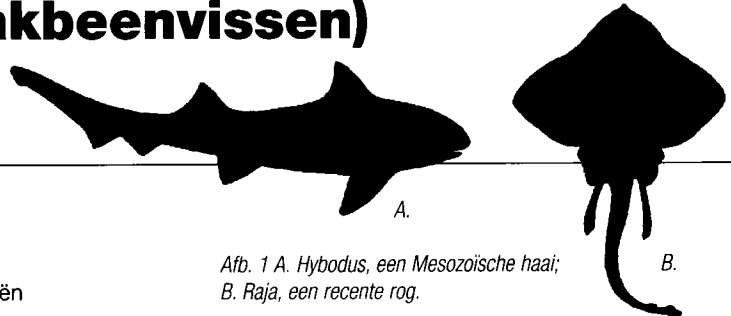


Bizarre vormen tijdens de evolutie van de Chondrichthyes (Kraakbeenvissen)

door Wim van den Broek



Afb. 1 A. *Hybodus*, een Mesozoïsche haai;
B. *Raja*, een recente rog.

Inleiding

In de ongeveer 400 miljoen jaar dat de haai in onze wereldzeeën rondzwemt, is hij maar weinig veranderd, lezen we in de vele literatuur die er over dit dier verschenen is. Op een verbeterde tandstructuur na, heeft het prototype maar weinig veranderingen ondergaan. Kortom: de geschiedenis van de haai is een succesverhaal.

Toch hebben er gedurende deze lange periode – vooral tijdens het Paleozoïcum – een aantal zeer vreemd uitziende schepselen van deze diersoort bestaan. Niet alleen dieren van enorm formaat zoals de *Carcharocles megalodon*, maar ook dieren met vreemde uitsteeksels op hun rug (*Stethacanthus*) of bijzondere tandrijen (*Helicoprion*). Een aantal van deze vreemdsoortige haaien laten we in het navolgende de revue passeren.

Chondrichthyes

De klasse van de Chondrichthyes of Kraakbeenvissen kunnen we onderverdelen in de Elasmobranchii (haaien en roggen) en de Holocephali (draakvissen of chimaeren). De dieren van deze klasse hebben alle een skelet dat bestaat uit kraakbeen en dus moeilijk fossiliseert. Van deze dieren vinden we dan ook voorna-

Over de afstamming van de Chondrichthyes zijn de meningen zeer verdeeld. Er bestaan dan ook verschillende theorieën:

1. De Chondrichthyes stammen direct af van de Placodermi (Pantservissen).
2. De Chondrichthyes en de Osteichthyes (Beenvissen) hebben een gemeenschappelijke voorouder, die verschilt van de Placodermi.

De Placodermi of Pantservissen kwamen op in het Vroeg Devoon. Tijdens het Vroeg Carboon is deze gehele klasse uitgestorven. Enkele bekende pantservissen zijn de vaak afgebeelde *Bothriolepis*, *Dunkleosteus* en *Dinichthys*. Het waren grote roofvissen met geweldige kaken. *Dunkleosteus*, die enkele meters lang kon worden, bezat scherpe tanden om de prooi te doorboren. *Bothriolepis* daarentegen had platte tanden als maalstenen om de pantsers van zijn prooi te kraken. Afb. 4.



Afb. 2. Dorsale vinstekel van *Squalus*, een Pliocene haai, 33 mm lang. Herkomst: Langenboom, bij Mill, N-B.

melijk de hardere delen zoals tanden en huid- en vinstekels. Afb. 2. Soms vinden we ook wervels en nog zeldzamer zijn volledige dieren die in het sediment bewaard zijn gebleven. Afb. 3.



Afb. 3. Haaienwervel, doorsnee 47 mm, hoogte 21 mm. Pliocene, Langenboom.



Afb. 4. Fragment van het uitwendig skelet van een Placoderm (pantservis): stukje met schedelplaatje van *Asterolepis*; 37 x 34 mm, Devoon, Rusland.

Dat deze klasse het uitwendige pantser verloor en een inwendig kraakbeenskelet ontwikkelde is zeer onwaarschijnlijk. Bovendien vond bij de Placodermi ook geen voortdurende tandwisseling plaats.

De evolutie van de Chondrichthyes

Na zijn verschijnen in het Siluur kent de haai een bloeiperiode in het Vroeg Devoon. In het Laat Devoon kennen we al meer dan 30 soorten. Hierna volgt een korte bloeiperiode in het Vroeg Carboon, waarna het aantal soorten weer sterk terugloopt.

Aan het einde van het Perm vindt een enorme massa-extinctie plaats. Bijna 95% van het leven in zee sterft uit. Volgens sommigen is deze extinctie voor de vissen zeer mild geweest. Toch zijn er na de Perm/Trias-extinctie veel haaiensoorten verdwenen.

De haaiensoorten die overleefden zorgden voor de opkomst van de moderne haaien van vandaag.

Tijdens Trias en Jura neemt het aantal soorten weer geleidelijk toe, gevolgd door een tweede bloeiperiode in het Krijt met een absoluut hoogtepunt in het Laat Krijt. Dan is er weer een teruggang merkbaar, gevolgd door een derde bloeiperiode tijdens het Eoceen.

De oudste fossiele resten van chimaeren stammen uit het Laat Devoon. Roggen (Batoidea) verschijnen pas in de Laat Jura.

De eerste haaien

De oudste fossielen van haaien zijn gevonden in het Onder Siluur van Mongolië. Dit zijn slechts enkele huidfragmenten. Uit het Devoon kennen we veel meer overblijfselen.

Tot voor kort was de in de jaren zeventig van de vorige eeuw in Zuid-Australië gevonden *Antarctilamna prisca* het oudste volledige haaienfossiel dat we kenden. De tanden van dit 40 centimeter lange exemplaar hebben een tandkroon die bestaat uit twee grote schuinstaande stekels met daartussen meerdere kleinere stekels. Ook zien we bij het fossiel van dit dier een flinke vinstekel voor de grote dorsale vin. Door deze en eerdere ontdekkingen van haaienfossielen uit het Onder en Midden Devoon in dit gebied rees het vermoeden dat de haaien rond het zuidelijk supercontinent Gondwana zijn ontstaan en de eerste grote bloeiperiode ook daar heeft plaatsgevonden.

