

10. Reptilien des Lettenkeupers

Rainer R. Schoch

Abstract

The reptile fauna of the Lower Keuper has recently been studied in more detail, after a decade of excavation yielded rich finds from numerous aquatic and terrestrial groups. The marine or brackish reptiles encompass the sauropterygians *Nothosaurus* (4 species), *Simosaurus*, *Neusticosaurus*, and *Psephosaurus*. Only known by its vertebrae, the thalattosaur-like *Blezingeria* remains still enigmatic. Tanystropheids are present with a large species of *Tanystropheus* and a smaller taxon known by teeth and cervical vertebrae from lake deposits. Amphibious and terrestrial reptiles are primarily known from lake deposits such as Vellberg. The sickle-toothed *Zanclodon laevis* is ranked as an archosauriform with uncertain affinities. The rauisuchian top predator *Batrachotomus kupferzellensis* forms one of the best studied pseudosuchians, represented by different size classes from Kupferzell and Vellberg. The following new taxa have been discovered and identified in the last decade: (1) the enigmatic tetrapod *Colognathus* with its characteristic crushing dentition and pointed snout, (2) jaws of an indeterminate procolophonid, (3) skulls or skeletons of several small diapsids, among them a tiny protosauroid, two lepidosauromorphs and a rhynchocephalian, (4) skeletons of new archosauriforms, among them the armadillo-like doswelliid *Jaxtasuchus*, an unarmoured herbivorous taxon with teeth similar to *Azendohsaurus*, a small heavily armoured potential insectivore. An armoured species with bulbous teeth and tear drop-shaped osteoderms probably forms a second, more basal rauisuchian taxon than *Batrachotomus*. (5) The recently described stem turtle *Pappochelys rosinae* forms the most ancient and primitive member of the turtle clade.

1. Einführung

Die Trias war eine entscheidende Zeit für die Evolution und Ausbreitung der Reptilien. War das ausgehende Paläozoikum noch von Synapsiden geprägt, den entfernten Verwandten der Säugetiere, brach mit der Trias die Zeit der Reptilien an. Die zunächst kleinen, echsenartigen Tiere erschlossen sich bereits während der Frühen Trias eine Vielfalt ökologischer Nischen und prägten viele Lebensgemeinschaften vom offenen Meer (Ichthyosauria, Sauropterygia, Thalattosauria) bis hin zum Luftraum (Kuehneosauridae). Die ab der Späten Trias dominierenden Gruppen – Dinosaurier, Pterosaurier, Brückenechsen, Squamaten und Schildkröten – befanden sich zu jener Zeit noch in einem so frühen evolutionären Stadium, dass ihre Anfänge schwer zu ermitteln sind. Umso interessanter ist also der Blick in die Mittlere Trias, aus der bisher nur wenige Reptilien bekannt waren, beschränkt auf Fundgebiete in Südamerika, Südchina und dem Ural. Neue Grabungen im Lettenkeuper von Hohenlohe (Nordwürttemberg) haben eine Fülle neuer Funde erbracht, die eine vielgestaltige und exotische Reptilienfauna zeigen. Sie belegen eine hohe Diversität in mitteltriassischen Ökosystemen, von Herbivoren über z.T. winzige Insektenfresser, amphibisch lebende Fischfresser bis hin zu 6 m langen Top-Räubern.

Die meisten Reptilien des Mesozoikums gehören zu einer von drei sehr verschiedenen Gruppen (Abb. 10.1):

(1) den nachkommenlos ausgestorbenen, aquatischen Sauropterygiern („Flossenechsen“), (2) den meist kleinwüchsigen Lepidosauriern („Schuppenechsen“) und (3) den meist großwüchsigen Archosauriern („Herrschende Echsen“). Trotz ihrer Verschiedenheit zählen sie alle zu den Diapsiden (Sauropsiden), der heute dominierenden Reptilgruppe. Eine vierte Gruppe sind die Schildkröten, deren frühe Evolution gerade durch eine neue Art aus Vellberg verständlicher wird – der älteste Verwandte der Schildkröten stammt aus dem Lettenkeuper. Eine fünfte, nachkommellos ausgestorbene Gruppe ist nur mit wenigen Resten im Lettenkeuper vertreten: die Parareptilien. Sie bilden reliktsche Vertreter einer im Perm weit verbreiteten Gruppe ursprünglicher Echsen.

2. Systematik der Lettenkeuper-Reptilien

Die Systematik der Reptilien ist nicht leicht zu übersehen und einem raschen Wandel unterworfen, weil neue Funde das Bild stetig verändern.

Die folgende Liste beinhaltet nur Formen, die mit Skelettresten oder zumindest diagnostischen Knochen überliefert sind. Daneben sind eine große Anzahl weiterer, verschiedener Zähne und Kiefer bekannt, deren Zugehörigkeit allerdings unklar bleibt. Diese sind im Kapitel „Zähne“ aufgeführt.

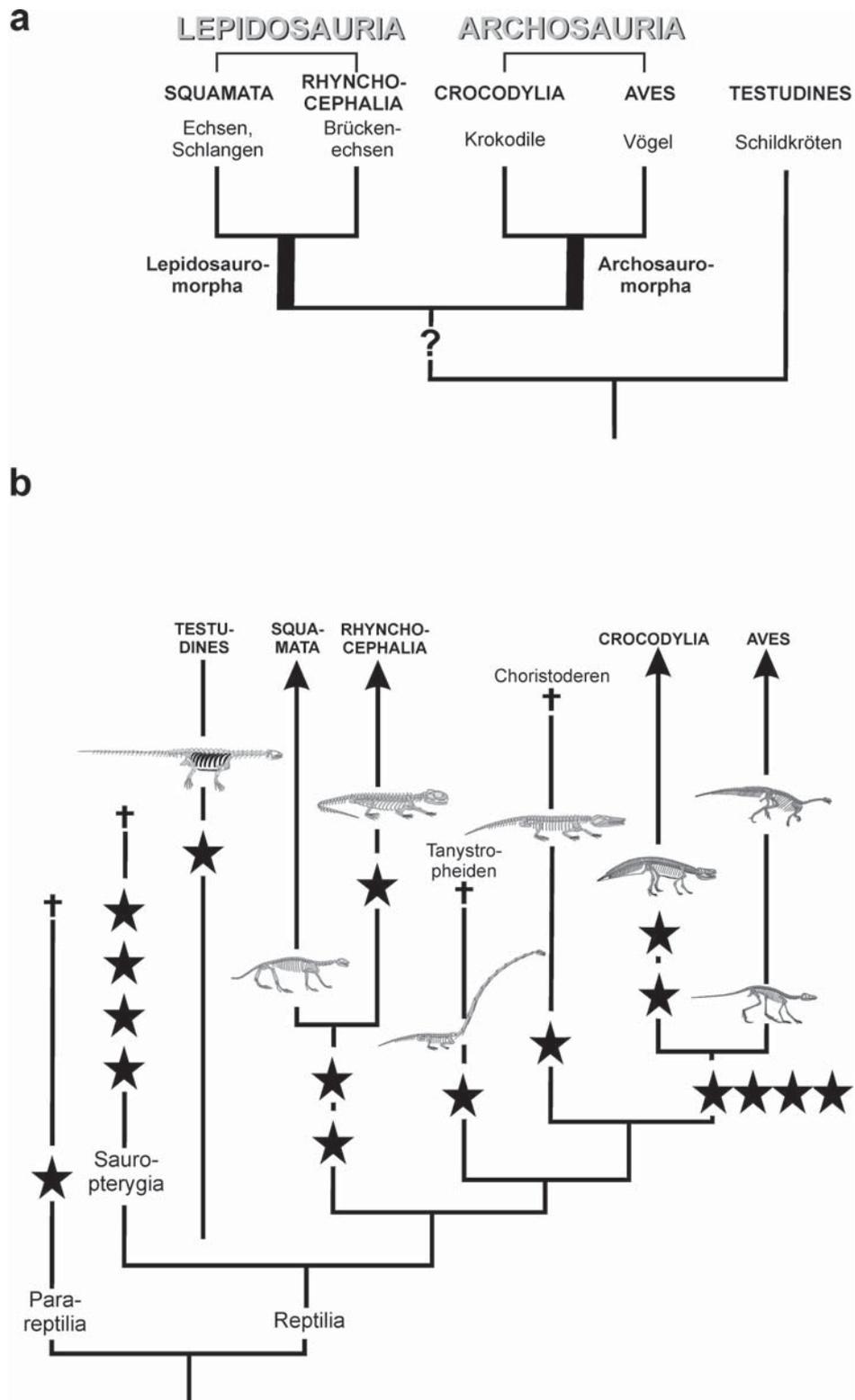


Abb. 10.1 Vereinfachtes Stammbaumschema der Reptilien. Alle im Lettenkeuper vertretenen Gruppen hervorgehoben. **a** Einteilung der heutigen Gruppen. **b** Zuordnung der im Lettenkeuper gefundenen Reptilien. Die Sterne bezeichnen die Zahl der im Lettenkeuper vertretenen Gattungen.

- Tetrapoda (Landwirbeltiere)
- Amniota (Reptilien und Säugetiere)
 - Parareptilia
 - ?Procolophonidae: *Cognathus* sp.
 - Reptilia oder Sauropsida (Kriechtiere und Vögel)
 - Diapsida (Reptilien mit zwei Schläfenfenstern)
 - Sauropterygia (Flossenechsen)
 - Pachypleurosauridae: *Neusticosaurus pusillus* SEELEY, 1882
 - Nothosauridae: *Nothosaurus giganteus* MÜNSTER, 1834
 - Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER, 1834
 - Nothosaurus edingerae* SCHULTZE, 1970
 - Nothosaurus jagisteus* RIEPPEL, 2001
 - Simosaurus gaillardoti* VON MEYER, 1842
 - Placodontia: *Psephosaurus suevicus* E. FRAAS, 1896
 - Choristodera: Neues Taxon
 - Lepidosauromorpha
 - Stammgruppenvertreter
 - Neue Art A (lange Schnauze, kräftige Zähne)
 - Neue Art B (kurze Schnauze, stiftförmige Zähne)
 - Rhynchocephalia (Brückenechsen)
 - Sphenodontida: Neue Art
 - Protosauria (Langhalsechsen)
 - Tanystropheidae: *Tanystropheus conspicuus* v. MEYER, 1855
 - Tanystropheidae indet.
 - ?Thalattosauria: *Blezingeria ichthyospondyla* (E. FRAAS, 1896)
 - Archosauriformes:
 - Neue, gepanzerte kleinwüchsige Art
 - Doswelliidae: *Jaxtasuchus salomoni* SCHOCH & SUES, 2014
 - Neue, ungepanzerte Art (mutmaßlicher Pflanzenfresser)
 - Archosauria
 - Unsichere Stellung: *Zanclodon laevis* PLIENINGER, 1846
 - Pseudosuchia (Krokodile und Verwandte)
 - „Rausuchia“: *Batrachotomus kupperzellensis* GOWER, 1999
 - Neues mittelgroßes Taxon (2 m)
 - Neue, gepanzerte Art (tropfenförmige Panzerplatten)
 - Testudines (Schildkröten):
 - Pappochelys rosinae* SCHOCH & SUES, 2015

Literatur zu Reptilien allgemein: ROMER (1956); MÜLLER (1968); BENTON (1985); CARROLL (1988); RIEPPEL (1993); DEBRAGA & RIEPPEL (1997); RIEPPEL & REISZ (1999); MICKOLEIT (2004).

3. Parareptilien – Reliktformen aus dem Paläozoikum

Die ursprünglichsten Amnioten des Lettenkeupers sind bisher nur durch Kieferreste belegt. Sie gehören in die ursprüngliche Gruppe der Parareptilien, die im Perm verbreitet waren, und sind an ihren kräftigen Zähnen erkennbar. Es waren wohl überwiegend Insektenfresser, die äußerlich stämmigen Echsen glichen. Man kennt sie aus der Trias Südafrikas und Russlands, und auch aus dem Buntsandstein gibt es einige wenn auch nicht sehr gut erhaltene Funde. Die am weitesten verbreitete und vielgestaltigste Gruppe waren die Procolophoniden. Ein etwa 1 cm langer Kieferrest mit vier Zähnen aus Vellberg stammt wahr-

scheinlich von einem solchen Tier (~10 cm), doch ist eine genauere Zuordnung nicht möglich (Abb. 10.2e).

Eine weitere Form wurde zunächst als Procolophonide beschrieben (SCHOCH 2011a), dann aber von HANS-DIETER SUES als Vertreter der nordamerikanischen Gattung *Cognathus* erkannt, einem obertriassischen Tetrapoden unsicherer systematischer Stellung (SUES & SCHOCH 2013), von dem bis jetzt ausschließlich Kiefer bekannt sind (Abb. 10.2a–d). Bei *Cognathus* handelt es sich möglicherweise um einen Procolophoniden, doch ist das keineswegs sicher. Der kurze, gedrungene Unterkiefer und die beiden einzigen, riesigen Zähne von *Cognathus* sind kaum zu verwechseln. Die Zahnkrone ist spitz und trägt mehrere parallele Grate. Der noch unbekannte Schädel des Tieres dürfte kaum 5 cm gemessen haben, das ganze Tier vielleicht 20 cm. Die Zähne haben kräftige Basen und sind einspitzig, könnten also beim Zerbeißen von Insektenpanzern hilfreich gewesen sein (SCHOCH 2011a). Manche ameisensfressenden Amphisbaenen (Squamata) haben sehr

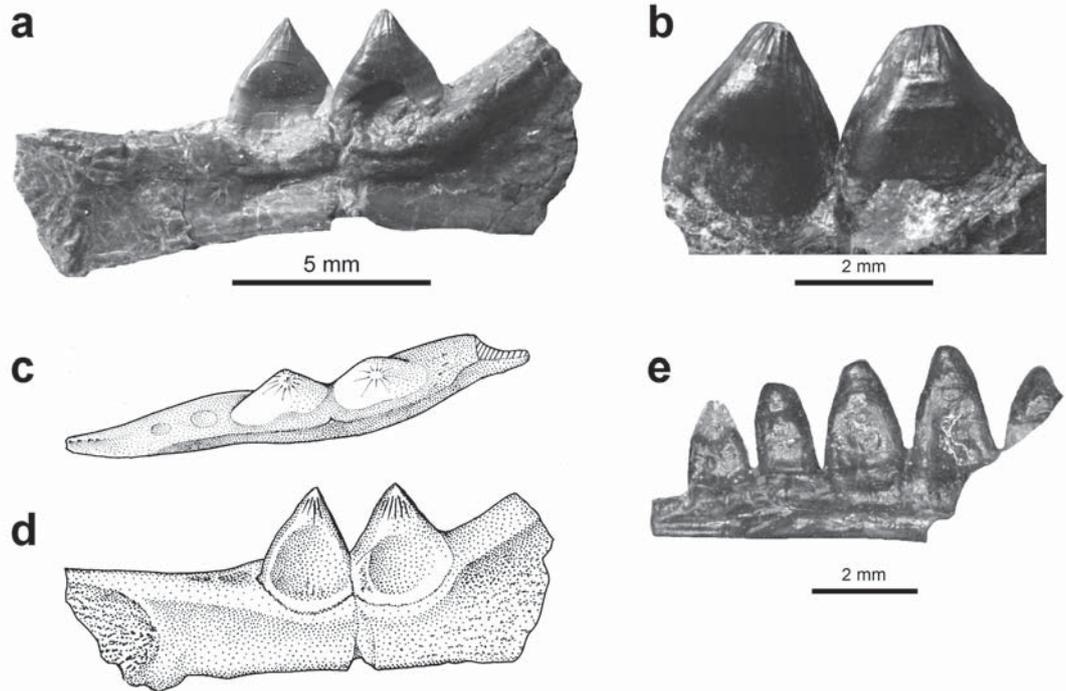


Abb. 10.2 Parareptilien und unbestimmte Amnioten. **a–d** Der rätselhafte Tetrapode *Cognathus* sp. (SMNS 91315, 91428). **e** Gebissfragment eines möglichen Procolophoniden (SMNS 94999).

ähnliche Gebisse. Die Procolophoniden waren teils auf Insekten, teils auf pflanzliche Nahrung spezialisiert.

Zwar wusste man bereits seit dem 19. Jahrhundert von der Existenz der Procolophoniden im Germanischen Becken, doch stand der Nachweis in der Mittleren Trias noch aus. Einige Skelette sind aus dem Buntsandstein des Schwarzwalds, der Nordschweiz und Oberfrankens bekannt geworden. Unter diesen ist der 50 cm lange, plump gebaute und mit Panzerplatten ausgestattete *Sclerosaurus armatus* am besten bekannt (MEYER 1846; SUES & REISZ 2008).

Literatur: v. HUENE (1939); IVAKHNENKO (1987); CISNEROS (2008).

4. Meeresreptilien – Flossenechsen und Pflasterzähler

Im Lettenkeuper finden sich regelmäßig Reste von Meeresechsen, die zu verschiedenen Gruppen gehören (Abb. 10.3). Diese sind bereits aus älteren Schichten bekannt, in erster Linie dem Oberen Muschelkalk, aber auch aus der Grenzbitumenzone des Tessin (RIEPEL 2000). In aller Regel sind diese Funde auf Horizonte oder Bänke beschränkt, die marin beeinflusst oder zumindest brackisch waren. Diese Reptilien waren nach heutiger Kenntnis aus-

nahmslos Wasserbewohner, wie aus allen Regionen ihrer Skelette abgelesen werden kann. So waren die Arme gebogen, mit kräftigem Oberarm, abgeflachtem Unterarm und paddelartigem Handskelett, in denen die Gelenke reduziert und die Knochen gegeneinander nur sehr eingeschränkt beweglich waren. Am deutlichsten ist das bei den Nothosauriern. Der Schultergürtel war flach und kastenförmig und völlig starr, mit niedrigem Schulterblatt, aber plattenartig vergrößerten Knochen auf der Bauchseite, an denen kräftige Muskeln ansetzten. Am vielfältigsten zeigen sich die Schädel dieser Meeresechsen: zur Grundausstattung gehörte ein reusenartiges Fischfressergebiss und der Bereich hinter den Augen war meist mit großen Schläfenfenstern ausgestattet, an deren Rändern kräftige Kiefermuskeln ansetzten. Alle diese Tiere lebten eindeutig räuberisch. Kleinere Vertreter (Pachypleurosaurier) dürften Fischlarven und kleine Wirbellose erbeutet haben, während manche Nothosaurier mit an der Basis verdickten Zähnen vermutlich auch schalentragende Invertebraten zerbeißen konnten. Die Placodontier schließlich, deren Ursprung noch nicht ganz geklärt, aber vermutlich unter den Vorfahren der Sauropterygier zu suchen ist, waren spezialisierte Schalenknacker.

Die Meeresechsen der Germanischen Trias hatten demnach ein breites Spektrum an Ernährungsstrategien und belegen somit die große evolutionäre Anpassungs-

fähigkeit der mesozoischen Meeresechsen. Die rasante Radiation dieser reptilischen Meeresbewohner dürfte ein Ergebnis der Erholungsphase der Weltmeere nach der großen Perm-Trias-Krise sein, in deren Verlauf viele neue Arten entstanden und sich neue Ökosysteme herausbildeten. Für die vermutlich kleinwüchsigen Ur-Echsen, die im Späten Perm mit dem Leben im Wasser experimentierten, boten sich damit enorme, nie zuvor dagewesene Ressourcen und Evolutionsmöglichkeiten.

Literatur: v. MEYER (1847–1855); PEYER (1944); KUHN-SCHNYDER (1967); HAGDORN & RIEPPEL (1998); RIEPPEL (1999, 2000).

5. Nothosaurier – elegante Fischräuber

Nothosaurier waren beeindruckende Meeresechsen mit langem, schlankem Hals, kräftigen, paddelförmigen Armen und einem oben abgeplatteten, starren Rumpf. Es waren offenkundig Fischfresser mit massivem Schädel und kräftigem Gebiss (Abb. 10.3). Der lange Hals bestand

aus etwa 20 Wirbeln und muss dem Bau der Gelenke zufolge hoch beweglich gewesen sein, während der Rumpf durch zusätzliche Zapfen an den Wirbeln – sogenannte Zygosphene – starr gehalten wurde. Die Schwanzwirbelsäule weist deutliche Ansatzflächen für Muskeln auf, welche vor allem im vorderen Drittel verankert waren und kräftige Schläge zum Vortrieb erzeugen konnten.

Die Namensgebung von *Nothosaurus* („Mischlingsechse“, MÜNSTER 1834) bezog sich auf die eigenwillige Kombination von Merkmalen wie dem langen schwanenartigen Hals und den sehr verschieden gebauten Vorder- und Hinterextremitäten, die teils an Meeresschildkröten, teils an landlebende Echsen erinnern. So muss das Armskelett starr in eine Flosse eingebettet gewesen sein. Skelettfunde von Sauropterygiern zeigen zumeist artikulierte Arme mit gleichmäßigen Abständen zwischen den Fingern, während die Beine oft in Einzelknochen zerfallen sind. Das Bein erlaubte also anscheinend vielfältigere Bewegungen, einschließlich des Fußes, in dem einzelne Zehen gegeneinander bewegt werden konnten.

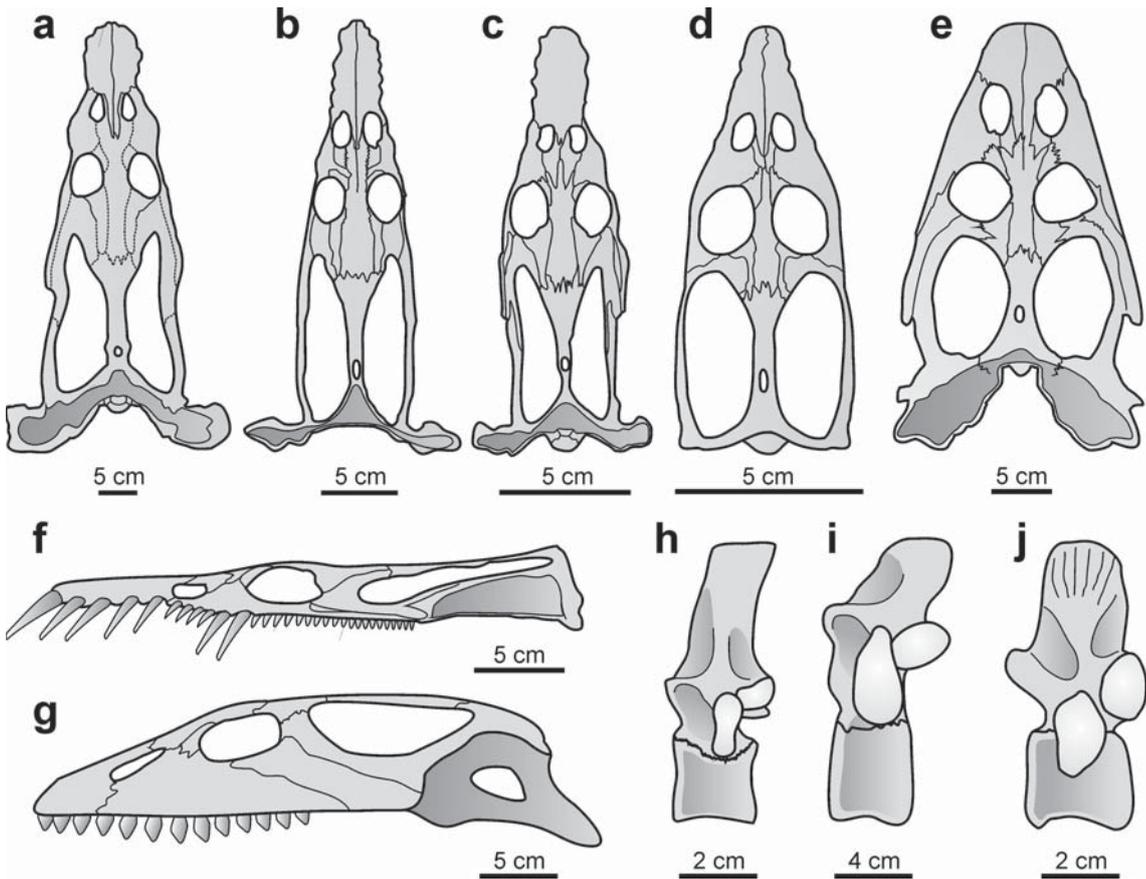


Abb. 10.3 Sauropterygiern aus dem Lettenkeuper. a–e Schädel in Aufsicht, a *Nothosaurus giganteus*, b *N. mirabilis*, c *N. jagisteus*, d *N. edingerae*, e *Simosaurus gaillardoti*, f–g Schädel in Seitenansicht, f *Nothosaurus mirabilis*, g *Simosaurus gaillardoti*, h–j Rückenwirbel in Seitenansicht, h *Nothosaurus mirabilis*, i *N. giganteus*, j *Simosaurus gaillardoti* (alle nach RIEPPEL 2000).

