

Zbl. Geol. Paläont. Teil II	2002	Heft 5/6	367-410 (403)	Stuttgart, Dez. 2002
--------------------------------	------	----------	------------------	-------------------------

Literaturbericht

Ichthyosaurier und Sauropterygier

H. HAUBOLD, Halle
mit 3 Abb. und 1 Tab. im Text

Im Zuge der zunehmenden Spezialisierung der Publikationen über fossile Reptilien und der damit korrelierten Erkenntnisse gab es im Zentralblatt II bereits eine thematische Konzentration der Referate über Ichthyosaurier und Sauropterygier. Das waren in den vergangenen Jahrgängen: **1997**, Heft 5/6, S. 231-240 der Literaturbericht 'Muschelkalksaurier und nahestehende Sauropterygier'; **1999**, Heft 5/6, S. 349-362 einen Literaturbericht 'Ichthyosaurier 1997-1999', zusammengefaßte Referate **1998**, Heft 1-2, Ref. Nr. 178-189 und **2000**, Heft 1-2, Ref. Nr. 141-145. Weiter zurückliegend ist im Zentralblatt II **1985**, Heft 1-2 von RIESS & FREY bereits einmal über Ichthyosaurier eine thematisch gegliederte Bibliographie erschienen.

Zu den beiden Gruppen mariner mesozoischer Reptilien sind die Untersuchungen inzwischen weiter voran gebracht worden. Arbeiten zu Ichthyosauriern sind u.a. von MAISCH sowie MAISCH & MATZKE, von MOTANI und SANDER publiziert worden. Beiträge über basale Sauropterygier stammen in erster Linie von RIEPPEL. Zu Plesiosauriern stehen neben Beiträgen verschiedener Autoren jene von O'KEEFE im Mittelpunkt. Generell geht es um Erkenntnisse, die sich seit Beginn der 1990er Jahre abzeichnen begannen, und die in den vergangenen Jahren nunmehr in diversen Arbeiten eingehend dokumentiert worden sind. Das betrifft die Interpretation bzw. Stellung sowohl der Ichthyosauria als auch der Sauropterygia im Rahmen der Diapsida aber ebenso die Klassifikation innerhalb der Gruppen. Für Ichthyosaurier und Sauropterygier ist Monophylie inzwischen gesichert, bei letzteren unter Einschluß der Placodontier. Und wie an der Schädelanatomie von *Paraplacodus* gezeigt werden kann ist der Verlust des unteren Temporalbogens als eine Synapomorphie der Lepidosauromorpha inclusive Sauropterygia auszuweisen. Den Referaten soll zunächst eine Übersicht der neuen Taxa, der derzeitigen Hypothesen zur Phylogenie und anschließend einige Orientierungen zu den anderweitigen vielfältigen Ergebnissen und Diskussionen vorangestellt werden.

Neue Taxa, Klassifikation

Gattungen, Arten mit Vorkommen und höhere Taxa

1. Ichthyosauria (Tab. 1, Abb. 1)

Aegirosaurus BARDET & FERNÁNDEZ, 2000, für *Ichthyosaurus leptospondylus* WAGNER, 1853, Ober-Jura, unteres Tithonium, Solnhofen-Formation, Bayern: Ophthalmosauria

Callawayia MAISCH & MATZKE, 2000, für *Shastasaurus neoscapularis* MCGOWAN, 1994, Ober-Trias, Norium, Pardonet-Formation, British Columbia: Merriamosauria

