, 1987). A: Orthodont type (*Carcharhinus*). B: Osteodont type (*Lamna*).

Het is meestal niet nodig om een slijpplaatje te maken om te bepalen of een tand orthodont of osteodont is. Bij een gebroken tand is onder de binoculair meestal wel te zien of er wel of geen pulpaholte aanwezig is. Indien aanwezig is de tand orthodont, maar als de kroon is opgevuld met sponsachtig materiaal is de tand osteodont.

Wie meer wil lezen over de histologie van haaien- en roggentanden vindt in Cappetta (2012) een uitgebreide samenvatting van de huidige stand van zaken met literatuurreferenties.

Worteltypen (zie figuur 10)

Op basis van de structuur van de wortel, foramina en voedingsgroeve is door Casier (1947a,b,c) en Cappetta (1987) een aantal elementaire worteltypen gedefinieerd:

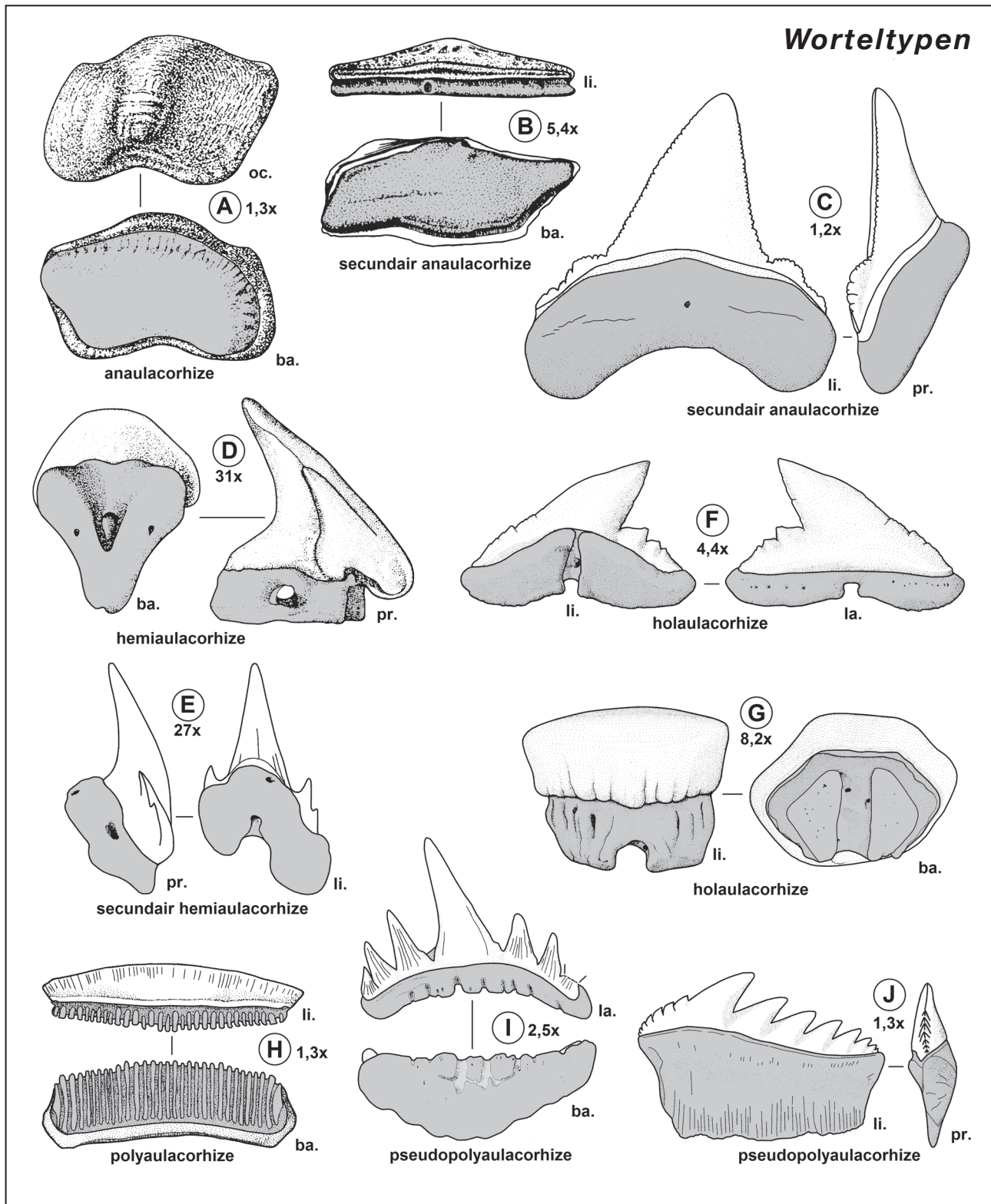
Anaulacorhize type - Dit is het primitiefste worteltype.

Vascularisatie gebeurt hoofdzakelijk langs de linguale en labiale kanten van de wortel, waarvandaan vele gelijkwaardige kanaaltjes naar de pulpaholte van de tand lopen. Tandwortels van dit type hebben een brede en platte basis, zonder groeve, die min of meer loodrecht op de tandkroon staat (bv. *Ptychodus* uit het Krijt, figuur 10A).

Dit worteltype komt in het Kenozoicum niet meer voor.

Hemiaulacorhize type - Dit is een meer geëvolueerd stadium dan het anaulacorhize, waarbij het medio-labiale kanaal zich opent en er in het medio-labiale deel van de wortelbasis een holte ontstaat met daarin een centraal foramen. Het medio-linguaal foramen opent op de linguale uitstulping van de wortel (bv. *Stegostoma*, figuur 10D) en vaak zijn twee of meer latero-linguale foramina aanwezig.