Onlangs werd echter in Canada een volledig fossiel ontdekt van een 15 tot 20 miljoen jaar ouder exemplaar. In 1997 werd deze ongeveer 75 centimeter lange haai vlakbij de plaats Campbellton in New Brunswick gevonden. Een team onder leiding van Dr. Randy Miller van het New Brunswick Museum in Canada en Dr. Sue Turner van het Queensland Museum in Australië kwam er dit jaar achter dat het gaat om een ongeveer 430 miljoen jaar oude *Doliodus problematicus*. Deze haai werd voor het eerst beschreven in 1892 door de Engelse paleontoloog A.H. Woodward. Deze paleontoloog baseerde zijn studie op een tand, gevonden op dezelfde site bij Atholville, New Brunswick. Het onlangs gevonden fossiel is echter verrassend compleet. Het kraakbeen en de huid zijn goed bewaard gebleven. De onderkaak bevat 15 tandrijen en iedere rij heeft drie tanden. Heel bijzonder zijn vooral de vinstekels bij de pectorale vinnen. Deze nieuwe vondst heeft de "Gondwana-theorie" aan het wankele gebracht.

Het haaiengebit tijdens het Paleozoïcum

De meeste haaien uit Devoon en Carboon hebben een tandkroon die bestaat uit een grote stekel met aan beide zijden meerdere kleine stekels. Naar het genus *Cladodus* noemen we deze tanden **cladodont**.

Veel haaietanden uit het Devoon hebben een kleine centrale stekel met aan beide zijden twee grote stekels. Naar het genus *Diplodus* noemen we deze tanden **diploodont**.

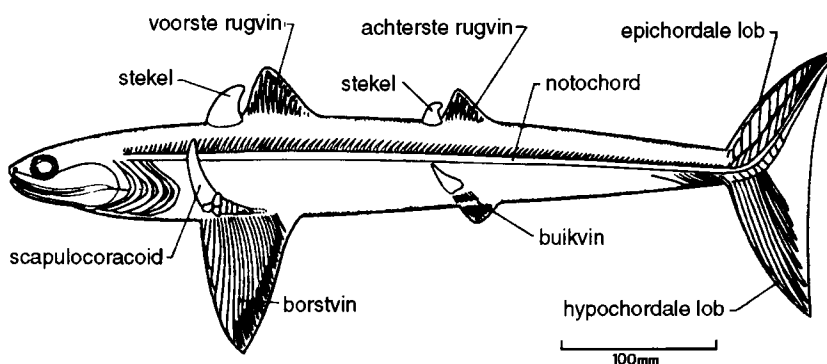
Bijna alle haaien die in het Paleozoïcum voorkwamen waren zeebewoners. Een uitzondering hierop vormde de orde Xenacanthida (Devon – Perm). Haaien uit deze orde waren allemaal zoetwaterbewoners. Alle leden van deze orde hadden een gebit met diploodont tanden. Ook de hiervoor genoemde *Antarctilamna* behoorde tot deze orde.

Van haaien uit het Paleozoïcum vinden we niet zo veel tanden. Niet alleen kwamen er minder soorten haaien voor. Ook bezaten deze haaien minder tandrijen dan de moderne haaien en vond bij deze vroege haaien een langzamer tandwisseling plaats. In complete haaienfossielen uit het Devoon zien we tanden in de voorste rij, gevormd toen de haai veel jonger was, die veel kleiner zijn dan de tanden in de rijen die erachter liggen. Bij moderne haaien hebben die tanden ongeveer dezelfde grootte.

Het Paleozoïcum

Tijdens het Paleozoïcum zijn alle Elasmobranchii haaien. In het Devoon zien we de haai *Cladoselache* (orde Cladoselachida).

Afb. 5. Gedurende lange tijd was dit dier het vroegste complete



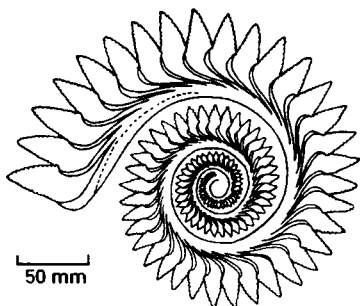
Afb. 5. *Cladoselache fylleri*. lengte ongeveer 2 m; Laat-Devoon. Reconstructie naar Schaeffer.

haaienfossiel (uit de Cleveland shales, Ohio, USA) dat we kennen. Zoals hiervoor al is beschreven hebben *Antarctilamna* en *Doliodus* hem van deze plaats verdrongen. *Cladoselache* bezat al de typische lichaamsbouw van de haai: grote ogen, een bek aan het einde van de snuit, meerspitsige (cladodonte) tanden, vijf paar zijdelings gelegen kieuwspleten, twee rugvinnen met daarvoor een dorsale stekel en een halvemaanvormige staartvin. Uit de overblijfselen die zijn gevonden in de magen van fossiele exemplaren weten we, dat hij zich voornamelijk voedde met kleine vis. In het Laat Carboon is deze haai uitgestorven.

Andere orden die tijdens het Devoon voorkwamen waren de orden van de Symmoriida, de Orodontida, de Xenacanthida en de Ctenacanthida. Van de haaien van deze orden zijn alleen tanden, huidfragmenten en stekels gevonden.

Al deze hiervoor genoemde orden zien we ook tijdens het Carboon. Daarnaast verschijnen er in het Vroeg Carboon nog drie nieuwe orden: de Orodontida, de Squatinactida en de Eugeneodontida. De meeste haaiensoorten uit het Carboon horen tot deze laatste groep. Bij de haaien van deze orde stonden de **symphysaire tanden** als een tandspiraal in de onderkaak. (De **symphyse** is de plaats waar de twee kaakhelften samenkomen.) De bekendste haai van de orde Eugeneodontida is ongetwijfeld *Helicoprion*. Van deze haai zijn alleen tandspiraalen en losse tanden gevonden, nog steeds geen volledige exemplaren. Vandaar dat er nog steeds gediscussieerd wordt over de vraag of de tandspiraal nu binnen of buiten de onderkaak stond. Afb. 6.

