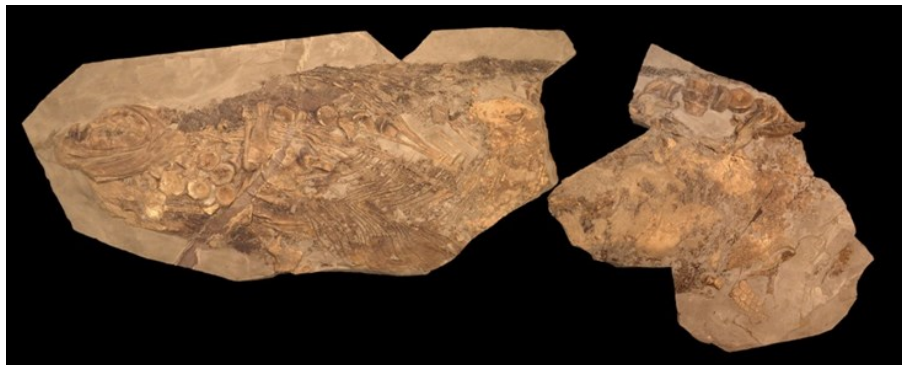


# Embryologi och tidig ontogeni hos mesozoiska fisködlor (Ichthyopterygia)

***Susanna Perneby Molin***

Examensarbeten i geologi vid Lunds universitet,  
kandidatarbete, nr 469  
(15 hp/ECTS credits)



Geologiska institutionen  
Lunds universitet  
2016



# **Embryologi och tidig ontogeni hos mesozoiska fisködlor (Ichthyopterygia)**

Kandidatarbete  
Susanna Perneby Molin

Geologiska institutionen  
Lunds universitet  
2016

# Innehåll

1	Introduktion .....	7
2	Material och metod .....	7
3	Geologi och depositionsmiljö.....	8
4	Fisködlornas embryologi och tidigontogenetiska utveckling .....	9
5	Resultat .....	11
6	Diskussion .....	13
7	Slutsatser.....	14
8	Tack.....	15
9	Referenser.....	15

# Embryologi och tidig ontogeni hos mesozoiska fisködlor (Ichthyopterygia)

SUSANNA PERNEBY MOLIN

Perneby Molin, S., 2016: Embryologi och tidig ontogeni hos mesozoiska fisködlor (Ichthyopterygia).  
*Examensarbeten i geologi vid Lunds universitet*, Nr. 469, 16 sid. 15 hp.

**Sammanfattning:** Ichthyosaurierna (fisködlorna) är en grupp marina reptiler som levde under mesozoikum. De är alla inkluderade i överordningen Ichthyopterygia som består av minst 36 släkten och 80 arter. De tidigaste formerna förekommer i sediment avsatta under etagen olenek i äldre trias (dvs. för ca 250 miljoner år sedan), och de sista fisködlorna dog ut under cenoman i slutet av krita, (dvs. för ca 90 miljoner år sedan). Fisködlor kännetecknas bland annat av stora ögon (upp till 25 cm i diameter) och ett nästan spjutspetsformat huvud. Vissa arter kunde bli över 20 meter långa, men medellängden hos de flesta fisködlor låg omkring tre till fyra meter. De tidigaste fisködlorna var ödlelika till utseendet, men efter hand utvecklade de en alltmer fisklik kropp, vilket tyder på en anpassning mot en mer marin livsstil. Fisködlorna hade två par fenor uppbyggda av fingerliknande ben, vilket tyder på att de har ett landlevande ursprung. Därav hade de lungor istället för gälar och var således tvungna att simma upp till ytan för att kunna andas. Fisködlorna födde levande ungar, och det finns ett flertal fossila fynd av fisködlor med tillhörande embryon och ungar. I detta arbete beskrivs ett förmodat embryo mot bakgrund av den forskning som gjorts gällande den tidigontogenetiska utvecklingen hos fisködlor. Fyndet hittades inuti kroppshålan i ett fossil av en vuxen individ tillhörande arten *Stenopterygius quadriscissus* från tidig jura vid byn Holzmaden i sydvästra Tyskland. Det förmodade embryot utgörs av skelettelement i millimeterstorlek. Skelettelementen har undersökts och identifierats. Det mesta tyder på att de fossila benen tillhör ett embryo i ett tidigt utvecklingsstadium. Kotkroppar, gördelben och tänder överensstämmer såväl storleks- som utseendemässigt med andra embryonala *Stenopterygius*. Liten storlek och endast delvis förbenade kotkroppar tyder på ett tidigt embryonalt stadium. Två av benen: en kotkropp och en förmodad tand, skiljer sig utseendemässigt från de övriga fynden och det går inte att utesluta att dessa element tillhör maginnehållet hos den vuxna fisködlan. Samtliga skelettdelar saknar dock spår av syraetsning från magsyror, vilket brukar ses som en indikation på att fossila element är rester av embryon och inte maginnehåll. Möjligheten finns dock att fisködlan åt precis innan den dog, vilket isåfall skulle kunna förklara frånvaron av syraetsning.

**Nyckelord:** fisködlor, fossil, embryo, ontogeni, *Stenopterygius*, jura, Holzmaden, Tyskland

**Handledare:** Johan Lindgren

**Ämnesinriktning:** Berggrundsgeologi

*Susanna Perneby Molin, Geologiska institutionen, Lunds universitet, Sölvegatan 12, 223 62 Lund, Sverige. E-post: susanna.perneby@hotmail.se*

# Embryology and early ontogeny of Mesozoic ichthyosaurs (Ichthyopterygia)

SUSANNA PERNEBY MOLIN

Perneby Molin, S., 2016: Embryology and early ontogeny of Mesozoic ichthyosaurs (Ichthyopterygia)  
*Dissertations in Geology at Lund University*, No. 469, 16 pp. 15 hp (15 ECTS credits) .

**Abstract:** Ichthyosaurs ('fish lizards') are a group of marine reptiles that lived during the Mesozoic Era. They are all included in the superorder Ichthyopterygia, which consists of at least 36 genera and 80 species. The earliest ichthyosaurs occur in sediments deposited during the Olenekian in the Early Triassic (about 250 million years ago), and the last forms became extinct during the Cenoman in the Late Cretaceous (about 90 million years ago). Ichthyosaurs are characterized by large eyeballs (up to 25 cm in diameter) and a distinct, elongated snout. Some forms could reach well above 20 meters in length; however, the average length of most ichthyosaurs was around three to four meters. The earliest ichthyosaurs were lizard-like in appearance but they gradually developed a more fish-shaped body form indicating adjustments to a pelagic life. Ichthyosaurs had two pairs of fins formed by fingerlike bones; these indicate a terrestrial origin. Ichthyosaurs also had lungs instead of gills and thus were forced to swim to the surface to breathe air. Ichthyosaurs gave birth to live young, and there are a number of fossil finds of ichthyosaurs with associated embryos or juvenile individuals. This work describes a putative fossil embryo based on research done on the early ontogenetic development of ichthyosaurs. The potential embryo was found inside the body cavity of an adult individual belonging to the species *Stenopterygius quadricissus* from the Early Jurassic of Holzmaden, south-western Germany. The embryo consists of millimeter-sized skeletal remains. The skeletal elements have been examined and photographed and most vertebral centra, a scapula, a clavicle and the teeth compare favorably in both size and appearance with other embryonic *Stenopterygius*, to suggest that skeletal remains belong to an embryo in an early stage of development. Two bones; i.e., a vertebral centrum and a putative tooth, differ in appearance from the rest of the assemblage, and hence it cannot be excluded that these elements represent stomach contents of the adult specimen. Notably though, all skeletal remains lack any trace of acid etching originating from digestive juices – an indication that the fossil elements indeed represent remains of an embryo rather than stomach contents. Nonetheless, there is a possibility that the ichthyosaur ate just before it died, which potentially could explain the absence of apparent acid etching.

**Keywords:** ichthyosaur, fossil, embryo, ontogeny, *Stenopterygius*, Jurassic, Holzmaden, Germany

**Supervisor(s):** Johan Lindgren

**Subject:** Bedrock Geology

*Susanna Perneby Molin, Department of Geology, Lund University, Sölvegatan 12, SE-223 62 Lund, Sweden. E-mail: susanna.perneby@hotmail.se*

## 1 Introduktion

Ichthyosaurierna (fisködlorna) är en grupp marina reptiler som levde under mesozoikum, dvs. för mellan 250 och 90 miljoner år sedan. Fisködlorna tillhör gruppen Ichthyopterygia som består av minst 36 släkten och 80 arter (Motani 2005). De tidigaste formerna förekommer i sediment avsatta under olenek i äldre trias, och de sista fisködlorna dog ut under cenoman i sen krittid. De första fisködlorna var ödlelika till utseendet. Efter hand utvecklade de dock en alltmer fisklik kropp med en välvgränsad stjärtfen, vilket tyder på en anpassning mot en marin livsstil (Motani 2005). Djur tillhörande gruppen kännetecknas av stora ögon (upp till 25 cm i diameter) och en distinkt, nästan spjutspetsformad skalle (Motani 2005). Medellängden hos de flesta fisködlor låg kring tre till fyra meter, men vissa arter översteg 20 meter i totallängd (Motani 2005).

Ichthyosaurierna hade lungor och var således tvungna att simma upp till ytan för att kunna andas. Troligtvis hade de en hemisfärisk sömnstrategi för att undvika drunkning, vilket innebär att bara den ena hjärnhalvan var försatt i viloläge vid ett givet tillfälle (Motani 2009). Den fisklika kroppen och det faktum att fisködlorna troligtvis var varmblodiga gjorde det möjligt för dem att simma över stora sträckor på ett effektivt sätt (Motani 2010). Det är troligt att fisködlorna kunde leva både ute på öppet hav och vid kustnära områden (Motani 2010).