Holaulacorhize type - Dit is een verdere evolutie van het hemiaulacorhize type, waarbij het medio-linguale kanaal zich opent en aan de basis van de wortel een diepe centrale labio-linguaal gerichte groeve (de voedingsgroeve) ontstaat, die de wortel in tweeën deelt. Vascularisatie naar



Figuur 10. Voorbeelden van bij haaien en roggen voorkomende worteltypen. la. = labiaal, li. = linguaal, ba. = basaal, oc. = occlusaal, pr. = profiel aanzicht. A: Anaulacorhize - *Ptychodus rugosus*, zijtand, Laat Krijt, Santonien, België (naar Casier, 1953). B: Secundair anaulacorhize - *Heterodontus vincenti*, zijtand, Midden Eoceen, Engeland (naar Kemp et al., 1990). C: Secundair anaulacorhize - *Otodus auriculatus*, zijtand bovenkaak, Midden Eoceen, België (naar Nolf, 1986). D: Hemiaulacorhize - *Stegostoma fasciatum*, zijtand bovenkaak, Recent, Taiwan (naar Cappetta, 1978). E: Secundair hemiaulacorhize - *Scyliorhinus joleaudi*, Vroeg Mioceen, Duitsland (naar Bracher & Unger, 2007). F: Holaulacorhize - *Physogaleus secundus*, zijtand bovenkaak, Vroeg Eoceen, Marokko (naar Cappetta, 1980). G: Holaulacorhize - *Hypolophodon sylvestris*, Vroeg Eoceen, Engeland (naar Cappetta, 1980). H: Polyaulacorhize - *Myliobatis dixonii*, symphysaire tand bovenkaak, Midden Eoceen, België (naar Nolf, 1986). I: Pseudopolyaulacorhize - *Paraorthacodus eocenicus*, zijtand bovenkaak, Vroeg Eoceen, België (naar Nolf, 1986). J: Pseudopolyaulacorhize - *Notorynchus primigenius*, zijtand onderkaak, Vroeg Oligoceen, België (naar Nolf, 1986).

de pulpaholte gebeurt via één of meer centrale foramina in het centrum van de groeve (bv. *Physogaleus* en *Hypolophodon*, figuur 10F en G).

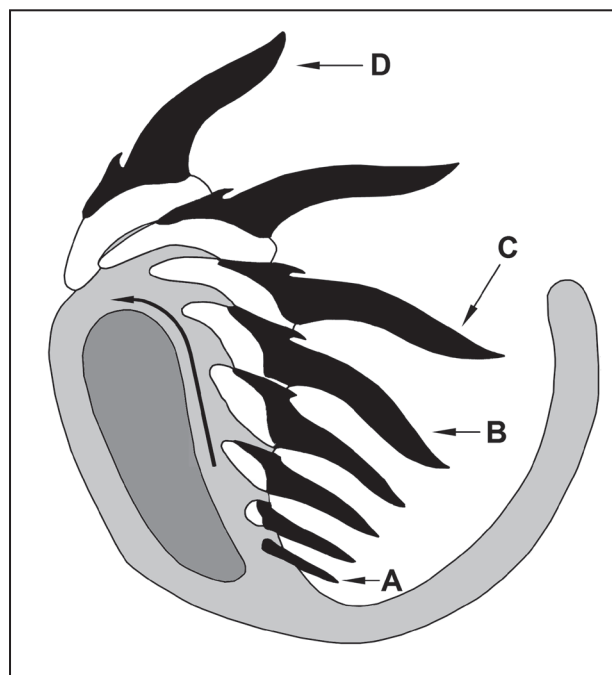
Polyaulacorhize type - Dit type is afgeleid van het holaulacorhize type, waarbij een mesio-distale verbreding van de tanden gepaard gaat met een toename van het aantal labio-linguaal gerichte groeven, die van elkaar gescheiden zijn door smallere parallelle wortellamellen. Er is geen centraal foramen aanwezig, vascularisatie gebeurt via vele kleine foramina in de labio-linguale groeven en de labiale en linguale zijden van de wortel (bv. *Myliobatis*, figuur 10H).

Pseudopolyaulacorhize type - De wortelbasis is aan de linguale zijde plat en afhankelijk van de kaakpositie meer of minder gebogen. De labiale zijde van de wortelbasis wordt gekenmerkt door labio-linguaal georiënteerde, parallelle lobben, afgerond aan de uiteinden en gescheiden door diepe groeven. In het linguale uiteinde van elke groef opent een vrij groot linguaal foramen (bv. *Orthacodus*, figuur 10I). Een sterke labio-linguale compressie resulteert in een platte wortel met een basale zijde subparallel aan de kroon (bv. *Notorynchus*, figuur 10J).

Opvulling van de pulpaholte bij tanden van het holaulacorhize type kan gepaard gaan met een volledige verdwijning van de voedingsgroeve en het daarin gelegen centraal foramen (bv. *Otodus*, figuur 10C). Dit wordt door Cappetta (1987, 2012) secundair anaulacorhize genoemd. Ook de zijtanden van *Heterodontus* (figuur 10B) zijn secundair anaulacorhize, omdat er door het midden van de brede en platte wortel een afgedekt labio-linguaal kanaal loopt dat opent bij een linguaal en labiaal foramen. Als de randen van de voedingsgroeve naar elkaar toegroeien en de voedingsgroeve gedeeltelijk of geheel is afgedekt, iets wat regelmatig voorkomt (bv. *Scyliorhinus*, figuur 10E), lijkt dit een terugkeer naar een minder ontwikkeld stadium en wordt secundair hemiaulacorhize of anaulacorhize genoemd door Cappetta (1987, 2012).

Tandwisseling (zie figuur 11)

Haaien en roggen krijgen hun hele leven lang nieuwe tanden (polyphyodont gebit). Terwijl de tanden zich in een holte in de kaak vormen, waarbij eerst de kroon en daarna de wortel worden aangelegd, ondergaan ze een voorwaartse beweging naar de kaakrand. Daarbij komen de tanden tijdens de groei naar voren en gaan ze steeds rechter staan, tot ze uiteindelijk functioneel zijn en na verloop van tijd uitvallen. Dit proces is mogelijk doordat de tandwortels niet direct met het kraakbeen van de kaak zijn verbonden, maar vastzitten aan een vrij dik membraan van bindweefsel dat zich als een soort transportband over het kraakbeen van de kaak beweegt. De vervanging van tanden is een continu proces dat al voor de geboorte begint en is onafhankelijk van eventuele slijtage of beschadiging van de tanden. De nieuwe en vervangende tanden zitten in rijen geheel of gedeeltelijk verborgen onder het achter de functionele tanden gelegen mondweefsel, waarbij de tanden in de vervangende rij altijd iets groter zijn dan in de voorgaande rij. Bij haaien en roggen worden de tanden dus groter naarmate de dieren ouder en groter worden.



Figuur 11. Doorsnede van de onderkaak van de zandtijgerhaai *Carcharias taurus*, die de ontwikkeling van een file voortanden laat zien (naar Welton & Farish, 1993). A: nieuwe tand. B: incomplete vervangende tand. C: volledige niet-functionele vervangende tand. D: functionele tand.