Door diverse kunstenaars zijn er fantastische reconstructies van dit dier gemaakt. Waarschijnlijk stond de tandspiraal buiten de onderkaak en gebruikte *Helicoprion* deze om zijn prooi te verwonden, zoals bij de zaaghaaien tegenwoordig. Zijn laterale tanden waren knobbelvormig en hadden een maalfunctie. *Helicoprion* kwam voor tot in het Trias, maar beleefde zijn bloeitijd voornamelijk in het Perm. Fossiele tandspiraalen van *Helicoprion*



Afb. 6. *Helicoprion*, tandspiraal. Perm. Ongeveer 25 cm; gevonden in Rusland, Japan, Australië, USA.

zijn gevonden in Rusland, Noord-Amerika, Japan en Australië. Een andere bekende haai van de orde Eugeneodontida is *Edestus*. Ook van deze haai zijn alleen de tandspiraalen en losse tanden gevonden. Afb. 7.

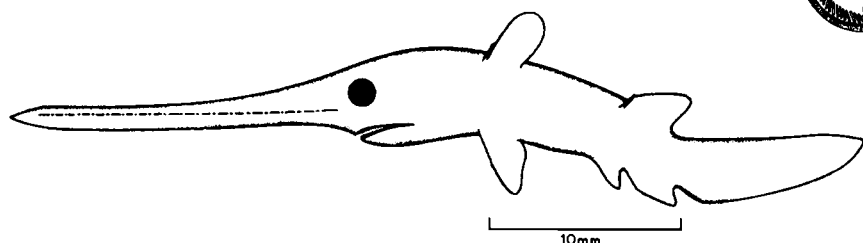


Afb. 7. *Edestus*, tand, 22 mm breed en 18 mm hoog; Laat-Carboon; Illinois, USA.

Van de eerder genoemde Xenacanthida (Onder Devoon – Trias) is de haai *Orthacanthus* de bekendste vertegenwoordiger. Deze haai had een palingachtig uiterlijk. Waarschijnlijk heeft hij zich in de moerasbossen van het Carboon dan ook kronkelend voortbewogen. Achter de schedel stond een lange stekel en in de bek stonden de vervaarlijk uitzijnde V-vormige, diplodonte tanden. Het was een echte vleeseter die zich voedde met crustacea (krabben, kreeften en garnalen) en vis. Tijdens het Perm heeft hij waarschijnlijk ook jacht gemaakt op de primitieve amfibie *Eryops*.

De orde Ctenacanthida kent twee suborden: de Ctenacanthoidea en de Hybodontoida. Deze laatste groep zal een belangrijke rol gaan spelen tijdens het Mesozoïcum. Een opvallende haai binnen deze orde is *Bandringa*. Met zijn lange rostrum lijkt hij veel op een zwaardvis. Afb. 8.

Tot slot de orde van de Symmoriida. Haaien van deze orde hadden cladodonte tanden en waren echte rovers. Deze orde kent twee families: de Symmoriidae en de Stethacanthidae. Van de Stethacanthidae zijn prachtige fossielen gevonden in de schalies bij Glasgow in Schotland en in de Bear Gulch Limestone van Montana in de USA.



Afb. 8. *Bandringa rayi*, uit het Carboon van de USA. Reconstructie door Zangerl.

Bear Gulch

In de staat Montana in de Verenigde Staten vinden we de Bear Gulch Limestone. In de kalksteen van deze formatie, 320 miljoen jaar geleden gevormd tijdens het Vroeg Carboon (Mississippiën), is een schat aan fossiele vissen gevonden. Maar liefst 113 soorten, waarvan 70 soorten haaien, zijn er van deze vindplaats bekend. Tijdens het Laat Paleozoïcum lag dit gebied dicht bij de evenaar. Een grote zee strekte zich uit over het westen van Noord-Amerika. In deze warme, ondiepe zee vond een snelle sedimentatie plaats. De dode vissen in deze zee werden snel bedekt met een laag sediment. Hierdoor zijn prachtige, volledige skeletten in de kalksteen bewaard gebleven. Sommige zijn zo goed geconserveerd, dat zelfs de maaginhoud waarneembaar is. Dr. Richard Lund, professor aan de Adelphi University in New York, heeft veel onderzoek verricht op deze site. De meeste van de hier gevonden haaien behoren tot de familie van de Stethacanthidae. Alle mannelijke dieren van deze familie hadden achter de kop een vreemd uitsteeksel, dat met tandachtige stekels was bezet. Dit uitsteeksel, dat waarschijnlijk diende om vijanden af te schrikken, hing als een soort zwaard boven de kop. Vandaar dat Lund een van de hier gevonden haaien *Damocles* heeft genoemd.

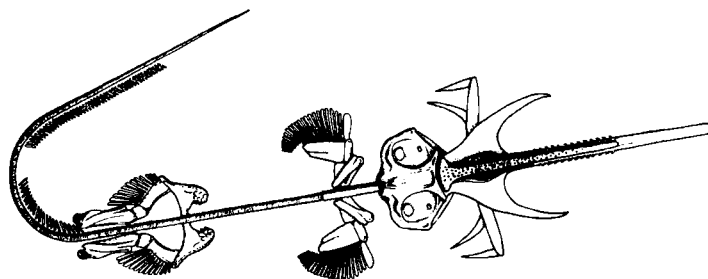
De haai die het meest voorkomt in Bear Gulch, is de ongeveer 15 cm lange *Falcatus falcatus*. De dorsale stekel van de mannelijke dieren van deze haai staat voorwaarts gericht. Zeldzamer maar nauw verwant aan *Falcatus* is de hiervoor al genoemde *Damocles serratus*. De grootste rover van het Mississippiën was de ongeveer 3 meter lange *Stethacanthus*, die waarschijnlijk ook nautiloïden en ammonieten op zijn menu had staan.

Ook kennen we van deze site de haai *Orodus* (orde Orodontida) met zijn typische, brede tandplaten. Deze **orodonte** tanden hadden een duidelijke maalfunctie. Van de orde Squatinactida werd hier de op een rog lijkende *Squatinactis* gevonden. Ondanks zijn sterk vergrote borstvinnen was *Squatinactis* een echte haai met spitse cladodonte tanden.

En een haai die bij deze site zeker niet onvermeld mag blijven is de ook in Illinois, Indiana en Nebraska gevonden *Iniopteryx rushi*. Deze tot de Iniopterygida behorende haai had grote borstvinnen, die op en neer bewogen konden worden. Haaien van deze orde lijken dan ook veel op onze tegenwoordige vliegende vissen.

Chimaeren

In de Griekse mythologie was Chimaera een vuurspuwend monster met drie koppen, dat uiteindelijk door de held Bellerophon op zijn gevleugelde paard Pegasus werd gedood. En inderdaad monsterlijk zien ze er ook wel uit, de chimaeren met hun vrij grote, brede kop en hun lange, in een zweepdraad eindigende staart. Afb. 9.