OSCAR FRAAS

* 17. 1. 1824 in Lorch
† 22. 11. 1897 in Stuttgart



OSCAR FRAAS
(aus LAMPERT 1898).

Nach Absolvierung von Landexamen und Seminar in Blaubeuren studierte OSCAR FRAAS Theologie in Tübingen, um gemäß der Familientradition Pfarrer zu werden. Die Neigung zur Naturkunde, besonders zu Fossilien, hatte er vom Vater, und so hörte er bei QUENSTEDT Geologie und Petrefaktenkunde. Sein Amt als Vikar und Pfarrer ließ ihm Muße, seine paläontologischen Studien zu vertiefen. Der armen Landbevölkerung öffnete er die Möglichkeit, mit Fossilien sammeln „aus Steinen Brot zu machen“. Als 1854 am Stuttgarter Naturalienkabinett eine Stelle besetzt werden sollte, war er in Fachkreisen schon so bekannt, dass die Wahl auf ihn fiel. 1856 wurde er mit dem Titel Professor zum Konservator ernannt.

In den folgenden Jahrzehnten verstand er es mit Liebenswürdigkeit und Eifer die Sammlung zum repräsentativen Landesmuseum auszubauen. Seine wissenschaftliche Tätigkeit spannt den Bogen von der Wirbeltierpaläontologie über die Landesgeologie, besonders auch hinsichtlich des Aufbaus der Eisenbahn-Infrastruktur, mit der Erforschung der paläolithischen Jägerstation an der Schussenquelle und der Alpböhlen bis zur Vor- und Frühgeschichte und Paläoanthropologie. Über seine Forschungsreisen nach Ägypten, den Sinai und Palästina (1865/66), später dann in den Libanon berichtete er in zwei Büchern. Mit dem Buch „Vor der Sündfluth!“ verstand er es wie sein Lehrer QUENSTEDT das Verständnis für Geologie in der Bevölkerung zu vertiefen. Aus dem Hohenecker Dolomit des Lettenkeupers beschrieb er die ersten Neusticosaurier.

LAMPERT, K. (1898): Zum Gedächtnis an Direktor Dr. OSKAR V. FRAAS. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **54**: XXIX–XXXIII.

Zusammen mit vielen Wirbellosen und Fischen wanderten auch die Nothosaurier wahrscheinlich über die südöstlichen Pforten des Germanischen Beckens in den süddeutschen Raum ein. Im Binnenmeer des Oberen Muschelkalks muss es verlockende Fischgründe gegeben haben, denn man zählt hier mindestens fünf verschiedene Arten dieser Mischlinge (RIEPEL 2000). Auch in den „Keuperglades“ des Lettenkeuper-Beckens, dem verflachten und stellenweise ausgesüßten Relikt des Muschelkalk-Golfs, finden sich regelmäßig Reste von Nothosauriern. Insgesamt ließen sich in den Karbonaten und Mergeln des Lettenkeupers fünf Nothosaurierarten nachweisen, die alle

bereits zur Zeit des Oberen Muschelkalks in Süddeutschland gelebt hatten: der breitschädelige, aber grazil gebaute *Simosaurus gaillardoti*, der über 6 m lange *Nothosaurus giganteus*, seine um 2 m kleineren Verwandten *Nothosaurus mirabilis* und *N. jagisteus* sowie der bislang nur aus dem Mittelkeuper bekannte *Nothosaurus edingerae*.

Was lässt sich aus den Skeletten der Nothosaurier in Bezug auf ihre Lebensweise herauslesen? Der Vergleich mit Robben oder Seelöwen (SCHMIDT 1988) ist nicht passend, denn Nothosaurier waren kaum zu größeren Landgängen oder zum Klettern über Felsen befähigt. Die Gelenkflächen im Armskelett, insbesondere zwischen Ober- und Unterarmknochen, ließen kein Abwinkeln des Unterarms oder gar Abstützen des Körpers auf dem Arm zu. Der Rumpf war über die zusätzlichen Zygosphengelenke der Wirbel versteift, so dass also auch keine wirksame axiale, etwa schlängelnde Fortbewegung hätte erfolgen können. Die Vorstellungen von SCHMIDT (1988), nach denen Nothosaurier ufer- oder wattbewohnende, echsenartig kriechende Tiere gewesen sein sollen, erscheinen daher nicht plausibel. Die vorliegenden Befunde sprechen insgesamt für ein geringes Vermögen, sich weit über die Uferlinie auf das trockene Land vorzubewegen. Eine effektive Fortbewegung der Tiere im Wasser ist dagegen sehr gut vorstellbar: Die Vorderextremität bildet eine starre Paddel, deren mittlere und äußere (distale) Bereiche abgeflacht sind. Dies trifft auch auf den Humerus (Oberarmknochen) zu, der zudem noch stark gekrümmt ist. Das Armskelett erinnert am deutlichsten an heutige Meeresschildkröten, die mit ihren Armen kräftige Ruderbewegungen ausführen und beachtliche Geschwindigkeiten erreichen können.

Nothosaurus MÜNSTER, 1834

Kennzeichen: Langer, schmaler Schädel, extrem verlängerte obere Schläfenfenster; Schnauze eingeschnürt und mit gerundeter Spitze. Mehrere Arten werden unterschieden, von denen bis zu vier im Lettenkeuper vorkommen. Bisher sind keine klaren Unterschiede im stratigraphischen Auftreten erkennbar (Abb. 10.3).

- *N. mirabilis* MÜNSTER, 1834. **Kennzeichen:** Schnauze mit fünf großen Fangzähnen im Zwischenkiefer; Rückenwirbel mit hohen Aufsätzen (Neuralbögen). **Größe:** Gesamtlänge 2–3 m, Schädel 30–46 cm. **Stratigraphische Reichweite:** Tiefer Oberer Muschelkalk (m7) bis Lettenkeuper.
- *N. giganteus* MÜNSTER, 1834. **Kennzeichen:** Kurze und breite Schnauze; vier große Zähne im Zwischenkiefer; Rückenwirbel mit niedrigen Aufsätzen. **Größe:** Gesamtlänge geschätzt 6 m, Schädel bis 75 cm. **Stratigraphische Reichweite:** Höherer Oberer Muschelkalk (m9) bis Lettenkeuper. **Synonym:** *N. chelydrops* E. FRAAS, 1896 aus dem Hohenecker Kalk.
- *N. edingerae* SCHULTZE, 1970. **Kennzeichen:** Verlängerte Fortsätze der Zwischenkiefer ragen hinter die Nasen-

öffnungen; Vorderende der oberen Schläfenfenster breit gerundet. Größe: Gesamtlänge geschätzt 1,4 m, Schädel 10 cm. Stratigraphische Reichweite: Beschränkt auf Lettenkeuper und Gipskeuper.

- *N. jagisteus* RIEPPEL, 2001. Kennzeichen: Kleines Jochbein (Jugale); Rumpfwirbel mit Aufsätzen von mittlerer Höhe (zwischen *N. mirabilis* und *N. giganteus*). Größe: Gesamtlänge geschätzt 1,8 m, Schädel 14 cm. Stratigraphische Reichweite: Beschränkt auf den höheren Oberen Muschelkalk (m9) und den Lettenkeuper.

Simosaurus gaillardoti

VON MEYER, 1842

Kennzeichen: Breiter Schädel, stumpfe Schnauze und kräftige, an der Basis kegelförmige Zähne. Neben der Typlokalität Lunéville (Lothringen, Frankreich) an vielen Fundpunkten in Württemberg zu finden.

Größe: Schädellänge 18–20 cm.

Stratigraphische Reichweite: vom obersten Muschelkalk bis in den unteren Gipskeuper. (Abb. 10.3e, g).

Literatur: v. MEYER (1833, 1842, 1847–1855); SCHULTZE (1970); RIEPPEL (1994); RIEPPEL & WILD (1994, 1996).

6. Pachypleurosaurier – lebendgebärende Zwergchsen

Die faszinierendsten Funde triassischer Meeresechsen stammen von kleinen, unauffälligen Reptilien, die man auf den ersten Blick für Jungtiere der Nothosaurier halten könnte (Abb. 10.4d). Sie glichen diesen weitgehend in Proportionen und Körperbau, hatten aber proportional größere Köpfe und kürzere Häuse. Tatsächlich ist seit langem gesichert, dass diese meist 20–80 cm langen Echsen erwachsen waren und eine eigene Gruppe bildeten. Sie werden nach dem ungewöhnlich massiven Knochenbau vor allem ihrer Wirbelsäule und Rippen als Pachypleurosaurier („Dickrippenechsen“) bezeichnet. Die Gruppe umfasst zahlreiche Arten, die insbesondere Küstenstreifen der Tethys bevölkerten. Als bevorzugte Lebensräume vermutet man flache Lagunen, in denen die Tiere sich dank ihrer schweren Knochen dauerhaft unter Wasser halten konnten. Neben den berühmten Funden vom Monte San Giorgio (Tessin, Schweiz) kamen in jüngster Zeit hervorragend erhaltene Skelette aus der Provinz Guizhou in Südwest-China zutage. Unter diesen sehr zahlreichen Funden, von denen viele auch auf europäischen und amerikanischen Fossilienbörsen verkauft werden, verbarg sich eine richtige Sensation: bei zwei Skeletten waren die grazilen Reste fossiler Embryonen erhalten! Die Pachypleurosaurier waren also lebendgebärend, vergleichbar mit den Ichthyosauriern, und sicher unabhängig von diesen. Ein großer Vorteil dieser Art der Fortpflanzung liegt darin, dass die Tiere nicht

mehr gezwungen waren, zur Eiablage das Wasser zu verlassen. Damit war ein Grundstein gelegt zu der beeindruckenden Evolution der Sauropterygier, der vielgestaltigsten und artenreichsten Gruppe mesozoischer Meeresechsen. Da die Pachypleurosaurier an der Basis der Sauropterygier-Entwicklung stehen, ist es wahrscheinlich, dass Nothosaurier, Pistosaurier und Plesiosaurier gleichfalls lebendgebärend waren.

Neusticosaurus pusillus SEELEY, 1882

Kennzeichen: Schläfenfenster winzig; Öffnungen für Augen, Scheitelaugae und Nasen groß; Zähne gerade und stiftförmig; Rippen sehr dick; Bauchrippen bestehen aus drei Elementen pro Reihe; Wirbel massiv, tonnenförmig, mit ganz niedrigen Aufsätzen; ausgeprägte Geschlechtsunterschiede: Männchen mit sehr viel kräftigerem Oberarm, Weibchen mit größerer Beckenöffnung.

Größe: Schädellänge 4 cm, Gesamtlänge 40–50 cm (Abb. 10.4d, 16.1).

Stratigraphische Reichweite: Grenzbitumenzone (Anisium-Ladinium-Grenze) des Tessin, im Germanischen Becken Oberer Muschelkalk (m9) bis Linguladolomite (Hohenecker Kalk) des Lettenkeupers. *Neusticosaurus* findet sich überwiegend in marinen oder brackischen Horizonten und Bänken des Lettenkeupers, so in der Blaubank, den Karbonaten der Estheriensichten, der Alberti-Bank, der Anthrakitbank und den Linguladolomiten.

Literatur: SANDER (1988, 1989); RIEPPEL & LIN (1995); CHENG et al. (2004).

7. Placodontier – mit Knackgebiss und Rückenpanzer

Die Pflasterzahnechsen oder Placodontier zählen zu den eigentümlichsten Wirbeltieren der Trias und sind zugleich ein charakteristisches Faunenelement der Tethys und ihrer Randmeere (RIEPEL 2000). Ihre Entdeckung fällt bereits in die erste Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts (WESTPHAL 1888). Erste Zahnfunde wurden zunächst eigentümlichen Fischen zugerechnet (MÜNSTER 1830), doch erkannte man nach ersten Skelettfunden die Zugehörigkeit zu den Reptilien (OWEN 1858). Placodontier blieben ganz auf die Trias beschränkt und waren reine Wassertiere. Ihre Gesamterscheinung war plump, der Schädel hoch gebaut mit nur einem oberen Schläfenfenster. Die abgerundet rechteckigen bis bohnenförmigen, auf das Zerquetschen schalentragender Meeresbewohner ausgerichteten Zähne sind sehr kräftig und aus noch ungeklärten Gründen stets dunkel gefärbt. Ein kastenförmiger Rumpf, in dem die Bauchrippen (Gastralia) zur Seite hin rechtwinklig umbogen, trug auf der Rückenseite zusätzliche Knochenplatten. Diese waren bei den Placodontoiden als einfache

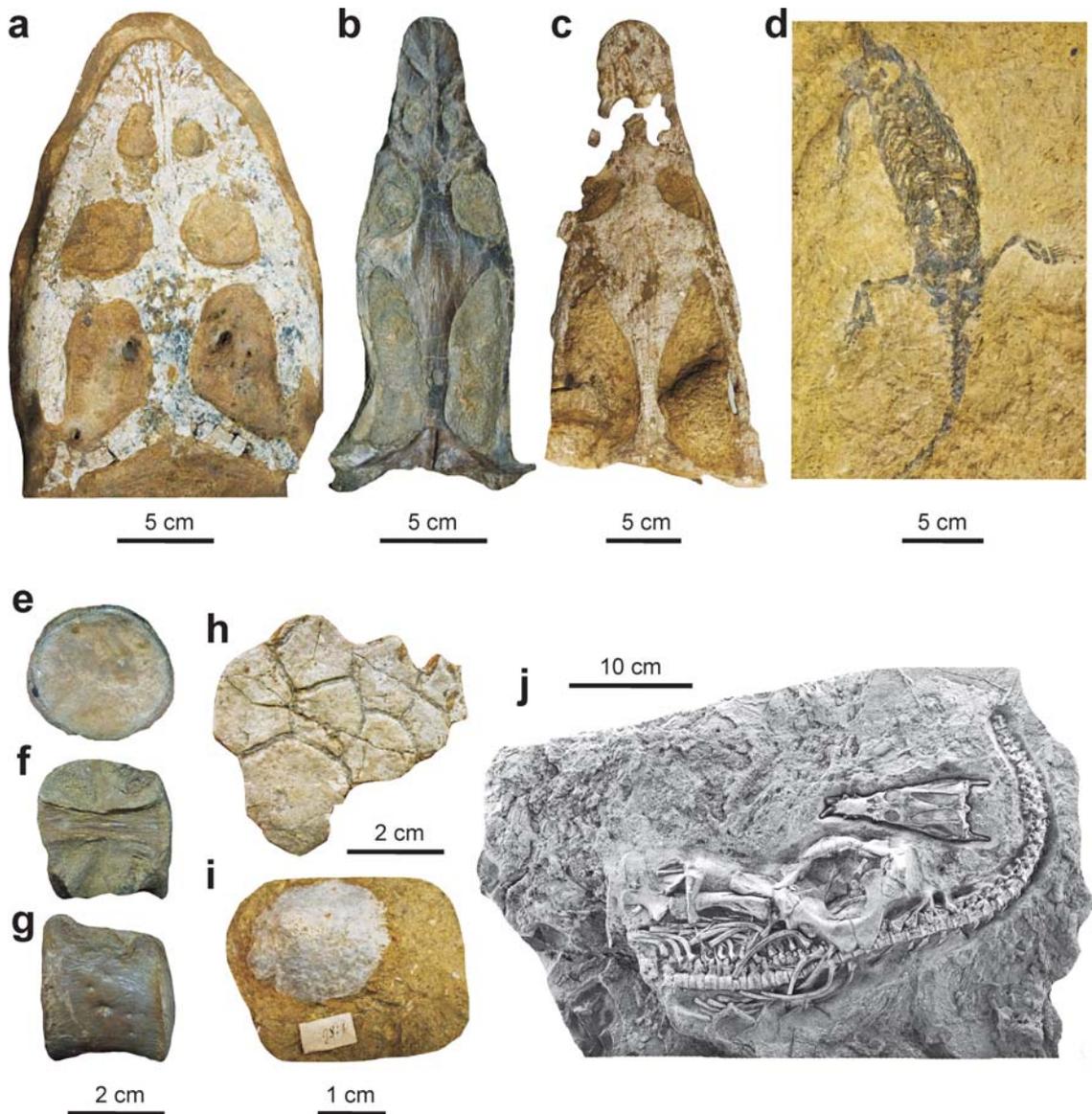


Abb. 10.4 Sauropterygier aus dem Lettenkeuper. **a–c** Schädel in Aufsicht. **a** *Simosaurus gaillardoti* (SMNS 16700), **b** *Nothosaurus jagisteus* (SMNS 91361), **c** *N. giganteus* (SMNS 7162), **d** Skelett von *Neusticosaurus pusillus* (SMNS 8279), **e–g** Rückenwirbelkörper von *N. mirabilis* (SMNS 59819), **h–i** Panzerreste des Placodontiers *Psephosaurus suevicus* (SMNS 7113, 4186), **j** *Nothosaurus jagisteus* aus dem Oberen Muschelkalk (mo3) von Berlichingen (SMNS 56618).

Reihe über der Wirbelsäule, bei den Cyamodontoidea als geschlossener Panzer ausgebildet. Trotz verblüffender Parallelen zu den Schildkröten waren die Placodontier wohl nicht näher mit diesen verwandt. Das ist unter anderem daraus ersichtlich, dass die Rippen nicht wie bei Schildkröten an der Bildung des Rückenpanzers beteiligt waren.

Die Placodontier galten viele Jahre lang als eine von den Sauropterygiern getrennte Linie triassischer Meeresreptilien (z.B. KUHN-SCHNYDER 1967). RIEPPEL & ZANON (1997)

und RIEPPEL (2000) zeigten allerdings zahlreiche Gemeinsamkeiten auf und argumentierten schlüssig für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Placodontiern und Sauropterygiern. Demnach wären die Placodontier als erster Ast der umfangreichsten Gruppe von Meeresreptilien bereits zu Beginn der Frühen Trias abgezweigt.

Erwähnt seien hier noch mehrere Oberarmknochen aus dem Grenzbonebed des östlichen Hohenloher Landes, die aufgrund ihrer histologischen und morphologi-

schen Besonderheit als *Horaffia kugleri* beschrieben wurden (KLEIN & HAGDORN 2014). Ihre pachyostotische Struktur weist auf aquatische Lebensweise. Außer den Oberarmknochen kennt man bisher keine weiteren Elemente dieses Reptils, das den Placodontiern nahestehen dürfte.

Psephosaurus suevicus
E. FRAAS, 1896

Kennzeichen: Schädel und Extremitäten unbekannt; geschlossener Rückenpanzer aus zahlreichen vieleckigen, meist fünf- oder sechseckigen, unregelmäßig umrandeten Knochenplatten von variabler Größe; einzelne Platten mit radialen Streifen oder Gruben.

Größe: Panzer geschätzt 15–30 cm lang (Abb. 10.4h, i).

Stratigraphische Reichweite: Anthrakonitbank, Linguladolomite (Hohenecker Kalk).

Der einzige, im Lettenkeuper sicher nachgewiesene Placodontier ist der bislang nur mit sehr bruchstückhaftem und weitgehend schlecht erhaltenem Material belegte *Psephosaurus suevicus*. EBERHARD FRAAS beschrieb 1896 die spärlichen Reste dieses mit vielen unregelmäßigen Knochenplättchen gepanzerten Tieres, die gewissermaßen als „Beifang“ aus dem reichen Fundmaterial des Hohenecker Kalks von Eglosheim bei Ludwigsburg herauskamen. Neue, jedoch gleichfalls sehr fragmentarische Funde stammen aus der Anthrakonitbank im östlichen Hohenecker Kalk. Fragmente von Placodontier-Zähnen aus dem Grenzbonebed gehören vielleicht zu *Cyamodus*, einer Gattung, die selten im Muschelkalk auftritt.

Literatur: OWEN (1858); v. MEYER (1863); PEYER & KUHN-SCHNYDER (1955); KUHN (1969); WESTPHAL (1975, 1988); MAZIN & PINNA (1993); RIEPPEL (1987a, 1995, 2000, 2002); RIEPPEL & ZANON (1997); PINNA (1999); JIANG et al. (2008).

8. Choristoderen – urtümliche Wasserechsen

Bis vor wenigen Jahren waren Echsen im weiteren Sinne aus dem Lettenkeuper völlig unbekannt. Einzelne Knochen aus Kupferzell ließen zwar bereits vermuten, dass kleine, diapside Reptilien im Lettenkeuper recht häufig vorkommen müssen. Doch waren die auffälligsten Funde in der Regel Wirbel, die nur wenige diagnostische Merkmale tragen. Vergleiche zeigten aber dann, dass die Wirbel jenen des aus dem Rhät-Bonebed bekannten *Pachystropheus rhaeticus* (E. v. HUENE 1935) sehr ähnlich sind. In der wissenschaftlichen Grabung bei Vellberg kamen dann große Mengen isolierter Knochen und Skelettreste verschiedener Größe zum Vorschein, die Aufschluss über diese Tiere geben.

FRIEDRICH FREIHERR VON HUENE

* 22. 3. 1875 in Tübingen
† 4. 4. 1969 in Tübingen



FRIEDRICH FREIHERR VON HUENE
(AUS HÖLDER 1977).