Man känner till ett stort antal mycket välbevarade fossil vilket gjort att paleontologer fått en bra inblick i fisködlornas paleobiologi, trots avsaknad av nära nutida släktingar (Kolb et al. 2011). Ichthyosaurierna födde levande ungar och är således ett av de tidigaste exemplen på levandefödare hos amnioter (amnioter är en grupp som tillhör ryggradsdjuren) (Motani 2005). Flertalet välbevarade fossil av embryon och ungar (juveniler) i olika ontogenetiska stadier har bidragit till att öka förståelsen för deras tidigaste utveckling (Motani 2005).

De tidigaste formerna är kända från äldre trias. Dessa djur var ödlelika till utseendet, cirka en meter i totallängd, och försedda med markanta käkar (Motani 2005). Några tidiga släkten är *Utatusaurus*, *Grippia* och *Chaohusaurus*. Under mellersta trias dök mer havsanpassade former upp. Till dessa hör medlemmar av familjerna Cymbospondylidae, Mixosauridae och Shastasauridae. De var större än de tidigare fisködlorna och kunde nå totallängder på upp emot nio meter. Utseendemässigt låg de mellan de ödlelika formerna och de senare mer fisklika formerna som kom att utvecklas under slutet av trias (Motani 2005). Den viktigaste grenen på ichthyosauriernas utvecklingstråd med fisklika former var de så kallade 'Parvipelvians' som utvecklades under nor i sen trias. De blev snabbt den dominerande (och slutligen den enda) gruppen av ichthyosaurier (Motani 2005). Medlemmarna av Parvipelvia hade storleksmässigt reducerade bäcken- och lårbenen, vilket indikerar att stjärtfenans muskler för-

modligen fäste till bålen istället för bäckengördeln och/eller lårbenen. Detta resulterade i ett annorlunda rörelsesätt jämfört med de hos tidigare fisködlor (Motani 2005).

Under jura fortsatte fisködlorna att utvecklas. Från äldre jura känner man till en mångfald av släkten såsom *Ichthyosaurus* och *Stenopterygius*. Dock finns det inte så många kända släkten från mellersta jura, medan fossil från yngre jura är desto talrikare (Motani 2005). Alla släkten från yngre jura tillhör familjen Ophthalmosauridae. Från krita är släktena *Platypterygius*, *Brachypterygius* och *Maiaspondylus* kända (Motani 2005).

Ichthyosaurieskelett med tillhörande embryon är kända från sex släkten (Motani 2005). Länge trodde man att små individer associerade med vuxna fisködlor fossil tillkommit som en följd av kannibalism (Blackburn & Sidor 2014). Numera vet man dock att detta födoväl var mycket ovanligt, då det bara finns ett dokumenterat fall där en ichthyosaurie bevisligen ätit upp en annan individ av samma grupp (Deeming et al. 1993). Inget av de förmodade embryona uppvisar några tecken på kemiska och/eller fysiska skador som kan förväntas uppstå vid kannibalism, och därmed pekar allt på att fossilen representerar verkliga embryon (Motani 2005). Det är vidare osannolikt att fisködlorna med sin reducerade bäckengördel och paddelformade extremiteter var kapabla till att ta sig upp på land för att lägga ägg (Maxwell & Caldwell 2003). Fossil från *Mixosaurus* och *Besaosaurus* från mellersta trias är kända innehållande embryon, vilket tyder på att fisködlorna var levandefödare redan tidigt under sin evolutionshistoria. Jurassiska släkten med tillhörande embryon omfattar *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* och *Leptonectes* (Motani 2005). Det geologiska yngsta exemplaret med ett embryo är från äldre krita (*Maiaspondylus*; Lomax & Massare 2012).

I detta arbete beskrivs ett förmodat embryo mot bakgrund av den forskning som gjorts gällande den tidigontogenetiska utvecklingen hos fisködlor. Fyndet består av ett välbevarat fossil av en förmodat vuxen individ med ett möjligt embryo från tidig jura vid Holzmaden i sydvästra Tyskland.

## 2 Material och metod

Fossilet som undersökts tillhör arten *Stenopterygius quadriscissus* och kommer från den tidigjurassiska posidoniaskiffern som blottas vid byn Holzmaden i sydvästra Tyskland.

Fossilet kan ses från buksidan. Skelettet är delvis artikulerat och det finns strukturer kring benen som tyder på att mjukvävnad finns bevarad i fossil form. Ryggraden har kollapsat och representeras av ett tjugotal kotkroppar. Den bakre delen av skallen och delar av underkäken är bevarad medan nosspets och tänder saknas. Postkranialt finns revben, bukrevben, skuldergördel, överarmsben, kotkroppar och lårbenen bevarade medan svansen saknas. Kroppslängden, exklusive nosspets och svans, uppmättes till ca 80 cm. Den totala

kroppslängden, från nosspets till svanstipp, uppskattas till ungefär 165 cm via jämförelser med mer kompletta exemplar (Sander 2000; Motani 2014).

Det möjliga embryot är beläget nära ryggraden hos den vuxna individen och utgörs av fragmentariska skelettelement i millimeterstorlek. De delar som kan identifieras består av tänder, kotkroppar och gördelben. För identifikation har skelettdelarna jämförts med andra embryonala *Stenopterygius quadriscissus* beskrivna av bl.a. Caldwell (1997).

### 3 Geologi och depositionsmiljö

I början av jura skedde en havsnivåhöjning som nådde sitt maximum i början av toarcian, dvs. för mellan 183 och 176 miljoner år sedan (Röhl et al. 2001). Till följd av havsnivåhöjningen täcktes tidigare kontinentala områden i det som idag är centrala och västra Europa av ett grunt varmt tempererat hav (Röhl et al. 2001). En del av de sediment som avsattes i detta hav representeras av posidoniaskiffern i sydvästra Tyskland (Röhl et al. 2001).

Posidoniaskiffern är en svart lerskiffer med integrerade kalkstenshorisonter som är kända för sin utmärkta bevaring av fossil (Röhl et al. 2001). Den geografiska utbredningen omfattar Schwäbische Alb-regionen i sydvästra Tyskland (Fig. 1). Framför allt är byn Holzmaden, belägen i Baden-Württemberg-

regionen, nära Stuttgart, känd för sina många välbevarade fossil (Caldwell 1997). Skiffern avsattes på ca 50-150 meters djup i en dysoxisk till anoxisk miljö med mer eller mindre stagnanta bottenförhållanden (Röhl et al. 2001). Geokemiska, sedimentologiska och paleoekologiska undersökningar av olika delar av posidoniaskiffern tyder på att tillgängligheten av syre varierade mellan korta perioder med hög tillgång och längre perioder med endast låga halter av syre (Röhl et al. 2001). Den höga andelen organiskt material och de mörka, finlaminerade avlagringarna tyder på perioder med syrefria bottenförhållanden och en stratifierad vattensolumn (Reisdorf et al. 2014). Andra, bioturbade lager tyder på kortare perioder med närvaro av syre (Reisdorf et al. 2014).

Lokalen Dotternhausen i södra Tyskland är den mest studerade sektionen av posidoniaskiffern och sedimenten som blottas där används ofta som referenssektion (Röhl et al. 2001). Tre huvudsakliga facies finns representerade från undre toarcian och indelningen görs efter mängden organiskt material, total organic carbon (TOC), och vissa sedimentologiska egenskaper (Schmid-Röhl et al. 2002). Underst finns en lerstenssekvens med ljus mörkel med en TOC på under 1%. Intensiv bioturbation tyder på en betydande bottenlevande fauna (Schmid-Röhl et al. 2002). Överliggande facies består av en bituminös lersten med oklar lami-