Afb. 9. Een chimaera, *Squaloraja*, uit de Juraperiode, ongeveer 1/5 ware grootte (naar Patterson).

Chimaeren, die ook wel zeekatten of draakvissen worden genoemd, behoren tot de subklasse van de Holocephali, hetgeen heelhoofdigen betekent. De bovenkaak van deze dieren is namelijk, zoals bij de beenvissen, in de schedel opgenomen en niet zoals bij haaien en roggen via een band met de schedel verbonden. Een andere beenviseigenschap die we aantreffen bij de chimaeren is het kieuwdeksel of operculum om de kieuwen te beschermen. Toch behoren de chimaeren wel degelijk tot de Chondrichthyes. Enkele typische haaienkenmerken zijn: het kraakbeenskelet, de eikapsels en het dubbele paringsorgaan van de mannelijke dieren.

Het gebit van de chimaeren bestaat uit tandplaten: twee tot drie paar in de bovenkaak en een paar in de onderkaak, zoals bij *Edaphodon*. Afb. 10. Verloren gegane tandplaten worden niet vervangen: wel groeien ze voortdurend aan (zgn. **bradyodonte** tanden). Het voedsel van de chimaeren bestaat voornamelijk uit mollusken, echinodermen, kreeftachtigen en vis. Dit voedsel vinden ze op de zeebodem, veelal in diep water.

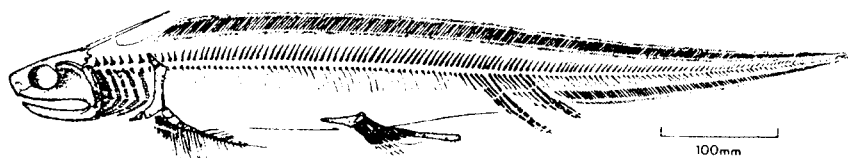


Afb. 10. *Edaphodon antwerpiensis* (Chimaeridae); tandplaten, 35 en 34 mm lang. Mioceen; Kallo, België.

De oudste fossiele resten van deze dieren kennen we uit het Devoon. Dit zijn voornamelijk tandplaten, maar ook zijn fossiele eikapsels (Chimaerotherca) gevonden, die ontzettend veel lijken op die van de recente dieren. Mogelijk stammen de chimaeren af van de primitieve haaien of zijn ze verwant aan de Placodermi. Tegenwoordig kennen we 40 soorten, die onder andere op grond van hun snuitvorm in drie families worden verdeeld: de ploegneus-, de kortneus- en de langneusdraakvissen.

Het Mesozoïcum

Drie groepen van Paleozoïsche haaien die de Perm-Trias-extinctie overleefden, en die we dus ook in het Mesozoïcum aantreffen, zijn: de Xenacanthida (zoetwaterbewoners) (afb. 11 en 12), de Ctenacanthoidea en de Hybodontoidea. De eerste twee groepen sterven uit in het Trias. De haaien van de suborde Hybodontoidea komen voor tot het einde van het Krijt. Tijdens het Mesozoïcum was *Hybodus* één van de meest voorkomende haaien. Afb. 13. Het lichaam van deze haai was nog niet zo mooi gestroomlijnd als dat van de moderne haaien. Ze kwamen zowel in zout als in zoet water voor; zoals de tegenwoordige *Carcharhinus leucas* (stierhaai). De meeste zoetwaterhybodonten waren



Afb. 11. *Xenacanthus sessilis*, zoetwaterhaai, ca. 75 cm lang, Carboon – Perm (naar Fritsch).



Afb. 12. *Xenacanthus texensis*; diplo-donte tand; afm. 22 x 15 mm; Vroeg-Perm, Oklahoma, USA.



Afb. 13. *Hybodus*, met maaginhoud van belemnieten, lengte 1,55 meter; Vroeg-Jura; Holzmaden. Foto van de auteur in het paleontologische Museum am Löwentor, Stuttgart.

echter extreem klein. *Lissodus* bijvoorbeeld, die we kennen van Perm-fossielen (ongeveer 275 miljoen jaar oud) gevonden in Afrika, werd niet groter dan 15 cm.

Langzamerhand worden de Hybodontoidea echter verdrongen door de moderne haaien of Neoselachii. Deze Neoselachii, die verschijnen in het Trias, zijn waarschijnlijk geëvolueerd uit de Ctenacanthidae.

Bij alle Paleozoïsche haaien zat de bek aan het uiteinde van de kop of er net iets onder. De bovenkaak zat vast aan de schedel, waardoor deze maar zeer beperkt kon bewegen. Deze kaakophanging wordt **amphistylisch** genoemd.

Bij de Hybodontoidea en de Neoselachii zien we dat de bek zich naar achteren verplaatst. Deze ligt nu niet meer voorop de snuit, maar eronder (*Palaeospinax*, *Carcharocles*, *Carcharhinus*). Bijna alle moderne haaien hebben een **hyostylische** kaakophanging, d.w.z. de bovenkaak zit niet meer vast aan de schedel, waardoor de kaken beweeglijker worden. Andere kenmerken van de Neoselachii zijn een solidere wervelstructuur en kraakbeen in de pectorale- en pelvische vinnen, waardoor een grotere snelheid mogelijk is en de haai sneller kan manoeuvreren.

Enkele families van deze Neoselachii zijn: de Hexanchidae, de Chlamydoselachidae, de Heterodontidae, de Brachaeluridae, de Orectolobidae, de Squatinidae, de Scyliorhinidae en de Rhinobatidae. Van deze families zullen we de eerste drie eens wat nader bekijken; de Hexanchidae en de

Chlamydoselachidae vanwege hun bizarre tanden en de Heterodontidae vanwege hun bizarre uiterlijk.

De meeste haaien hebben vijf kieuwspleten. De primitieve haaien van de familie Hexanchidae hebben echter zes (*Hexanchus*) of zeven (*Notorynchus* en *Hepranchias*) kieuwspleten.

Alle leden van de familie Hexanchidae hebben één dorsale vin vlakbij de staartvin. In de onderkaak van deze haaien staan de



Afb. 14. Tand met veel spitsen uit de haaiengroep Hexanchidae; 28 x 17 mm; Plioceen; Langenboom.



karacteristieke, op een zaag lijkende tanden. Afb. 14. Waar in de onderkaak de twee kaakhelften bijeen komen, zien we de **symphysaire tand**, die door amateurpaleontologen vaak vanwege zijn typische vorm "zonnetje" wordt genoemd. Afb. 15.