FRIEDRICH VON HUENE wuchs in Basel auf, wo der Vater an der Evangelischen Predigerschule lehrte. Schon bevor er in Lausanne und Basel studierte, machte ihn EDOUARD GREPPIN mit den Fossilien vertraut, die er als Kind sammelte. Ab 1897 studierte er in Tübingen bei ERNST KOKEN, der ihm eine Arbeit über die Triassaurier zuwies, nachdem er zuvor paläozoische Brachiopoden bearbeitet hatte. Die fossilen Wirbeltiere faszinierten den zutiefst frommen von Huene und er sah in ihrer Stammesgeschichte das Wirken des göttlichen Schöpfungsplans. Museumsreisen durch ganz Europa, später Expeditionsreisen und Ausgrabungen durch beide Amerikas und Südafrika, machten ihn bald zum renommierten Spezialisten für fossile Reptilien. Es folgten über 300 Publikationen, darunter die Monographien über die „Dinosaurier der europäischen Triasformation“, über außereuropäische Dinosaurier, die triassischen Ichthyosaurier, den Placodontier *Henodus*, schließlich das Lehrbuch „Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden“. Als Konservator, 1945 als Honorarprofessor am Tübinger Institut – einen Ruf nach Cordoba in Argentinien hatte er abgelehnt – ist es v. HUENE gelungen, nicht nur immenses Material aus aller Welt ins Tübinger Institutsmuseum zu schaffen, sondern es dort auch nach modernsten Methoden in Metallmontagen zu präsentieren. Aus dem Lettenkeuper hat v. HUENE die Plagiosaurierreste im Gaildorfer Material neu untersucht und die Gattung *Plagiosuchus* aufgestellt.

Der einzige, im Lettenkeuper sicher nachgewiesene Placodontier ist der bislang nur mit sehr bruchstückhaftem und weitgehend schlecht erhaltenem Material belegte *Psephosaurus suevicus*. EBERHARD FRAAS beschrieb 1896 die spärlichen Reste dieses mit vielen unregelmäßigen Knochenplättchen gepanzerten Tieres, die gewissermaßen als „Beifang“ aus dem reichen Fundmaterial des Hohenecker Kalks von Eglosheim bei Ludwigsburg herauskamen. Neue, jedoch gleichfalls sehr fragmentarische Funde stammen aus der Anthrakonitbank im östlichen Hohenecker Kalk. Fragmente von Placodontier-Zähnen aus dem Grenzbonebed gehören vielleicht zu *Cyamodus*, einer Gattung, die selten im Muschelkalk auftritt.

HÖLDER, H. (1977): Geschichte der Geologie und Paläontologie an der Universität Tübingen. – In: ENGELHARD, W. v. & HÖLDER, H. (Hrsg.): Mineralogie, Geologie und Paläontologie an der Universität Tübingen von den Anfängen bis zur Gegenwart. – Contubernium. Beiträge zur Geschichte der Eberhard-Karls-Universität Tübingen, **20**, 87–261; Tübingen (Mohr).

MAISCH, M. W. (1999): FRIEDRICH VON HUENE (1875–1969) – Der Tübinger »Saurierjäger«. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: 607–610; München (Pfeil).

Pachystropheus besaß massive, langgezogene Wirbelkörper, die im Querschnitt rund sind und in der Aufsicht einen langen Kanal zeigen. Die Aufsätze, die meistens vor der Einbettung abgefallen waren, sind normalerweise niedrig. Von dieser Gattung sind nur wenige andere Knochen bekannt, denn es liegt ausschließlich isoliertes Material aus Bonebeds vor. Wahrscheinlich erreichte dieses vermutlich aquatische Reptil eine Körperlänge von 40–50 cm. *Pachystropheus* wurde von verschiedenen

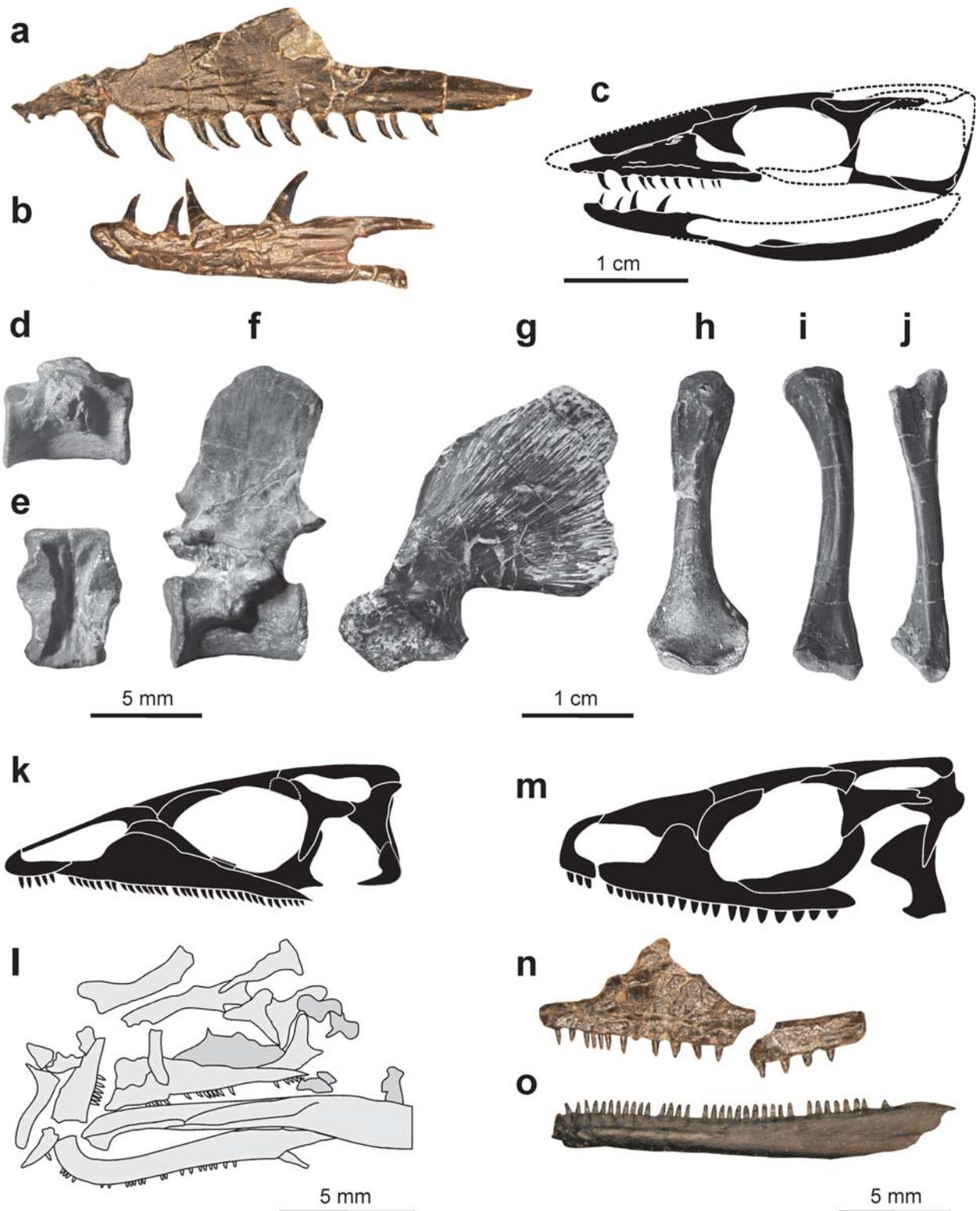


Abb. 10.5 Neue diapside Reptilien aus dem Lettenkeuper. **a–k** Choristoderen, **a** Maxillare (SMNS 91552), **b** Unterkiefer (SMNS 91552), **c** Schädelrekonstruktion, **d–f** Wirbel (SMNS 90696), **g** Ilium (SMNS 91370), **h** Oberarmknochen (SMNS 91589), **i–j** Oberschenkelknochen (SMNS 91366), **k–l** Winziger Protosaurier (SMNS 91590). **m–o** Kleiner Lepidosauromorphe (SMNS 91110).

Autoren einer gesonderten Reptilgruppe zugeordnet, den Choristoderen („Getrennthäler“). Diese sind im Jura, der Kreide und im Paläogen sicher nachgewiesen.

Die Choristoderen waren Reptilien, die aufgrund ihrer aquatischen Lebensweise in manchen Eigenschaften viel mehr an heutige Krokodile erinnern: langgestreckter Schädel, Fischfressergebiss und ein kräftiger Ruderschwanz. Bei ihnen hatten sich allerdings manche sehr urtümliche Merkmale erhalten, so etwa der vollständig bezahnte Gaumen, oder der Bau des Beckens und der Extremitäten. Die bestbekannten Vertreter sind *Champsosaurus* und *Simodosaurus* aus dem Paläogen von Europa und Nordamerika. Inzwischen kennt man auch andere Choristoderen, die längere Hälse hatten (z.B. *Hyphalosaurus* aus der Kreide von Liaoning in Nordwest-China) und mehr an Sauropterygier erinnern als an Krokodile. Der bisher älteste, sicher zuordenbare Choristodere war *Cteniogenys* aus dem Oberen Jura von England, den man nur von isolierten Knochen aus Spaltenfüllungen kennt (EVANS 1991a).

Die Funde aus dem Lettenkeuper sind viel zahlreicher und vollständiger als jene von *Pachystropeus* und zahlreiche Knochen lassen sich eindeutig den Choristoderen zuordnen. Sie stammen von kleinen Tieren, deren Wirbel maximal 2 cm Länge erreichen, oft aber weit dahinter zurückblieben. Erst die Skelettfunde, die überwiegend von Privatsammlern entdeckt und geborgen wurden, erbrachten den Beweis, dass die zuvor isoliert bekannt gewordenen Knochen tatsächlich zu derselben Art gehören. Am besten diagnostiziert sind der Oberarmknochen (Humerus), der Oberschenkelknochen (Femur) und das Darmbein (Ilium), das einen sehr hohen Fortsatz über der Gelenkpfanne (Acetabulum) trägt.

Der Schädel ist leider selbst bei gut artikulierten Funden immer zerfallen und noch immer nicht vollständig bekannt. Interessant ist, dass er kürzer und leichter gebaut war als bei anderen Choristoderen. Die Zähne sind lang, spitz und stark gebogen, haben unregelmäßigen Abstand und zeigen an der Basis eine leichte Einfaltung des Schmelzes, wie es auch von späteren Choristoderen bekannt ist. Die Schläfenregion war diapsid mit anscheinend geschlossenem unteren Schläfenfenster und sehr dünnen, spangenartigen Knochen.

Insgesamt erlauben diese Funde den ältesten Nachweis der Choristoderen: 30 Millionen Jahre älter als *Pachystropeus*, 80 Millionen Jahre älter als *Cteniogenys*, und deutlich vollständiger erhalten als diese beiden.

Neuer Choristodere

Kenzeichen: Zähne spitzkonisch, stark gebogen und nicht sehr zahlreich, weitständig, nach hinten kürzer werdend; Wirbel lang und niedrig, relativ massiv, mit niedrigem Aufsatz;

lange, gebogene Rippen und dicke Bauchrippen; Humerus hantelförmig; Femur mit sehr langem, abgesetztem internen Trochanter (Muskelansatzstelle); Ilium mit hoch-gerundetem Fortsatz. Größe: Gesamtlänge geschätzt 15–20 cm; Schädel etwa 3–6 cm (Abb. 10.5a–j).

Stratigraphische Reichweite: Bisher nur aus den Unteren Grauen Mergeln bekannt.

Literatur: E. v. HUENE (1935); EVANS (1991a); HECHT (1992); EVANS & HECHT (1993); GAO & FOX (1998).

9. Ein winziger Protorosaurier-Schädel – Zwerg oder Baby?

Erst die Untersuchung im Labor brachte die Entdeckung dieses kleinsten Tetrapoden des Lettenkeupers, dessen Schädel gerade einmal 1,3 cm misst (Abb. 10.5k, l). Ein vollständiger Schädel, weitgehend im Verband, zeigt einen echsenartigen Kopf mit Proportionen von Oberkiefer und Schläfenregion, die an *Protorosaurus* aus dem deutschen Kupferschiefer (Spätes Perm) erinnern. Die winzigen Zähne sind deutlich gekrümmt, engständig und sehr zahlreich. Dieses Gebiss und der Schädelbau allgemein stimmen gut mit dem Archosauromorphen *Prolacerta* aus Südafrika überein (MODESTO & SUES 2004). Es scheint sich demnach um einen Protorosaurier zu handeln, einer etwas schwierig zu fassenden Gruppe *Protorosaurus*-artiger Echsen, die am ehesten an mittelgroße Warane erinnern, aber wohl zur Stammgruppe der Archosaurier (Archosauromorphe) zu rechnen sind. Offen bleibt, ob es sich bei dem bisher einzigen Schädel um ein Baby oder den Erwachsenen einer verzweigten Art handelt.

10. Brückenechsen und Schuppenechsen – erste Spuren heutiger Gruppen

Zusammen mit den Brückenechsen bilden die Squamaten (Eidechsen, Agamen, Skinke, Geckos, Leguane, Warane, Schlangen) die umfangreiche Gruppe der Lepidosaurier (Schuppenechsen). Nach den Vögeln, die aus einer Teilgruppe der räuberischen Dinosaurier (Theropoden) hervorgingen, sind Schuppenechsen heute die artenreichste Reptilgruppe. Im Lettenkeuper finden sich diagnostische Belege für die ältesten Brückenechsen der Welt sowie mehrere Arten ursprünglicher Lepidosaurier (Lepidosauromorphe), die noch vor der Aufspaltung in Brückenechsen und Squamaten stehen. Echte Squamaten dagegen konnten noch nicht nachgewiesen werden, obwohl ihre Vorfahren schon existiert haben müssen.

Die Brückenechse *Sphenodon* besiedelt heute zwei der Nordinsel Neuseelands vorgelagerte Inseln. Die nachtaktiven Tiere erbeuten Insekten und Weichtiere, die sie mit ihren kräftigen Zähnen fixieren. *Sphenodon* wurde durch

seinen urtümlichen Schädelbau berühmt. Als einzige unter den lebenden Schuppenechsen besitzt die Brückenechse eine Knochenspanne, die den Oberkiefer mit dem Kiefergelenk verbindet, überbrückt, und das untere Schläfenfenster begrenzt. Damit bildet *Sphenodon* die Schwestergruppe aller anderen lebenden Echsen (Squamata). Die Schädel der Squamaten sind in sich stark beweglich (streptostyl), während jener von *Sphenodon* völlig starr ist. Das hängt mit ihrer sehr spezifischen Ernährungsweise zusammen: Sie erbeuten relativ große Insekten (vorzugsweise Heuschrecken), die sie mit ihren kräftigen Zähnen zermahlen; sie können sogar junge Vögel übewältigen. Brückenechsen haben ein eigentümliches Gebiss, in dem die spitzkonischen, dreieckigen Zähne fest mit dem Knochen verwachsen sind und das Vorderende des Oberkiefers zu einem Schnabel ausgezogen ist. Daher stammt auch der Name „Schnabelköpfe“ (Rhynchocephalen), der die gesamte Gruppe bezeichnet. Die ältesten Nachweise von Brückenechsen stammten bisher aus der Späten Trias (*Diphydontosaurus*, *Polysphenodon*). Nun fanden sich erste Kiefer auch im Lettenkeuper (Fig. 6d–f), die eindeutig

von Brückenechsen stammen. Die Unterkiefer sind 0,5–2 cm lang und gleichen in Zahnbau und Zahnposition genau dem heutigen *Sphenodon*. Die Schädel mögen einem 8–10 cm langen Tierchen gehört haben, das vermutlich ein Landbewohner war.

Brückenechse

Kennzeichen: Zähne im Unterkiefer spitzkonisch, nach hinten immer größer werdend; im Maxillare und Praemaxillare dagegen länger, schlanker und gekrümmt; alle Zähne sind wie bei heutigen Brückenechsen fest mit dem Kiefer verwachsen; Maxillare mit breitem hohem Fortsatz; Jochbein (Jugale) hinten nicht verlängert, unteres Schläfenfenster also offen.

Größe: Gesamtlänge geschätzt 8–10 cm; Schädel etwa 0,8–2 cm (Abb. 10.6d–j).

Stratigraphische Reichweite: Bisher nur aus den Unteren Grauen Mergeln bekannt.

Aus Vellberg sind inzwischen mindestens zwei Vertreter früher Schuppenechsen mit Skelettresten überliefert,

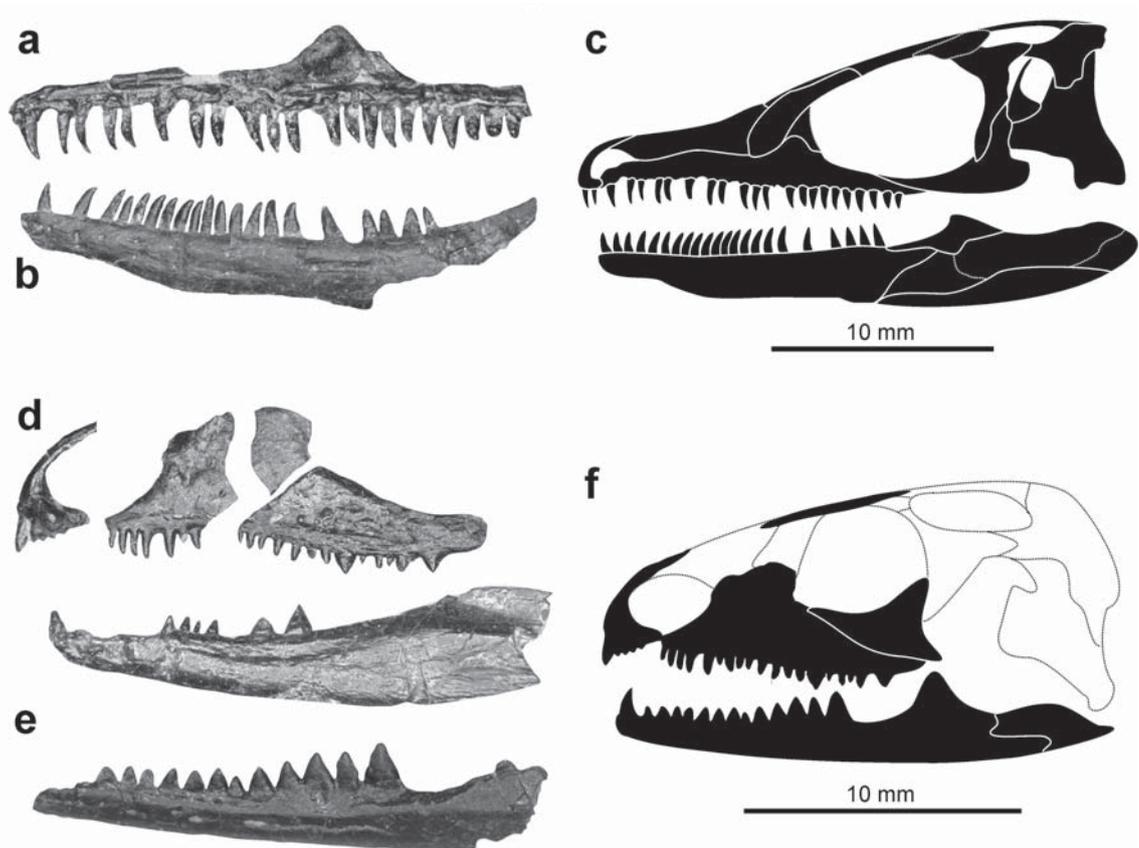


Abb. 10.6 Neue diapside Reptilien aus dem Lettenkeuper. **a–c** Lepidosauromorpher mit gekerbten Zähnen und langer Schnauze (SMNS 91111, 91547). **d–f** Brückenechse (SMNS 91313).

die Einblicke in die frühe Evolution dieser heute so vielgestaltigen Gruppe geben (Abb. 10.5m–o; 6a–c). Die beiden noch unbenannten Arten sind sehr viel ursprünglicher gebaut als heutige Lepidosaurier, weswegen sie in die Stammgruppe zu rechnen sind (Lepidosauromorphe). Die größere Art hat eine leicht verlängerte Schnauze sowie kräftige und im Alter skulptierte Schädelknochen. Die Kronen der kräftigen Zähne sind nach innen gebogen, an der Spitze gekielt, und tragen 4–5 parallele Kerben. Solche Zähne sind von heutigen insektenfressenden Eidechsen bekannt. Diese Art gleicht im Bau des Maxillare der jurassischen Schuppenechse *Marmoretta* (EVANS 1991b). Die zweite, kleinere Art hat einen kurzen, gedrunghenen Schädel, kleine stiftförmige Zähne und längere Gliedmaßen. Ihr Schädel zeigt große Ähnlichkeit zu *Sophineta*, die aus frühtriassischen Spaltenfüllungen Polens bekannt wurde (EVANS & BORSUK-BIAŁYNICKA 2009).

Literatur: EVANS (1988); FRASER & BENTON (1989); REYNOSO & CLARK (1998); EVANS & BORSUK-BIAŁYNICKA (2009).

11. Tanystropheiden – die unvergleichlichen Giraffenhalsechsen

Die ungewöhnlichsten triassischen Reptilien waren sicher die Giraffenhalsechsen (Tanystropheiden). Sie zählen zu den Protorosauriern, einer größeren Gruppe echsenartiger Kriechtiere, die alle einen verlängerten Hals mit kräftigen Halswirbeln besaßen (Abb. 10.7a–c). Tanystropheiden wurden bisher in Nordamerika, Europa, der Arabischen Halbinsel und China gefunden. Die namengebende Gattung *Tanystropheus* wurde bereits Mitte des 19. Jahrhunderts aufgrund von isolierten Halswirbeln aus dem Oberen Muschelkalk von Bayreuth beschrieben, zunächst jedoch nicht richtig gedeutet (v. MEYER 1855), dann auch in der Besano-Formation der Lombardischen Alpen und im Grenzbitumenhorizont des Tessin (BASSANI 1886). Erst durch vollständige Skelette aus dieser Lagerstätte konnte PEYER (1931) das Rätsel um die extrem verlängerten Wirbel dieses Reptils lösen, die zuvor Anlass zu abenteuerlichen Spekulationen gegeben hatten. *Tanystropheus* ist ein in Schädel- und Rumpfskelett echsenartiges Tier, dessen einzige Besonderheit darin besteht, dass der Hals überdimensional – man möchte fast sagen: über alle Maßen – verlängert ist. Im Vergleich zu einem einzelnen Halswirbel wirkt jeder andere Knochen des restlichen Skelettes grazil. *Tanystropheus* erreichte eine Körperlänge von etwa sechs Metern und findet sich überwiegend in Meeresablagerungen, wie etwa den schwarzen Schiefern der Grenzbitumenzone am Monte San Giorgio oder dem süddeutschen Muschelkalk (WILD 1973; TSCHANZ 1986; NOSOTTI 2007).

Tanystropheus conspicuus

v. MEYER, 1855

Ken n ze i ch en: 11 Halswirbel, davon 9 extrem verlängert; Zähne lang, spitzkonisch, im Querschnitt rundoval, mit parallelen Graten; Zähne bei Jungtieren im hinteren Kieferbereich dreispitzig; Schädel mit hohem unteren Schläfenfenster, dem die untere Begrenzung fehlt; Gaumen bis auf den Vomer unbezahnt; Extremitäten noch sehr an Landreptilien erinnernd.

Gr ö ß e: Gesamtlänge 3–6 m, Schädel 20–30 cm (Abb. 10.7a–c).

Stratigraphische Reichweite: Reste aus dem gesamten Oberen Muschelkalk und Lettenkeuper; Untere Graue Mergel (Kupferzell); Funde von Zähnen, die *Tanystropheus* zugeordnet werden, aus vielen Fundstellen.