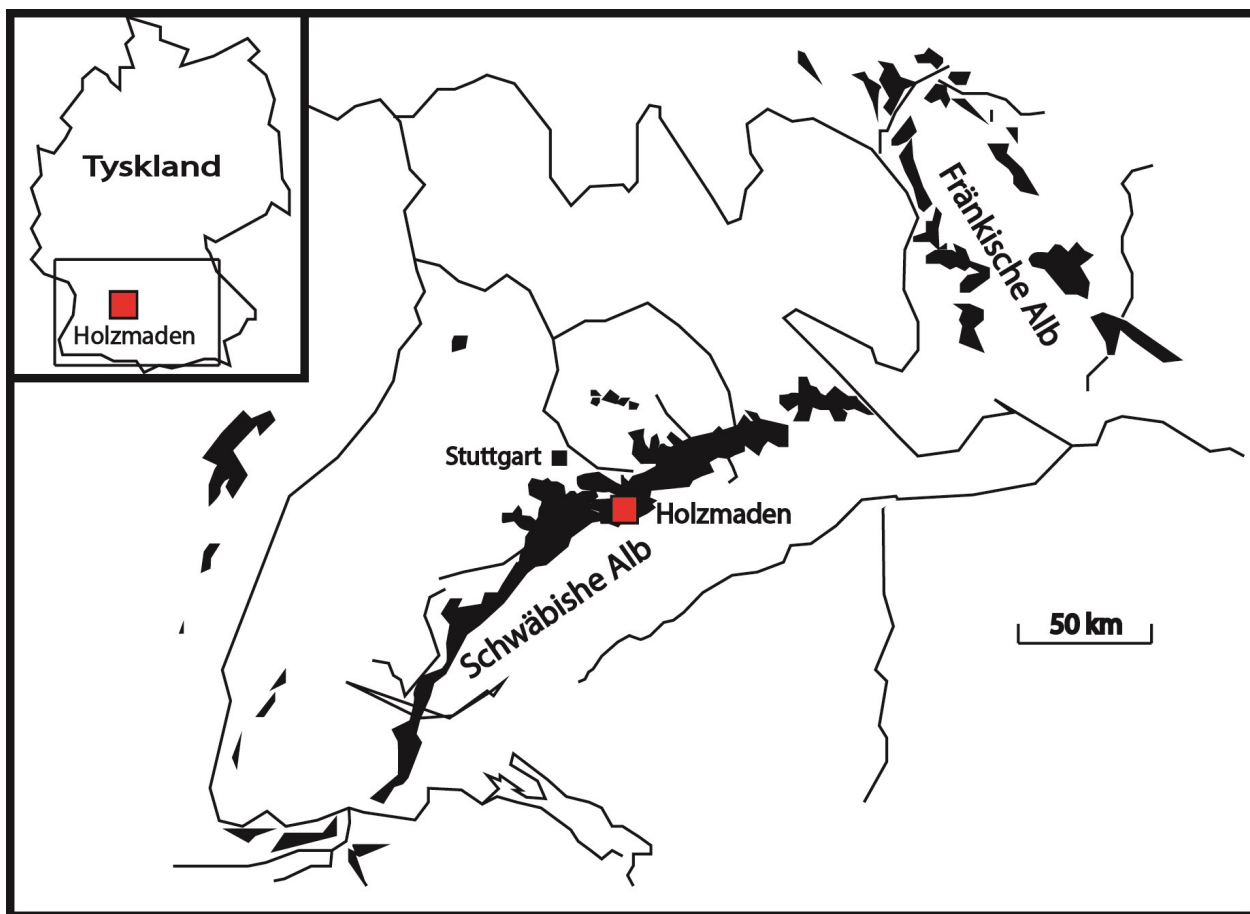


Fig. 1. Karta över Schwäbische Alb-regionen i sydvästra Tyskland. Sediment från lägre toarcian är svartmarkerade. Holzmaden där fossilet hittades är markerat med en röd fyrkant. Kartan är modifierad efter Röhl et al. (2001, fig. 1).



nering och en TOC på uppemot 10% (Schmid-Röhl et al. 2002). Överst ligger en mikrolaminerad oljeskiffer med en TOC på mellan 10 och 16%. Avsaknad av bioturbation tyder på syrefria bottenförhållanden vid avsättning (Schmid-Röhl et al. 2002).

De lager av Posidoniaskiffen som innehåller fossil av bl.a. ichthyosaurier (lägre toarcian; övre lias) refereras till Epsilon Lias, som vidare delas in i enheterna undre Epsilon ( $\Sigma$ I), mellersta Epsilon ( $\Sigma$ II) och övre Epsilon ( $\Sigma$ III). Mellersta Epsilon ( $\Sigma$ II) är cirka 6 meter mäktig och delas in i 12 enheter/lager ( $\Sigma$  1 till  $\Sigma$  12) av varierande tjocklek. Dräktiga honor, embryon och juveniler är kända från  $\Sigma$ II 1,  $\Sigma$ II 6 och  $\Sigma$ II 9-11 (Caldwell 1997). Det undersökta fossilet kommer från bädd  $\Sigma$ II 6 (Hauff pers. comm. 2015).

## 4 Fisködlornas embryologi och tidigontogenetiska utveckling

Ichthyosaurierna är en av de tidigaste amnioterna man känner till som födde levande ungar. Detta är ett nödvändigt inslag för marina amnioter som inte hade möjlighet att gå upp på land för att lägga ägg. Det är oklart huruvida levandefödande hos ichthyosaurier ärvdes från tidigare landlevande förfäder eller om det var en anpassning mot en alltmer havslevande livsstil (Motani 2005). Hos levandefödare på land är normen att födas med huvudet först, medan de flesta levandefödare i havet däremot föds med svansen först (Motani 2014). Den hittills äldsta kända fossila fisködlan med tillhörande embryo indikerar ett terrestriskt ursprung för levandefödande (Motani 2014). Fyndet är från äldre trias (248 miljoner år sedan) och tillhör ichthyosaurien *Chaohusaurus*. Exemplet består av ett embryo i förmodad födelseposition som lämnar moderns bäcken med huvudet först (Motani 2014).

Från mellersta trias finns bevis på en förändring av skallens orientering vid födsel (Motani 2014). Fynd av embryonala *Mixosaurus* visar att dessa låg orienterade i en position som tyder på födsel med svansen först (Motani 2014).

Det finns vissa kriterier för att påvisa levandefödande, varav de flesta kan tillämpas även på fossil (Blackburn & Sidor 2014). Kriterier hos fossil är dräktiga honor med avancerade embryon, alternativt mindre välutvecklade embryon som inte är omgivna av äggskal, samt fynd av honor som bevarats i samband med födsel eller under utstötande av ett avancerat foster. Sammantaget tyder bevisen på att levandefödande var utbrett och förmodligen universellt hos ichthyosaurier (Blackburn & Sidor 2014).

En tolkning av fisködlornas embryonala utveckling och näringstillförsel har gjorts genom att undersöka moderna reptiler (Blackburn & Sidor 2014). För att embryot ska utvecklas krävs att gaser (som syre och koldioxid), vatten och kalcium tillförs från den dräktiga honan (Blackburn & Sidor 2014). Behovet av gasutbyte mellan moder och foster kräver en evolutionär förlust av äggskal (Blackburn & Sidor 2014). Näringsstillförsel kan ske på olika sätt: lecithotrophy innebär

att de embryonala näringsämnen härrör från en gul kropp som innehåller lipider, proteiner och kolhydrater. Placentotrophy innebär att näringsämnen tillhandahålls av placentan, dvs. moderkakan (Blackburn & Sidor 2014). Det verkar osannolikt att lecithotrophy skulle kunna ge upphov till så stora foster som observerats hos många marina reptiler (Blackburn & Sidor 2014). Även om det inte finns några direkta bevis för placentotrophy hos fisködlor är placentotrophy troligt hos denna grupp baserat på embryonas storlek i senare utvecklingsstadier (Blackburn & Sidor 2014).

Ichthyosauriefossil med tillhörande embryon finns dokumenterade hos ett flertal släkten. Från de flesta av dessa har dock endast något enstaka fynd hittats. Undantaget är *Stenopterygius* där en större mängd fossil innehållande embryon gjorts. Undersökning av embryonala *Stenopterygius* i tidiga utvecklingsstadier har visat att skallen och det övriga skelettet var av ungefär samma längd (Maxwell & Caldwell 2003). När embryot var extremt litet bestod skelettet främst av brosk och ryggraden var då så pass elastisk att embryot kunde inta en ihoprullad position (Deeming et al. 1993; Maxwell & Caldwell 2003). Allteftersom kotkropparna i ryggraden förstörades och förbenades under ontogenin blev ryggraden allt stelare. Till slut kunde embryot inte längre vara kvar i sin böjda position utan rätade ut sig i livmodern, vilket skedde mot slutet av dräktighetstiden (Maxwell & Caldwell 2003). Ichthyosauriernas stela ryggrad var till för att underlätta stjärtfenans framdrivning under simning (Maxwell & Caldwell 2003).

Ett flertal embryon och juvenila individer i olika utvecklingsstadier är kända från *Stenopterygius* vilket möjliggör en undersökning av tillväxtmönster och allometrisk förändringar under djurens tidiga ontogeni. Hos dokumenterade embryon i tidiga utvecklingsstadier har två av benen i bäckenet, dvs. blygdbenet och tarmbenet, ännu inte smält samman, vilket sker senare under fosterutvecklingen (Caldwell 1997). Ett annat kännetecken hos embryon är att de har böjliga element till följd av en ofullständig kortikal benbildning (Kear & Zammit 2014). Kortikalt ben är den hårdaste delen av benet som bildas sent under den embryonala ontogenin (Moore 1992). I senare ontogenetiska stadier har benbildningen blivit mer fullständig vilket framgår av att kotbågen förbenats (Caldwell 1997). Kotbågen är den struktur som ligger på ovensidan av kotkroppen och innesluter ryggmärgen. Den skyddar nerverna som går genom ryggmärgskanalen (Moore 1992). Delar av bäcken- och skuldergördeln börjar förbenas innan extremiteterna, och skuldergördeln börjar i sin tur benbildningen tidigare än bäcken-gördeln (Caldwell 1997). Benbildningen i extremiteterna börjar med överarmsbenet och lårbenet och fortsätter med de mer distala (avlägsna) elementen som vanligen består av fem fingrar och fyra tår. Förbening sker snabbast i det andra och tredje fingret medan benbildningen i det femte fingret och fjärde tån sker sist (Caldwell 1997).

Post-triassiska fisködlor som *Stenopterygius* var

snabbväxande och saknade tillväxtlinjer, så kallade 'lines of arrested growth' (LAGs), medan ben från den triassiska *Mixosaurus* uppvisar sådana. LAGs är linjer i skelettet som likt trädens årsringar tillkommer på årsbasis. Dessa visar ökad bendensitet under den del av året då ingen eller ringa bentillväxt sker och används för åldersbestämning (Kolb et al. 2011). Till exempel visar närvaron av en årsring hos en fisködlas beskriven av Kolb et al. (2011) att fisködlan var på sitt andra levnadsår. En benhistologisk undersökning av en ontogenetisk serie av *Mixosaurus* visade att LAGs fanns närvarande i bl.a. lårbenen, överarmsbenen och vadbenen (Kolb et al. 2011).