De haaien van de familie Chlamydoselachidae hebben een palingachtig uiterlijk en een bek die nog aan het eind van de snuit staat. Evenals *Hexanchus* hebben ze zes kieuwspleten. De kieuwen lijken op franjes, die aan



Afb. 15. Symphysaire tand van *Notorynchus*, een Hexanchide; 11 x 6 mm; Plioceen; Langenboom.

de kop hangen; vandaar de naam franjehaai (*frilled shark*).

De tegenwoordig voorkomende *Chlamydoselachus anguineus* (franjehaai) wordt wel eens een levend fossiel genoemd. Zijn unieke trident-vormige tanden met drie uitstekende punten lijken op die van *Phoebodus*, een haai uit het Devoon, waarvan fossielen op Antarctica zijn gevonden.

De hoornhaaien (familie Heterodontidae), ook wel stierkophaaien of varkenshaaien genoemd, hebben een bek die veel doet denken aan een varkenssnuit. Ze komen voor vanaf de Vroeg Jura. Het zijn zeer primitieve haaien met stekels voor de beide rugvinnen. Ze leven voornamelijk op de bodem van ondiepe kustwateren, waar ze zich voeden met zee-egels, schaaldieren, kleine vis en crustacea. Voorin de bek zien we de spitse voortanden, waarmee ze hun prooi vangen en vasthouden; erachter liggen de platte, laterale tanden, waarmee de mollusken worden gekraakt. Hun wetenschappelijke naam *Heterodontus* betekent dan ook "verschillende tanden". Afb. 16. Tegenwoordig kennen we 10 soorten, waarvan de bekendste de Port Jackson stierkophaai is, genoemd naar een baai in Oost-Australië.

Al deze haaien moesten wedijveren met de ichthyosauriërs, de plesiosauriërs en de mosasauriërs, de grote zeeroofdieren die ten tijde van de dino's de oceanen onveilig maakten. Vaak dienden de haaien ook als voedsel voor deze grote zeeroofdieren, maar het omgekeerde was echter ook het geval. Bij de fossiele skeletresten van de in 1998 in de ENCI-groeve in Maastricht gevonden mosasauriër Bèr (*Prognathodon saturator*) zijn veel haaiantanden gevonden. Grote haaien, zoals *Squalicorax* (afb. 17) en kleinere haaien, zoals *Plicatoscyllum* hebben zich duidelijk te goed gedaan aan het kadaver.



Afb. 16. Drie tanden van *Heterodontus rugosus*, de grootste is 7 mm lang. Maastrichtien; Horizont van Lichtenberg, ENCI, Maastricht.



Afb. 17. *Squalicorax pristodontus*. Ouderdom Maastrichtien; herkomst Marokko.

De roggen (Batoidea)

Binnen de haaienlijn ontstaat tijdens de Laat Jura een nieuwe groep, die op de zeebodem een rijke voedselbron ontdekt. Zie afb. 1B. Vandaar dat de dieren van deze groep de tijd op de zeebodem doorbrengen en een plat lichaam ontwikkelen.

De eerste roggen lijken veel op de hedendaagse gitaarroggen; ze hebben een haaienlichaam met een afgeplatte kop en enorm ontwikkelde borstvinnen.

Roggen hebben hun bek en kieuwspleten aan de onderzijde van het lichaam. De meeste roggen zijn bentisch, d.w.z. dat ze het grootste deel van hun leven vlakbij de zeebodem doorbrengen. Soms liggen ze zelfs voor een groot deel begraven in de zeebodem. Wanneer ze op de zeebodem liggen, kunnen de kieuwen niet goed werken, doordat deze belemmerd worden door het sediment. In dit geval maken ze gebruik van de spiraculaire openingen, die aan de bovenzijde van het lichaam, vlak achter de ogen liggen. Hiermee pompen ze het water in en uit en kunnen ze ademen terwijl ze liggen te rusten.

Eén van de vroegste roggen is *Rhinobatos* (familie Rhinobatidae), die verschijnt tijdens het Vroeg Krijt. In het Laat Krijt zien we ook de familie van de Ptychodontidae (geslacht *Ptychodus*). Zij hebben een gebit dat evenals bij de hedendaagse familie van de Myliobatidae (adelaarsroggen) is opgebouwd uit tandplaten. Afb. 18. Adelaarsroggen, zoals bijvoorbeeld *Aetobatus* (afb. 19), verschijnen in het Laat Krijt (Laat Campanien). Schitterende roggenfossielen kennen we uit het Krijt van Libanon en de Jura van Solnhofen.

Maar zeker zo bijzonder zijn de fossielen van pijlstaartroggen (familie Dasyatidae) uit het Eoceen van de Green River Formation in Wyoming (USA). De zonnegog *Heliobatis radians*, met zijn borstvinnen die op zonnestralen lijken, wordt hier in grote aantallen gevonden. De mannelijke dieren van deze rog hebben kleine spitse tanden; de vrouwelijke dieren hebben tanden met een afgerond oppervlak. Bij de fossielen is duidelijk de staartstekel waarneembaar. Sommige exemplaren bezitten zelfs twee tot drie staartstekels. Afb. 20. Heel fascinerend is het fossiel van een moederdier met drie jongen (< 4 cm). Waarschijnlijk heeft ze haar baby's ter wereld gebracht net voordat ze stierf door zuurstofgebrek veroorzaakt door algenbloei. Haar baby's trof even later hetzelfde lot.



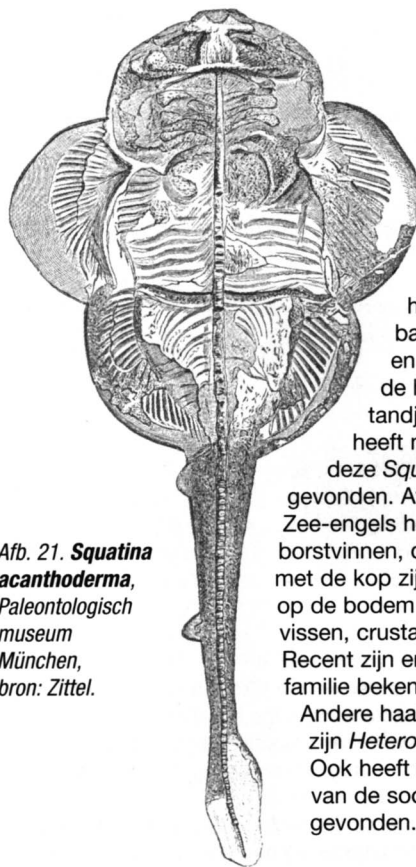
Afb. 18. Fragment van tandplaat van *Myliobatis*, een recente rog; 45 x 37 x 17 mm; Ypresien (Vroeg-Eoceen); Marokko.