Bei Kupferzell fanden sich Reste von Halswirbeln, die aufgrund ihrer Länge und ihrer eigenartigen Gestalt eindeutig zu *Tanystropheus* gehören. Fragmente viel kleinerer, ähnlich gebauter Halswirbel finden sich regelmäßig aus Seeablagerungen, daneben auch dreispitzige Zähne, die möglicherweise von jugendlichen Tieren oder einem kleinwüchsigen Tanystropheiden stammen. Diese kleinen, vermutlich in Seen lebenden Tanystropheiden hatten etwa die Größe von *Amotosaurus*, der aus dem oberen Buntsandstein von Rotfelden im Schwarzwald beschrieben wurde (FRASER & RIEPEL 2006). Allerdings sind die Halswirbel der kleinen Tanystropheiden aus dem Lettenkeuper viel länger als bei *Amotosaurus* und damit dem *Tanystropheus* ähnlicher. Ob hier eine neue Art oder aber nur sehr kleine Jungtiere von *Tanystropheus conspicuus* vorliegen, muss durch artikuliertes Material geklärt werden.

Zur Lebensweise der Giraffenhalsechsen gibt es zahlreiche Deutungen. PEYER (1931) rekonstruierte *Tanystropheus* kriechend mit nach vorn gestrecktem Hals. WILD (1973) plädierte unter Anwendung statischer Überlegungen für eine aufgerichtete Halshaltung unter Wasser, was bei erwachsenen Tieren bedeutet hätte, dass der Kopf 2–3 Meter über dem Körper (mit dem Herz) gehalten worden wäre; es scheint fraglich, ob der Kreislauf dies ermöglicht hätte. TSCHANZ (1986) stellte die aufgerichtete Halshaltung in Frage, indem er von der Anatomie der Wirbel und Rippen ausging. Er stellte zwar fest, dass die Wirbelgelenke eine Steilstellung des Halses ermöglichen könnten, doch sprechen die Rippen dagegen. Die Anordnung der dünnen, sehr langen Halsrippen zu regelrechten Bündeln müsste die Wirbelsäule vielmehr versteift haben, was eine S-förmige Biegung des Halses unmöglich gemacht hätte. Zudem war die Halsmuskulatur dem Bau der Rippen zufolge schwach entwickelt. An Land hätte dieser extrem lange und nur eingeschränkt bewegliche Hals wenig Vorteile gebracht. Im Wasser aber, so LI et al. (2004), hätte das Tier in ruhender Stellung Beute durch langsame, unauffällige Bewegungen überraschen können, ohne dass

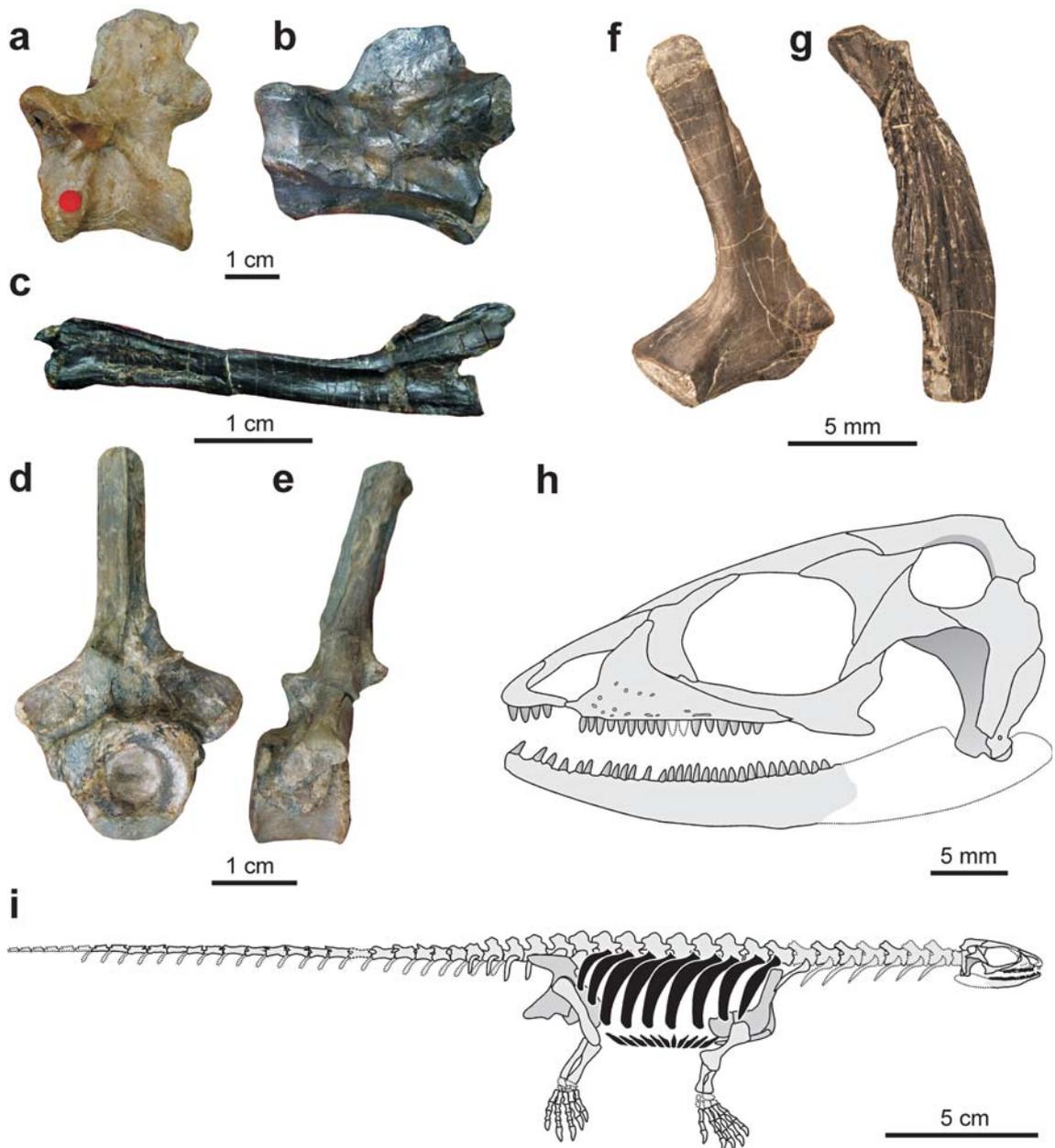


Abb. 10.7 Aquatische Reptilien und Urschildkröten aus dem Lettenkeuper. **a–c** Wirbel von *Tanystropheus* sp. **a** Rumpfwirbel (SMNS 54629). **b** Hinterer Halswirbel (SMNS 8728). **c** Mittlerer Halswirbel (SMNS 91100). **d–e** Rumpfwirbel von *Blezingeria ichthyospondyla* (SMNS 81197). **f–h** Urschildkröte *Pappochelys rosinae*. **f** Schulterblatt (SMNS 92044). **g** Skulptierte Rippe von außen (SMNS 92045), **h** Schädelrekonstruktion in Seitenansicht, **i** Skelettrekonstruktion (SCHOCH & SUES 2015).

der eigentliche, große Körper des Räubers überhaupt gesehen werden konnte. Beim Schwimmen hätte der versteifte Hals ein Pendeln des Kopfs verhindert, während der hintere Rumpf und Schwanz durch seitliche Wellenbewegung als Antrieb fungierte. Dieses Modell wird durch den Fund des *Tanystropheiden* *Dinocephalosaurus* aus Chi-

na gestützt. Diese Gattung hatte anscheinend unabhängig von *Tanystropheus* einen ebenso langen Hals entwickelt, war dabei aber im Extremitätenskelett weiter an die Fortbewegung im Wasser angepasst. Das deutet darauf hin, dass diese Halskonstruktion tatsächlich unter Wasser funktionierte und dort genutzt wurde. Das Vorkommen von

Tanystropheiden in Nordamerika, Europa und China bezeugt weiterhin den großen Erfolg dieser Tiergruppe.

Literatur: WILD (1973, 1980b, 1987); TSCHANZ (1986); RENESTO (1994); LI et al. (2004, 2006); FRASER & RIEPPEL (2006).

12. Thalattosaurier – spärliche Reste einer rätselhaften Gruppe

Die Trias war die große Zeit der Meeresechsen. Nicht nur die Ichthyosaurier und Sauropterygier, die im späteren Mesozoikum die Meere dominieren sollten, entstanden in dieser Zeit. Während der Trias bevölkerten auch viele andere, kleinere Gruppen die Ozeane, Binnenmeere und Lagunen. Die Zusammensetzung und Verwandtschaft dieser Reptilien untereinander liegen noch weitgehend im Dunkeln. Die Choristoderen, die in der Kreide von Japan mit einer meeresbewohnenden Art vertreten waren, wurden schon erwähnt. Eine weitere solche Gruppe waren die Thalattosaurier (wörtlich übersetzt „Meeresechsen“), die aus der Mittleren und der Späten Trias von Nordamerika, Europa und China bekannt sind. Der 2 m lange *Askeptosaurus* vom Monte San Giorgio veranschaulicht die Anatomie dieser Tiere: ein langer und flacher, leicht gebauter Schädel mit gekrümmten Zähnen, deren Kronen nach hinten umbiegen, oberes Schläfenfenster nur noch ein schmaler Schlitz, das untere nach unten hin offen, verlängerter Hals und Extremitäten ähnlich denen der Nothosaurier. Fast scheint es, als hätten die Thalattosaurier die Erfolgsgeschichte der Sauropterygier einfach wiederholt. Neben offenbar fischfressenden Gattungen gab es auch Formen mit kräftigen Zähnen wie *Clarazia*, die vermutlich Schaltiere fraßen (RIEPEL 1987b). Der italienische *Endennasaurus* hatte dagegen überhaupt keine Zähne mehr, sondern einen langgezogenen Schnabel (MÜLLER et al. 2006).

Thalattosaurier sind möglicherweise auch im Lettenkeuper vertreten. EBERHARD FRAAS erkannte 1896 in einer von RICHARD BLEZINGER stammenden Aufsammlung von Wirbeltierresten aus dem Grenzbonebed von Crailsheim einen eigentümlichen Wirbeltypus, den er unter Vorbehalt der Gattung *Nothosaurus* zuordnete. Nach der seltsamen, an Fischwirbel erinnernden Gestalt der Wirbelkörper benannte er die neue Art *Nothosaurus ichthyospondylus*. Im Jahre 1951 widmete sich FRIEDRICH V. HUENE erneut diesem Material und erkannte unter den erwähnten Funden Wirbel, die ihn viel mehr an Ichthyosaurier erinnerten als an Sauropterygier. Ihre bikonkaven (amphicoelen) Wirbelkörper, die andersartig gestalteten Gelenkflächen für die Rippen und das Fehlen der für Sauropterygier typischen Kreuzstruktur in der Aufsicht auf den Wirbelkörper weichen deutlich von dem Schema der Nothosaurier ab. Ichthyosaurier hingegen, die man aus dem Oberen Muschelkalk mit verschiedenen Formen kennt (z.B. *Shastasaurus*, *Cymbospondylus*),

haben durchaus ähnliche Wirbel, doch fand v. HUENE auch unter diesen Formen keinen wirklich genau entsprechenden Wirbeltypus, weswegen er die Form aus dem Grenzbonebed mit einem neuen Gattungsnamen versah.

Blezingeria ichthyospondyla v. HUENE, 1951

Kennzeichen: Wirbelkörper hoch und schmal, deutlich bikonkav; Wirbelaufsätze schmal und niedrig,

Größe: Etwa 2 m Körperlänge. Abb. 10.7d–e.

Stratigraphische Reichweite: Vereinzelt schon im höheren Oberen Muschelkalk, häufig dann im Grenzbonebed und vereinzelt in manchen Karbonatbänken im Lettenkeuper.

Literatur: MERRIAM (1905); RIEPEL (1987b); RIEPEL et al. (2000); MÜLLER et al. (2006).

13. Eine Urschildkröte im Echsenformat

Der Ursprung der Schildkröten lag lange Zeit im Dunkeln. Einerseits fehlten Funde aus älteren Schichten, die der Stammlinie der Schildkröten zugeordnet werden können, andererseits wurde die Entstehung ihres massiven Schädels und des einzigartig gebauten Panzers sehr kontrovers diskutiert. Ebenso blieb offen, ob die ältesten Schildkröten land- oder wasserlebend waren.

Bisher stammten die ältesten bekannten Urschildkröten aus dem Mittleren Keuper von Deutschland. Diese Tiere waren groß und hatten bereits alle wesentlichen Merkmale heutiger Schildkröten. So hatten sie bereits einen geschlossenen (anapsiden) Schädel und vollständig knöchernen Rücken- und Bauchpanzer, die Hornschilder trugen (BAUR 1887). Im Unteren Stubensandstein des Schwäbischen Waldes fand man zahlreiche Panzer der ältesten Landschildkröte, *Proterochersis*, deren Kopf bis heute unbekannt blieb (FRAAS 1913b; JOYCE et al. 2013). Geologisch etwas jünger war die über einen Meter lange *Proganochelys* aus dem Mittleren Stubensandstein und dem Knollenmergel, von der in Aixheim, Trossingen und Halberstadt schöne Skelette gefunden wurden (JAEKEL 1914; GAFFNEY 1990). Gestützt auf diese Urschildkröten leiteten viele Paläontologen die Schildkröten von ursprünglichen Reptilien ab (Parareptilien oder Captorhiniden), also Formen, die noch einen anapsiden Schädel hatten (GAFFNEY 1990; LAURIN & REISZ 1997).

In ein ganz neues Licht gerückt wurde die Frage durch eine Entdeckung aus China. Die 50 cm lange *Odontochelys* aus der Obertrias von Guizhou war etwas älter als *Proterochersis* und in wichtigen Merkmalen ursprünglicher (LI et al. 2008). Diese vermutlich aquatische Gattung besaß

neben einem rudimentären Rückenpanzer (Carapax) auch einen geschlossenen Bauchpanzer (Plastron). Der Carapax befand sich noch in einem frühen evolutionären Stadium, bestehend aus verbreiterten Rippen und einer unpaaren Reihe von Knochenplatten über der Wirbelsäule. Die leider schlecht erhaltene Schläfenregion war vermutlich geschlossen, wie bei *Proganochelys*, und die Kiefer trugen stiftförmige Zähne anstatt eines Hornschnabels. Damit war *Odontochelys* die erste Urschildkröte, bei der Zähne in den randlichen Kieferknochen festgestellt werden konnten (*Proganochelys* hatte nur noch Zahnchen im Gaumen).

Die Entdeckung einer noch älteren Urschildkröte im Lettenkeuper gelang erst vor kurzem. Dies war erst nach aufwändiger Auswertung zahlreicher Skelettreste möglich, die in den Jahren 2008–2013 in Vellberg gefunden worden waren. Insgesamt lagen im Frühjahr 2015 rund 20 Skelettreste vor, dazu kommen einige dreidimensional erhaltene Einzelknochen. Das kaum 20 cm lange Reptil erhielt den Namen *Pappochelys rosinae* und fällt durch seine eigenartig verbreiterten Rippen auf. Diese gleichen den Rippen von *Odontochelys* in vielen Details. Im Gegensatz zu *Odontochelys* hatte *Pappochelys* einen langen Schwanz, die Arme waren noch nicht größer als die Beine und es fehlte der Bauchpanzer. Anstelle des Plastrons hatte *Pappochelys* verdickte Gastralien (Bauchrippen), die stellenweise verschmolzen waren. *Pappochelys* liefert somit Hinweise, dass der Bauchpanzer aus der Verschmelzung von Bauchrippen entstanden ist.

Die Körperproportionen und der Schädel von *Pappochelys* erinnern an Brückenechsen und andere Lepidosaurier, doch sind die verbreiterten Rippen in der Germanischen Trias einzigartig. Im Gegensatz zu den Pachypleurosauriern, die massive zylindrische Rippen besitzen, sind diese bei der neuen Art eher leicht gebaut, mit dünnem Schaft, der sich nach außen hin aber blattförmig verbreitert (Abb. 10.7g). Auffällig ist weiterhin die kräftige Skulptur aus parallelen Leisten, welche die Rippenaußenseite bei größeren Exemplare bedecken; offenbar reichten diese Rippen bis in die äußeren Hautschichten des Rumpfs und bildeten eine Art Panzer. Nachfolgende Rippen berührten einander allerdings nicht.

Pappochelys ist ein fast perfektes Bindeglied zwischen permischen Reptilien und spätriassischen Urschildkröten. Vor allem der eindeutig diapside Schädel beantwortet die jahrhundertalte Frage, wie die ältesten Schildkröten ausgesehen haben und aus welcher Großgruppe sie stammen. Schildkröten stammen von Diapsiden ab – diese Hypothese wurde seit langem von Genetikern vertreten, die molekulare Hinweise auf eine Verwandtschaft zwischen Schildkröten und Archosauriern gefunden haben.

Wo lebte *Pappochelys*? Die kleine Urschildkröte wird in den Ablagerungen des Vellberg-Sees viel häufiger gefunden als die meisten anderen Reptilien. Zudem sind Ex-

emplare in verschiedenen Größen gefunden worden. Die meisten Skelette scheinen als Speiballen großer Räuber abgelagert worden zu sein. *Pappochelys* scheint demnach zumindest in Ufernähe gelebt zu haben, wo sie von wasserlebenden Jägern (temnospondyle Amphibien?) ergriffen wurde. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass die Urschildkröten zumindest in Wassernähe, wenn nicht im Süßwasser gelebt haben.

Pappochelys rosinae
SCHÖCH & SUES, 2015

Kennzeichen: Rippen im Querschnitt T-förmig verbreitert, Schulterblatt stabförmig, Bauchrippen verdickt und teilweise verwachsen, Schädel mit zwei Schläfenfenstern, Kopf klein, Rumpf kurz und verbreitert, Schwanz sehr lang (50% der Gesamtlänge).

Größe: 20 bis max. 35 cm Körperlänge.

Stratigraphische Reichweite: Bisher nur aus den Unteren Grauen Mergeln des oberen Lettenkeupers bekannt.

Literatur: SCHÖCH & SUES (2015).

14. Archosaurier – drachenartige Räuber an Land

Die Archosaurier waren seit Beginn der Trias die dominierenden Beutegreifer auf dem Festland. Der älteste Vertreter dieser Gruppe, der nur fragmentarisch bekannte *Archosaurus rossicus*, stammt aus dem Späten Perm (Tatarium-Stufe) des Urals. Bereits im Buntsandstein und in gleich alten Formationen in den USA, Afrika und China gibt es zahlreiche Belege für Großräuber von mehreren Meter Länge. Diese an historische Drachendarstellungen erinnernden Reptilien hatten oft überdimensionierte Köpfe mit kräftigen Zähnen, und erreichten Gewichtsklassen, die bislang keine andere, räuberisch lebende Wirbeltiergruppe hervorgebracht hatte. Die ursprünglichsten Vertreter waren entweder grobschlächtere Tiere wie die 3–6 m langen „Blutkrokodile“ *Erythrosuchus* aus Südafrika (GOWER 2003), *Garjainia* aus dem europäischen Russland (GOWER & SENNIKOV 2000) und *Shansisuchus* aus China (YOUNG 1964), oder aber kleinwüchsige Gattungen wie *Euparkeria* aus Südafrika (EWER 1965) und *Turfanosuchus* aus China (WU & RUSSELL 2001), die nicht einmal einen Meter Länge erreichten. Die ältesten Vertreter dieser Linie der herrschenden Echsen werden auch genauer als Archosauriforme (Stamm-Archosaurier) zusammengefasst. Der Lettenkeuper hat vor einigen Jahren Funde mehrerer Arten aus dieser Gruppe geliefert, die wegen ihrer stammesgeschichtlichen Stellung besondere Beachtung verdienen (s.u.).

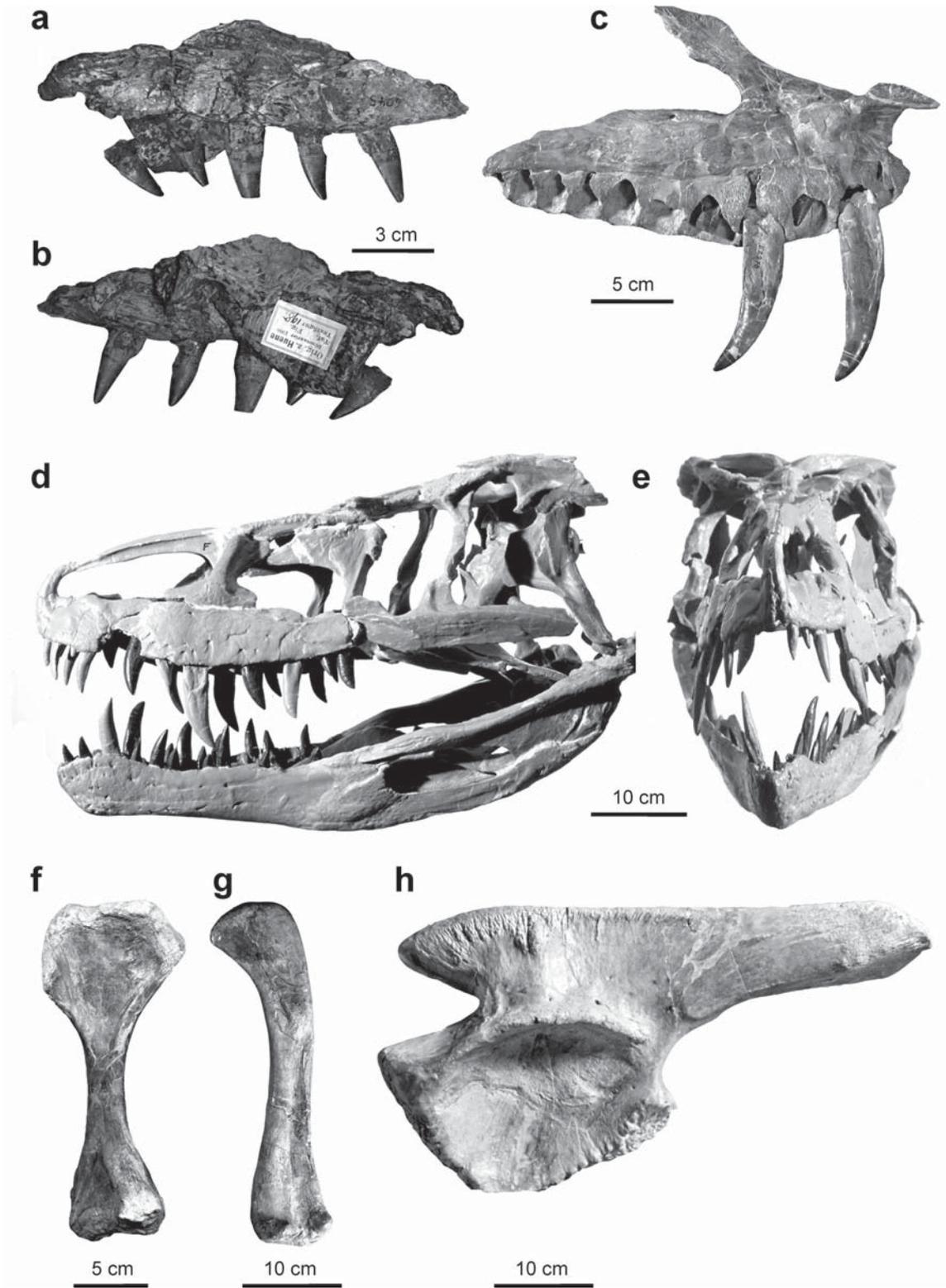


Abb. 10.8 Großwüchsige Archosaurier aus dem Lettenkeuper. **a–b** Oberkiefer von *Zanclodon laevis* (SMNS 6045). **c–h** *Batrachotomus kupferzellensis*. **c** Oberkiefer (SMNS 52970). **d–e** Schädelrekonstruktion (SMNS 52970). **f** Oberarmknochen (SMNS 80275). **g** Oberschenkelknochen (SMNS 52970). **h** Ilium (Darmbein) (SMNS 80269).