Allometrisk tillväxt under ontogenin har undersökts hos tre arter tillhörande släktena *Ichthyosaurus* och *Stenopterygius* (McGowan 1973). Tillväxten hos enskilda kroppsdelar jämfört med den totala kroppsstorleken kan vara isometrisk eller allometrisk. Isometrisk tillväxt innebär att alla kroppsdelar växer i samma hastighet och vid allometrisk tillväxt växer kroppsdelarna olika fort. Negativ allometrisk tillväxt av huvudet är exempelvis vanlig hos de flesta ryggradsdjur och innebär att huvudet är oproportionerligt stort i förhållande till kroppen under tidiga delar av utvecklingen (McGowan 1973).

McGowans (1973) undersökning visar att tillväxten hos elementen inuti skallen mestadels var isometrisk hos alla tre undersökta arter (*Ichthyosaurus communis*, *Ichthyosaurus breviceps* och *Stenopterygius quadriscissus*) och att den relativa längden på käkarna förblev konstant under hela livstiden. Allometrisk tillväxt skedde i överkäken och det finns indikationer på att tillväxten var positiv hos *S. quadriscissus* och negativ hos *I. breviceps*. Ögonhålans tillväxt var isometrisk för *S. quadriscissus* och *I. communis*, och positivt allometrisk för *I. breviceps* (McGowan 1973). Tillväxten av skelettets näsöppningar hade en positiv allometri hos alla tre arter, medan huvudets tillväxt var negativ i förhållande till kroppen (McGowan 1973). Hos däggdjur är huvudets negativa allometri troligtvis korrelerad med en mycket snabb tillväxt av hjärnan under fosterlivet. Hos ichtyosaurier, där cirka 70 % av skallens längd upptas av tandbärande element, är den negativa allometriska tillväxten sannolikt ett resultat av att unga individer krävde mer mat än vuxna djur (McGowan 1973).

De främre extremiteternas tillväxt var i stort sätt isometrisk hos samtliga tre arter. Stjärtfenans area relativt till kroppslängden ökade hos *S. quadriscissus* (McGowan 1973). Det finns även belägg för att vinkeln hos svansen ökade, vilket kan återspegla en större flexibilitet hos yngre individer (McGowan 1973). Ryggfenan behöll samma generella form under ontogenin, men precis som med stjärtfenan ökade den relativa arean med kroppsstorleken. Ryggfenan tjänade som stabilisering under simning och således är den negativa allometrin ett svar på behovet att upprätthålla hydrodynamisk stabilitet under ontogenin (McGowan 1973).

*Stenopterygius* genomgick tandreduktion under

ontogenin, vilket berodde på flera faktorer som negativ allometrisk tillväxt hos tänderna, ontogenetiska förändringar i tillväxttakten och ett tidigt åldrande av tandanlagen (Dick & Maxwell 2015). Reduktionen gällde både storleken och antalet tänder, vilket innebar att juveniler hade både fler och större tänder än vuxna djur (Dick & Maxwell 2015). Tänderna hos vuxna *Stenopterygius* var relativt enkla: korta, koniska och homogena genom hela tandarkaden. Jämfört med närbesläktade släkten hade *Stenopterygius* relativt små tänder (Dick & Maxwell 2015). En del individer fick så pass reducerade tänder under ontogenin att de som vuxna ansågs funktionellt tandlösa (Dick & Maxwell 2015). *Stenopterygius* har beskrivits som ett rovdjur som krossade sina byten (främst fisk och bläckfisk) genom en snabb stängning utav käkarna. Kraften hos käkarna var troligtvis tillräcklig för att döda bytet, varför de klarade sig bra trots reducerade tänder. Detta kan vara en möjlig förklaring till varför tandreduktionen hos *Stenopterygius* fick fäste (Dick & Maxwell 2015).

Juvenila fisködlor hade troligtvis precociala vanor vilket innebär att de var kapabla att fånga sina byten själva direkt efter födseln (Kear & Zammit 2014). Undersökningar av maginnehållet hos *Stenopterygius* har visat att ungarna främst åt fisk från fiskfamiljen Pachycormidae och släktet *Dapedium* (Dick et al. 2016). Senare skedde ett dietskifte och fullvuxna individer hade en diet som nästan enbart bestod av bläckfisk (Dick et al. 2016).

Kullstorleken hos ichtyosaurier har rapporterats ett flertal gånger och varierar från en till 11 ungar per kull (Kear et al. 2003). Kullstorleken är inte relaterad till de vuxna djurens kroppsstorlek (Deeming et al. 1993). Det har föreslagits av Deeming et al (1993) att *Stenopterygius* vanligtvis fick en till två ungar åt gången, medan Caldwell (1997) rapporterade kullstorlekar på två respektive fyra ungar hos *Stenopterygius*. Av de 45 individer med embryon tillhörande *Stenopterygius* som beskrevs av Bötcher (1990) var 20 exemplar enbart associerade med ett embryo och nio exemplar med tvillingar.

Eftersom embryon ofta hittades i olika regioner av den vuxnas kropp föreslog Bötcher (1990) att ichtyosaurier hade parade livmodrar. Troligtvis producerade varje livmoder ett embryo åt gången (Deeming et al. 1993). En liten kullstorlek tyder på levandefödsel eftersom produktionen av en eller två välutvecklade ungar begränsar kullstorleken (Deeming et al. 1993). Ett fåtal ungar per kull skulle kunna antyda en K-selektiv reproduktionsstrategi, vilket innebär däggdjursliknande sociala beteenden, stabila gruppstrukturer och föräldraomsorg, som liknar den hos andra marina amnioter, som exempelvis valar och svanödlor (Kear & Zammit 2014).

Det finns data som tyder på att ichtyosaurierna levde i stim innehållande individer tillhörande olika åldersgrupper. Hypotesen grundas på ett fynd av stora grupper med ichtyosaurier som dött samtidigt i en turbiditstorm (Stinnesbeck et al. 2014). Skeletten lig-

ger bevarade i turbiditlager några få meter från varandra, och tillhör allt ifrån små till vuxna individer. Förekomsten av dräktiga honor, nyfödda, ungar och vuxna fisködlor, liksom samexistensen av fyra olika arter, tyder på att miljön måste ha varit mycket gynnsam när det gäller såväl tillgång på föda och möjlighet till reproduktion (Stinnesbeck et al. 2014). Djuphavsmiljön var troligtvis föremål för säsongsbundna kallvattenuppvällningar vilket gav en produktiv näringskedja bestående av bland annat fisk och bläckfisk (Stinnesbeck et al. 2014). Den stora förekomsten av juveniler kan tyda på att miljön var gynnsam för reproduktiv aktivitet av den sort som bland annat har observerats hos valar och andra marina däggdjur (Stinnesbeck et al. 2014).

När ett stort antal embryon hittas associerade med en enstaka fullvuxen ichthyosaurie representerar dessa troligtvis ovanliga fall av multipel befruktning (Deeming et al. 1993). De flertaliga embryona har troligen varit en bidragande orsak till honans död (Deeming et al. 1993).

*Stenopterygius* har hittats innehållande flera embryon i olika storlekar. Det har föreslagits att de minsta individerna dött i ett tidigt skede och sedan hållits kvar i livmodern medan deras syskon fortsatte att utvecklas (Böttcher 1990). En annan förklaring kan vara någon form av fördröjd implantation av embryon, liknande den hos kängurur där upp till tre foster i olika stadier kan utvecklas samtidigt (Deeming et al. 1993).

De minsta fisködleembryon som hittats är från yngre krita och tillhör släktet *Ophthalmosaurus* (Maxwell & Caldwell 2003). Fostren representerar den tidigaste kända delen av fisködlornas embryonala utveckling (Maxwell & Caldwell 2003). De två embryona är bevarade i kroppshålan hos en vuxen hona och är orienterade parallellt med dess ryggrad. Kotkropparna är endast delvis förbenade och skallbenets orientering tyder på att embryona har varit böjda (Maxwell & Caldwell 2003). Skallen hos det ena embryot mättes till 4,2 cm (Maxwell & Caldwell 2003), vilket är oproportionerligt stort i förhållande till kroppslängden. Den lilla storleken, deras placering i förhållande till det vuxna djurets ryggrad och de embryonala egenskaperna (oproportionerligt stor skalle samt delvis förbenade kotkroppar) stärker hypotesen att det är riktiga embryon och inte maginnehåll (Maxwell & Caldwell 2003). I andra studier har dräktiga *Ophthalmosaurier* uppskattats vara mellan 2 och 2,5 meter långa, vilket överensstämmer med storleken hos en dräktig *Stenopterygius*. Nyfödda *Ophthalmosaurier* borde således storleksmässigt överensstämma med nyfödda *Stenopterygius* (Maxwell & Caldwell 2003). Vid födsel var individer tillhörande *Stenopterygius* mellan 60 och 75 cm långa (Deeming et al. 1993).

Ett ovanligt fynd av ett embryo tillhörande arten *Ophthalmosaurus natans* har hittats i form av maginnehåll hos en svanödlas (plesiosaurie) (O'keefe et al. 2009). Fyndet är från övre jura och består av kotkroppar, en fragmenterad tandrad och en partiell del av ett skulderblad. Kotkropparnas diameter är runt en cm, att

jämföra med vuxna *Ophthalmosaurus natans* vars kotkroppar är cirka 10 cm i diameter. Tandradfragmentet är totalt cirka sju mm långt, och alveoler (dvs. öppningar i käkbenet) från minst fyra tänder förekommer i mikrometerskala. Öppningen för ryggsträngen är i stort sett osluten, vilket i kombination med den lilla storleken och den extremt dåliga förbeningen tyder på att det är ett embryo och inte en nyfödd individ (O'keefe et al. 2009). Utdrivning av embryon från döda eller döende individer har observerats hos andra ichthyosaurier, så troligtvis är det ett embryokadaver plesiosaurien ätit (O'keefe et al. 2009). Skulderbladet är kraftigt urlakat vilket tyder på att embryot påverkats av magsafter (O'keefe et al. 2009).