- Cymbospondylus asiaticus* LI & YOU, 2002, Ober-Trias, Carnium, Falang-Formation, Wayao-Member, Guizhou, China: Shastasauridae
- Isfjordosaurus* MOTANI, 1999, für *Pessopteryx minor* WIMAN, 1910, Spathium, Unter-Trias, Spitzbergen: Ichthyopterygia inc. sed.,
- Leptonectes moorei* MCGOWAN & MILNER, 1999, Unter-Jura, unteres Pliensbachium, Dorset, England: Leptonectidea
- Macgowania* MOTANI, 1999, für *Ichthyosaurus janiceps* MCGOWAN, 1996, Ober-Trias, Norium, Pardonet-Formation, British Columbia: Parvipelvia
- Metashastasaurus* NICHOLLS & MANABE, 2001, für *Shastasaurus neoscapularis* MCGOWAN, 1994, Ober-Trias, Norium, Pardonet-Formation, British Columbia: Shastasauridae (*Metashastasaurus* ist ein jüngeres Synonym von *Callawayia* MAISCH & MATZKE, 2000)
- Mollesaurus* FERNÁNDEZ, 1999: Ophthalmosauridae
M. periallus FERNÁNDEZ, 1999, Mittl-Jura, unteres Bajocium, Cuyo-Group, Argentinien (nach MAISCH & MATZKE 2000 zu *Ophthalmosaurus*)
- Otschevia alekseevi* ARKHANGELSKY, 2001, Ober-Jura, Wolga-Stufe, Uljanovsk, Rußland (nach MAISCH & MATZKE 2000 zu *Brachypterygius*)
- Phantomosaurus* MAISCH & MATZKE, 2000, für *Shastasaurus Neubigi* SANDER, 1997, Mittl-Trias, Anisium, oberer Muschelkalk, Karlstadt, Bayern: Cymbospondyliidae
- Qianichthyosaurus* LI, 1999: Toretocnemidae
Q. zhoui LI, 1999, Ober-Trias, Carnium, Falang Formation, Guizhou, China
- Rotundopteryx* MAISCH & MATZKE, 2000: Mixosauridae
R. hulkei MAISCH & MATZKE, 2000, Unter-Trias, Spathium, unteres Saurier-Niveau, Spitzbergen
- Eoichthyosauria** MOTANI, 1999: *Grippia longirostris* bis *Ichthyosaurus communis*
- Euichthyosauria** MOTANI, 1999: Merriamosauria, die *Ichthyosaurus communis* nahestehen
- Eurhinosauria** MOTANI, 1999: *Eurhinosaurus* + *Leptonectes*
- Grippida** MOTANI, 1999 (ex Grippidae WIMAN, 1929)
- Hueneosauria** MAISCH & MATZKE, 2000: *Wimanius* + Mixosauridea + Logipinnati
- Merriamosauria** MOTANI, 1999: *Shastasaurus pacificus* bis *Ichthyosaurus communis*
- Mixosauria** MOTANI, 1999 (ex Mixosauridae BAUR, 1887)
- Neoichthyosauria** SANDER, 2000: posttriassische Ichthyosaurier, *Temnodontosaurus* bis *Ophthalmosaurus*
- Ophthalmosauria** MOTANI, 1999 (ex Ophthalmosauridae APPLEBY, 1956)
- Parvipelvia** MOTANI, 1999: *Macgowania*, *Hudsonelpidia*, *Ichthyosaurus*
- Phalarodontinae** MAISCH & MATZKE, 2001: Mixosauridae
- Shastasauria** MOTANI, 1999: Merriamosauria, die *Shastasaurus pacificus* nahestehen
- Suevoleviathanidae** MAISCH, 2001: Neoichthyosauria
- Thunnosauria** MOTANI, 1999: *Stenopterygius quadriscissus* + *Ichthyosaurus communis*)
- Toretocnemidae** MAISCH & MATZKE, 2000: Longipinnati für *Toretocnemus* + *Qianichthyosaurus*