Die Archosaurier im engeren Sinne stellen zwei wichtige, aber sehr ungleiche Zweige der heutigen Landwirbeltiere: die Krokodile und die Vögel. Diese beiden bis heute überlebenden Gruppen könnten verschiedener kaum sein: Während die Krokodile sich auf einige wenige, eng begrenzte Nischen zurückgezogen haben (Großräuber in Flüssen und Ästuaren niederer Breiten), haben sich die Vögel den Luftraum und viele weitere Nischen an Land und im Wasser erschlossen (Tropen bis Polarzone). Weiterhin kommen die kaltblütigen Krokodile mit ihrem schubkriechenden „Echsenang“ und ihrer beschuppten Haut dem landläufigen Echsenbild recht nahe, während die warmblütigen Vögel eine aufrechte Beinstellung haben und sich mit einem Federkleid vor Wärmeverlust schützen. Trotz dieser extremen Verschiedenheit gehen Krokodile und Vögel auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück, der im Späten Perm gelebt haben muss.

Betrachtet man die Evolution der Archosaurier aus der paläontologischen Perspektive, sieht die Geschichte wiederum anders aus: Die Beinstellung etwa der frühen Archosaurier war weder so vertikal wie bei heutigen Vögeln, noch so vermeintlich echsenartig wie bei Krokodilen im Kriechgang. Vielmehr praktizierten sowohl die Rausuchier als auch andere Krokodil-Vorfahren einen halbaufrechten Gang, bei dem der Bauch weit oberhalb des Bodens getragen wurde. Diesen „high walk“ beobachtet man tatsächlich auch bei heutigen Krokodilen, wenn auch selten, weil die nur scheinbar trägen Tiere Meister im Energiesparen sind.

Zur Zeit des Lettenkeupers, im späten Ladinium, gab es in Mitteleuropa Lebensräume, in denen frühe Archosaurier wichtige Rollen spielten. Die Vorfahren der Krokodile waren hier besonders artenreich und vielgestaltig; erst mit der Einwanderung der frühen Dinosaurier setzte sich zur Zeit des Stubensandsteins und Knollenmergels im Norium (vor etwa 215–205 Millionen Jahren) die Vogellinie endgültig durch.

Literatur: v. HUENE (1920, 1936, 1956); SAWIN (1945); ROMER (1956); WALKER (1961); KREBS (1963, 1976); THULBORN (1980); BONAPARTE (1982); PARRISH (1987, 1994); CARROLL (1988); LONG & MURRY (1995); HECKERT & LUCAS (1998, 1999); GOWER (2000); GOWER & SENNIKOV (2000); WU & RUSSELL (2001); NESBITT (2003); LI et al. (2006); PARKER (2007).

15. Mehr als nur ein Bruchstück – der Gaildorfer Sichelzahn

Der erste Nachweis von Archosauriern im Lettenkeuper gelang dem Stuttgarter Gelehrten THEODOR PLIENINGER (1846) mit einem äußerst bruchstückhaften Fund aus dem Gaildorfer Alaunschiefer. Ihm lag ein Kieferrest eines Archosauriers vor, den er nach den gebogenen Zahnkronen *Zanclodon* taufte, der Sichelzahn. Der Gattungsname *Zanclodon* wurde später für verschiedene andere Arten ver-

wendet, die nicht näher mit *Z. laevis* verwandt sind, so z.B. auch für die Dinosaurierreste aus dem Mittleren Keuper, die heute zu *Plateosaurus* gestellt werden (GALTON 2001).

Zanclodon laevis PLIENINGER, 1846

Kennzeichen: Oberkiefer mit sehr schlanken sichel-förmigen Zähnen, die nicht deutlich gekielt sind und keine Sägekanten aufweisen; Zähne sitzen in geschlossenen Höhlen (Theken), die auf der Kieferinnenseite keine Interdentalplatten (dreieckige Zwischenzahnwände) haben wie bei Rausuchiern.

Größe: Schwer abschätzbar, vermutlich über 1,5 m (Abb. 10.8a, b).

Stratigraphische Reichweite: Bisher nur ein Fund aus der Wirbeltierlagerstätte Gaildorf.

PLIENINGERS Original zeigt zwar nur einen Teil des Kiefers, doch reicht dies aus, ihn von anderen Archosauriern bzw. Archosauriformen aus dem Lettenkeuper zu unterscheiden. Vor allem von dem in Kupferzell entdeckten *Batrachotomus kupferzellensis* trennen ihn die Zähne, die viel schlanker und nicht durchgehend gekielt sind und denen auch jegliche Sägekanten fehlen, wie sie bei *Batrachotomus* immer ausgebildet sind. Eine gezielte Nachpräparation des Holotypus ergab, dass die Zähne nicht etwa durch unsachgemäße Präparation abgeschliffen, sondern tatsächlich abgerundet waren. Zähne dieses Typs finden sich an mehreren Fundstellen im Lettenkeuper (Vellberg, Kupferzell), sind allerdings nicht sehr häufig. Eine nähere Zuordnung von *Zanclodon laevis* ist allein auf Grundlage des Gaildorfer Stückes nicht möglich. In einer Art Ausschlussverfahren gelangte GALTON (2001) zu dem Schluss, dass *Zanclodon* im Grunde keiner bekannten Archosauriergruppe zugeordnet werden kann. Immerhin bezeugt der Fund, dass es neben dem großen Rausuchier *Batrachotomus* noch andere Archosaurier gegeben haben muss, die einen Meter Länge überschritten.

Literatur: PLIENINGER (1846a, b, 1847); v. HUENE (1907–1908); WILD (1973); GALTON (2001); SCHOCH (2011b).

16. *Batrachotomus* – der Kupferzeller Amphibienschlächter

Die imposantesten Reptilien des Lettenkeupers wurden in einer Rinnenfüllung bei Kupferzell entdeckt. Es fanden sich mehrere zerfallene Skelette, darunter vier ziemlich vollständige, die einem neuartigen mesozoischen Großräuber von 3,5–5,6 m Länge zugeordnet werden konnten. Die bis 10 cm langen, vorn und hinten mit feinen Sägekanten versehenen Zähne (Abb. 10.8c) waren bereits seit vielen Jahren als Einzelfunde bekannt (z. B. „*Zanclodon*“ *arenaceus* von Bibersfeld und Hoheneck)

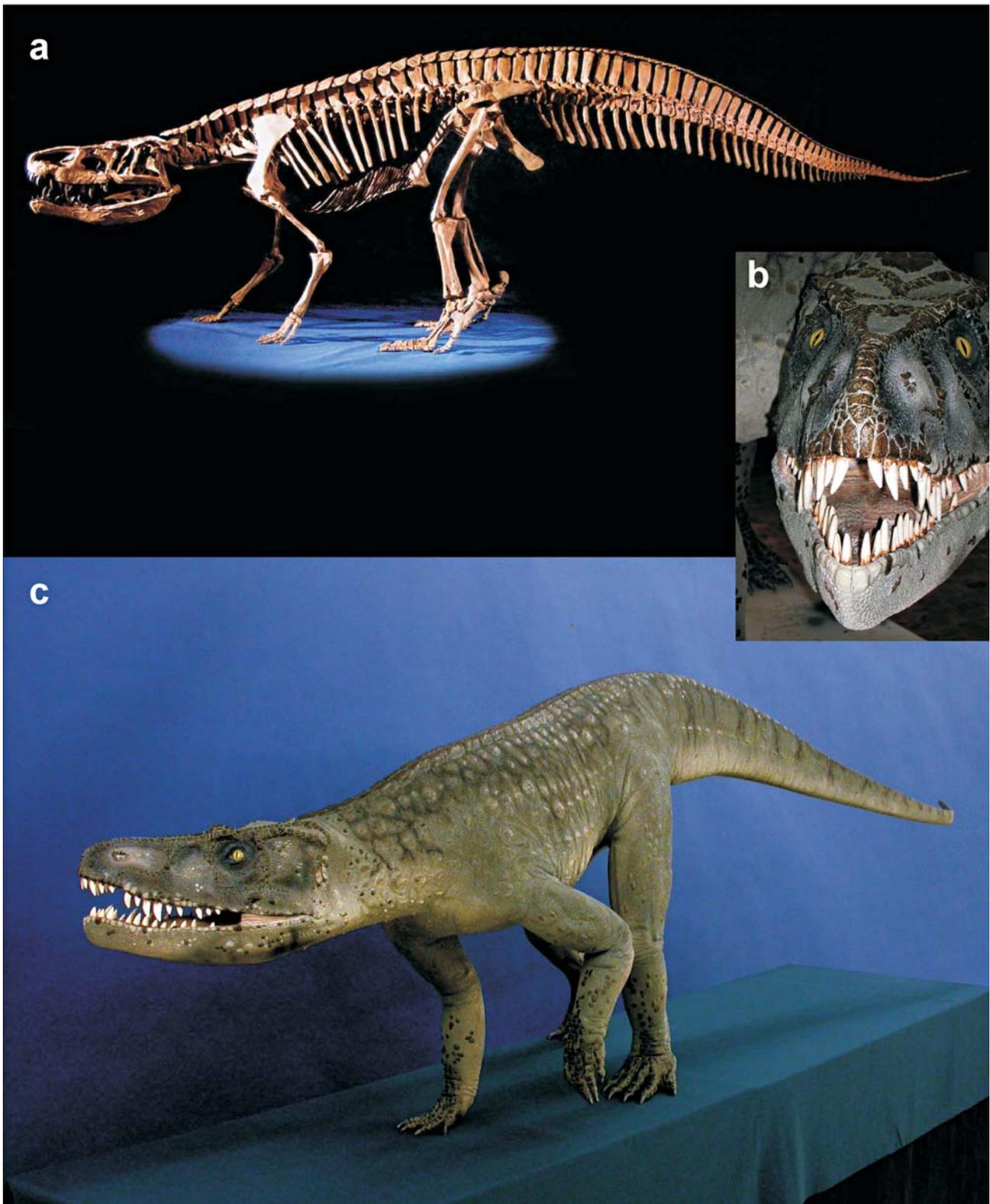


Abb. 10.9 Rekonstruktion des Rausuchiers *Batrachotomus kupferzellensis*. **a** Skelettmontage. **b** Mutmaßliches Antlitz. **c** Lebendrekonstruktion von NORBERT ADORF (2005).

und ähneln solchen von Theropoden (räuberischen Dinosauriern) aus der Späten Trias. Zunächst wurden die Funde denn auch als älteste Dinosaurier angesprochen, doch stellte sich bald heraus, dass es sich um einen ursprünglichen Vertreter der Krokodil-Linie (Pseudosuchier oder „Scheinkrokodile“) handelt. Der Fund mehrerer nahezu kompletter Schädel belegte eindeutig, dass hier ein *Rauisuchier* vorliegt, der auf den ersten Blick Ähnlichkeit mit dem aus dem Tessin bekannten *Ticinosuchus ferox* zeigt (PARRISH 1993; GOWER 1999, 2000). Nach heutiger Kenntnis war *Batrachotomus* nahe mit dem nordamerikanischen *Postosuchus* und dem mitteleuropäischen *Teratosaurus* verwandt (PEYER et al. 2008), während *Ticinosuchus* eher Anklänge an primitivere *Rauisuchier* wie z.B. den ostafrikanischen *Mandasuchus* zeigt.

Die *Rauisuchier* werden nicht als eine geschlossene Gruppe betrachtet, weil unter ihnen vermutlich auch nächste Verwandte der Krokodile und Aetosaurier (Adlerkopfechsen) zu finden sind. Sie bilden eine umfangreiche Gruppe überwiegend großwüchsiger, ähnlich aussehender Raubtiere, die vor allem in der Frühen und Mittleren Trias in vielen Regionen der Erde vorkamen (GOWER 1999). Obwohl im Schädelbau und der Bezahnung den späteren räuberischen Dinosauriern grundsätzlich ähnlich, unterscheiden sie sich deutlich von diesen im Rumpf- und Extremitätenskelett. Am wichtigsten ist der Bau des Fußwurzelgelenks, in dem die beiden größten Knochen (Astragalus und Calcaneus) ein spezialisiertes crurotarsales Gelenk bilden (KREBS 1976; PARRISH 1987). Dieses Gelenk findet sich ansonsten nur bei heutigen Krokodilen sowie einer Reihe kleinerer, ausgestorbener Gruppen wie den Phytosauriern, den Aetosauriern und den Sphenosuchiern. Es wurde bei heutigen Krokodilen genau untersucht und ermöglichte diesen Tieren anscheinend einen Wechsel in der Stellung der Extremitäten zum Körperstamm, der von einer echsenartig gestreckten („low walk“) bis zur halbaufrechten Gangart („high walk“) reicht.

Neben der crurotarsalen Gelenkfläche selbst sind auch der Bau des Calcaneus sowie dessen kräftiger knöcherner Ansatz für einen Sprungmuskel in der Ferse von Bedeutung. All diese Eigenschaften fehlen den Dinosauriern, die ihrerseits bereits eine einfacher gebaute, scharnierartig funktionierende Fußwurzel, vergleichbar jener der Vögel, entwickelt hatten. Der Hinterextremität kommt also bei der Einordnung triassischer Archosaurier große Bedeutung zu und wies die Kupferzeller Funde eindeutig als – wenn auch sehr ursprüngliche – Vertreter der Krokodil-Linie aus.

Batrachotomus kupferzellensis
GOWER, 1999

Kennzeichen: Schädel mit langer Nasenöffnung, leicht gebogener „Adlernase“; Nasenbein (Nasale) mit gegabel-

ter Leiste; Oberkiefer mit spezialisierter Furche und Einbuchtung am Vorderrand; Zähne kräftig, gekrümmt, mit vorn und hinten gezähnelten Schneidekanten; Doppelreihe rechteckiger, gekielter Knochenplatten auf dem Rücken.

Größe: Gesamtlänge 3,5–5,5 m, Schädel 40–50 cm (Abb. 10.8c–h, 10.9 a–c).

Stratigraphische Reichweite: Skelettfunde bisher nur aus den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten (Kupferzell, Vellberg); Funde von Zähnen, die mit denen des Holotyps identisch sind, zahlreich aus vielen Fundstellen.

Der Name *Batrachotomus* („Amphibienschlächter“) nimmt Bezug auf die in Kupferzell häufig nachgewiesenen Beißspuren an Amphibienknochen, die wahrscheinlich von Scheinkrokodilen verursacht wurden (GOWER 1999). Besonders häufig finden sich diese an Oberarm- und Oberschenkelknochen und Rippen von *Mastodonsaurus*. Durch einen aufschlussreichen Skelettfund von *Postosuchus* aus Nordamerika ist bekannt, dass *Rauisuchier* beim Beutefang nicht wählerisch waren: im Bauchraum eines einzigen jugendlichen (!) Exemplares fanden sich ein kleiner Aetosaurier, zwei Finger eines großen pflanzenfressenden Dicynodonten, der Skelettrest eines Cynodontiers (eines frühen Verwandten der Säugetiere) und ein Knochen eines temnospondylen Amphibs; unter dem Skelett des Räubers lagen noch der zerbissene Schädel und Rumpf eines Sphenosuchiens, der wahrscheinlich gerade von *Postosuchus* getötet worden war, als der Räuber selbst zu Tode kam (PEYER et al. 2008).

Batrachotomus trug wie die meisten Krokodilverwandten eine Doppelreihe langgezogener Hautknochen (Osteoderme) auf dem Rücken, die den oben verbreiterten Dornfortsätzen der Wirbel aufsaßen. Diese Platten waren zwar kräftig, aber nur undeutlich skulptiert; sie sind an ihren seitlichen, zur Flanke weisenden Rändern oft zerschlizt. Im Schwanz und an den Flanken des Rumpfes waren kleinere, isoliert sitzende Osteoderme verteilt, die zusammen mit einem Skelettrest gefunden wurden. Vermutlich bedeckten sie auch Teile der Extremitäten. Ähnlich den heutigen Krokodilen dürften die *Rauisuchier* demnach eine sehr derbe Haut besessen haben. Epidermale Schuppen, die in der äußersten Hautschicht aus Hornabscheidungen gebildet werden, sind in zahlreichen Fährten erhalten, die man den *Rauisuchiern* zuschreibt. Diese sind seit langem als *Chirotherium* („Handtier“) bekannt, und die Rekonstruktion des *Batrachotomus* passt recht gut auf die großen Fährten dieser Gattung (z.B. *Chirotherium sickleri*). Die Häufigkeit und weite Verbreitung dieser Fährten allein bezeugt, wie erfolgreich die Scheinkrokodile in der Trias gewesen sein müssen. Bei manchen Arten von *Chirotherium* haben sich Fährtenfolgen erhalten, die vierbeinig beginnen und dann zweibeinig werden – die Fährtenleger müssen also die Fähigkeit gehabt haben, zumindest streckenweise auf

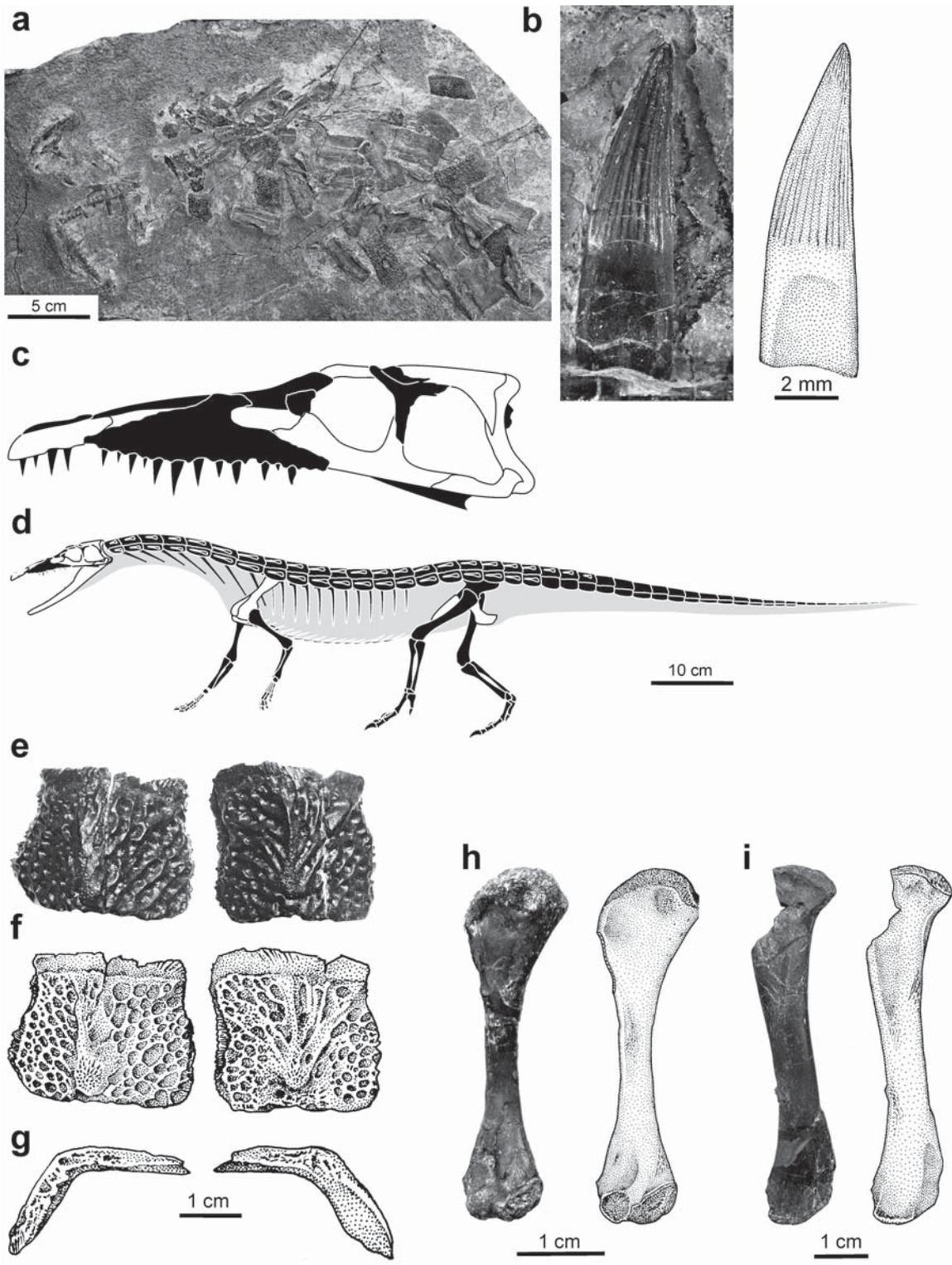


Abb. 10.10 Archosauriforme Reptilien aus dem Lettenkeuper. *Jaxtasuchus salomoni*. **a** Zerfallener Hals mit Schädelresten (SMNS 91083). **b** Zahn (SMNS 91083). **c** Schädelrekonstruktion, angelehnt an den argentinischen Proterochampsiden *Ceritosaurus* (bekannte Knochen in schwarz). **d** Skelettrekonstruktion. **e-g** Panzerplatten von oben und vorn (SMNS 91064). **h** Oberarmknochen (SMNS 91002). **i** Oberschenkelknochen (SMNS 91002).

den Hinterbeinen zu laufen. Dies traut man am ehesten einer eigenartigen Gruppe innerhalb der Rauisuchier zu (den Shuvosauriden und Ctenosaurisciden, z.B. *Arizonasaurus*), doch sind auch bei *Batrachotomus* die Arme recht kurz und grazil, was von manchen Fachleuten als Hinweis auf ein kurzphasiges Aufrichten gedeutet wird. In jedem Fall zeigen die heutigen Krokodile trotz ihrer überwiegend trägen, uferbezogenen Lebensweise erstaunliche Fähigkeiten: neben hochbeinigem Laufen können diese Tiere kraftvolle Sprünge ausführen und sogar galoppieren. Ein ähnliches Verhalten kann man demnach auch für *Batrachotomus* annehmen, zumal dieser Landräuber deutlich hochbeiniger gelaufen sein muss als heutige Krokodile.

Literatur: KREBS (1965, 1976); SILL (1974); PARRISH (1993); LONG & MURRY (1995); GOWER (1999, 2000); GOWER & WALKER (2002); GOWER & SCHOCH (2009); NESBITT (2003, 2005, 2007); NESBITT & NORELL (2006); PEYER et al. (2008).