Afb. 19. Fragment van tandplaat van de rog *Aetobatus*; 35 x 27 x 10 mm, Mioceen, Kallo (B).



Afb. 20. Fragment van een roosterstekel, 33 mm lang. Langenboom, bij Mill.



Afb. 21. *Squatina acanthoderma*, Paleontologisch museum München, bron: Zittel.

familie Squatinidae. De ongeveer 130 centimeter lange haaien zijn perfect bewaard gebleven. Bij de meeste fossielen is een duidelijke huidomtrek waarneembaar. Ook is bij alle haaien heel goed te zien dat de huid met talrijke huidtandjes is bedekt. Tot nu toe heeft men 38 exemplaren van deze *Squatina acanthoderma* gevonden. Afb. 21 en 22. Zee-engels hebben sterk vergrote borstvinnen, die niet zoals bij roggen met de kop zijn verbonden. Ze leven op de bodem van de zee, waar ze vissen, crustacea en mollusken eten. Recent zijn er 18 soorten van deze familie bekend.

Andere haaien van deze vindplaats zijn *Heterodontus* en *Synechodus*. Ook heeft men er twee chimaeren van de soort *Ischyodus* gevonden.



Afb. 22. Tandjes van *Squatina subserata*, het grootste is 6 mm breed en 4 mm hoog. Langenboom bij Mill, N-B.

Naast de roggen gaan ook andere leden van de Chondrichthyes zich vlakbij de bodem ophouden, zoals bv. de zee-engels, de zaagvissen en de zaaghaaien.

De Plattenkalk van Nusplingen

In 1839 erkende de paleontoloog Quenstedt het gebied rond Nusplingen in de Schwäbische Alb (Zuid-Duitsland) als een belangrijke Fossilagerstätte, vanwege zijn rijkdom aan fossielen.

In de jaren '30 van de vorige eeuw en na de Tweede Wereldoorlog deed de Universiteit van Tübingen hier onderzoek. En sinds 1993 is het Stuttgarter Naturkundemuseum (Museum am Löwentor) hier onder leiding van Dr. Gerd Dietl bezig met wetenschappelijk graafwerk.

Ongeveer 150 miljoen jaar geleden, tijdens de Laat Jura (Laat Kimmeridgien) bevond zich hier een tropische lagune tussen sponsriffen. Door planktonische algen en resten van de zeelelie *Saccocoma* werden in deze lagune lagen afgezet, waarin volledige planten en dieren gefossiliseerd werden. Vanaf Quenstedt tot in deze tijd zijn er ongeveer 280 soorten fossiele planten en dieren gevonden. Het bekendste fossiel van deze vindplaats is echter wel de *Meerengel*, de zee-engel. Deze haai, met het uiterlijk van een rog, behoort tot de

Zaagvissen en zaaghaaien

Zowel de zaagvissen (familie Pristidae) als de zaaghaaien (familie Pristiophoridae) horen tot de klasse van de Chondrichthyes. Beide families worden nogal eens met elkaar verward. Dit is niet zo verwonderlijk aangezien bij beide soorten de kop uitloopt in een lange zaag, het rostrum. Zaagvissen zijn verwant aan de roggen. Afb. 23. Hun pectorale vinnen vormen net als bij de rog-



Afb. 23. Het rostrum (de zaag) van een Zaagvis, met de rostrale tanden. Natuurhistorisch Museum Rotterdam, foto van de auteur.

gen één geheel met de kop en de rest van het lichaam. Bij de zaagvissen bevinden de kieuwspleten zich aan de onderzijde van het lichaam; bij zaaghaaien bevinden deze zich aan de zijkant van de kop. Zaagvissen missen de twee draden aan het rostrum, waarmee zaaghaaien hun prooi opsporen. Bij de zaaghaai zitten de rostrale tanden zeer onregelmatig aan het rostrum. De zaaghaai *Pliotrema warreni* heeft evenals *Hexanchus* zes kieuwspleten aan de zijkant van de kop.

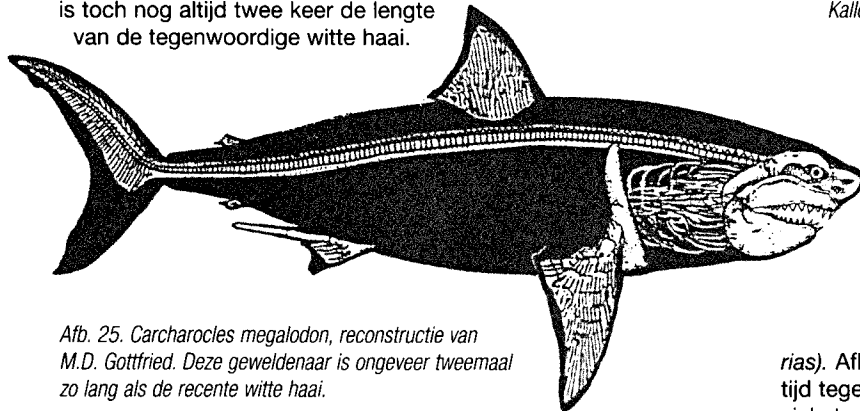


Afb. 24. *Onchopristis numidus*, zaagvis, rostrale tand, 60 mm lang; Cenomanien, Marokko.

Zaagvissen en zaaghaaien komen voor vanaf het Laat Krijt. Op beurzen zien we de laatste tijd veel rostrale tanden van *Onchopristis numidus*, een zaagvis die leefde tijdens het Laat Krijt. Afb. 24. Ook *Sclerorhynchus* en *Peyeria* stammen uit deze periode. Van diverse West-Europese vindplaatsen zijn rostrale tanden van de zaaghaai *Pristiophorus* bekend.