Er is relatief weinig onderzoek gedaan naar de snelheid waarmee haaien en roggen hun tanden vervangen. Onderstaande waarnemingen zijn gedaan bij in gevangenschap gehouden dieren. Daarbij zijn individuele tanden in de bek gemarkeerd en vervolgens is geobserveerd hoe de gemarkeerde tanden zich naar de rand van de kaak verplaatsten en uitvallen [tooth replacement rate]:

- *Mustelus canis*, donkere toonhaai - Wisselsnelheid gemiddeld 10 tot 12 dagen per rij (Ifft & Zinn, 1948).
- *Negaprion brevirostris*, citroenhaai - Bij goed gevoederde juveniele dieren was de gemiddelde wisselsnelheid 7,8 dagen per rij in de bovenkaak en 8,2 dagen per rij in de onderkaak, bij uitgehongerde dieren was dat respectievelijk 10,2 en 9,2 dagen per rij (Moss, 1967).
- *Triakis semifasciata*, luipaardhaai - Wisselsnelheid gemiddeld 9 tot 12 dagen per rij bij volwassen mannetjes (Reif et al., 1978).
- *Carcharhinus plumbeus*, zandbankhaai - Wisselsnelheid varieerde van gemiddeld 18 dagen per rij voor juveniele dieren tot 36 dagen per rij voor volwassen dieren (Wass, 1973 - als *Carcharhinus milberti*).
- *Ginglymostoma cirratum*, verpleegsterhaai - Wisselsnelheid gemiddeld 28 dagen per rij bij een volwassen vrouwtje (Reif et al., 1978). Bij juveniele dieren die drie jaar werden geobserveerd (toename gemiddelde lengte van 80 naar 136 cm) nam de wisselsnelheid in de loop van de tijd niet af en was er geen significant verschil tussen de boven- en onderkaak. De wisselsnelheid was

hoofdzakelijk afhankelijk van de watertemperatuur. Wisselsnelheid in de zomer (watertemperatuur 27-29 °C) 9 tot 21 dagen, in de winter (watertemperatuur 19-22 °C) 51 tot 70 dagen (Luer et al, 1990).

Een andere methode om de wisselsnelheid te bepalen is om bij in gevangenschap gehouden dieren de uitgevallen tanden van de bodem van de tank te verzamelen [tooth loss rate]:

- *Carcharias taurus*, zandtijgerhaai - Voor 16 dieren (lengte 1 tot 2,5 m) die in wisselende samenstellingen in een tank verbleven, werd berekend dat elke haai gemiddeld 0,48 tanden per dag verloor (Overstrom, 1991). In een ander onderzoek verloren een volwassen mannetje en vrouwtje (lengte 2 m) samen 344 tanden in een periode van 163 dagen, per haai gemiddeld 1,06 tanden per dag, waarbij de dieren bij toenemende watertemperatuur meer tanden per dag verloren (Correia, 1999).

Over de wisselsnelheid bij roggen is nog minder bekend:

- *Dasyatis sabina*, Atlantische pijlstaartrog - Gemiddelde wisselsnelheid 5,6 dagen per rij voor mannelijke dieren en 7,4 dagen per rij voor vrouwelijke dieren (Kajiura & Trica, 1996).

Gebaseerd op metingen aan de tweede boven- en onderkaak zijtand in 31 kaken van de witte haai *Carcharodon carcharias*, totale lengte 1,4 tot 4,6 meter, heeft Bruner (1998) berekend dat de wisselsnelheid in de boven- en onderkaak varieert van 106,2 en 113,6 dagen per rij voor jonge dieren tot 225,9 en 242,2 dagen per rij voor oude dieren.

Het is duidelijk dat de snelheid waarmee haaien en roggen hun tanden vervangen afhankelijk kan zijn van veel factoren, zoals het taxon, het geslacht, de leeftijd van het dier, de plaats in het gebit, de watertemperatuur en de beschikbare hoeveelheid voedsel. Omdat het wisselen van tanden het hele leven blijft doorgaan, kan een enkel dier tijdens zijn leven duizenden tanden verliezen. Tand die door het wisselproces uitvallen kunnen gebroken of versleten tandkronen hebben, maar de wortels zullen altijd volledig ontwikkeld zijn. Als een dier dood gaat, gaan ook de niet-functionele tanden verloren, lege emailachtige kroon omhulsels en kronen met niet volgroeide wortels.

Misvormde tanden

Pathologische tanden zijn meestal gemakkelijk te herkennen aan een abnormaal gebogen en/of gekreukelde kroon, door ongebruikelijke inkepingen of gaten daarin, of door een ongebruikelijke asymmetrie. Deze misvormingen hebben een pathologische oorsprong en zijn meestal het gevolg van verwondingen die in de bek zijn ontstaan bij het eten van harde prooi of vissen met een harde rugvin- of staartstekel. Vooral het foerageren op pijlstaartroggen eist wat dat betreft zijn tol. De misvormingen kunnen betrekking hebben op elk deel van de tand, de kroon, de wortel of beide, en ontstaan door een trauma aan de tandkiem. De getroffen tanden kunnen in meer of mindere mate misvormd zijn en hebben soms een morfologie die totaal verschilt van wat normaal is voor een bepaalde soort. In principe is elke morfologische verandering mogelijk. Het voorkomen van abnormale tanden in de

gebitten van recente haaien en roggen wordt uitgebreid besproken en afgebeeld in onder andere Gudger (1933, 1937), Becker et al. (2000) en Balbino & Antunes (2007). Diverse voorbeelden van fossiele pathologische tanden van *Otodus*, *Cosmopolitodus* en *Galeocerdo* zijn afgebeeld in onder andere Purdy et al. (2001) en Renz (2002).