17. Phantombild eines Gepanzerten – der langhalsige *Jaxtasuchus*

Im oberen Lettenkeuper finden sich häufig 1–5 cm lange, rechteckige Panzerplatten (Abb. 10.10). Sie wurden erst vor wenigen Jahren erkannt, nachdem man sie lange Zeit wegen ihrer wabenartigen Skulptur als Bruchstücke von Amphibienknochen angesehen hatte. Gezieltes Aufsammeln zeigte aber, dass es sich nicht um Fragmente, sondern vollständige, quadratische bis rechteckige Plättchen handelt, die meist gerade Kanten aufweisen. Ihre Oberseite (=Außenseite) ist von zahlreichen Leisten bedeckt, die ein vieleckiges Muster bilden. An den Knotenpunkten sind die Leisten meistens erhöht, und in der Plattenmitte ragt oft ein Dorn hervor. Die rechteckigen Platten haben an der Vorderseite einen breiten Rand, der deutlich von der skulptierten Oberfläche abgesetzt und völlig glatt ist; dieser Bereich wurde von dem davor liegenden Osteoderm überlappt. Seitlich schlossen sich weitere Platten an, die mitunter eng mit der Mittelplatte verzahnt gewesen sein müssen. Hier liegen also Teile eines umfangreichen Panzers vor, der sich von der lockeren Verteilung von Osteodermen bei Scheinkrokodilen deutlich unterscheidet.

Solche Panzer kannte man bislang nur von zwei Gruppen, den Aetosauriern (Adlerkopfechsen) und den Krokodilen im engeren Sinne (Crocodylia). Die Funde aus dem Lettenkeuper erinnern eher an Aetosaurier, denn neben den einander überlappenden, rechteckigen Platten finden sich auch noch trapezförmige Seitenplatten, die fest mit den Mittelplatten verzahnt waren, sowie Knochenstacheln, die man nur von Adlerkopfechsen kennt. Die Seitenplatten schützten den seitlichen Teil des Rückens und die Flanke des Tieres, und über dem Becken waren die zentralen Dornen zu kräftigen Stacheln verlängert, die nach außen weg-

standen. Zusammen mit den kleineren, tropfenförmigen Arm- und Beinplättchen bildeten diese Osteoderme einen fast geschlossenen Panzer. Mehrere unvollständige Skelettreste aus Vellberg bezeugen, dass alle genannten Osteoderme von derselben Art stammen, und langgestreckte Wirbel, Rippen, Bauchrippen und Teile der Extremitäten und inzwischen sogar Teile eines Schädels vervollständigen das Bild.

Eine nähere Zuordnung des Panzerplattenträgers aus dem Lettenkeuper wurde erst möglich, nachdem amerikanische Kollegen einen Ur-Archosaurier aus den USA genauer untersucht hatten. Die spätriassische *Doswellia kaltenbachi* war zwar bereits seit längerer Zeit bekannt (WEEMS 1980), aber die Form und Skulptur der Platten und die Zusammensetzung des Panzers wurde erst durch die detaillierte Studie von DILKES & SUES (2009) klar. Das gab den entscheidenden Hinweis: die Osteoderme aus dem Lettenkeuper stimmen mit denen von *Doswellia* nahezu völlig überein! Der wesentliche Unterschied besteht in der Anzahl der Platten pro Wirbelsegment, bei *Doswellia* sind es 8–10, bei der neuen Art aus dem Lettenkeuper hingegen nur 4. SCHOCH & SUES (2014) haben die neue Art aus dem Lettenkeuper nun beschrieben und nach dem Finder, dem Sammler HANS MICHAEL SALOMON, *Jaxtasuchus salomoni* benannt.

Die Funde von *Jaxtasuchus* könnten nun dabei helfen, die merkwürdigen Doswelliden überhaupt erst in den verzweigten Stammbaum der Archosauriformen einzuordnen. So besaß *Jaxtasuchus* einen verlängerten Hals und einen grazilen Schädel mit schlanken, geriefen Zähnen, die Fischfressergebissen ähneln, wie etwas *Tanystropheus* und *Nothosaurus*. Der Bau der bisher bekannten Schädellelemente stimmt gut mit dem von *Chanaresuchus* überein, einem grazil gebauten mutmaßlichen Fischräuber aus der Mittleren Trias von Argentinien. Sollte sich diese Ähnlichkeit durch vollständigeres Material bestätigen, dann wäre das ein Hinweis auf die Zugehörigkeit der Doswelliden zur kleinen Gruppe der Proterochampsiden.

Unsere Rekonstruktion des *Jaxtasuchus* ist zwar noch immer lückenhaft, doch lassen die Skelettreste bereits das Phantombild eines Armadillo-ähnlichen Vierbeiners zu, mit langem schlankem Hals, einem schmalen Rückengürtel aus 4 überlappenden Knochenplatten pro Wirbel und grazil gebauten Extremitäten (Abb. 10.10). Hätte man nicht all diese zusammenhängenden Skelettreste mit den eindeutigen Panzerplatten gefunden, könnte man glatt an eine Fauna unterschiedlichster Tiere denken, die sich in diesem merkwürdigen Archosauriformen zu vereinen scheinen. Künftige, möglichst vollständige Funde werden das Phantombild hoffentlich ergänzen und korrigieren. *Jaxtasuchus* war vermutlich ein amphibisch lebender Fischjäger, dessen Extremitäten eher zum Watscheln am Ufer oder Schwimmen geeignet waren als zum hochbeinigen

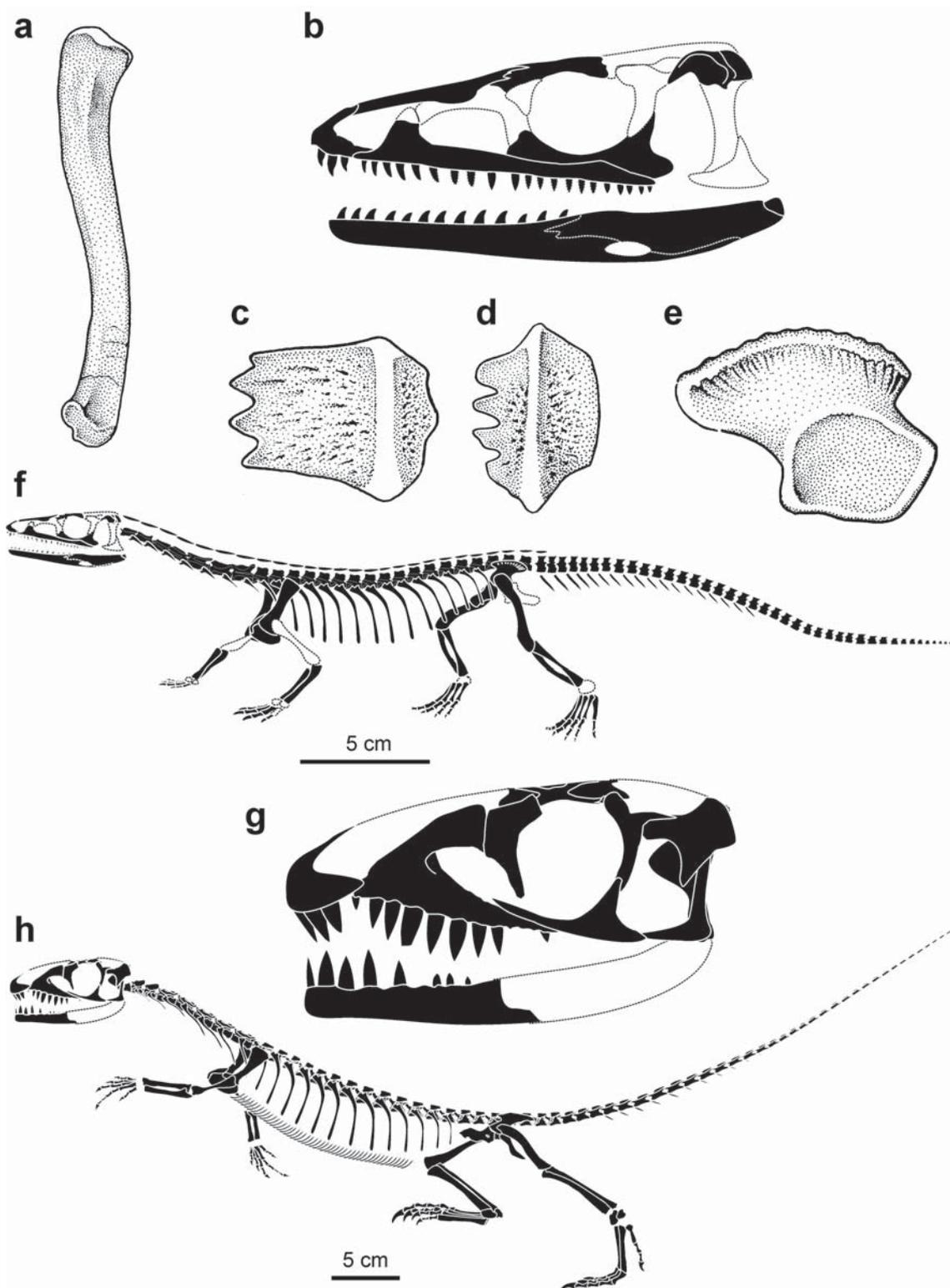


Abb. 10.11 Archosauriforme Reptilien aus dem Lettenkeuper. **a–f** Kleiner Insektenfresser, Zerfallener Hals mit Schädelresten (SMNS 91083). **a** Oberschenkelknochen (SMNS 90505). **b** Schädelrekonstruktion. **c–d** Panzerplatten (91351). **e** Ilium (SMNS 90505). **f** Gesamtrekonstruktion. **g–h** Pflanzenfresser, Rekonstruktion von Schädel und Skelett.

Laufen an Land. Das gehäufte Vorkommen von Panzerplatten in zahlreichen Fundstellen und Horizonten des Lettenkeupers unterstreicht dies.

Literatur: ROMER (1971, 1972); WEEMS (1980); SUES et al. (2009).

18. Ein Zwerg unter Drachen: gepanzerte Insektenfresser?

Ein weiterer überraschender Fund war die Entdeckung des nahezu vollständigen, offenbar eingerollten Skeletts eines etwa 25 cm langen Reptils (Abb. 10.11a–f). Auch dieses kleine Reptil war ein Archosauriforme, wie Merkmale im Schädel und Extremitätenskelett bezeugen (Abb. 10.11 a–f). Daher lag zunächst der Verdacht nahe, dass es sich um ein Jungtier des großen Rausuchiers handeln könnte. Schädelbau, Bezahnung, Extremitäten und Wirbel sind allerdings sehr verschieden und die Wirbelkörper waren fest mit den Aufsätzen verwachsen, was dafür spricht, dass das Tier erwachsen war.

Der schlanke, gleichförmig bezahnte Schädel des Tieres dürfte etwa 4 cm Länge erreicht haben. Der Oberkiefer umrahmte ein großes, vorn zugespitztes Antorbitalfenster, das kennzeichnend für Archosauriforme ist. Die winzigen Kieferzähne standen relativ dicht, waren deutlich gekrümmt, und hatten keine Sägekanten oder Kiele wie die Sichelzähne von *Zanclodon*. Die Gaumenknochen trugen zwei Reihen kleiner Zähne, ein Merkmal, das dagegen nur in der Stammgruppe (z.B. bei Proterosuchiern oder *Euparkeria*) vorkam, bei Erythrosuchiern und Archosauriern im engeren Sinne aber bereits fehlte. Dieses Merkmal belegt, dass es sich wie bei *Jaxtasuchus* um einen kleinen Archosauriformen handelt. Eine genauere Einstufung dieses interessanten Reptils wird erst nach einer gründlichen anatomischen Beschreibung möglich sein. Eine gewisse Ähnlichkeit im Bau der Panzerplatten besteht mit dem wahrscheinlich aquatischen Ur-Archosaurier *Vancleavea* aus spätriassischen Ablagerungen der Ghost Ranch (New Mexico, USA) (NESBITT et al. 2009). Die Häufigkeit der Skelettfunde könnte darauf hindeuten, dass diese Tiere in Ufernähe lebten und dort von amphibisch lebenden Räubern ergriffen wurden, die sie in den See eintrugen.

19. Ein Pflanzenfresser mit großem Kopf

Ein weiterer Archosauriformer wurde 2010 bei Vellberg entdeckt (Abb. 10.11g–h). Ein zerfallenes, aber ziemlich vollständiges Skelett eines etwa 40 cm langen Tieres entpuppte sich als Besitzer eines Zahntyps, der bereits seit einigen Jahren regelmäßig gefunden wurde. Die kaum 1 cm langen, seitlich abgeplatteten Zähne unterscheiden

sich von allen anderen Reptilzähnen durch die Orientierung ihrer Sägekanten: Sie sind parallel zur Krone des Zahnes angeordnet und zugespitzt, ganz im Gegensatz zu den gerundet-quadratischen Sägekanten der Rausuchier und Archosauriformen. FRIEDRICH V. HUENE nannte diese Struktur „Spitzkerbung“. Sehr ähnliche Zähne kennt man von heutigen Leguanen und prosauropoden Dinosauriern (z.B. *Plateosaurus*), die überwiegend Pflanzen fressen bzw. als Herbivore gedeutet werden. Das neue Vellberger Taxon hat einen überdimensioniert großen Kopf mit sehr kräftigen Kiefern, in denen lange Zähne stecken. Wie bei *Batrachotomus* waren die Zahnwurzeln lang und von Theken umschlossen. Die Beine waren offenbar deutlich verlängert, das Tier könnte also zweibeinig gelaufen sein. Die genauere Zuordnung ist noch unklar, doch deuten der primitive Bau des Oberschenkels, das Fehlen von Panzerplatten und der Bau des Hirnschädels auf eine sehr basale Position innerhalb der Archosauriformen hin. Nähere Verwandtschaft könnte zu dem kürzlich beschriebenen *Azendohsaurus* aus Madagaskar bestehen, dessen Gebiss große Ähnlichkeit aufweist (FLYNN et al. 2010).

Literatur: EWER (1965); KUHN (1969); CRUICKSHANK (1972); WELMAN (1998); DILKES (1998); WU & RUSSELL (2001); GOWER (2003); SUES (2003); BORSUK-BIALYNICKA & EVANS (2003); MODESTO & SUES (2004); SPIELMAN et al. (2008).

20. Ein mittelgroßer Räuber mit ovalen Knochenplatten

Ein weiterer, noch unbeschriebener Archosauriformer ist mit mehreren sehr gut erhaltenen Funden belegt. Einzelne Extremitäten und die diese Art kennzeichnenden tropfenförmigen Panzerplatten wurden bereits beschrieben (SCHÖCH 2011b). Im Jahre 2010 wurden dann gleich drei Skelettreste gefunden, einer davon mit einem vollständigen Schädel, bei dem alle Knochen im Verband geblieben waren (Abb. 10.12).

Am leichtesten erkennt man diese Art an ihren markanten und sehr zahlreichen Panzerplatten. Anders als die rechteckigen und vollständig skulptierten Osteoderme von *Jaxtasuchus* sind diese Platten massiv, glatt und nach außen scharf gekielt. Sie waren in Reihen angeordnet und müssen Rücken und Flanke des stämmig gebauten Archosauriformen bedeckt haben.

Die Extremitäten und das Becken zeigen deutlichere Anklänge an Archosaurier als jene der anderen Lettenkeuper-Reptilien, und der Schädel war dem von Pseudosuchiern wie *Batrachotomus* nicht unähnlich. Die Zähne sind kräftig, haben keine Sägekanten und sind auf den Flanken mit parallelen Graten bedeckt. Dieser Archosauriforme dürfte 1,2–1,5 m Länge erreicht haben, und mag äußerlich *Euparkeria* oder *Ticinosuchus*, einem kleinen Verwandten

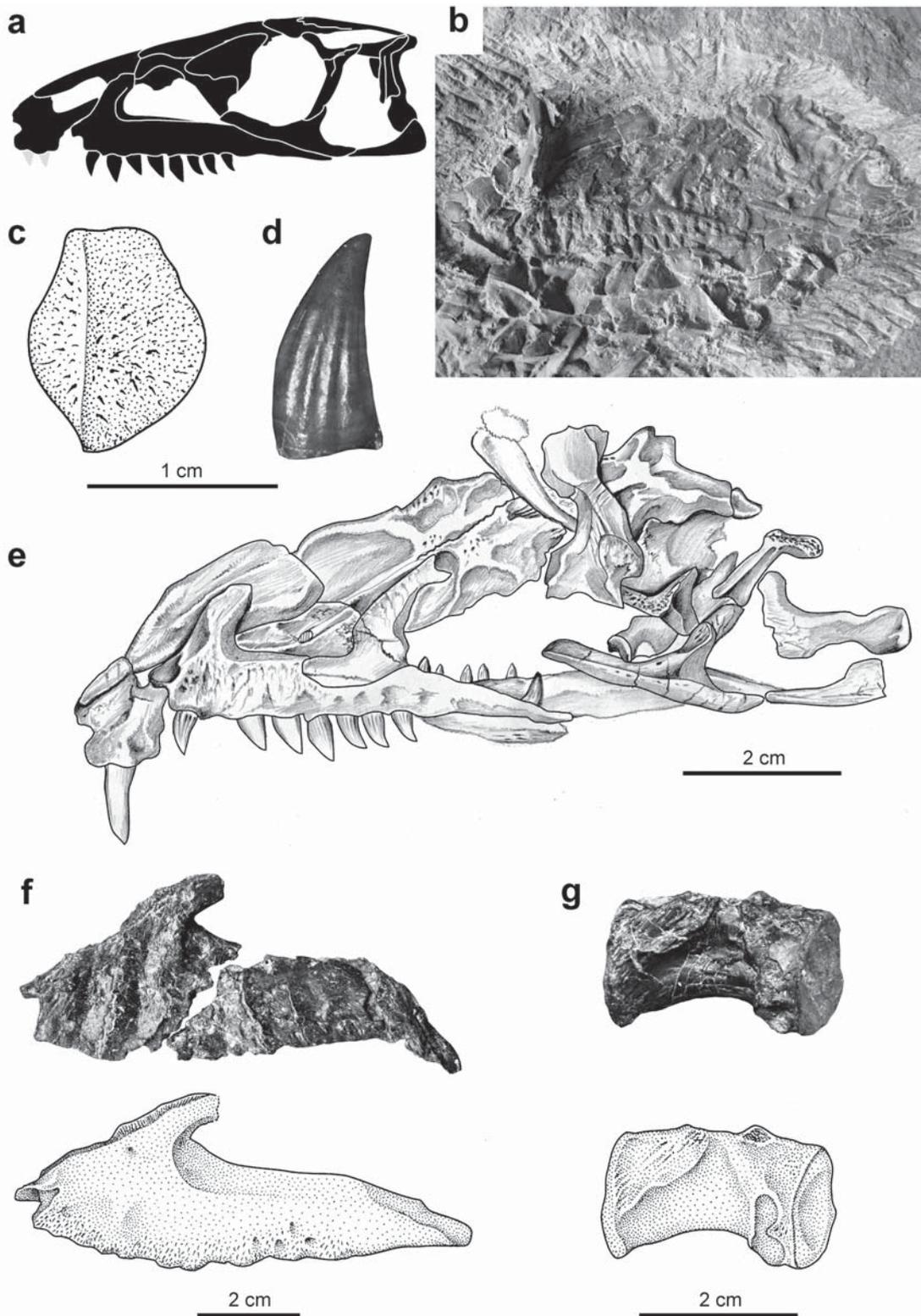


Abb. 10.12 Archosaurier aus dem Lettenkeuper. **a–e** Mittelgroßer Fleischfresser mit ovalen Knochenplatten. **a** Schädelrekonstruktion. **b** Originalfund (SMNS 92046). **c** Panzerplatte (SMNS 91082). **d** Zahn (SMNS 92046). **e** Zeichnung des Schädelgrundes (SMNS 92046). **f–g** Noch unbekannter Rausuchier. **f** Oberkiefer (Maxillare, SMNS 91123). **g** Rückenwirbel (SMNS 91124a).

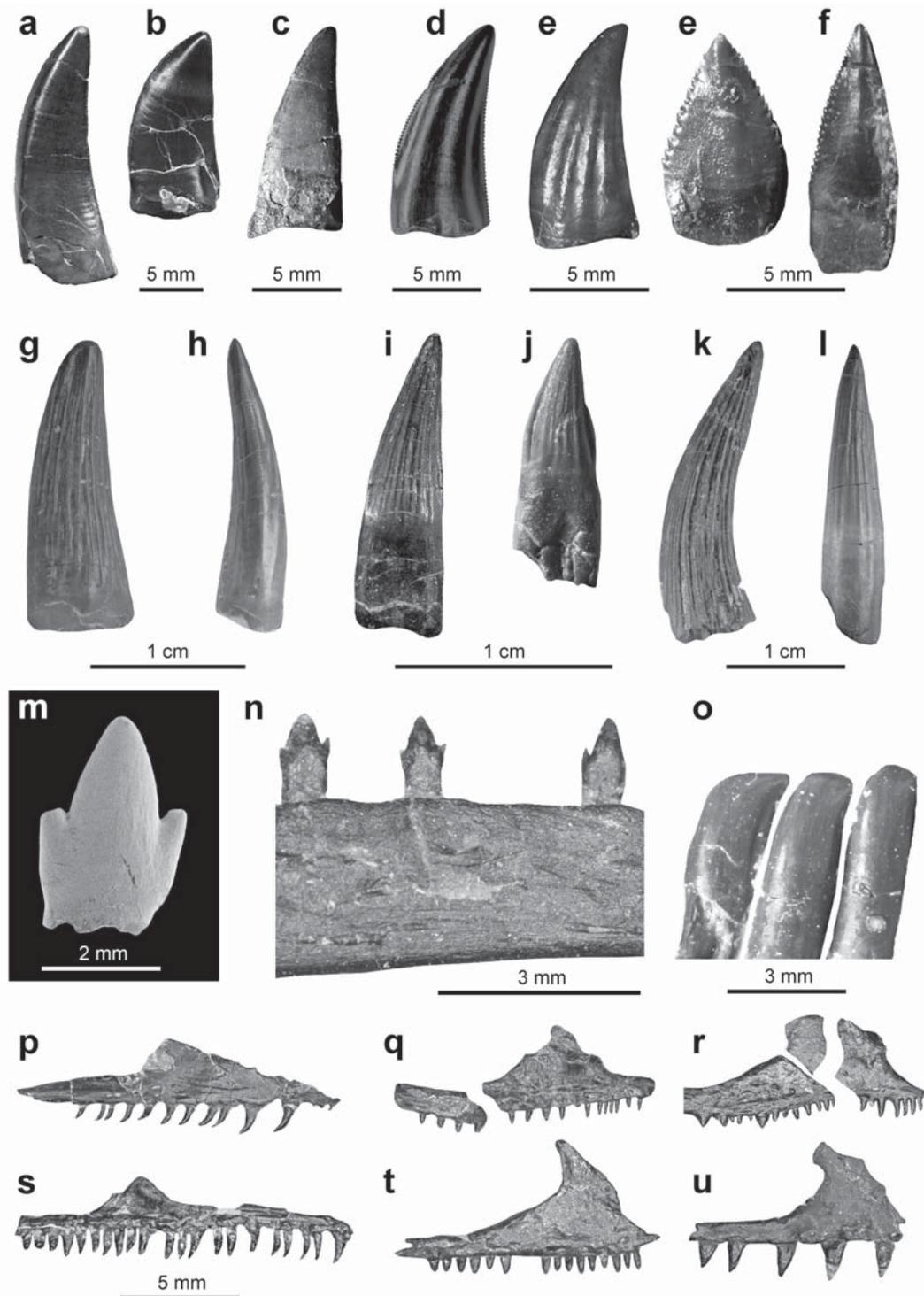


Abb. 10.13 Reptilzähne und -kiefer aus dem Lettenkeuper. **a–b** Ziphodonte Zähne von *Batrachotomus*, **c** *Zanclodon laevis* (SMNS 6045), **d** kleiner Rausuchier (SMNS 92047), **d** mittelgroßer räuberischer Archosauriforme (SMNS 92046), **e–f** pflanzenfressender Archosauriforme (SMNS 91343), **g–h** noch unbekannter fischfressender Archosauriforme (SMNS 91230), **i–j** *Jaxtasuchus* (SMNS 91083), **k** *Nothosaurus* sp. (SMNS 92554), **l–n** *Tanytropheus* sp. (SMNS 91385), **o** unbekanntes Reptil (SMNS 91427), **p** Choristodere (SMNS 91552), **q** kleiner Lepidosauromorpher (SMNS 91110), **r** Brückenechse (SMNS 91313), **s** Lepidosauromorpher mit gekerbten Zähnen (SMNS 91547), **t** unbekanntes Reptil (SMNS 91431). **u** Reptil (?Protosaurier) mit kräftigen Zähnen (SMNS 91376).

des *Batrachotomus*, ähnlich gesehen haben. Dem Becken und Oberschenkel nach zu urteilen handelt es sich vermutlich um einen Vertreter der Krokodil-Linie, also einen ursprünglichen „Rauisuchier“.