## 5 Resultat

### Mätvärden hos det vuxna fisködlefossil

Hos fossil av den vuxna fisködlan (Fig. 2) mättes den bevarade kroppslängden, exklusive den främre delen av skallen och svansen/stjärtfenan, till ungefär 80 cm. En bedömning av djurets kroppslängd (från nos - till svanstipp) har gjorts efter jämförande studier med mer kompletta exemplar (Sander 2000; Motani 2014) och denna uppskattas till ca 165 cm. Fossilens kroppsdelar har identifierats med hjälp av ett *Stenopterygius*-exemplar beskrivet av Insacco et al. (2014). Mätvärden för enskilda skelettdelar presenteras i Tabell 1.

Tabell 1. Mätvärden hos enskilda skelettelement hos fossil tillhörande *Stenopterygius quadriscissus*

Kroppsdel	Längd	Bredd
Skulderblad	7 cm	3 cm
Nyckelben	8 cm	1 cm
Överarmsben	4 cm	4 cm
Lårben	2 cm	1 cm
Kotkroppar	3 cm	3 cm

### Beskrivning av det möjliga embryot

Inom ett litet område (ca 8 x 5 cm) i det vuxna djurets kroppshåla påträffades ett antal skelettelement tillhörande en eller flera betydligt mindre individer (Figs. 2, 3). Benen identifierades som kotkroppar, tänder, ett skulderblad samt ett nyckelben (Fig. 3). Skelettdelarna är belägna parallellt med det vuxna djurets ryggrad, ovanför bukrevbenen i den mellersta till bakre delen av kroppshålan (Fig. 2).

Ett tiotal krossade kotkroppar och 3 intakta kotor med ihåliga centra observerades (Fig. 3A, D, E, F). De intakta kotkropparna mätte ca 2,5 mm i diameter. En av de intakta kotorna inkluderade symmetriska kotutskott (Fig. 3I), något som de andra tycks sakna.

En till synes intakt och välbevarad tandkrona uppmättes till 1 mm i höjd och 0,4 mm i bredd. Tandens ligger intill två andra tandelement som är mer fragmentariska (Fig. 3G). Den intakta tanden är pilspetsformad med en något rundad spets och dess yta är fint

strierad (Fig. 3G). För en storleksjämförelse har mätvärden tagits från en tand tillhörande ett dokumenterat *Stenopterygius*-foster. Tandens har en längd på 1,09 mm och en bredd på 0,47 mm (Dick et al. 2016).

En fjärde tand med en form som är annorlunda än de övriga observeras också. Denna tand är rundad i ena änden, något som ger den ett något svampformat utseende. Vidare har tanden två asymmetriska utskott (Fig. 3H). Ett avlångt, ca 6 mm långt ben, är ca 2 mm brett i ena änden, men smalnar sedan av till en bredd av ca 1 mm i andra änden (Fig. 3B). Likheter finns med ett ben som identifierats som ett skulderblad hos

det vuxna djuret och proportionerna på dessa element överensstämmer väl. Vidare iaktogs två avlånga ben som båda var cirka 3 mm långa (Fig. 3F). Det ena elementet liknar det ben som identifierats som ett nyckelben hos det vuxna exemplaret, då båda benen är långsmala och utrustade med en kulformad ände som är ungefär dubbelt så bred som elementen i övrigt. Slutligen observerades två ben som inte kunde identifieras: ett avlångt ben med en längd på cirka 5 mm och ett mer kantigt element med ihåligt centrum (Fig. 3C). Ingen av skelettdelarna visade några tecken på frätskador.

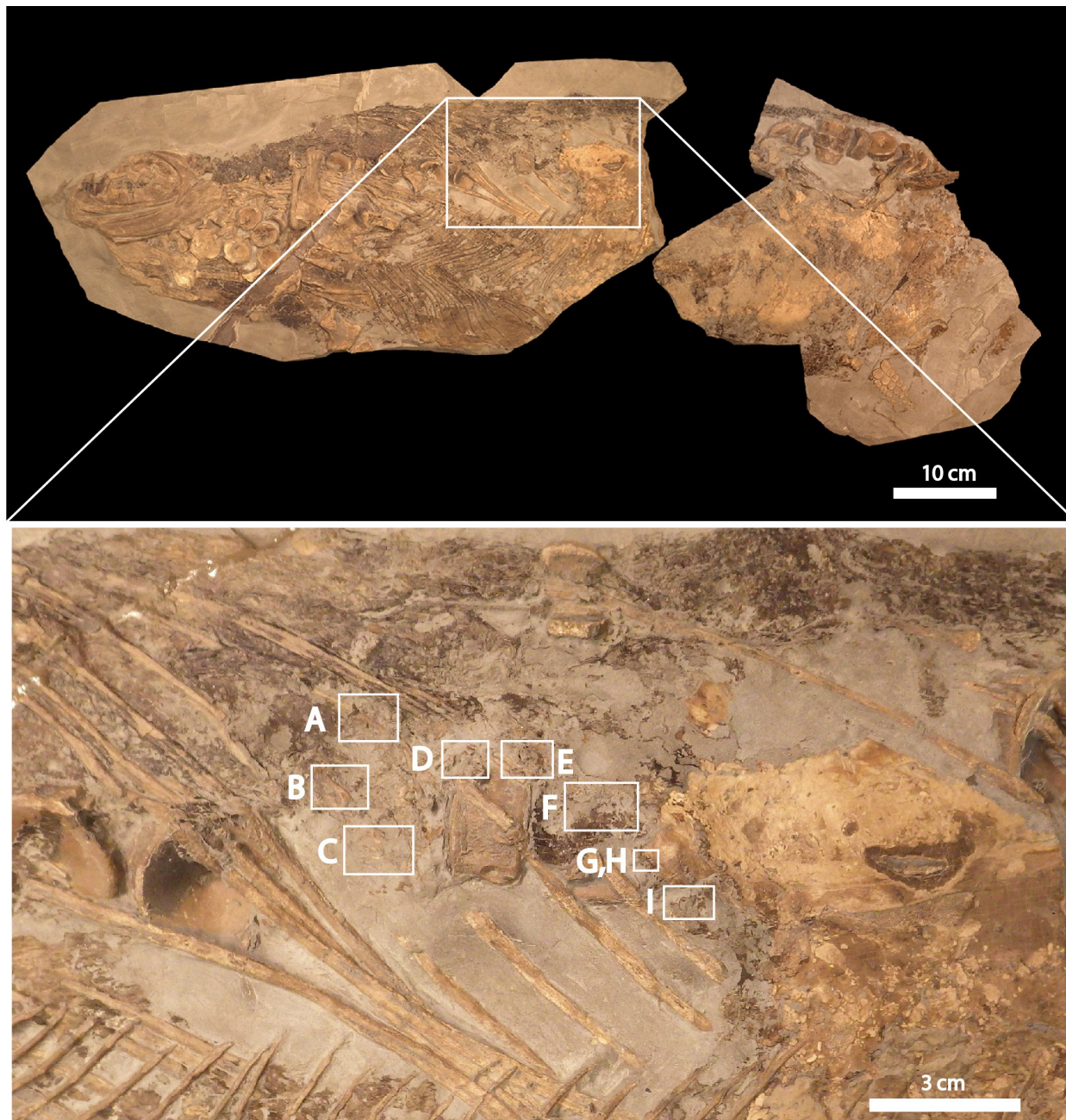


Fig. 2. Den övre bilden visar det undersökta fossilet tillhörande arten *Stenopterygius quadriscissus* från Holzmaden, Tyskland. Det markerade området visar vart skelettdelarna tillhörande det möjliga embryot hittades. Den undre bilden visar en förstoring av området med det möjliga embryot, och områdena markerade med A-I visar mer exakt vart de enskilda skelettdelarna var belägna (Se fig. 3 för närbilder av skelettdelarna).