Determineren van haaien- en roggentanden

Determinatie van haaien- en roggentanden is bepalen tot welke taxon (bijvoorbeeld geslacht of soort) een bepaald exemplaar behoort. Omdat heterodontie zorgt voor een grote variatie aan morfologische kenmerken, is voor het determineren van losse tanden een goede kennis van de gebitten van recente haaien en roggen onontbeerlijk. Zonder die kennis hoeft je eigenlijk niet te beginnen aan het determineren van haaien- en roggentanden, want het heden is hier echt de sleutel tot het verleden. Om goed te begrijpen hoe de gebitten van verschillende soorten haaien en roggen in elkaar zitten en een indruk te krijgen van de morfologische variatie van de tanden in een gebit, is het noodzakelijk om toegang te hebben tot vergelijkingscollecties kaken van recente haaien en roggen. Omdat inmiddels een derde van de levende soorten haaien en roggen op de IUCN Rode Lijst van bedreigde soorten staat (<http://www.iucnredlist.org>), heeft het de voorkeur om niet zelf een vergelijkingscollectie op te bouwen, maar om gebruik te maken van bestaande collecties, bijvoorbeeld NBC (Naturalis Biodiversity Center, Leiden) en KBIN (Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel). Gelukkig zijn tegenwoordig op internet van veel recente soorten haaien en, in mindere mate, roggen foto's van kaken en tanden terug te vinden. Op de website 'J-elasmo' van Fumio Nakagawa (<http://homepage2.nifty.com/megalodon>) zijn van diverse soorten zeer goede afbeeldingen van gebitten en tanden terug te vinden. Verder is er natuurlijk de bekende website 'elasmo.com' van Jim Bourdon (<http://www.elasmo.com>), waar van veel recente soorten de gebitten en tanden zijn afgebeeld. Daarnaast is het een must om de odontologische publicaties van Jacques Herman met Dirk en Maria Hovestadt goed te bestuderen (zie <http://shark-references.com/literature/listByAuthor/HOVESTADT-D.C> voor referenties). Ook de in 1968-1976 door het voormalige Oceanographic Research Institute in Zuid-Afrika uitgegeven Investigation Reports (<http://www.seaworld.org.za/content/page/investigational-reports>) bevatten bruikbare foto's van gebitten van recente soorten. In de standaardwerken van Bigelow & Schroeder (1948, 1953) over de recente haaien en roggen in het noordwestelijke deel van de Atlantische Oceaan staan van veel soorten de gebitten afgebeeld, maar de details in de tekeningen laten helaas nog wel eens te wensen over.

Met uitzondering van juveniele en erg laterale of posterieure tanden zijn de tanden van haaien en roggen meestal goed geschikt om genera en soorten van elkaar te onderscheiden. Soms is het echter niet mogelijk om tanden tot op soortniveau te determineren, omdat zelfs de recente soorten van bepaalde genera niet altijd op basis van de tanden

kunnen worden onderscheiden (bv. *Squatina*). Voor de determinatie van haaien- en roggentanden kan geen gebruik worden gemaakt van determinatiesleutels, omdat die vrijwel niet beschikbaar zijn. Door de grote morfologische variatie, die vooral wordt veroorzaakt door de verschillende vormen van heterodontie, is het niet mogelijk om sluitende determinatiesleutels te maken. Determineren is dus vooral plaatjes kijken en beschrijvingen lezen, vergelijken en uitsluiten van taxa, die het niet kunnen zijn. Probeer daarbij niet tand voor tand te determineren, want dat gaat gegarandeerd fout, zeker als je minder ervaring hebt. Maar hoe pak je het determineren van een bakje met uitgepikte haaien- en roggentanden dan wel aan? Vele wegen leiden naar Rome, maar zelf ga ik meestal als volgt te werk:

1. Sterk afgerolde tanden, losse tandkronen en -wortels afsplitsen, omdat die door het ontbreken van morfologische kenmerken in principe niet te determineren zijn. Alleen min of meer complete tanden maken kans om op naam te worden gebracht.

2. Een groot monster tanden eventueel splitsen in verschillende fracties, bijvoorbeeld: < 1,0 mm, 1,0-2,5 mm, 2,5-5,0 mm en 5,0-10,0 mm en > 10,0 mm. Dat werkt sneller en daarmee is al een eerste ruwe scheiding in soorten gemaakt, want de tanden van veel taxa hebben toch wel verschillende ranges in grootte, waardoor de tanden van een soort doorgaans maar in één of twee fracties aanwezig zijn. Een *Cosmopolitodus* tand komt nu eenmaal niet voor in de < 1,0 mm fractie en in de >10,0 mm fractie zal echt geen *Scyliorhinus* tand zitten.

3. De tanden groeperen in oppervlakkig op elkaar gelijkende tanden.

4. De oppervlakkig op elkaar gelijkende tanden verder uitsplitsen in groepen die vermoedelijk tot dezelfde soort behoren. Belangrijke diagnostische kenmerken daarbij zijn, naast de algemene morfologie van de tand:

- Grootte, vorm en dikte van de kroon.
 - Aanwezigheid en vorm van linguale of labiale plooiën.
 - Aanwezigheid en vorm van oclusale ornamentatie.
 - Scherpheid, karteling en volledigheid van de snijranden.
 - Aanwezigheid, vorm en het aantal bijspitsen.
 - Mate waarin de hals is ontwikkeld.
 - Grootte, vorm en dikte van de wortel en het worteltype.
- Het helpt daarbij om rijtjes te leggen van gelijkvormige tanden, waarbij een afwijkende morfologie van tanden die tot andere soort behoren eerder opvalt.

5. De laatste stap is het op naam brengen van de uitgesplitste tanden, die, als het goed is, allemaal tot dezelfde soort zouden kunnen behoren. Daarbij moet rekening worden gehouden met variatie van de verschillende morfologische kenmerken door heterodontie. Een belangrijk houvast bij het determineren is de morfologie van de wortel en het worteltype. Zoals eerder aangegeven is determineren vooral plaat-

jes kijken en beschrijvingen lezen, vergelijken en uitsluiten van taxa, die het niet kunnen zijn. Door vergelijking met de literatuur kan nu blijken dat eerder uitgesplitste tanden toch afkomstig zijn van dezelfde soort en samengevoegd kunnen worden. Aan de andere kant is het ook mogelijk dat nu blijkt dat bepaalde kenmerken over het hoofd zijn gezien en een groep tanden verder opgesplitst moet worden.