Carcharocles megalodon

De meest tot de verbeelding sprekende haai van het Kenozoïcum is natuurlijk de *Carcharocles megalodon*. Met zijn soms handgrote tanden moet deze enorme haai de schrik van de Miocene zeeën zijn geweest. Over de lengte van deze haai is dan ook veel gespeculeerd. Zo werd in het verleden wel vermeld dat deze haai een lengte van wel 25 meter kon bereiken. Nieuw onderzoek heeft echter uitgewezen dat deze haai ongeveer 12 tot 13 meter lang kon worden. Dit is toch nog altijd twee keer de lengte van de tegenwoordige witte haai.

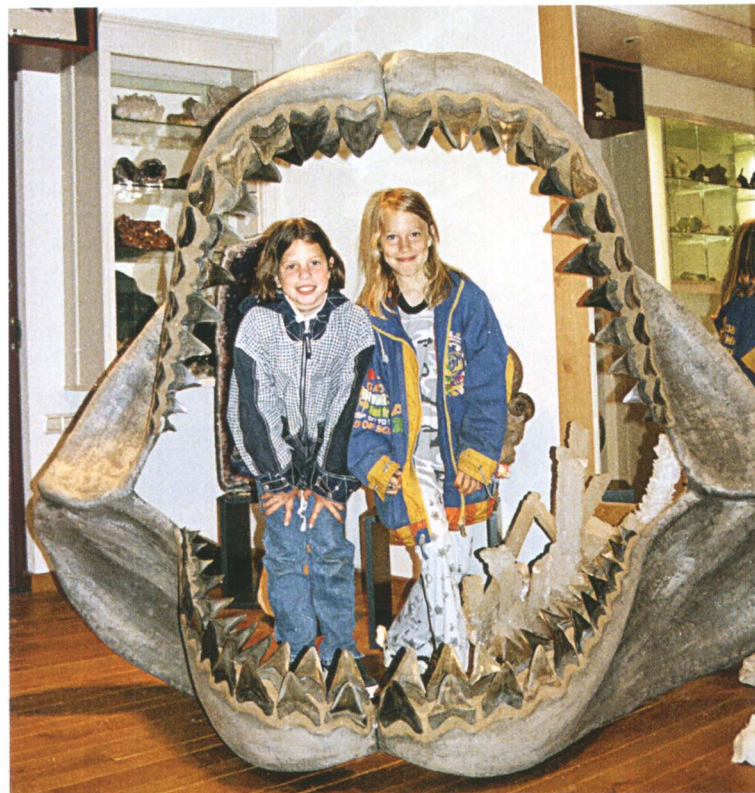


Afb. 25. *Carcharocles megalodon*, reconstructie van M.D. Gottfried. Deze geweldenaar is ongeveer tweemaal zo lang als de recente witte haai.

Het dier moet dan ook ongeveer 12 tot 15 ton hebben gewogen en een staartvin van ongeveer 4 meter en een rugvin van ongeveer 2 meter hoog hebben gehad. Afb. 25 en 26.

De tanden die van dit dier zijn gevonden (en nog steeds worden gevonden) hebben dan ook enorme afmetingen. Het British Museum of Natural History in Londen heeft in zijn collectie een tand van 13,4 x 15,4 cm. In 1987 werd in de Pisco Formatie van Aguada de Lomas in Peru een tand gevonden met een lengte van 17,3 cm. Afb. 27.

Niet alleen over de lengte van deze haai waren de meningen zeer verdeeld. Vanaf het begin van de 19^e eeuw tot in de jaren '60 van de vorige eeuw was men van mening dat deze haai de voorouder was van de huidige witte haai (*Carcharodon carcharias*).



Afb. 26. Kaak van een *Carcharocles megalodon* in de Galerie BIS, Zwijndrecht.

Afb. 27. Tand van *Carcharocles megalodon*, 70 x 62 mm; Mioceen; gevonden bij Kallo, België.



rias). Afb. 28. Vandaar dat men deze haai in de literatuur uit die tijd tegenkomt onder de naam *Carcharodon megalodon*. De fossiele tanden van *megalodon* vertonen enige gelijkenis met die van de huidige witte haai. Toch zijn er enkele opmerkelijke verschillen. De tanden van *megalodon* zijn veel dikker en hebben kartelingen die kleiner en regelmatiger zijn. Bovendien is bij de tanden van *megalodon* tussen de wortel en de tandkroon een donkere streep waarneembaar, de zgn. bourlette, die bij de tanden van de witte haai ontbreekt.

Tegenwoordig gaat men er dan ook steeds meer van uit dat *Cosmopolitodus hastalis* de voorouder is van de witte haai en dat *megalodon* een doodlopende tak was tijdens de evolutie. Aanhangers van deze theorie noemen deze haai *Carcharocles megalodon*.

Maar nog altijd zijn er wetenschappers die vast blijven houden aan *Carcharodon megalodon*; zij denken dat *Carcharodon carcharias* afstamt van *megalodon*.



Afb. 28. *Carcharodon carcharias*, witte haai, tand van 40 x 30 mm; Mioceen, Chili.

Carcharocles megalodon verscheen voor het eerst ongeveer 16 miljoen jaar geleden. Zijn voedsel bestond voornamelijk uit grote zeezoogdieren. Ongeveer 5 miljoen jaar geleden is *megalodon* uitgestorven.

Recent

En dat er nog steeds vreemd uitzijende haaien

voorkomen bewijzen niet alleen de hiervoor al genoemde chimären, zee-engels, zaagvissen en zaaghaaien. Een bizar uiterlijk hebben ook de hamerhaai (familie Sphyrnidae) en de koboldhaai (familie Mitsukurinidae).

Hamerhaaien zijn pas laat geëvolueerd; ze verschenen pas 25 miljoen jaar geleden.

De negen soorten hamerhaaien die tegenwoordig voorkomen hebben alle een brede kop met ogen aan het einde van de uitsteeksel. De vorm van de kop verschilt per soort. Aan de voorzijde van de brede kop bevinden zich de zgn. ampullen van Lorenzini, orgaantjes waarmee de elektrische velden die hun prooi uitzendt, worden opgevangen.

De koboldhaai is pas bekend sinds 1897. Met zijn puntige kop, waaronder de oogjes bijna verdwijnen, en daaronder weer een snuit met kaken die lijken op een nijptang, is hij zeer geschikt voor een griezelfilm. Paleontologen hebben een aantal overeenkomsten ontdekt (met name in de vorm van de kop en de tanden) met de fossiele haai *Scapanorhynchus* uit het Krijt.