21. Geisterfaunen – Archosaurier unsicherer Stellung

Einzelfunde belegen, dass es im Lettenkeuper weitere Archosaurier gegeben haben muss, doch sind diese außerordentlich selten und bisher nur auf wenige Horizonte beschränkt. Die bruchstückhafte Natur aller dieser Funde erlaubt keine Aussage, wieviele weitere Arten sich unter diesem Sammelsurium verbergen mögen. Selbst das variable Größenspektrum – die Funde reichen von Tieren von 0,2 bis 2 m Länge – muss nichts bedeuten, denn es könnten ja mitunter verschiedene Altersstadien derselben Art vorliegen.

Eine Grabung erbrachte im Februar 2008 eine Ansammlung weniger Knochen, die ihrer Größe nach alle von demselben Archosaurier stammen könnten. Es sind aber viel zu wenige Knochen, um von einem Skelett zu sprechen. Das Verwirrende ist, dass diese Reste bereits als Bruchstücke abgelagert wurden, und ein vollständiger Oberkiefer (Maxillare) darunter zahlreiche Bissspuren aufweist (Abb. 10.12f). Der Oberkiefer, dem leider alle Zähne fehlen, könnte von einem Jungtier von *Batrachotomus* stammen, ebenso eine vollständige Hirnkapsel, die in der Nähe geborgen wurde. Dieses Tier hatte eine geschätzte Länge von etwa 1,5 m. Was aber nicht zu *Batrachotomus* passen will, sind zwei Halswirbel, die zu lang und niedrig sind, und eher von einem Verwandten der poposauroiden Rauisuchier stammen könnten (Abb. 10.12g), die allerdings nur aus dem Buntsandstein bekannt sind (*Ctenosauiscus*, vgl. KREBS 1969). Dieses Beispiel zeigt erneut, wie fraglich die Zuordnung selbst eng beieinander gefundener Knochen im Lettenkeuper ist und wie widersprüchlich die anatomischen Merkmale sein können.

In der Gesamtheit sind die hier aufgelisteten Funde vielversprechend, denn sie stammen überwiegend aus derselben Schicht und vom selben Ort und es spricht nichts dagegen, dass man auch von diesen Arten irgendwann einmal Skelette finden wird, wie es nach jahrelanger Suche auch bei anderen Reptilien gelungen ist.

22. Zähne verraten hohe Artenvielfalt

Die subtropischen Habitate des Lettenkeupers müssen eine große Anzahl von Tetrapoden beheimatet haben. Bedenkt man, wie reich vergleichbare Lebensräume in Afrika, Südostasien und Südamerika heute sind, kann man sich

eine grobe Vorstellung machen. Zudem sollte man nicht vergessen, dass es in der Mittleren Trias noch keine Vögel und Säugetiere gab. Das macht es also wahrscheinlich, dass es im frühen Mesozoikum viel diversere Reptilfaunen gegeben haben muss als heute.

Eine Abschätzung der Vielfalt an Amphibien und Reptilien im Lettenkeuper mag am ehesten anhand der verschiedenen Zahntypen gelingen. So fanden sich bei Vellberg in nur einer Schicht (6) über 30 unterschiedliche Typen von Reptilzähnen (Abb. 10.13). Sie haben nicht nur höchst verschiedene Formen, sondern beeindrucken auch durch ihr Größenspektrum, das von Millimeterbruchteilen bis zu 10 cm Länge reicht.

Eine befriedigende Zuordnung ist natürlich erst dann möglich, wenn hinreichend gute und vollständige Skelettfunde verfügbar sind. Solange das nicht der Fall ist, sollten diese Zahntypen mit größter Vorsicht behandelt werden, denn einige gewichtige Probleme machen es unmöglich, von einem Einzelzahn sicher auf den Besitzer zu schließen: (1) es muss nicht jede Art ein für sie typisches Gebiss besitzen, denn oft haben nahe Verwandte gleiche Bezeichnungsmuster; (2) häufig haben Reptilien differenzierte Gebisse, in denen vorn im Kiefer andere Zahntypen sitzen als weiter hinten, und schließlich (3) kommt es auch oft vor, dass die Form der Zähne sich mit dem Alter veränderte. Fast alle triassischen Reptilien hatten einen fortlaufenden Zahnersatz und nicht immer blieben Form und Anordnung der Zähne durch alle Altersstadien konstant. Es können also gleich aussehende Zähne von verschiedenen Arten stammen, während sehr verschiedene Zahntypen aus demselben Kiefer gefallen sein können!

Die Amphibien-Zähne des Lettenkeupers haben alle die labyrinthische Einfaltung von Zahnbein und Schmelz gemeinsam, welche die typischen Rillen an der Zahnbasis hervorruft. Mag man auch diese Rillen auf den ersten Blick mit Graten (z.B. bei *Nothosaurus*) verwechseln, so zeigt der Blick durch die Lupe sofort die Verschiedenheit aller Amphibien- und Reptilzähne. Nicht alle Temnospondylen sind anhand von Einzelzähnen bestimmbar. So unterscheiden sich Zähne von *Mastodonsaurus* und *Kupferzella* nur in der Größe, während jene von *Callistomordax* und *Trematolestes* durchweg seitlich abgeflacht und gekielt sind. Plagiosaurierzähne sind generell kleiner, oft mit nach innen gebogener Spitze und können auch gekielt sein.

Die bisher gefundenen Reptil-Zahntypen zeichnen ein Bild, das von den Skelettfunden deutlich abweicht. Zwar gab es neben den zuordenbaren Archosaurier-Zähnen noch einige weitere Typen, aber die Diversität der kleinen und winzigen Reptilien war offenbar viel höher, als dies durch die heute vorliegenden Skelettfunde angezeigt wird. So fanden sich neben den unverwechselbaren Kiefern von Brückenechsen bis zu zehn verschiedene Kiefer kleiner Diapsiden, die gar nicht näher zuordenbar sind.

Die kräftigsten Kiefer und Zähne könnten von Parareptilien stammen, während nadelförmige und spitzkonische Zahntypen in zahlreichen Gruppen vorkommen. Am interessantesten ist vielleicht die Feststellung, dass fast alle im Lettenkeuper gefundenen Reptilzähne auch bei heutigen Echsen vorkommen, wenn auch in den meisten Fällen sicher konvergent entstanden. Die größten Zähne stammen alle von Archosauriern und sind in der Regel seitlich abgeflacht, nach hinten gekrümmt und mit Sägekanten versehen. Solche Zähne nennt man *ziphodont*; sie kommen heute nur bei einigen Waranen (z.B. *Varanus komodoensis*, dem Komodowaran) vor.

Am wichtigsten dürfte der Befund sein, dass nahezu alle im Lettenkeuper gefundenen Reptilienzähne sich auch bei heutigen Arten finden. Oft handelt es sich dabei nicht um dieselben Gruppen wie in der Mittleren Trias, sondern um viel später entstandene Squamaten, die entsprechende Zahnmerkmale konvergent erworben haben. Der entscheidende Punkt liegt hier in der analogen Nutzung der Zähne, und damit ihrer palökologischen Aussagekraft. Es sollte möglich sein, an den Zähnen zumindest in groben Zügen Pflanzenfresser von Insekten-, Fisch- und Fleischfressern zu unterscheiden. Tatsächlich zeigen die Reptilienzähne des Lettenkeupers eine große Vielfalt von Insekten- und Schaltierfressern (*Cognathus*, Parareptilien, Lepidosauromorphen, manche Archosauriforme). Selbst so spezialisierte Typen wie Käfer- oder Ameisenfresser finden ihre Äquivalente im Lettenkeuper.

Die meisten Insectivoren waren Lepidosauromorphen, die anscheinend bereits in der Mittleren Trias den Weg für die späteren Squamaten bereiteten. Auch die Brückenechsen, deren kraftvolle Kiefer bei der heutigen Gattung *Sphenodon* zum Zermahlen größerer Insekten zum Einsatz kommen, waren bereits mit ihrer heutigen ökologischen Spezialisierung vertreten. Überraschend sind eher die Archosaurmorphen, wie der winzige Protorosaurier oder das kleine gepanzerte Taxon aus Vellberg, die sicher ebenfalls kleine Arthropoden gejagt haben dürften. Diese Gruppe war bisher fast ausschließlich durch größere Carnivore repräsentiert.

Schwer zu erklären ist die geringe fossil belegte Diversität an Pflanzenfressern. Die größten Herbivoren der Mittleren Trias waren die Dicyodonten, die aus Südamerika, dem südlichen Afrika und Russland bekannt sind. Im Lettenkeuper fehlen sie bisher völlig; ein vermeintlicher Oberarmknochen stellte sich als mutmaßlicher Amphibienrest heraus (MAISCH et al. 2009). Das Fehlen der schwerfälligen Dicyodonten könnte damit zusammenhängen, dass diese größten Pflanzenfresser eher Flussauen als Seeufer bewohnten und an dichtere Vegetation gebunden waren. Die archosauromorphen Rhynchosaurier sind eine zweite rein herbivore Gruppe, die im Lettenkeuper völlig fehlt (diagnostische Rhynchosaurier kennt man aus dem Germani-

schon Becken nur aus dem Oberen Buntsandstein, Anisium, während sie in Schottland im Karnium noch vertreten sind). Dagegen finden sich spärliche Reste von Cynodontiern und Procolophoniden, die beide herbivore Arten hervorbrachten. So bleibt als einzig gut belegte herbivore Reptilien-Art der neue *Azendohsaurus*-artige Archosauriforme aus Vellberg, der seinen Leguan-artigen Zähnen zufolge sehr wahrscheinlich von pflanzlicher Nahrung lebte. Allerdings sei daran erinnert, dass viele heutige herbivore Echsen nicht unbedingt an ihrer Bezahnung als pflanzenfressend erkannt werden können.

Die zweite Besonderheit des Lettenkeupers ist die Vielfalt und Dominanz von Fischfressern (Sauropterygier, Tanystropheiden). In den Lagunen und Flachmeeren ist das nicht verwunderlich, an den Ufern der Süßwasserseen hingegen schon. In den See- und Sumpfablagerungen treten *Jaxtasuchus* und *Zanclodon* hinzu, sowie eine weitere großwüchsige Art, deren Zähne an *Jaxtasuchus* erinnern, allerdings stärker nach innen gekrümmt sind und Sägekanten aufweisen. Weitere Fischfresser waren, den Zähnen nach zu urteilen, der mutmaßliche Choristodere und der neue Archosauriforme mit den tropfenförmigen gekielten Panzerplatten. Die Ästuar der Lettenkeuper-Zeit geben somit Einblicke in Paläoökosysteme, die von den Dicyodonten-dominierten Flussablagerungen Russlands und Südafrikas sehr verschieden waren.

D a n k

Diese Übersicht wäre ohne die Hilfe all der engagierten Sammler und Mitarbeiter des Stuttgarter Museums sowie zahlreicher Kollegen aus dem In- und Ausland nicht möglich gewesen. Ich danke HANS-DIETER SUES (Washington), DIETER SEEGIS, RONALD BÖTTCHER UND RUPERT WILD (Stuttgart), HANS HAGDORN (Ingelfingen), WERNER KUGLER (Crailsheim), FRANK ULLMANN UND BRIGITTE ROZYNEK (Unterrot), TRAUGOTT HAUBOLD UND UTE GÜNTER (Ansbach), MICHAEL MAISCH (Albstadt), JULIA BRENDA DESOJO (Buenos Aires), RICHARD BUTLER UND MARTÍN EZCURRA (Birmingham), RANDALL IRMIS (Salt Lake City), STERLING NESBITT (Blacksburg, Virginia), MARC JONES (Adelaide), WALTER JOYCE (Fribourg) sowie JOHANNES MÜLLER (Berlin) für viele wertvolle Hinweise und Diskussionen.

23. Literatur

- ALBERTI, F. v. (1834): Beitrag zu einer Monographie des Bunten Sandsteins, Muschelkalks und Keupers, und die Verbindung dieser Gebilde zu einer Formation. 366 S.; Stuttgart (Cotta).
- BASSANI, F. (1886): Sui fossili e sull'età degli schisti bituminosi triasici di Besano in Lombardia. – Atti della Società italiana di Scienze Naturale, **29**: 15–72.
- BAUR, G. (1887): Über den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. – Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins, **20**: 17–20.
- BENTON, M. J. (1985): Classification and phylogeny of diapsid reptiles. – Zoological Journal of the Linnean Society, **84**: 97–164.

- BONAPARTE, J. F. (1982): Classification of the Thecodontia. – *Geobios, Mémoire Spécial*, **6**: 99–112.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. & EVANS, S. E. (2003): A basal archosauriform from the Early Triassic of Poland. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **48**: 649–652.
- BOY, J. A. (1974): Die Larven der rhachitomen Amphibien (Amphibia: Temnospondyli; Karbon-Trias). – *Paläontologische Zeitschrift*, **48**: 236–268.
- BURMEISTER, H. (1849): Die Labyrinthodonten aus dem Bunten Sandstein von Bernburg. 1. Abteilung *Trematosaurus*. 71 S.; Berlin (Reimer).
- CARROLL, R. L. (1988): *Vertebrate Paleontology and Evolution*. 698 S.; New York (Freeman).
- CISNEROS, J. C. (2008): Phylogenetic relationships of procolophonid parareptiles with remarks on their geological record. – *Journal of Systematic Palaeontology*, **6**: 345–366.
- CLARK, J. M., SUES, H. D. & BERMAN, D. S. (2000): A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**: 683–704.
- CHENG, Y. N., WU, X. C. & JI, Q. (2004): Triassic marine reptiles gave birth to live young. – *Nature*, **432**: 383–386.
- CRUICKSHANK, A. R. I. (1972): The proterosuchian thecodonts. – In: JOYSEY, K. A. & KEMP, T. S. (Hrsg.): *Studies in vertebrate evolution*: 89–119; Edinburgh (Oliver & Boyd).
- DAMIANI, R. J. (2001): A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodontosaurs (Temnospondyli, Stegospondyli). – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **133**: 379–482.
- DAMIANI, R. J., SCHOCH, R. R., HELLRUNG, H., WERNEBURG, R. & GASTOU, S. (im Druck): Cranial anatomy and functional morphology of *Plagiosuchus pustuliferus*. – *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- DEBRAGA, M. & RIEPPEL, O. (1997): Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **120**: 281–354.
- DILKES, D. W. (1998): The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauriform reptiles. – *Philosophical Transactions of the Royal Society, (B)*, **353**: 501–541.
- DILKES, D. W. & SUES, H. D. (2009): Redescription and phylogenetic relationships of *Doswellia kaltenbachi* (Diapsida: Archosauriformes) from the Upper Triassic of Virginia. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**: 58–79.
- EVANS, S. E. (1988): The early history and relationships of the Diapsida. – In: BENTON, M. J. (Hrsg.): *The phylogeny and classification of the Tetrapoda*. **1**. Amphibians, reptiles, birds. – Systematics Association, Special Publications: 221–260; Oxford (Clarendon Press).
- EVANS, S. E. (1991a): The postcranial skeleton of the choristodere *Cteniogenys* (Reptilia: Diapsida) from the Middle Jurassic of England. – *Geobios*, **24**: 187–199.
- EVANS, S. E. (1991b): A new lizard-like reptile (Diapsida: Lepidosauromorpha) from the Middle Jurassic of England. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **103**: 391–412.
- EVANS, S. E. & HECHT, M. (1993): A history of an extinct reptilian clade, the Choristodera: longevity, Lazarus-taxa, and the fossil record. – *Evolutionary Biology*, **27**: 323–338.
- EWER, R. F. (1965): The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* BROOM. – *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **248**: 379–435.
- FLYNN, J. J., NESBITT, S. J., PARRISH, J. M., RANIVOHARIMANANA, L. & WYSS, A. R. (2010): A new species of *Azendohsaurus* (Diapsida: Archosauromorpha) from the Triassic Isalo Group of southwestern Madagascar: cranium and mandible. – *Palaeontology*, **53**: 669–688.
- FRAAS, O. (1877): *Aetosaurus ferratus*, die gepanzerte Vogelesche aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **33**: 1–21.
- FRAAS, E. (1889): Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. – *Palaeontographica*, **36**: 1–158.
- FRAAS, E. (1896): Die schwäbischen Trias-Saurier nach dem Material der Kgl. Naturalien-Sammlung in Stuttgart zusammengestellt. Stuttgart (Schweizerbart).
- FRAAS, E. (1907): *Aetosaurus crassicauda*, n. sp. nebst Beobachtungen über das Becken der Aëtosaurier. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **42**: 101–109.
- FRAAS, E. (1913a): Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. – *Palaeontographica*, **60**: 275–294.
- FRAAS, E. (1913b): *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **69**: 13–90.
- FRASER, N. & BENTON, M. (1989): The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and the relationships of sphenodontids. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **96**: 413–445.
- FRASER, N. & RIEPPEL, O. (2006): A new protosauroid (Diapsida) from the Upper Buntsandstein of the Black Forest, Germany. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**: 866–871.
- GAFFNEY, E. S. (1990): The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. – *Bulletins of the American Museum of Natural History*, **194**: 1–263.
- GALTON, P. S. (2001): The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* MEYER, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha; Upper Triassic). II. Notes on the referred species. – *Revue de Paléobiologie*, **20**: 435–502.
- GAO, K. & FOX, R. C. (1998): New choristoderes (Reptilia: Diapsida) from the Upper Cretaceous and Palaeocene, Alberta and Saskatchewan, Canada, and phylogenetic relationships of Choristodera. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**: 303–353.
- GOWER, D. J. (1999): The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B)*, **280**: 1–49.
- GOWER, D. J. (2000): Rauisuchian archosaurs (Reptilia, Diapsida): an overview. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **218**: 447–488.
- GOWER, D. J. (2003): Osteology of the early archosauriform archosaurian reptile *Erythrosuchus africanus* BROOM. – *Annals of the South African Museum*, **110**: 1–84.
- GOWER, D. J. & SCHOCH, R. R. (2009): The postcranial skeleton of the Middle Triassic rauisuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**: 103–122.
- GOWER, D. J. & SENNIKOV, A. G. (2000): Early archosaurs from Russia. – In: BENTON, M. J., SHISHKIN, M. A., UNWIN, D. M. & KUROCHKIN, E. N. (Hrsg.): *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia*: 140–159; Cambridge (Cambridge University Press).
- GOWER, D. J. & WALKER, A. D. (2002): New data on the braincase of the aetosaurian archosaur (Reptilia: Diapsida) *Stago-*

- nolepis robertsoni* AGASSIZ. – Zoological Journal of the Linnean Society, **136**: 7–23.
- HAGDORN, H. (1980): Saurierreste aus dem Lettenkeuper im Landkreis Schwäbisch Hall. – Der Haalquell, **32**: 21–23, 25–27.
- HAGDORN, H. (1988): Der Lettenkeuper von Gaildorf. – In: WEIDERT, W. K. (Hrsg.): Klassische Fundstellen der Paläontologie, **1**: 54–61; Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. & REIF, W.-E. (1988): Die „Knochenbreccie“ von Crailsheim und weitere Mitteltrias-Bonebeds in Nordost-Württemberg – Alte und neue Deutungen. – Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, Sonderbände, **1**: 116–143.
- HAGDORN, H. & RIEPPEL, O. (1998): Stratigraphy of marine reptiles in the Triassic of Central Europe. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil 1, **1998**: 651–678.
- HECHT, M. (1992): A new choristodere (Reptile, Diapsida) from the Oligocene of France: an example of the Lazarus effect. – Geobios, **25**: 115–131.
- HECKERT, A. B. & LUCAS, S. G. (1998): Taxonomy, phylogeny, biostatigraphy, biochronology, palaeobiogeography, and evolution of the Late Triassic Aetosauria (Archosauria: Crurotarsi). – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil 1, **1998**: 1539–1587.
- HECKERT, A. B. & LUCAS, S. G. (1999): A new aetosaur from the Upper Triassic of Texas and the phylogeny of aetosaurs. – Journal of Vertebrate Paleontology, **19**: 50–68.
- HEDGES, S. B. & POLING, L. L. (1999): A molecular phylogeny of reptiles. – Science, **283**: 998–1001.
- HELLRUNG, H. (2003): *Gerothorax pustuloglomeratus*, ein Temnospondyle (Amphibia) mit knöcherner Branchialkammer aus dem Unteren Keuper von Kupferzell (Süddeutschland). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B), **330**: 1–130.
- HUENE, E. v. (1935): Ein Rhynchocephale aus dem Rhät (*Pachystropheus* n. g.). – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Bände, (B), **74**: 441–447.
- HUENE, F. v. (1920): Osteologie von *Aetosaurus ferratus* O. FRAAS. – Acta Zoologica, **1**: 465–491.
- HUENE, F. v. (1907–1908): Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. – Geologische und Paläontologische Abhandlungen, Supplemente, **1**: 1–419.
- HUENE, F. v. (1921): Neue Pseudosuchier und Coelurosaurier aus dem Württembergischen Keuper. – Acta Zoologica, **2**: 1–75.
- HUENE, F. v. (1922): Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. – Acta Zoologica, **3**: 395–460.
- HUENE, F. v. (1936): The constitution of the Thecodontia. – American Journal of Science, **32**: 207–217.
- HUENE, F. v. (1939): Ein neuer Procolophonide aus dem deutschen Buntsandstein. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Bände, (B), **81**: 501–511.
- HUENE, F. v. (1951): Eine neue Ichthyosaurier-Gattung aus der mittleren Trias. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **94**: 80–92.
- HUENE, F. v. (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. 716 S.; Jena (Fischer).
- IVAKHNENKO, M. F. (1987): Permian parareptiles of the USSR. – Trudy Paleontologiceskogo Instituta, **233**: 1–159.
- JAEGER, G. F. (1824): De Ichthyosauri sive Proteosauri fossilis speciminibus in agro Bollensi in Wirtembergia [sic] repertis. 14 S.; Stuttgart (Cotta).
- JAEGER, G. F. (1828): Über die fossile [sic] Reptilien welche in Württemberg aufgefunden worden sind. 48 S.; Stuttgart (Metzler).
- JAEGER, G. F. (1833): [Mündliche Mitteilung]. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Petrefakten-Kunde, **1833**: 607.
- JAEKEL, O. (1914): Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. – Paläontologische Zeitschrift, **1**: 155–215.
- JIANG, D. Y., MOTANI, R., HAO, W. C., RIEPPEL, O., SUN, Y. L., SCHMITZ, L. & SUN, Z. Y. (2008): First record of Placodontoidea (Reptilia, Sauropterygia) from the eastern Tethys. – Journal of Vertebrate Paleontology, **28**: 904–908.
- JONES, M. E., ANDERSON, C. L., HIPSELY, C. A., MÜLLER, J., EVANS, S. & SCHOCH, R. R. (2013): Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). – BMC Evolutionary Biology, **13**: 208.
- JOYCE, W. G., SCHOCH, R. R. & LYSON, T. R. (2013): The girdles of the oldest fossil turtle, *Proterochersis robusta*, and the age of the turtle crown. – BMC Evolutionary Biology, **13**: 266.
- KLEIN, N. & HAGDORN, H. (2014): Humerus morphology and histology of a new marine reptile (Diapsida) from the Muschelkalk/Keuper-Grenzbonebed (Middle Triassic, Ladinian, Southwest Germany). – Palaeodiversity, **7**: 23–38.
- KREBS, B. (1963): Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). – Paläontologische Zeitschrift, **37**: 88–95.
- KREBS, B. (1965): *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). – Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, **81**: 1–140.
- KREBS, B. (1969): *Ctenosauriscus koeneni* (VON HUENE), die Pseudosuchia und die Buntsandstein-Reptilien. – Eclogae geologicae Helveticae, **62**: 697–714.
- KREBS, B. (1976): Pseudosuchia. – In: WELLNHOFER, P. (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie, **13**: 40–98; Stuttgart (G. Fischer).
- KUHN, O. (1969): Proganosauria, Bolosauria, Placodontia, Araeoscelidia, Trilophosauria, Weigeltisauria, Millerosauria, Rhynchocephalia, Protorosauria. – In: KUHN, O. & WELLNHOFER, P. (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie, **9**: 76 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- KUHN-SCHNYDER, E. (1967): Das Problem der Euryapsida. – Centre National des Recherches Scientifiques, **163**: 335–348.
- LAURIN, M. & REISZ, R.R. (1997): A reevaluation of early amniote phylogeny. – Zoological Journal of the Linnean Society, **113**: 165–215.
- LEE, M. S. Y. (1997): Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. – Zoological Journal of the Linnean Society, **120**: 197–280.
- LI, C., RIEPPEL, O. & LABARBERA, M. C. (2004): A Triassic aquatic protosaurus with an extremely long neck. – Science, **305**: 1931.
- LI, C., WU, X. C., CHENG, Y. N., SATO, T. & WANG, L. (2006): An unusual archosaurian from the marine Triassic of China. – Naturwissenschaften, **93**: 200–206.
- LI, C., WU, X. C., RIEPPEL, O., WANG, L. T. & ZHAO, L. J. (2008): An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. – Nature, **456**: 497–501.
- LONG, R. A. & MURRY, P. A. (1995): Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. – Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **4**: 1–254.