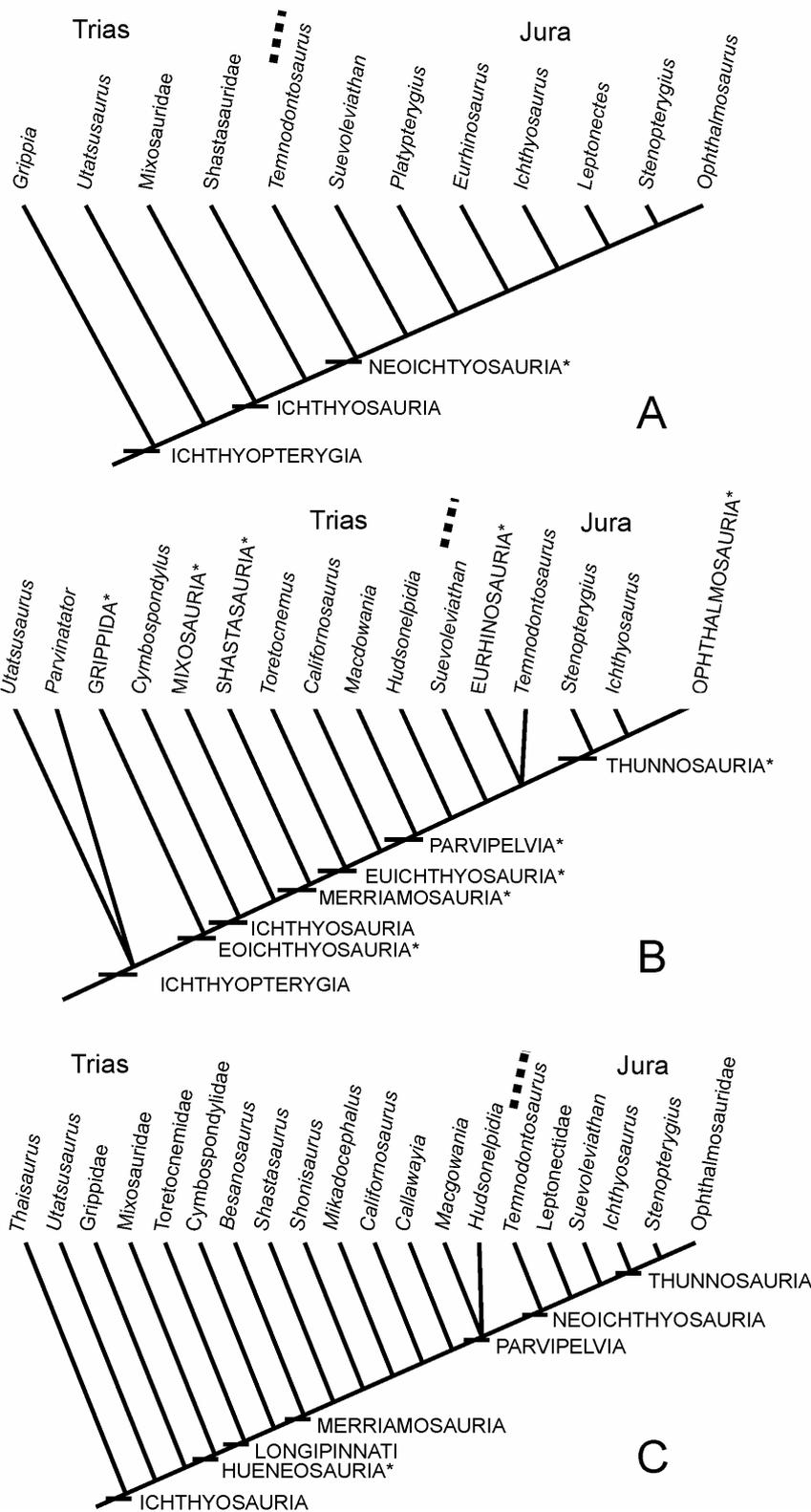


Abb. 1. Phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Ichthyosaurier bzw. Ichthyopterygier, die Ergebnisse kladistischer Analysen, modifiziert A - nach SANDER (2000), B – nach MOTANI (1999), C - nach MAISCH & MATZKE (2000). In den jeweiligen Publikationen neu eingeführte höhere *Taxa. Vgl. Tab. 1 sowie Ref. Nr. 593, 597, 606.

Tab. 1 System der Ichthyosaurier, vergleichende Übersicht der Ergebnisse aktueller Analysen, dazu auch Abb. 1 und die Ref. Nr. 593, 597, 606. Incertae sedis-Gattungen mit Fragezeichen. In der betreffenden Arbeit neu eingeführte Taxa*.