Voor het determineren van haaien- en roggentanden uit het Tertiair van Noordwest-Europa vormt het door Dirk Nolf geschreven populaire boekwerkje 'Haaie- en roggetanden uit het Tertiair van België' een goed begin. Voor wie meer wil weten zijn de oude standaardwerken van Maurice Leriche en Edgar Casier een must (zie <http://shark-references.com/literature/listByAuthor/LERICHE-M.en~/CASIER-E.voorreferenties>), maar de gebruikte taxonomie is veelal verouderd. In de literatuur over fossiele haaien- en roggentanden kan een grote hoeveelheid synoniemen worden aangetroffen. Dit is hoofdzakelijk een erfenis van het grote aantal publicaties uit het verleden, waarin geen of te weinig rekening is gehouden met heterodontie. Deze situatie is sinds een 30-35 jaar geleden, onder invloed van de publicaties van vooral Henri Cappetta, David Ward en Jacques Herman (zie <http://shark-references.com/literature/listByAuthor/CAPPETTA-H.,~/WARD-D.J.en~/HERMAN-J.voorreferenties>), drastisch gewijzigd, waardoor in recentere studies veel meer aandacht is voor de morfologische variatie van tanden binnen een soort en veel namen in synonymie zijn gezet. In de door Palaeo Publishing & Library (<http://www.palaeontos.be>) uitgegeven wetenschappelijke Palaeontos en Palaeofocus reeksen zijn de afgelopen jaren een aantal actuele boeken gepubliceerd over haaien- en roggentanden uit het Mioceen van Nederland en Duitsland, het Oligoceen van Duitsland en het Eoceen van België. Jürgen Pollerspöck's online bibliografische databank 'Shark-References' (<http://shark-references.com>) bevat inmiddels duizenden referenties naar wetenschappelijke studies over recente en fossiele haaien, roggen en chimaeren. Op internet zijn veel websites te vinden over fossiele haaien- en roggentanden, maar de determinaties zijn niet altijd correct en de gebruikte nomenclatuur vaak niet up-to-date. Goed bruikbare websites met dezelfde determinaties zijn onder andere de websites 'elasma.com' van Jim Bourdon (<http://www.elasma.com>), 'Fossil Sharks and Rays' van Pieter De Schutter (<http://www.somniosus.be>) en 'Belgian Sharkteeth' van Guy Van Den Eeckhaut (<http://www.belgiansharkteeth.be>). Wie echt serieus met fossiele haaien- en roggentanden aan de slag wil, ontkomt er niet aan om vroeg of laat heel erg diep in de buidel te tasten (€ 360,- ... waar houdt het op?) en het nieuwe handboek van Henri Cappetta aan te schaffen (http://www.pfeil-verlag.de/07pala/e4_48.php).

Een complicerende factor is, dat in alle recente taxonomische groepen zeldzame morfologische variaties voorkomen. Bijvoorbeeld, soorten met een gewoonlijk gladde tandkroon zijn soms geplooid, het aantal en de vorm van de bijspitsen kan van populatie tot populatie verschillen,

pijlstaartroggen met een sterk geornamenteerde tandkroon hebben soms bijna gladde tandkronen, enz. Daarom mogen die kenmerken eigenlijk niet als diagnostisch worden gebruikt. Maar het blijven wel goede indicatoren en door goed naar andere morfologische kenmerken te kijken, is daar bij voldoende materiaal meestal toch wel uit te komen.

Iets anders om rekening mee te houden bij het determineren van fossiele haaien- en roggentanden is de paleoecologie. Sommige haaien, bijvoorbeeld *Carcharias* en *Carcharhinus*, trekken tijdelijk naar ondiep water om hun jongen te baren. Naarmate de jongen groter worden, trekken ze naar diepere wateren. Daarom zullen de tanden van deze genera worden gescheiden op grootte. Een opeenvolging van lagen die een verdieping van de zee vertegenwoordigt, kan van de ondiepe naar de dieper afgezette sedimenten een serie van geleidelijk groter wordende *Carcharias* of *Car-*

charhinus tanden laten zien. In een dergelijke opeenvolging van mariene afzettingen is de geleidelijke toename van de grootte van de tanden vermoedelijk eerder het gevolg van ecologische dan evolutionaire veranderingen (Purdy, 2006).

Het determineren van haaien- en roggentanden is geen exacte wetenschap en alleen door het veel te doen met vallen en opstaan onder de knie te krijgen. Veel tanden in andere collecties bekijken, literatuur lezen en erover discussiëren met meer ervaren mensen helpt daarbij. Maar blijf altijd kritisch en neem niet alle beweringen voor zoete koek aan.

Dankwoord

Met dank aan Pieter De Schutter, Pepijn Morgenstern, Sylvia Verschueren, Ton Lindemann en Henk Mulder voor het kritisch doorlezen en becommentariëren van eerdere versies van dit artikel.

Tabel 1. Overzicht en verklaring van de terminologie die gebruikt wordt om de morfologische kenmerken van haaien- en roggentanden te benoemen. De tabel is gesorteerd op de Engelse term. Als de betreffende term is aangegeven in figuur 5 en/of 6 (pag. 121-122) is dat vermeld in de 'figuur' kolom.

Engels	Nederlands	Omschrijving	Figuur
apex (= crown tip)	top	uiterste punt van de hoofdspits	5A
apron	apron	expansie van het centrale deel van de labiale kroon-basis	5B
basal edge of the root	basale rand van de wortel		5A,B
basal face of the root	basale zijde van de wortel		5A,B,E; 6A
basal lingual bulge of the crown	basale linguale uitstulping van de kroon	uitstekende rand aan de basis van de linguale zijde van de kroon	6C
buttonhole	knoopgat	ellipsvormig gat in de wortel van zeer sterk labio-linguaal afgeplatte tanden	5C
central foramen	centraal foramen	één enkel groot foramen in de basis van de voedings-groeven	5D
central pore	centrale porie	grote opening in de basis van de voedingsgroeven bestaande uit één of meer foramina	6A
crown	kroon	deel van de tand dat met een emailachtige laag is bedekt en niet verbonden is met de kaak	5A
cuspid (= principal cuspid)	hoofdspits	belangrijkste projectie van de kroon	5A,B,D,E
distal crown tongue	distale kroontong	over de distale worteltak uitlopend gedeelte van de labiale zijde van de kroon	5A
distal cusplet	distale bijspits	distaal van de hoofdspits gelegen bijspits	5A
distal cutting edge	distale snijrand	naar de mondhoek gerichte snijrand	5A,B
distal heel	distale hiel	distaal over de wortel uitlopend gedeelte van de kroonrand	5B,D
distal lingual hollow	distale linguale uitsparing	uitsparing in het distale deel van de linguale zijde van de wortel, ontstaan doordat tanden elkaar dakpansgewijs overlappen	5B
distal process of the root	distaal uitsteeksel van de wortel	naar de mondhoek gericht uitsteeksel van de wortel	
distal root lobe	distale worteltak	naar de mondhoek gerichte worteltak	5A
foramen	foramen	opening in de wortel voor vascularisatie van de tand	6A