- LUCAS, S. G. (1998): Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **143**: 347–384.
- LUCAS, S. G. & WILD, R. (1995): A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B)*, **220**: 1–16.
- MAISCH, M. W., VEGA, C. S. & SCHOCH, R. R. (2009): No dicynodont in the Keuper – a reconsideration of the occurrence of aff. *Dinodontosaurus* in the Middle Triassic of southern Germany. – *Palaeodiversity*, **2**: 271–278.
- MAZIN, J. M. & PINNA, G. (1993): Paleogeology of the armoured placodonts. – *Paleontologia Lombarda, nuova seria*, **2**: 83–91.
- MARYÁNSKA, T. & SHISHKIN, M. A. (1996): New cyclostaurid (Amphibia: Temnospondyli) from the Middle Triassic of Poland and some problems of interrelationships of capitosauroids. – *Prace Muzeum Ziemi*, **43**: 54–83.
- MERRIAM, J. C. (1905): The Thalattosauria, a group of marine reptiles from the Triassic of California. – *Memoirs of the California Academy of Sciences*, **5**: 1–38.
- MEYER, H. v. (1833): Beiträge zur Petrefaktenkunde. *Conchiosaurus clavatus*, ein Saurus aus dem Muschelkalke von Bayreuth. – *Abhandlungen aus dem Gebiete der beschreibenden Naturgeschichte*, **1**: 8–14.
- MEYER, H. v. (1842): *Simosaurus*, die Stumpfschnauze, ein Saurier aus dem Muschelkalke von Lunéville. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie, und Petrefakten-Kunde*, **1842**: 184–197.
- MEYER, H. v. (1846): *Sclerosaurus armatus* aus dem bunten Sandstein von Rheinfeldern. – *Palaeontographica*, **7**: 35–40.
- MEYER, H. v. (1847–1855): Zur Fauna der Vorwelt. Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus Buntem Sandstein und Keuper. Frankfurt (Keller).
- MEYER, H. v. (1858): Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein bei Bernburg. – *Palaeontographica*, **6**: 221–245.
- MEYER, H. v. (1863): Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. – *Palaeontographica*, **11**: 175–221.
- MEYER, H. v. & PLENINGER, T. (1844): Beiträge zur Paläontologie Württemberg's, enthaltend die fossilen Wirbeltierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. 132 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- NESBITT, S. J., STOCKER, M. R., SMALL, B. J. & DOWNS, A. (2009): The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **157**: 814–864.
- MICKOLEIT, G. (2004): Stammesgeschichte der Wirbeltiere. 671 S.; München (Pfeil).
- MODESTO, S. P. & SUES, H.-D. (2004): The skull of the Early Triassic archosauromorph reptile *Prolacerta broomi* and its phylogenetic significance. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**: 335–351.
- MOSER, M. & SCHOCH, R. (2007): Revision of the type material and nomenclature of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER) (Temnospondyli) from the Middle Triassic of Germany. – *Palaeontology*, **50**: 1245–1266.
- MÜLLER, A. H. (1968): Lehrbuch der Paläozoologie. **3**. Vertebraten. Teil 2: Reptilien und Vögel; Jena (G. Fischer).
- MÜLLER, J., RENESTO, S. & EVANS, S. E. (2006): The marine diapsid reptile *Endennasaurus* from the Upper Triassic of Italy. – *Palaeontology*, **48**: 15–30.
- MÜNSTER, G. GRAF ZU (1836): [Briefliche Mittheilung an Professor BRONN gerichtet]. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde*, **1836**: 580–583.
- MÜNSTER, G. GRAF ZU (1830): Über einige ausgezeichnete fossile Fischzähne aus dem Muschelkalk bei Bayreuth. 4 S.; Bayreuth (Birner).
- NESBITT, S. (2003): *Arizonasaurus* and its implications for archosaur divergence. – *Proceedings of the Royal Society of London, (B)*, **270**: 234–237.
- NESBITT, S. J. (2005): Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. – *Historical Biology*, **17**: 19–47.
- NESBITT, S. J. (2007): The anatomy of *Effigia okeeffeae* (Archosauria, Suchia), theropod-like convergence, and the distribution of related taxa. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **302**: 1–84.
- NESBITT, S. J. & NORELL, M. A. (2006): Extreme convergence in the body plan of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). – *Proceedings of the Royal Society London, (B)*, **273**: 1045–1048.
- NOSOTTI, S. (2007): *Tanystropheus longobardicus* (Reptilia, Protorosauria): re-interpretation of the anatomy based on new specimens from the Middle Triassic of Besano (Lombardy, Northern Italy). – *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, **35**: 1–88.
- NOVIKOV, I. V., SHISHKIN, M. A. & GOLUBEV, V. K. (2000): Permian and Triassic anthracosaurs from Eastern Europe. – In: BENTON, M. J., SHISHKIN, M. A., UNWIN, D. M. & KUROCHKIN, E. N. (Hrsg.): *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*: 60–70. Cambridge (Cambridge University Press).
- OWEN, R. (1842): On the teeth of species of the genus *Labyrinthodon* (*Mastodonsaurus salamandroides* and *Phytosaurus*) of JAEGER, from the German Keuper and the sandstone of Warwick and Leamington. – *Proceedings of the Geological Society*, **3**: 257–360.
- OWEN, R. (1858): Description of the skull and teeth of the *Placodus laticeps* OWEN with indications of other new species of *Placodus* and evidence of the saurian nature of that genus. – *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **148**: 169–182.
- PARKER, W. G. (2007): Reassessment of the aetosaur '*Desmotosuchus*' *chamaensis* with a reanalysis of the phylogeny of the Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia). – *Journal of Systematic Palaeontology*, **5**: 41–68.
- PARRISH, J. M. (1987): The origin of crocodylian locomotion. – *Paleobiology*, **13**: 396–414.
- PARRISH, J. M. (1993): Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**: 287–308.
- PARRISH, J. M. (1994): Cranial osteology of *Longosuchus meadei*, and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14**: 196–209.
- PEYER, B. (1931): Die Fauna der Tessiner Kalkalpen. II. *Tanystropheus longobardicus* BASS sp. – *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **50**: 5–110.
- PEYER, B. (1944): Die Reptilien vom Monte San Giorgio. – *Neujahrsblätter der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, **146**: 1–95.
- PEYER, B. & KUHN-SCHNYDER, E. (1955): Placodontia. – In: PIVETEAU, J. (Hrsg.): *Traité de Paléontologie*, **5**; Paris (Masson).
- PEYER, K., CARTER, J. G., SUES, H. D., NOVAK, S. E. & OLSEN, P. E. (2008): A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**: 363–381.

- PINNA, G. (1999): Placodontia (Reptilia Triadica). – In: WESTPHAL, F. (Hrsg.): Fossilium Catalogus Animalia, **136**; Leiden (Backhuys).
- PLIENINGER, T. (1846a): Über ein neues Sauriergenus und die Einreihung der Saurier mit flachen, schneidenden Zähnen in eine Familie. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **2**: 148–154.
- PLIENINGER, T. (1846b): Nachträgliche Bemerkungen zum Vortrage über ein neues Sauriergenus und die Einreihung der Saurier mit flachen, schneidenden Zähnen in eine Familie. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **2**: 247–254.
- PLIENINGER, T. (1847): Verzeichnis der Reptilien Württembergs. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **3**: 194–208.
- QUENSTEDT, F. A. (1850): Die Mastodonsaurier im grünen Keuper sandsteine Württemberg's sind Batrachier. 34 S.; Tübingen (Laupp & Siebeck).
- RENESTO, S. (1994): A new prolacertiform reptile from the Late Triassic of Northern Italy. – Rivista Italiana Paleontologia e Stratigrafia, **100**: 285–306.
- REYNOSO, V.-H. & CLARK, J. M. (1998): A dwarf spehnodontian from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, México. – Journal of Vertebrate Paleontology, **18**: 333–339.
- RIEPEL, O. (1987a): The Pachypleurosauria: an annotated bibliography. With comments on some lariosaurs. – Eclogae geologicae Helveticae, **80**: 1105–1118.
- RIEPEL, O. (1987b): *Clarazia* and *Hescheleria*: a reinvestigation of two problematic reptiles from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland). – Palaeontographica, (A), **195**: 101–129.
- RIEPEL, O. (1993): Euryapsid relationships: a preliminary analysis. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **188**: 241–264.
- RIEPEL, O. (1994): Osteology of *Simosaurus gaillardoti*, and the phylogenetic interrelationships of stem-group Sauropterygia. – Fieldiana (Geology), **28**: 1–85.
- RIEPEL, O. (1995): The genus *Placodus*: Systematics, morphology, paleobiogeography, and paleobiology. – Fieldiana (Geology), **31**: 1–44.
- RIEPEL, O. (1999): Phylogeny and paleobiogeography of Triassic Sauropterygia: problems resolved and unresolved. – Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology, **153**: 1–15.
- RIEPEL, O. (2000): Sauropterygia 1. – In: WELLNHOFER P. (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpertologie, **12A**: 134 S.; München (Pfeil).
- RIEPEL, O. (2001): A new species of *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Muschelkalk (Lower Ladinian) of southwestern Germany. – Palaeontographica, (A), **263**: 137–161.
- RIEPEL, O. (2002): The dermal armor of the cyamodontoid placodonts (Reptilia, Sauropterygia): morphology and systematic value. – Fieldiana (Geology), **46**: 1–43.
- RIEPEL, O. & LIN, K. (1995): Pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Muschelkalk and a review of the Pachypleurosauria. – Fieldiana (Geology), **32**: 1–44.
- RIEPEL, O. & WILD, R. (1994): *Nothosaurus edingeriae* SCHULTZE, 1970: diagnosis of the species and comments on its stratigraphical occurrence. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B), **204**: 1–13.
- RIEPEL, O. & WILD, R. (1996): A revision of the genus *Nothosaurus* (Reptilia, Sauropterygia) from the Germanic Triassic, with comments on the status of *Conchiosaurus clavatus*. – Fieldiana (Geology), **34**: 1–82.
- RIEPEL, O. & REISZ, R. R. (1999): The origin and early evolution of turtles. – Annual Reviews of Ecology and Systematics, **30**: 1–22.
- RIEPEL, O. & ZANON, R. T. (1997): The interrelationships of Placodontia. – Historical Biology, **12**: 211–227.
- RIEPEL, O., LIU, J. & BUCHER, H. (2000): The first record of a thalattosaur reptile from the Late Triassic of southern China (Guizhou Province, P.R. China). – Journal of Vertebrate Paleontology, **20**: 507–514.
- ROMER, A. S. (1947): Review of the Labyrinthodontia. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University, **99**: 3–352.
- ROMER, A. S. (1956): The osteology of the reptiles. 772 S.; Chicago (Chicago University Press).
- ROMER, A. S. (1971): The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new, long-snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. – Breviora, **379**: 1–22.
- ROMER, A.S. (1972): The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XII. The postcranial skeleton of the thecodont *Chanaresuchus*. – Breviora, **385**: 1–21.
- SANDER, P. M. (1988): A fossil reptile embryo from the Middle Triassic of the Alps. – Science, **239**: 780–783.
- SANDER, P. M. (1989): The pachypleurosaurids (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with the description of a new species. – Philosophical Transactions of the Royal Society of London, **325**: 561–670.
- SAWIN, H. J. (1947): The pseudosuchian reptile *Typhothorax meadei*. – Journal of Paleontology, **21**: 201–238.
- SILL, W. D. (1974): The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, **146**: 317–362.
- SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 S.; Öhringen (Rau).
- SCHMIDT, M. (1931): Labyrinthodonten und Reptilien aus den thüringischen Lettenkohleschichten. – Geologische und Paläontologische Abhandlungen, **18**: 229–276.
- SCHOCH, R. R. (1992): Comparative ontogeny of Early Permian branchiosaurid amphibians. Developmental stages. – Palaeontographica, (A), **222**: 43–83.
- SCHOCH, R. R. (1997): A new capitosaur amphibian from the Upper Lettenkeuper (Middle Triassic) of Kupferzell. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **203**: 239–272.
- SCHOCH, R. R. (1999): Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B), **278**: 1–175.
- SCHOCH, R. R. (2000a): The origin and intrarelationships of capitosaurid amphibians. – Palaeontology, **43**: 1–23.
- SCHOCH, R. R. (2000b): The stapes of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER 1828) – structure, articulation, and functional implications. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **214**: 177–200.
- SCHOCH, R. R. (2002a): The neurocranium of the stereospondyl *Mastodonsaurus giganteus*. – Palaeontology, **45**: 627–645.
- SCHOCH, R.R. (2002b): The palatoquadrate of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) and the evolutionary modification of this region. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **225**: 401–423.

- SCHOCH, R. R. (2002c): Stratigraphie und Taphonomie wirbeltierreicher Schichten im Unterkeuper (Mitteltrias) von Vellberg (SW-Deutschland). – Stuttgartar Beiträge zur Naturkunde, (B), **318**: 1–30.
- SCHOCH, R. R. (2006): A complete trematosaurid amphibian from the Middle Triassic of Germany. – Journal of Vertebrate Paleontology, **26**: 29–43.
- SCHOCH, R. R. (2007): Osteology of the small archosaur *Aetosaurus* from the Norian of Germany. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **246**: 1–35.
- SCHOCH, R. R. (2008a): The *Capitosauria*: characters, phylogeny, and stratigraphy. – Palaeodiversity, **1**: 189–226.
- SCHOCH, R. R. (2008b): A new stereospondyl from the Middle Triassic of Germany, and the origin of the Metoposauridae. – Zoological Journal of the Linnean Society, **52**: 79–113.
- SCHOCH, R. R. (2009a): Spezielle Tetrapoden. – In: WESTHEIDE, W. & RIEGER, R. (Hrsg.): Spezielle Zoologie, Teil 2: Wirbeltiere; Heidelberg (Spektrum).
- SCHOCH, R. R. (2009b): The evolution of life cycles in early amphibians. – Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences, **37**: 135–162.
- SCHOCH, R. R. (2009c): Amphibien und Reptilien der Germanischen Trias. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Die Trias 2; München (Pfeil).
- SCHOCH, R. R. & MILNER, A. R. (2000): Stereospondyli. – In: WELLNHOFER P. (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie, **3B**: 203 S.; München (Pfeil).
- SCHOCH, R. R. (2011a): A procolophonid-like tetrapod from the Middle Triassic of Germany. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **259**: 251–255.
- SCHOCH, R. R. (2011b): New archosaur remains from the Lower Keuper of Germany. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **260**: 87–100.
- SCHOCH, R. R. & SUES, H. D. (2013): A new doswelliid archosauriform from the Middle Triassic (Ladinian) of Germany. – Journal of Systematic Palaeontology, **12**: 113–131.
- SCHOCH, R. R. & SUES, H. D. (2015): A stem turtle from the Middle Triassic of Germany and the evolution of the turtle body plan. – Nature.
- SCHULTZE, H.-P. (1970): Über *Nothosaurus*. Neubeschreibung eines Schädels aus dem Keuper. – Senckenbergiana lethaea, **51**: 211–237.
- SHISHKIN, M. A. (1987): Evoluziya drevnikh amfibij. [Die Evolution früher Amphibien] (Plagiosauridae). – Trudy Paleontologičeskogo Instituta SSSR, **225**: 1–143.
- SHISHKIN, M. A. & NOVIKOV, I. V. (1992): Relict anthracosaurs in the Early Mesozoic of Eastern Europe. – Doklady Rossijskaja Akademiya Nauk, **325**: 829–832.
- SEEGIS, D. (2005): Tetrapoden. – In: DSK (Hrsg.): Stratigraphie von Deutschland IV. Keuper. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **253**: 50–54.
- SPIELMAN, J. A., LUCAS, S. G., RINEHART, L. F. & HECKERT, A. B. (2008): The Late Triassic archosauromorph *Trilophosaurus*. – Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **43**: 1–177.
- SUES, H. D. (2003): An unusual new archosauromorph reptile from the Upper Triassic Wolfville Formation of Nova Scotia. – Canadian Journal of Earth Sciences, **40**: 635–649.
- SUES, H. D. & REISZ, R. R. (2008): Anatomy and phylogenetic relationships of *Sclerosaurus armatus* (Amniota: Parareptilia) from the Buntsandstein (Triassic) of Europe. – Journal of Vertebrate Paleontology, **28**: 1031–1042.
- SUES, H. D., OLSEN, P. E., CARTER, J. G. & SCOTT, D. M. (2003): A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. – Journal of Vertebrate Paleontology, **23**: 329–343.
- SUES, H. D. & SCHOCH, R. R. (2013): First record of *Colognathus* (Amniota) from the Middle Triassic of Europe. – Journal of Vertebrate Paleontology, **33**: 998–1002.
- THULBORN, N. R. (1982): Significance of ankle structure in archosaur phylogeny. – Nature, **299**: 657.
- TSCHANZ, K. (1986): Funktionelle Anatomie der Halswirbelsäule von *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) aus der Trias (Anis/Ladin) des Monte San Giorgio (Tessin) auf der Basis vergleichend morphologischer Untersuchungen an der Halsmuskulatur rezenter Echsen. – Inaugural-Dissertation an der Universität Zürich: 109 S.
- TVERDOKHLEBOVA, G. I. (1972): New batrachosaurian genus from the Upper Permian of the southern Cis-Urals. – Paleontologičeskij Zhurnal, **1972**: 95–103.
- WALKER, A. D. (1961): Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. – Philosophical Transactions of the Royal Society, (B), **244**: 102–204.
- WARREN, A. A. (1985): Triassic Australian plagiosauroid. – Journal of Paleontology, **59**: 236–241.
- WARREN, A. A. (1995): *Plagiosternum granulosum* E. FRAAS: a plagiosaurid temnospondyl from the Middle Triassic of Crailsheim, Germany. – Stuttgartar Beiträge zur Naturkunde, (B), **229**: 1–8.
- WATSON, D. M. S. (1919): The structure, evolution, and origin of the Amphibia. The 'orders' Rhachitomi and Stereospondyli. – Philosophical Transactions of the Royal Society, (B), **209**: 1–73.
- WATSON, D. M. S. (1958): A new labyrinthodont (*Paracyclotosaurus*) from the Upper Trias of New South Wales. – Bulletin of the British Museum of Natural History, Geological Sciences, **3**: 233–263.
- WEEMS, R. R. (1980): An unusual newly discovered archosaur from the Upper Triassic of Virginia, USA. – Transactions of the American Philosophical Society, **70**: 1–53.
- WELLMAN, J. (1998): The taxonomy of the South African proterochids (Reptilia, Archosauromorpha). – Journal of Vertebrate Paleontology, **18**: 340–347.
- WESTPHAL, F. (1975): Bauprinzipien im Panzer der Placodonten (Reptilia triadica). – Paläontologische Zeitschrift, **49**: 97–125.
- WESTPHAL, F. (1988): Pflasterzahnsaurier (Placodontier) aus dem süddeutschen Muschelkalk (Mitteltrias). – In: HAGDORN, H. (Hrsg.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim: 151–165; Korb (Goldschneck).
- WILD, R. (1973): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalkpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) (Neue Ergebnisse). – Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft, **95**: 1–162.
- WILD, R. (1980a): The vertebrate deposits of Kupferzell. – Mesozoic Vertebrate Life, **1**: 15–18.
- WILD, R. (1980b): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIV. Neue Funde von *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). – Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft, **102**: 1–162.
- WILD, R. (1987): An example of biological reasons for extinction: *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). – Mémoires de la Société Géologique de France, nouvelle série, **150**: 37–44.
- WITZMANN, F., SCHOCH, R. R. & MAISCH, M. W. (2008): A relict basal tetrapod from the Middle Triassic of Germany. – Naturwissenschaften, **95**: 67–72.

- WU, X. C. & RUSSELL, A. P. (2001): Redescription of *Turfanosuchus dabaensis* (Archosauriformes) and new information on its phylogenetic relationships. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**: 40–50.
- YATES, A. M. & WARREN, A. A. (2000): The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **128**: 77–121.
- YOUNG, C. C. (1964): The pseudosuchians in China. – *Palaeontologia Sinica*, **151**: 1–205.
- ZITTEL, K. A. v. (1887–1890): *Handbuch der Palaeontologie*. 1. Abteilung: Palaeozoologie (Vertebrata: Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves) (3. Aufl.). 900 S.; München & Berlin (Oldenbourg).