Bizar wat grootte betreft zijn natuurlijk de planktonetende *filter-feeders*: de walvishaai (*Rhincodon typus*) en de reuzenhaai (*Cetorhinus maximus*). De walvishaai, die een lengte van 12 meter kan bereiken, is de grootste vis van de wereld. De reuzenhaai kan wel 10 meter lang worden. Door de Engelsen wordt deze haai *basking-shark* (zonnebadende haai) genoemd.

Beide haaien voeden zich op dezelfde wijze met plankton, kleine kreeftachtigen en vis. Met hun bek wijd open zwemmen ze vlak onder de waterspiegel. Het zo binnenkomende water wordt via de kieuwen naar buiten geperst. In hun vijf grote kieuwspleten aan beide zijden van het lichaam bevinden zich kieuwplaatjes (kieuwboogaanhangsels) die werken als een soort filter. Het voedsel blijft achter dit filter hangen en wordt naar de maag getransporteerd.

Kieuwboogaanhangsels van *Cetorhinus parvus* uit het Oligoceen-Mioceen en *Cetorhinus maximus* uit het Pliocene-Recent worden vaak fossiel gevonden. Afb. 29A. Op de kaken van deze dieren bevinden zich verschillende rijen heel kleine tandjes (bij de walvishaai wel ongeveer 3000). Ook deze tandjes worden

fossiel gevonden (afb. 29 B).

De reuzenhaai schijnt in de wintermaanden naar grotere diepten te trekken. Waarschijnlijk neemt hij dan geen voedsel tot zich omdat het kieuwfilter in die periode verdwijnt en pas in het voorjaar weer aangroeit.

Een minder grote *filter-feeder*, maar wel één met een bizar uiterlijk, is de grootbekhaai (*Megachasma pelagios*). Deze



Afb. 29. *Cetorhinus maximus*, A. kieuwboogaanhangsel: 20 mm; B. tand: 5 mm; Pliocene; Langenboom, Mill, N-B.

ongeveer 5,5 meter lange haai heeft een grote, ronde kop met een ongeveer 1 meter brede bek. In 1976 werd deze haai voor het eerst ontdekt en sindsdien zijn slechts 14 exemplaren gevonden.

Ook de grootste rog, de manta (*Manta birostris*) of duivelsrog (familie Mobulidae) is een *filter-feeder*. In tegenstelling tot de meeste andere roggen is de manta pelagisch. Met zijn op vleugels lijkende borstvinnen beweegt dit dier zich heel sierlijk door de oceaan, waar hij zich dicht bij de oppervlakte voedt met plankton en kleine vis. De als horentjes uitstekende cephalische lobben op de kop (aan beide zijden van de bek) zorgen ervoor dat het plankton naar de bek wordt gevoerd. In de bek van dit dier bevinden zich ongeveer 300 rijen heel kleine tandjes.

Tot slot de zeer bizarre wijze waarop de haai *Isistius brasiliensis* (familie Dalatiidae) zijn voedsel tot zich neemt. Deze kleine haai zuigt zich vast aan het lichaam van grote vissen en walvisachtigen. Daarna draait hij een aantal malen rond zijn as en scheurt zo met de driehoekige onderkaakstanden de stukken vlees van het lichaam van zijn slachtoffers in een typische ronde vorm. De zo ontstane ronde, kratervormige wonden zijn op de huid van robben en tonijnen goed waarneembaar. Aan deze voedingswijze heeft deze haai zijn naam *cookiecuttershark* te danken. Inspecteurs van de Amerikaanse marine hebben de voedingswijze van deze haai voor het eerst ontdekt. Zij zagen deze karakteristieke ronde vormen in het rubber van hun kernonderzeeërs. Een levende *Isistius* en een grote perzik als prooi leverden het bewijs.

Geraadpleegde literatuur/websites:

- Long, John A., (1995) The rise of fishes: 500 million years of evolution, Chapter 3: Sharks and their kin.
- Maisey, John G., (1996) Discovering fossil fishes, Chapter 7: Sharks: The lords of time.
- Mojetta, Angelo, (1998) Haaien (De evolutie, het leven en het gedrag van de heersers van de zee).
- Dietl, Gerd & Schweigert, Günter, (2001) Im Reich der Meerengel (Der Nusplinger Plattenkalk und seine Fossilien).
- Dietl, Gerd & Schweigert, Günter, (1999) Nusplinger Plattenkalk (Eine tropische Lagune der Jura-Zeit).
- Frickhinger, Karl Albert, (1991) Fossilien Atlas Fische.
- Geys, J.F., De Geschiedenis van het Leven: (1989) deel 3, Siluur; (1991) deel 4, Devoon; (1994) deel 5b, Carboon (Vertebraten, Planten); (1999) deel 6b, Perm (Chordaten).
- Moy-Thomas, J.A., (1971) Palaeozoic fishes, Chapter 9: Subclass Chondrichthyes, Infraclass Elasmobranchii en Chapter 10: Subclass Chondrichthyes, Infraclass Holocephali.
- Zangerl, R., (1981) Handbook of Paleichthyology, Volume 3A: Chondrichthyes I, Paleozoic Elasmobranchii.
- Cappetta, H., (1987) Handbook of Paleichthyology, Volume 3B: Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii.
- Hennemann, Ralf M., (2001) Sharks & rays, Elasmobranch guide of the world.
- Renz, Mark (2002) Megalodon (Hunting the Hunter).
- Benton, Michael J., (2000) Vertebrate Palaeontology, Chapter 7: The evolution of fishes after the Devonian.
- Siber, H.J., (1982) Green River Fossilien.
- <http://www.abc.net.au/science/news/stories/s958407.htm>
- <http://new.brunswick.net/new/brunswick/sharks/sharkfossil.html>
- <http://www.fossilguy.com/topics/megashark/megashark.htm>
- <http://www.elasmo-research.org/site-map.htm>
- DVD: Prehistoric sharks (Discovery Channel)

De op de foto's afgebeelde dieren zijn collectiestukken van de auteur, tenzij anders aangegeven.

De foto's van deze collectiestukken werden gemaakt door Piet Stemvers.

Adres van de auteur:

Wim van den Broek
Aalbersestraat 12, 3332 CA Zwijndrecht;
willemvandenbroek@planet.nl