infundibulum	infundibulum	centraal foramen langs de linguale zijde van de wortel, ontstaan door fusie van het naar de basis van de wortel gemigreerde mediaan labiaal foramen met het mediaan linguaal foramen	5B
labial bulge of the crown	labiale welving van de kroon	welving aan de basis van de labiale zijde van de kroon	5A
labial edge of the crown	labiale rand van de kroon		6C
labial face of the crown	labiale zijde van de kroon	naar buiten gerichte zijde van de kroon	5A
labial face of the root	labiale zijde van de wortel	naar buiten gerichte zijde van de wortel	5A,B; 6A
labial marginal angles	labiale marginale hoeken		6C
labial marginal edge of the crown	labiale marginale rand van de kroon		6C
labial marginal face of the crown	labiale marginale zijde van de kroon	mesiaal en distaal van de labiale zijde gelegen marginale zijden van de kroon	
labial marginal foramina	labiale marginale foramina	openingen van kanaaltjes die vanuit de centrale holte van de tand naar de marginale labiale zijde van de wortel lopen	5B
labial notch of the root	labiale instulping van de wortel	door het uiteinde van de voedingsgroeve veroorzaakte instulping in de labiale zijde van de wortel	5D
labial visor	labiaal vizier	labiale gedeelte van de kroon dat uitsteekt buiten de labiale rand van de wortelstam (deel van de wortel tussen de basis van de kroon en worteltakken)	6A
labial zone of the crown	labiale zone van de kroon		6A
laminae	lamellen	dunne, lamelvormige worteltakken van een polyaulacohize type wortel (zie hoofdstuk worteltypen)	6C
lateral cusplets	bijspitsen	naast de hoofdspits gelegen kleinere spitsen van de kroon	5A
lingual bulge of the root	linguale welving van de wortel	scheidt bij sterk labio-linguaal afgeplatte tanden de linguale zijde van de wortel van de basale zijde	5B
lingual edge of the crown	linguale rand van de kroon		
lingual face of the crown	linguale zijde van de kroon	naar binnen gerichte zijde van de kroon	5A
lingual face of the root	linguale zijde van de wortel	naar binnen gerichte zijde van de wortel	5B,E; 6A
lingual marginal angles	linguale marginale hoeken		6C
lingual marginal edge of the crown	linguale marginale rand van de kroon		6C
lingual marginal face of the crown	linguale marginale zijde van de kroon	mesiaal en distaal van de mediane linguale kam of linguale zijde gelegen marginale zijden van de kroon	6A
lingual marginal foramina	linguale marginale foramina	openingen van kanaaltjes die vanuit de centrale holte van de tand naar de marginale linguale zijde van de wortel lopen	5B,E; 6B
lingual notch of the root	linguale instulping van de wortel	door het uiteinde van de voedingsgroeve veroorzaakte instulping in de linguale zijde van de wortel	5B; 6A
lingual protuberance of the root	linguale uitstulping van de wortel		5A
lingual visor	linguaal vizier	linguaal gedeelte van de kroon dat uitsteekt buiten de linguale rand van de wortelstam (deel van de wortel tussen de basis van de kroon en worteltakken)	6A
lingual zone of the crown	linguale zone van de kroon		6A
marginal angles (= lateral angles)	marginale hoeken	meest mesiaal en distaal gelegen punten van kroonrand	5C; 6A
marginal pair of cusplets	marginiaal paar bijspitsen	het verst van de hoofdspits gelegen (= marginiaal) paar bijspitsen	5A
marginal uvulae	marginale uvulae	marginiaal gelegen lobvormige uitwassen van de linguale kroonbasis	6B
median labial duct	mediaan labiaal kanaal	kanaal dat vanuit de centrale holte van de tand naar het midden van de labiale zijde van de wortel loopt	

median labial foramen	mediaan labiaal foramen	opening van het kanaal dat vanuit de centrale holte van de tand naar het midden van de labiale zijde van de wortel loopt	5E
median labial hollow	mediane labiale uitholling	mediane uitholling van de labiale zijde van de kroon	6A
median labio-lingual duct	mediaan labio-linguaal kanaal	kanaal dat vanuit de centrale holte van de tand naar het midden van de labiale en linguale zijden van de wortel loopt	5E
median lingual duct	mediaan linguaal kanaal	kanaal dat vanuit de centrale holte van de tand naar het midden van de linguale zijde van de wortel loopt	
median lingual foramen	mediaan linguaal foramen	opening van het kanaal dat vanuit de centrale holte van de tand naar het midden van de linguale zijde van de wortel loopt	5C,E
median lingual ridge	mediane linguale kam	scheidt de mesiale linguale marginale zijde van de kroon van de distale	6A
median ridge	mediane kam	labio-linguale kam in het midden van de labiale zijde van de kroon	
median uvula	mediane uvula	mediane lobvormige uitwas van de linguale kroonbasis	6B
mesial crown tongue	mesiale kroontong	over de mesiale worteltak uitlopend gedeelte van de labiale zijde van de kroon	5A
mesial cusplet	mesiale bijspits	mesiaal van de hoofdspits gelegen bijspits	5A
mesial cutting edge	mesiale snijrand	naar de symphyse gerichte snijrand	5A,B
mesial heel	mesiale hiel	mesiaal over de wortel uitlopend gedeelte van de kroonrand	5D
mesial labial hollow	mesiale labiale uitsparing	uitsparing in het mesiale deel van de labiale zijde van de wortel, ontstaan doordat tanden elkaar dakpansgewijs overlappen	5B
mesial process of the root	mesiaal uitsteeksel van de wortel	naar de symphyse gericht uitsteeksel van de wortel	5B
mesial root lobe	mesiale worteltak	naar de symphyse gerichte worteltak	5A
neck	hals	meestal smalle groeve zonder emailachtige laag op de grens tussen kroon en wortel	5A
notch	inkeping, instulping	v-vormige inkeping in de snijrand of een u-vormige instulping tussen de mediane en marginale uvulae van de kroon	5B,D; 6B
nutritive groove	voedingsgroeve	groeve die de worteltakken scheidt en het centraal foramen bevat	5A,D; 6A,C
occlusal face of the crown	occlusale zijde van de kroon	de occlusale zijde van de kroon loopt parallel aan de kroonbasis	6C
paracentral foramen	paracentraal foramen	laterale openingen aan de binnenzijde van de worteltakken, meestal gelegen naast het centraal foramen	
proximal pair of cusplets	proximaal paar bijspitsen	het dichtst bij de hoofdspits gelegen (= proximaal) paar bijspitsen	5A
root	wortel	deel van de tand dat verbonden is met de kaak en niet met een emailachtige laag is bedekt	5A
root interspace	wortel tussenruimte	ruimte tussen de worteltakken	5A
root lobe	worteltak		6A
root stem	wortelstam	deel van de wortel tussen de basis van de kroon en worteltakken	6A
root tip	wortelpunt		5A
transverse crest	transversale kam	scheidt de labiale zijde van de kroon van de linguale zijde	6A
uvula	uvula	lobvormige uitwas van de linguale kroonbasis	5B
vertical ridges	verticale ribbels	frequent aanwezig op de welving aan de basis van de labiale zijde van de kroon	5A
visor	vizier	gedeelte van de kroon dat uitsteekt buiten de wortelstam	6A

Tabel 2. Overzicht van de betekenis van veel gebruikte Engelse termen om de eigenschappen van de morfologische kenmerken van haaien- en roggentanden te beschrijven.