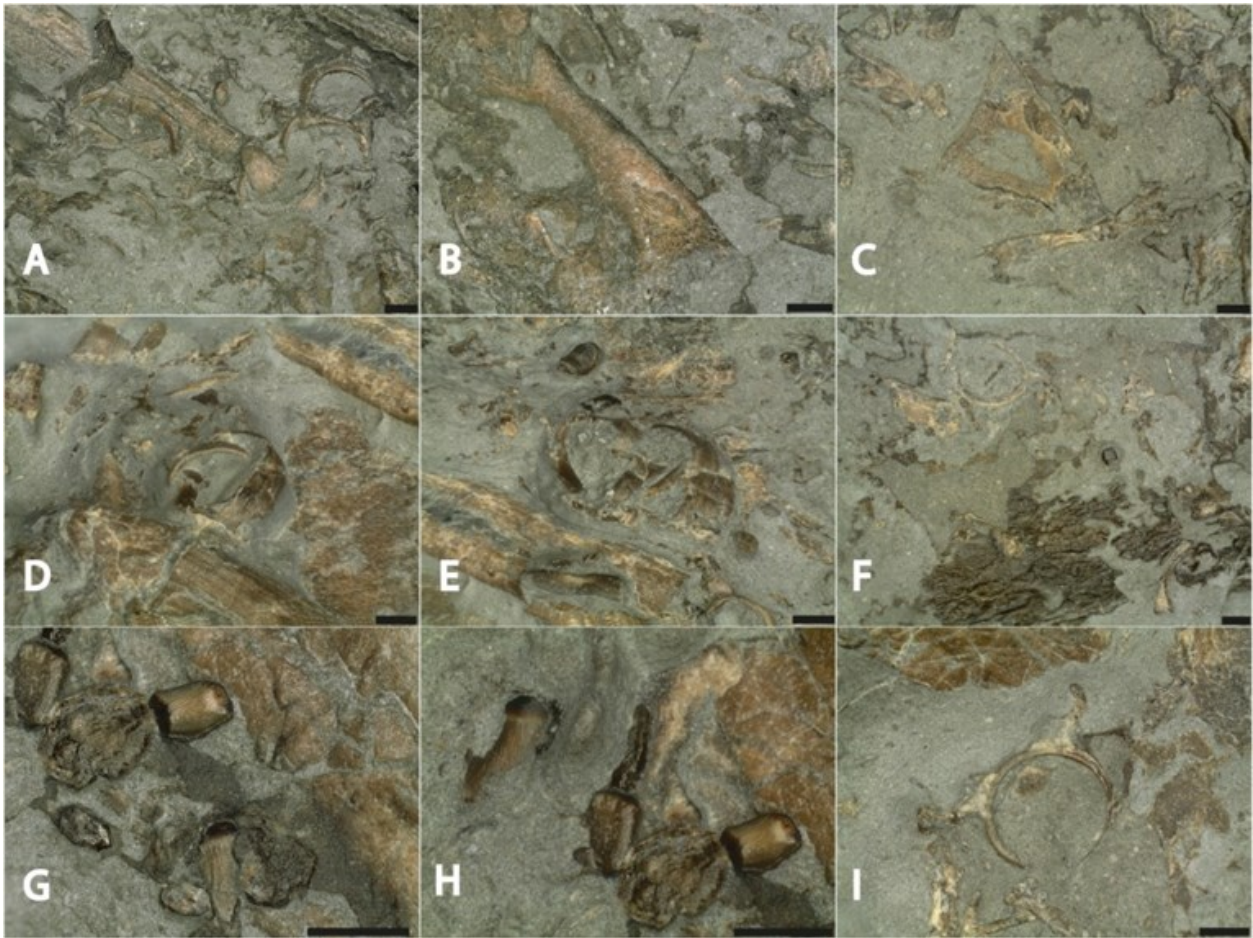


Fig. 3. Närbilder av skelettelementen som påträffades inuti kroppshålan hos den fossila fisködlan. Skala: 1 mm.

A. krossade kotkroppar. B. ett möjligt skulderblad. C. två oidentifierade ben. D. krossade kotkroppar.

E. krossade kotkroppar. F. en kotkropp (högst upp i bilden) och ett möjligt nyckelben (i mitten av bilden).

G. tre isolerade tandkronor, varav tandkronan längst ned i bilden är intakt. H. en möjlig tand med en form som är annorlunda än de övriga (till vänster).

## 6 Diskussion

Skelettelementen som anträffades i kroppshålan hos den studerade fisködlan tolkas som ett embryo i ett tidigt utvecklingsstadium. Liten storlek och endast delvis förbenade kotkroppar tyder på ett embryonalt stadium (McGowan 1997; Maxwell & Caldwell 2003). En kotkropp består av en spongiös kärna omgiven av mer kompakt benvävnad. Förbening av den mellersta delen av kotkroppen sker under den senare delen av ontogenin och består dessförinnan av brosk som inte alltid bevaras (Moore 1992).

Avsaknad av syraetsning från magsafter på ben och tänder brukar ses som en indikation på att fossila lämningar är rester av embryon och inte maginnehåll (Maxwell & Caldwell 2003; Motani et al. 2014). De undersökta tänderna och benen hos det möjliga embryot ser inte ut att vara etsade av magsyra och saknar således spår av att ha gått igenom matsmältningsskanalen. Om embryot i fråga hade blivit uppätet borde åtminstone tänderna, som var oskyddade av kött och hud, uppvisa spår efter syraangrepp.

Kotkropparna överensstämmer storleks- och utse-

endemässigt med dokumenterade kotkroppar tillhörande embryonala *Stenopterygius* (se Caldwell 1997). De är ringformade med ett ihåligt centrum och mäter ca 2,5 mm i diameter. Det förmodade skulderbladet överensstämmer till form och storlek med ett embryonalt skulderblad i ett tidigt utvecklingsstadium beskrivet av Caldwell (1997). Det ena avlånga benet (Fig. 3F) kan möjligen vara ett nyckelben då det finns likheter med detta element (se Caldwell 1997).

Tänderna hos *Stenopterygius* beskrivs som enkla, korta och koniska (Dick et al. 2016), vilket i stort stämmer in på den intakta tanden (Fig. 3G). Storleksmässigt överensstämmer tanden med en embryonal tand från *Stenopterygius* beskriven av Dick et al. (2016). Brist på publicerade närbilder av embryonala *Stenopterygius*-tänder försvårar dock identifieringen och det går inte att med säkerhet fastställa att tanden faktiskt tillhört ett *Stenopterygius*-foster.

Att embryot tolkas vara i ett tidigt utvecklingsstadium baseras på den ringa storleken hos skelettdelarna och på de endast delvis förbenade kotkropparna. Storleken på skelettelementen är förenlig med storleken på

skelettdelar hos beskrivna embryon i tidiga utvecklingsstadier (Caldwell 1997; Maxwell & Caldwell 2003).

Det finns för få bevarade skelettdelar för att kroppslängden hos embryot ska kunna mätas, men jämförelser kan göras med mer kompletta embryon. Kotkropparnas storlek överensstämmer med ett embryo i tidigt utvecklingsstadium tillhörande *Ophthalmosaurus* (Maxwell & Caldwell 2003). *Ophthalmosaurus* och *Stenopterygius* var av ungefär samma storlek som vuxna och släktena är därmed jämförbara. Maxwell & Caldwell (2003) uppskattade kroppslängden hos en embryonal *Ophthalmosaurus* till 8,4 cm. Uppskattningen är baserad på skallens längd (4,2 cm) och det faktum att skallen och resten av kroppen brukar vara ungefär samma storlek hos embryon i tidiga utvecklingsstadier (Maxwell & Caldwell 2003). Med avseende på kotkropparnas storlek kan det aktuella embryot tänkas vara i liknande storlek som det dokumenterade *Ophthalmosaurus*-embryot (Maxwell & Caldwell 2003) dvs. ca 8 cm långt. Detta verkar rimligt med tanke på att skelettdelarna hittades inom ett område på cirka 8 x 5 centimeter. Ett embryo med en kroppslängd på ca 8 cm tolkas vara i ett tidigt utvecklingsstadium jämfört med en nyfödd *Stenopterygius* på 60 till 75 cm.

Det går inte helt att utesluta att den lilla individen tillhör fisködlans maginnehåll. Hos en av de bevarade kotkropparna syns symmetriska kotutskott (Fig. 3I), vilket inte noteras hos de övriga kotkropparna. Kotutskotten hos *Stenopterygius* kotkroppar förbenas mycket sent i ontogenin och ser dessutom annorlunda ut, vilket indikerar att kotkropparna skulle kunna tillhöra ett annat djur än en fisködlan. Fynd av en tand med annorlunda form (Fig. 3H) som inte heller stämmer överens med *Stenopterygius*, talar också för att den skulle kunna tillhöra ett annat djur.

Möjligheten att det skulle kunna vara ett utstött embryo från en annan ichthyosaurie verkar däremot liten med tanke på att det enbart har rapporterats ett fall där ichthyosaurier bevisligen ätit uppvarandra (Deeming et al. 1993). Därmed är det mera troligt att skelettelementen tillhört något annat djur som fisködlan ätit. Det vanligast förekommande maginnehållet hos vuxna *Stenopterygius* är bläckfisk (Dick et al. 2016). Även små mängder fiskrester från familjen Pachycormidae har hittats i anslutning till fisködlafossil (Massare & Young 2005), och hos juvenila *Stenopterygius* har fisksläktet *Dapedium* identifierats i fossilt maginnehåll (Dick et al. 2016). Mot bakgrund av tidigare dokumenterade maginnehåll (Massare & Young 2005; Dick et al. 2016) är det mest troligt att anta att kotkroppen och tanden skulle tillhöra en fisk.

Tanden med annorlunda form jämfördes med fossil från fiskfamiljen Pachycormidae (Mainwarings 1978; Kear 2007; Friedman 2012; Gouiric-Cavalli & Cione 2015) och fisksläktet *Dapedium* (Smithwick 2015). Ingen av fisktänderna hade någon likhet med fyndet i fisködlan.

En kota med utskott som överensstämmer med kotkroppen som hittades inuti fisködlan har inte hittats

i litteraturen, och det har därmed inte gått att belägga vilket djur kotan kommer ifrån. Möjligheten finns därför att Pachycormidae eller *Dapedium* hade kotkroppar med utskott som motsvarar fyndet i fisködlan.

Ytan hos de avvikande fynden (kotkroppen och tanden) visar dock inga tecken på syraetsning från magsafter, vilket talar emot att de skulle tillhöra maginnehållet. Möjligheten finns dock att fisködlan åt precis innan den dog vilket i så fall skulle kunna förklara avsaknaden av etsning.