Engels	Betekenis
acute	met scherpe rand of punt
anastomosing	anastomoserend; onderling verbonden en in elkaar opgaand
angled	met een hoek, niet regelmatig gebogen
angular	hoekig
attenuate	langzaam dunner of smaller wordend
bifid	door een diepe groeve in tweeën verdeeld
bilobate, bilobed	tweelobbig, tweetakkig
bulbous	bol, gezwollen
carina (mv. -ae)	kiel, hoekige plooi of richel
carinate	met een kiel
cavity	holte, uitholling
coarse	grof
compressed	samengedrukt
concave	hol, holrond
constricted	vernaauwd
contorted	gedraaid
convex	bol, bolrond
costa (mv. -ae)	rib
costate	met ribjes
crack	barst, scheurtje
crenate	gekarteld, voorzien van inkepingen
crenulate	gekarteld, voorzien van inkepingen
cuneate	wigvormig
curved	gebogen
cuspidate	met een tand, spits
denticle	op tandje lijkend knobbelkje
denticulate	fijn getand
depressed	verlaagd
elongate	verlengd, uitgetrokken
equilateral	gelijkzijdig
erect	rechtop
expanded	verbreed
fine	fijn
flattened	afgevlakt
gibbous	zeer bol, uitpuilend
globose	bol
grained	korrelig
hexagonal	zeshoekig
imbricate	dakpansgewijs overlappend
incrassate	zich verdikkend
inflated	opgeblazen
keel	kiel, hoekige plooi of richel
keeled	met een kiel
lanceolate	lansvormig, langzaam spits toelopend
nodose	met knobbeltjes
notched	met een inkeping
oblique	hellend; scheef, schuin
obsolete	minder ontwikkeld, gereduceerd
obtuse	met stompe rand of punt
pitted	gepit, met kleine holtes
plica (mv. -ae)	plooi, vouw
plicate	geplooid
plication	plooi, vouw
puckery	gerimpeld
quadrate	vierkant
recurved	in tegengestelde richting gebogen
reticulate	met een vlechtende, netvormige sculptuur
rhomboid, rhomboidal	ruitvormig
ridge	ribbel, richel
ruga (mv. -ae)	groeve, onregelmatige ribbel
rugose	ruw met onregelmatige ribbels, putjes
scalloped	geschulpt, gekarteld als bij de rand van een pecten schelp
serrate	gekarteld, gezaagd
shouldered	geschouderd
shoulder-like	schoudevormig
sigmoid, sigmoidal	S-vormig
smooth	glad
stria (mv. -ae), striation	fijne lijn of streep die zich onderscheidt door kleur, textuur of hoogte
striate	met fijne groeven, plooitjes
strong	sterk
sulcate	met parallelle groeven
tetragonal	vierhoekig
translucent	doorschijnend
transverse	dwars
trigonal	driehoekig
truncate	afgekap
tubercle	knobbelkje
tumid	gezwollen, bol
undulate	golvend
weak	zwak
wrinkle	kreukel, onregelmatige en min of meer golvende plooi
wrinkled	gekreukeld

Referenties

- Adnet, S., 2006. Biometric analysis of the teeth of fossil and recent hexanchid sharks and its taxonomic implications. – *Acta Palaeontologica Polonica* 51(3): 477-488. <http://www.app.pan.pl/archive/published/app51/app51-477.pdf>
- Applegate, S., 1965. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias taurus* Rafinesque. – *Contributions in Science, Los Angeles County Museum* 86: 3-18. http://www.nhm.org/site/sites/default/files/pdf/contrib_science/CS86.pdf
- Balbino, A.C., & M.T. Antunes, 2007. Pathologic tooth deformities in fossil and modern sharks related to jaw injuries. – *Comptes Rendus Palevol* 6: 197-209.
- Becker, M.A., J.A. Chamberlain & P.W. Stoffer, 2000. Pathologic tooth deformities in modern and fossil chondrichthians: a consequence of feeding-related injury. – *Lethaia* 33: 103-118.
- Bigelow, H.B., & W.C. Schroeder, 1948. Sharks. In: J. Tee-Van, C.M. Breder, S.F. Hildebrand, A.E. Parr & W.C. Schroeder (eds.). *Fishes of the Western North Atlantic, Part I. – Memoir Sears Foundation for Marine Research* 1(1): 59-576. <http://archive.org/download/fishesofwesternn01teev/fishesofwesternn01teev.pdf>
- Bigelow, H.B., & W.C. Schroeder, 1953. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays. In: J. Tee-Van, C.M. Breder, A.E. Parr, W.C. Schroeder & L.P. Schultz (eds.). *Fishes of the Western North Atlantic, Part 2. – Memoir Sears Foundation for Marine Research* 1(2): 1-514. <http://archive.org/download/fishesofwesternn02teev/fishesofwesternn02teev.pdf>
- Bracher, H., & E. Unger, 2007. Untermiozäne Haie und Rochen. – Privé uitgave Helmut Bracher, Altheim, 183 p.
- Bruner, J.C. 1998. Tooth replacement rate of *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758). – American Elasmobranch Society, program and abstracts 14th annual meeting, Guelph, Ontario, Canada. <http://elasmobranch.org/abst1998.php>
- Cappetta, H., 1978. Les sélaciens Crétacés et Tertiaires de la Méso-gée occidentale. – Ph.D. thesis, Académie de Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 312 p.
- Cappetta, H., 1980. Modification du statut générique de quelques espèces de sélaciens crétacés et tertiaires. – *Palaeovertebrata* 10(1): 29-42.
- Cappetta, H., 1986. Types dentaires adaptatifs chez les Sélaciens actuels et post-paléozoïques. – *Palaeovertebrata* 16(2): 57-76.
- Cappetta, H., 1987. Handbook of Paleichthyology, Volume 3B. Chondrichthyes II. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 193 p.
- Cappetta, H., 2012. Handbook of Paleichthyology, Volume 3E. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 512 p.
- Casier, E., 1947a. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. I. Note préliminaire. – *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 23(13): 1-15.
- Casier, E., 1947b. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. II. Étude comparative des types. – *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 23(14): 1-32.
- Casier, E., 1947c. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. III. Évolution des principaux caractères morphologiques et conclusion. – *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 23(15): 1-45.
- Casier, E., 1953. Origine des Ptychodontes. – *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 49: 1-51.
- Casier, E., 1961. Transformation des systèmes de fixation et de vascularisation dentaires dans l'évolution des sélaciens du sous-ordre des Squaliformes. – *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 65: 1-31.
- Compagno, L.J.V., 1970. Systematics of the genus *Hemistriakis* (Selachii: Carcharinidae), and related genera. – *Proceedings of the California Academy of Sciences, Series 4*, 38(4): 63-98. <http://ia600308.us.archive.org/22/items/proceedingsofcal0438cali/proceedingsofcal0438cali.pdf>
- Correia, J.P., 1999. Tooth loss rate from two captive sand tiger sharks (*Carcharias taurus*). – *Zoo Biology* 18: 313-317.
- Cunningham, S.B., 2000. A comparison of isolated teeth of early Eocene *Striatolamia macrotia* (Chondrichthyes, Lamniformes), with those of a Recent sand shark, *Carcharias taurus*. – *Tertiary Research* 20(1-4): 17-31. <http://www.saddlewood33.com/Cunningham2000.pdf>
- Gudger, E.W., 1933. Abnormal dentition in rays, Batoidei. – *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 49(1): 57-96. <http://dc.lib.unc.edu/cdm/ref/collection/jncas/id/1587>
- Gudger, E.W., 1937. Abnormal dentition in sharks, Selachii. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* 73: 249-280. <http://digitallibrary.amnh.org/dspace/handle/2246/869>
- Hubbell, G., 1996. Using tooth structure to determine the evolution history of the white sharks. In: Klimley, A.P. & D. Ainley (eds.). *Great White Sharks. The biology of Carcharodon carcharias*. – Academic Press, San Diego: 9-18.
- Ifft, J.D., & D.J. Zinn, 1948. Tooth succession in the smooth dogfish, *Mustelus canis*. – *Biological Bulletin* 95: 100-106. <http://www.biolbull.org/content/95/1/100.full.pdf>
- Kajiura, S.M. & T.C. Tricas, 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. – *The Journal of Experimental Biology* 199: 2297-2306. <http://jeb.biologists.org/content/199/10/2297.full.pdf>
- Kemp, D.J., E.M. Kemp & D.J. Ward, 1990. An illustrated guide to the British Middle Eocene vertebrates. – Privé uitgave David Ward, London, 59 p.
- Kent, B.W., 1994. Fossil sharks of the Chesapeake Bay Region. – Egan Rees and Boyer, Columbia MD, 146 p.

- Ledoux, J.-C., 1970. Les dents des squalidés de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique nord-ouest africain. – *Vie et Milieu Serie A* 21(2a): 309-362.
- Leriche, M., 1905. Les poissons tertiaires de Belgique. II. Les poissons éocènes de la Belgique. – *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 3(11): 49-228. <http://archive.org/download/extraitdesmemo03mus/extraitdesmemo03mus.pdf>
- Leriche, M., 1926. Les poissons tertiaires de Belgique. IV. Les poissons néogènes de la Belgique. – *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 32: 365-472.
- Luer, C.A., P.C. Blum & P.W. Gilbert, 1990. Rate of tooth replacement in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. – *Copeia* 1990(1): 182-191.
- Mollet, H.F., & J.A. Bourdon, 1998. 'Roe' vs. 'Row'. – <http://elasmo.com/refs/terms/row.html>
- Moss, S.A., 1967. Tooth replacement in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. In: Gilbert, P.W., R.F. Mathewson & D.P. Rall (eds). *Sharks, skates and rays*. – Johns Hopkins Press, Baltimore: 319-329.
- Nolf, D., 1986. Haaie- en roggetanden uit het Tertiair van België. – Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel, 170 p.
- Overstrom, N.A., 1991. Estimated tooth replacement rate in captive sand tiger sharks (*Carcharias taurus* Rafinesque, 1810). – *Copeia* 1991(2): 525-526.
- Peyer, B., 1968. *Comparative odontology*. – University of Chicago Press, Chicago, 347 p.
- Poll, M., 1947. *Faune de Belgique. Poissons marins*. – Patrimoine du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Brussel, 452 p.
- Purdy, R.W., 2006. A key to the common genera of Neogene shark teeth. – <http://paleobiology.si.edu/pdfs/sharktoothKey.pdf>
- Purdy, R.W., & M.P. Francis, 2007. Ontogenetic development of teeth in *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1758) (Chondrichthyes: Lamnidae) and its implications for the study of fossil shark teeth. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4): 798-810. <http://www.bioone.org/doi/pdf/10.1671/0272-4634%282007%2927%5B798%3A%20DOTIL%5D2.0.CO%3B2>
- Purdy, R.W., V.P. Schneider, S.P. Applegate, J.H. McLellan, R.L. Meyer & B.H. Slaughter, 2001. The Neogene sharks, rays, and bony fishes from Lee Creek Mine, Aurora, North Carolina. – *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 90: 71-202. http://www.sil.si.edu/smithsoniancontributions/Paleobiology/pdf_hi/SCtP-0090.pdf
- Reif, W.-E., 1976. Morphogenesis, pattern formation and function of the dentition of *Heterodontus* (Selachii). – *Zoomorphologie* 83(1): 1-47.
- Reif, W.E., D. McGill & P. Motta, 1978. Tooth replacement rates of the sharks *Triakis semifasciata* and *Ginglymostoma cirratum*. – *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie* 99: 151-156. http://shell.cas.usf.edu/motta/Papers%20for%20Website%20Fix/Reif%20et%20al_Tooth%20replacement%20rates%20of%20the%20Sharks.pdf
- Renz, M., 2002. *Megalodon: Hunting the hunter*. – Paleopress, Lehigh Acres: 161 p.
- Siverson, M., 1999. A new large lamniform from the uppermost Gearle Siltstone (Cenomanian, Late Cretaceous) of Western Australia. – *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 90: 49-66.
- Vennemann, T.W., E. Hegner, G. Cliff & G.W. Benz, 2001. Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. – *Geochimica et Cosmochimica Acta* 65(10): 1583-1599.
- Wass, R.C., 1973. Size, growth, and reproduction of the sandbar shark, *Carcharhinus milberti*, in Hawaii. – *Pacific Science* 27(4): 305-318. <http://scholarspace.manoa.hawaii.edu/bitstream/handle/10125/810/v27n4-305-318.pdf>
- Welton, B.J., & R.F. Farish, 1993. *The collector's guide to fossil sharks and rays from the Cretaceous of Texas*. – Before Time, Texas, 204 p.

¹Taco Bor, Prinsenweer 54, 3363JK Sliedrecht,
e-mail: tacobor@xs4all.nl