Samtliga skelettelement är belägna inom ett begränsat område i kroppshålan hos det vuxna djuret (Fig. 2). Placeringen i buken kan jämföras med var andra fisködleembryon hittats. Enligt Caldwell & Maxwell (2003) brukar fyndens placering relativt ryggraden indikera om det är embryo eller maginnehåll. Dokumenterade embryon har hittats belägna parallellt med honans ryggrad, precis under kotpelaren (Johnsson 1977; Maxwell & Caldwell 2003) och ganska långt bak i kroppen, nära bäckenet (Lomax och Massare 2012). Som jämförelse kan nämnas att rapporterat maginnehåll hos ichthyosaurier hittats långt fram i buken, nära skuldergördeln (Massare & Young 2005), samt i den främre delen av bröstkorgen (Druckenmiller et al. 2014).

Hos en dräktig ichthyosauriehona med ett välutvecklat embryo som troligtvis var nära att födas hittades även bevarat maginnehåll (Kear et al. 2003), vilket möjliggör en mer direkt jämförelse avseende placeringen av embryot i förhållande till maginnehållet. Embryot hittades i slutet av den vuxna individens kroppshåla medan maginnehållet var lokaliserat i främre delen av bröstkorgen, i närheten av skuldergördeln (Kear et al. 2003).

## 7 Slutsatser

Sammantaget tyder det mesta på att fyndet i fisködlan är ett embryo i ett tidigt utvecklingsstadium. Det som talar emot detta är kotan med symmetriska utskott och tanden med annorlunda form, vilka inte överensstämmer med embryonala *Stenopterygius*. En förklaring skulle kunna vara att de avvikande fynden utgör maginnehåll hos fisködlan. Placeringen långt bak i buken talar emot att det är maginnehåll, men hänsyn måste dock tas till att skelettdelarna kan ha flyttat på sig efter det att djuret dött och börjat brytas ner. Eftersom ryggraden hos fossilet har kollapsat kan man inte med säkerhet säga exakt var i kroppen embryot befann sig då honan fortfarande levde. Tolkningar kan enbart göras utifrån skelettdelarnas nuvarande position. Närvaron av kotkroppen med utskott och tanden med annorlunda form gör att det inte går att utesluta att fyndet består av både ett embryo och av maginnehåll. Om fisködlan åt precis innan den dog kan det i sin tur förklara avsaknaden av syraetsning från magsafter på skelettdelarna.

## 8 Tack

Jag vill tacka min handledare Johan Lindgren på geologiska institutionen, Lunds universitet för utmärkt handledning och diskussion under arbetets gång.

## 9 Referenser

- Blackburn, D.G., Sidor, C.A., 2014: Evolution of viviparous reproduction in Paleozoic and Mesozoic reptiles: *Int. J. Dev. Biol.* 58: 935-948 (2014). doi: 10.1387/ijdb.150087db
- Böttcher, R. 1990: Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungs-Biologie der Ichthyosaurier (Reptilia): *Stuttgarter Beitr. Naturk., B*, 164, 1-51.
- Caldwell, M. W., 1997: Limb ossification patterns of the ichthyosaur *Stenopterygius*, and a discussion of the proximal tarsal row of ichthyosaurs and other neodiapsid reptiles: *Zoological Journal of the Linnean Society* 120, 1-25.
- Deeming, D. C., Halstead, L. B., Manabe, M. & Unwin, D. M., 1993: An ichthyosaur embryo from the Lower Lias (Jurassic: Hettangian) of Somerset, England, with comments on the reproductive biology of ichthyosaurs: *Modern Geology* 18, 423-442.
- Dick, D.G., Iwert, G.S. & Maxwell, E.E., 2016: Trophic niche ontogeny and paleoecology of early toarcian *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria): *Paleontology* 59, 423-431. Doi:10.1111/pala.12232.
- Druckenmiller, P. S., Kelley, N., Whalen, M. T., McRoberts, C. & Carter, J. G., 2014: An Upper Triassic (Norian) ichthyosaur (Reptilia, Ichthyopterygia) from northern Alaska and dietary insight based on gut contents: *Journal of Vertebrate Paleontology* 34, 1460-1465. doi: 10.1080/02724634.2014.866573
- Friedman, M., 2012: Parallel evolutionary trajectories underlie the origin of giant suspension-feeding whales and bony fishes: *Proc. R. Soc. B* (2012) 279, 944-951. Doi:10.1098/rspb.2011.1381
- Gouiric-Cavalli, S., Cione, A.L., 2015: *Notodectes* is the first endemic pachycormiform genus (Osteichthyes, Actinopterygii, Pachycormiformes) in the Southern Hemisphere: *Journal of Vertebrate Paleontology* 35:4, e933738. DOI: 10.1080/02724634.2014.933738
- Insacco, G., Chiarenza, A.A., Cau, A. 2014: *Temnodontosaurus* and *Stenopterygius* (Diapsida: Ichthyosauria) specimens in the Comiso Natural History Museum (Sicily, Italy): *NATURA RERUM* 01/2014; 3(1): 812-824.
- Johnson, R., 1977: Size independent criteria for estimating relative age and relationship among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia: Ichthyosauria): *Canadian Journal of Earth Sciences* 14, 1916-1924. doi: 10.1139/e77-162
- Kear, B. P., Boles, W. E. & Smith, E. T., 2003: Unusual gut contents in a Cretaceous ichthyosaur: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270, S206-S208. doi: 10.1098/rsbl.2003.0050
- Kear, B. P., 2007: First record of a pachycormid fish (Actinopterygii: Pachycormiformes) from the Lower Cretaceous of Australia: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27:4, 1033-1038. doi: 10.1671/0272-4634(2007)27
- Kear, B. P. & Zammit, M., 2014: In utero foetal remains of the Cretaceous ichthyosaurian *Platypterygius*: ontogenetic implications for character state efficacy: *Geological Magazine* 151, 71-86. doi: 10.1017/s0016756813000113
- Kelley, N. P., Motani, R., Embree, P. & Orchard, M. J., 2016: A new Lower Triassic ichthyopterygian assemblage from Fossil Hill, Nevada: *PeerJ* 4. doi: 10.7717/peerj.1626
- Kolb, C., Sanchez-Villagra, M. R. & Scheyer, T. M., 2011: The palaeohistology of the basal ichthyosaur *Mixosaurus* Baur, 1887 (Ichthyopterygia, Mixosauridae) from the Middle Triassic; palaeobiological implications: *Comptes Rendus Palevol* 10, 403-411. doi: 10.1016/j.crpv.2010.10.008
- Lomax, D. R. & Massare, J. A., 2012: The first reported *Leptonectes* (Reptilia: Ichthyosauria) with associated embryos, from Somerset, England: *Paludicola* 8, 263-276.
- Mainwaring, A.J., 1978: Anatomical and systematic review of the Pachycormidae, a family of mesozoic fossil fishes. Ph. D. thesis. Westfield College, University of London, London, Great Britain. 161 s.
- Massare, J. A. & Young, H. A., 2005: Gastric contents of an Ichthyosaur from the Sundance Formation (Jurassic) of central Wyoming: *Paludicola* 5, 20-27.
- Maxwell, E. E. & Caldwell, M. W., 2003: First record of live birth in Cretaceous ichthyosaurs: closing an 80 million year gap: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270, S104-S107. doi: 10.1098/rsbl.2003.0029
- McGowan, C., 1973: Differential growth in three ichthyosaurs: *Ichthyosaurus communis*, I. *brevliceps*, and *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia, Ichthyosauria): *Life Sci Contr R Ont Mus No.* 93, 1-21.
- Motani, R., 2005: Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 33, 395-420. doi: 10.1146/annurev.earth.33.092203.122707
- Motani, R., 2009: The evolution of marine reptiles: *Evolution Education and Outreach* 2, 224-235.

- Motani, R., 2010: Warm-Blooded "Sea Dragons"?: *Science* 328, 1361-1362. doi: 10.1126/science.1191409
- Motani, R., Jiang, D.-Y., Tintori, A., Rieppel, O. & Chen, G.-B., 2014: Terrestrial Origin of Viviparity in Mesozoic Marine Reptiles Indicated by Early Triassic Embryonic Fossils: *Plos One* 9. doi: 10.1371/journal.pone.008864
- Motani, R., Jiang, D.-Y., Tintori, A., Rieppel, O. & Chen, G.-B., 2014: Terrestrial Origin of Viviparity in Mesozoic Marine Reptiles Indicated by Early Triassic Embryonic Fossils: *Plos One* 9. doi: 10.1371/journal.pone.0088640
- Moore, K. L., 1992: *Clinical oriented anatomy*. Williams & Williams, Baltimore. 917 s.
- O'keefe, F. R. & Chiappe, L. M., 2011: Viviparity and K-Selected Life History in a Mesozoic Marine Plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia): *Science* 333, 870-873. doi: 10.1126/science.1205689
- O'keefe, F. R., Street, H. P., Cavigelli, J. P., Socha, J. J. & O'keefe, R. D., 2009: A Plesiosaur containing an ichthyosaur embryo as stomach contents from the Sundance formation of the Bighorn basin, Wyoming: *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, 1306-1310.
- Reisdorf, A. G., Andersson, G. S., Bell, L. S., Klug, C., Schmid-Röhl, A., Röhl, H.-J., Jung, M., Wuttke, M., Maisch, M. W., Benecke, M., Wyler, D., Bux, R., Fornaro, P., Wetzel, A. 2014: Reply to "Ichthyosaur embryos outside the mother body: not due to carcass explosion but to carcass implosion" by van Loon (2013): *Palaeobio Palaeoenv* 94: 487-494. doi:10.1007/s12549-014-0162-z
- Röhl, H.-J., Schmid-Röhl, A., Ochmann, W., Frimmel, A. & Schwark, L. 2001: The Posidonia Shale (Lower Toarcian) of SW-Germany: an oxygen-depleted ecosystem controlled by sea level and paleoclimate.: *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 165, 27-52. doi:10.1016/S0016-6995(02)00005-0
- Sander, P.M., 2000: Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny.: *Paläontologische Zeitschrift*, 74: 1-35. doi:10.1007/BF0298794
- Schmid-Röhl, A., Röhl, H.-J., Ochmann, W., Frimmel, A. & Schwark, L. 2002: Paleoenvironmental reconstruction of Lower Toarcian epi-continental black shales (Posidonia Shale, SW Germany): global versus regional control.: *Geobios* 35, 13-20. doi:10.1016/S0016-6995(02)00005-0
- Smithwick, FM. 2015: Feeding ecology of the deep-bodied fish *Dapedium* (Actinopterygii, Neopterygii) from the sinemurian of Dorset, England. *Paleontology*, Vol. 58, Part 2, 2015, pp. 293-311. doi:10.1111/pala.12145
- Stinnesbeck, W., Frey, E., Rivas, L., Perez, J. P., Leppe, M., Soto, C. S. & Lobos, P. Z., 2014: A Lower Cretaceous ichthyosaur graveyard in deep marine slope channel deposits at Torres del Paine National Park, southern Chile: *Geological Society of America Bulletin* 126, 1317-1339. doi: 10.1130/b30964.1



**Tidigare skrifter i serien  
”Examensarbeten i Geologi vid Lunds  
universitet”:**

419. Balija, Fisnik, 2014: Radon ett samhällsproblem - En litteraturstudie om geologiskt sammanhang, hälsoeffekter och möjliga lösningar. (15 hp)
420. Andersson, Sandra, 2014: Undersökning av kalciumkarbonatförekomsten i infiltrationsområdet i Sydvattens vattenverk, Vombverket. (15 hp)
421. Martin, Ellinor, 2014: Chrome spinel grains from the Komstad Limestone Formation, Killeröd, southern Sweden: A high-resolution study of an increased meteorite flux in the Middle Ordovician. (45 hp)
422. Gabrielsson, Johan, 2014: A study over Mg/Ca in benthic foraminifera sampled across a large salinity gradient. (45 hp)
423. Ingvaldson, Ola, 2015: Ansvarsutredningar av tre potentiellt förorenade fastigheter i Helsingborgs stad. (15 hp)
424. Robygd, Joakim, 2015: Geochemical and palaeomagnetic characteristics of a Swedish Holocene sediment sequence from Lake Storsjön, Jämtland. (45 hp)
425. Larsson, Måns, 2015: Geofysiska undersökningsmetoder för geoenergisystem. (15 hp)
426. Hertzman, Hanna, 2015: Pharmaceuticals in groundwater - a literature review. (15 hp)
427. Thulin Olander, Henric, 2015: A contribution to the knowledge of Fårö's hydrogeology. (45 hp)
428. Peterffy, Olof, 2015: Sedimentology and carbon isotope stratigraphy of Lower-Middle Ordovician successions of Slemestad (Oslo-Asker, Norway) and Brunflo (Jämtland, Sweden). (45 hp)
429. Sjunnesson, Alexandra, 2015: Spårämnesförsök med nitrat för bedömning av spridning och uppehållstid vid återinfiltration av grundvatten. (15 hp)
430. Henaö, Victor, 2015: A palaeoenvironmental study of a peat sequence from Iles Kerguelen (49° S, Indian Ocean) for the Last Deglaciation based on pollen analysis. (45 hp)
431. Landgren, Susanne, 2015: Using calcein-filled osmotic pumps to study the calcification response of benthic foraminifera to induced hypoxia under *in situ* conditions: An experimental approach. (45 hp)
432. von Knorring, Robert, 2015: Undersökning av karstvittring inom Kristianstadsslättens NV randområde och bedömning av dess betydelse för grundvattnets sårbarhet. (30 hp)
433. Rezvani, Azadeh, 2015: Spectral Time Domain Induced Polarization - Factors Affecting Spectral Data Information Content and Applicability to Geological Characterization. (45 hp)
434. Vasilica, Alexander, 2015: Geofysisk karakterisering av de ordoviciska kalkstensenhetererna på södra Gotland. (15 hp)
435. Olsson, Sofia, 2015: Naturlig nedbrytning av klorerade lösningsmedel: en modellering i Biochlor baserat på en fallstudie. (15 hp)
436. Huitema, Moa, 2015: Inventering av föroreningar vid en brandövningsplats i Linköpings kommun. (15 hp)
437. Nordlander, Lina, 2015: Borrningsteknikens påverkan vid provtagning inför dimensionering av formationsfilter. (15 hp)
438. Fennvik, Erik, 2015: Resistivitet och IP-mätningar vid Äspö Hard Rock Laboratory. (15 hp)
439. Pettersson, Johan, 2015: Paleoekologisk undersökning av Triberga mosse, sydöstra Öland. (15 hp)
440. Larsson, Alfred, 2015: Mantelpolymer - realitet eller *ad hoc*? (15 hp)
441. Holm, Julia, 2015: Markskador inom skogsbruket - jordartens betydelse (15 hp)
442. Åkesson, Sofia, 2015: The application of resistivity and IP-measurements as investigation tools at contaminated sites - A case study from Kv Renen 13, Varberg, SW Sweden. (45 hp)
443. Lönsjö, Emma, 2015: Utbredningen av PFOS i Sverige och världen med fokus på grundvattnet - en litteraturstudie. (15 hp)
444. Asani, Besnik, 2015: A geophysical study of a drumlin in the Åsnen area, Småland, south Sweden. (15 hp)
445. Ohlin, Jeanette, 2015: Riskanalys över pesticidförekomst i enskilda brunnar i Sjöbo kommun. (15 hp)
446. Stevic, Marijana, 2015: Identification and environmental interpretation of microtextures on quartz grains from aeolian sediments - Brattforsheden and Vittskövle, Sweden. (15 hp)
447. Johansson, Ida, 2015: Is there an influence of solar activity on the North Atlantic Oscillation? A literature study of the forc-

- ing factors behind the North Atlantic Oscillation. (15 hp)
448. Halling, Jenny, 2015: Inventering av sprickmineraliseringar i en del av Sorgenfrei-Tornquistzonen, Dalby stenbrott, Skåne. (15 hp)
449. Nordas, Johan, 2015: A palynological study across the Ordovician Kinnekulle. (15 hp)
450. Åhlén, Alexandra, 2015: Carbonatites at the Alnö complex, Sweden and along the East African Rift: a literature review. (15 hp)
451. Andersson, Klara, 2015: Undersökning av slugtestsmetodik. (15 hp)
452. Ivarsson, Filip, 2015: Hur bildades Bushveldkomplexet? (15 hp)
453. Glommé, Alexandra, 2015:  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  in plagioclase, evidence for a crustal origin of the Hakefjorden Complex, SW Sweden. (45 hp)
454. Kullberg, Sara, 2015: Using Fe-Ti oxides and trace element analysis to determine crystallization sequence of an anorthositenorite intrusion, Älgön SW Sweden. (45 hp)
455. Gustafsson, Jon, 2015: När började plattetektoniken? Bevis för plattetektoniska processer i geologisk tid. (15 hp)
456. Bergqvist, Martina, 2015: Kan Ölands grundvatten öka vid en uppdämning av de utgrävda dikena genom strandvallarna på Ölands östkust? (15 hp)
457. Larsson, Emilie, 2015: U-Pb baddeleyite dating of intrusions in the south-easternmost Kaapvaal Craton (South Africa): revealing multiple events of dyke emplacement. (45 hp)
458. Zaman, Patrik, 2015: LiDAR mapping of presumed rock-cored drumlins in the Lake Åsnen area, Småland, South Sweden. (15 hp)
459. Aguilera Pradenas, Ariam, 2015: The formation mechanisms of Polycrystalline diamonds: diamondites and carbonados. (15 hp)
460. Viehweger, Bernhard, 2015: Sources and effects of short-term environmental changes in Gullmar Fjord, Sweden, inferred from the composition of sedimentary organic matter. (45 hp)
461. Bokhari Friberg, Yasmin, 2015: The paleoceanography of Kattegat during the last deglaciation from benthic foraminiferal stable isotopes. (45 hp)
462. Lundberg, Frans, 2016: Cambrian stratigraphy and depositional dynamics based on the Tomten-1 drill core, Falbygden, Västergötland, Sweden. (45 hp)
463. Flindt, Anne-Cécile, 2016: A pre-LGM sandur deposit at Fiskarheden, NW Dalarna - sedimentology and glaciotectonic deformation. (45 hp)
464. Karlatou-Charalampopoulou, Artemis, 2016: Vegetation responses to Late Glacial climate shifts as reflected in a high resolution pollen record from Blekinge, south-eastern Sweden, compared with responses of other climate proxies. (45 hp)
465. Hajny, Casandra, 2016: Sedimentological study of the Jurassic and Cretaceous sequence in the Revinge-1 core, Scania. (45 hp)
466. Linders, Wictor, 2016: U-Pb geochronology and geochemistry of host rocks to the Bastnäs-type REE mineralization in the Riddarhyttan area, west central Bergslagen, Sweden. (45 hp)
467. Olsson, Andreas, 2016: Metamorphic record of monazite in aluminous migmatitic gneisses at Stensjöstrand, Sveconorwegian orogen. (45 hp)
468. Liesirova, Tina, 2016: Oxygen and its impact on nitrification rates in aquatic sediments. (15 hp)
469. Perneby Molin, Susanna, 2016: Embryologi och tidig ontogeni hos mesozoiska fisködlor (Ichthyopterygia). (15 hp)



# LUNDS UNIVERSITET

Geologiska institutionen  
Lunds universitet  
Sölvegatan 12, 223 62 Lund