MOTANI 1999	SANDER 2000	MAISCH & MATZKE 2000
ICHTHYOPTERYGIA <i>?Thaisaurus ?Isfordosaurus*</i> <i>Utatusaurus Parvinator</i>	ICHTHYOPTERYGIA <i>Grippia</i> <i>Utatusaurus</i>	ICHTHYOSAURIA <i>Thaisaurus Utatusaurus</i>
EOICHTHYOSAURIA* GRIPPIDA* <i>Grippia + Chaohusaurus</i>		Grippidae <i>Chaohusaurus + Grippia</i> <i>?Parvinator</i>
ICHTHYOSAURIA <i>?Mikadocephalus ?Shastasaurus</i> <i>?Wimanius</i> <i>Cymbospondylus</i> MIXOSAURIA* <i>Mixosaurus</i>	ICHTHYOSAURIA Mixosauridae <i>Mixosaurus + Phalarodon</i>	HUENEOSAURIA* <i>Wimanius</i> Mixosauridae <i>Mixosaurus Phalarodon +</i> <i>Contectopalatus</i> <i>Rotundopteryx*</i>
MERRIAMOSAURIA* SHASTASAURIA* <i>?Pessopteryx</i> <i>?Himalayasaurus</i> <i>Besanosaurus</i> <i>Shonisaurus + Shastasaurus</i> EUICHTHYOSAURIA* <i>Toretocnemus</i> <i>Californosaurus</i>	Shastasauridae <i>Shonisaurus</i> <i>Besanosaurus +</i> <i>Cymbospondylus</i>	LONGIPINNATI <i>Toretocnemus +</i> <i>Qianichthyosaurus</i> <i>Cymbospondylus</i> + <i>Phantomosaurus*</i> MERRIAMOSAURIA <i>Besanosaurus</i> <i>Shastasaurus</i> <i>Mikadocephalus – Shonisaurus -</i> <i>Californosaurus</i> <i>Callawayia*</i>
PARVIPELVIA* <i>Macgowiana* Hudsonelpidia,</i> <i>Suevoleviathan</i>		PARVIPELVIA <i>Macgowiana - Hudsonelpidia</i>
<i>Temnodontosaurus</i> EURHINOSAURIA* <i>Leptonectes + Excalibosaurus +</i> <i>Eurhinosaurus</i>	NEOICHTHYOSAURIA* <i>Temnodontosaurus</i> <i>Suevoleviathan</i>	NEOICHTHYOSAURIA <i>Temnodontosaurus</i> <i>Leptonectes + Eurhinosaurus</i> <i>Suevoleviathan</i> <i>?Nannopterygius</i>
THUNNOSAURIA* <i>?Chacaicosaurus</i> <i>Stenopterygius</i> <i>Ichthyosaurus</i> OPHTHALMOSAURIA* <i>?Nannopterygius</i> <i>?Sibirskiasaurus</i> <i>?Paraophthalmosaurus</i> <i>?Plutonisaurus ?Otschevia</i> <i>Brachypterygius</i> <i>Ophthalmosaurus</i> <i>Caypullisaurus + Platypterygius</i>	<i>Platypterygius</i> <i>Eurhinosaurus</i> <i>Ichthyosaurus</i> <i>Leptonectes</i> <i>Stenopterygius +</i> <i>Ophthalmosaurus</i>	THUNNOSAURIA <i>Ichthyosaurus</i> <i>Stenopterygius</i> <i>?Chacaicosaurus</i> <i>Aegirosaurus</i> Ophthalmosauridae <i>Brachypterygius - Platypterygius</i> <i>Ophthalmosaurus +</i> <i>Caypullisaurus</i>

Nach dieser Übersicht (auch Tab. 1) ergeben sich aus der kladistischen Reorganisation des Systems der Ichthyosaurier durch MOTANI (1999), vgl. Abb. 1 B, Ref. 597, 10 neue

höhere Taxa. Davon übernehmen bzw. bestätigen MAISCH & MATZKE (2000) in ihrer Hypothese Merriamosauria, Parvipelvia und Thunnosauria. Die von SANDER (2000) für alle posttriassischen Formen eingeführten Neoichthyosauria erweisen sich formal als begründet. Allerdings gehen die Neoichthyosauria aus Parvipelvia der Oberen Trias hervor, so daß einige der entscheidenden Innovationen innerhalb dieser Gruppierung bereits in der Trias hervorgebracht worden sein dürften. Wie überflüssig der Name Ichthyopterygia ist, heben MAISCH & MATZKE treffend hervor und führen Hueneosauria für *Wimanius*, Mixosauridae und Longipinnati ein, also die Formen ab Mitteltrias. Auch die Hueneosauria gehen auf einen früheren Beginn im Rahmen der Untertrias-Radiation zurück, und die primitiveren Verwandten dieser Radiation sollten nach den belegten Merkmalen durchaus schon als Ichthyosaurier gelten. Für alle, an welcher Position auch immer fixierten höheren Taxa ist zweifellos Monophylie hinreichend begründet. Es wird aber deutlich, daß im Fall der Ichthyosaurier die phasenhafte Zufälligkeit des Fossilbelegs zumindest die Auswahl der zentralen Taxa und damit den Rahmen der phylogenetischen Hypothesen prägt. Überzeugend ist in diesem Kontext nicht zuletzt die Abgrenzung der Ophthalmosauria für die Glieder der letzten Radiation, welche durch eine Lücke im Mittleren Jura von allen Vorläufern oder zumindest von ihren potentiellen Schwestergruppen separiert sind.

2. Sauropterygia (Abb. 2 und 3)

2.1. Placodontia

Sinocyamodus xinpuensis LI, 2000: Cyamodontoidea

S. xinpuensis LI, 2000, Ober-Trias, Carnium, Falang-Formation, Wayao-Member, Guizhou, SW-China

Psephochelys LI & RIEPPEL, 2002: Cyamodontoidea

P. polyosteoderma LI & RIEPPEL, 2002, Ober-Trias, Wayao-Member, Guizhou, China

Psephoderma sculptata RIEPPEL, 2002, Mittl-Trias, Anisium/Ladinium, Saharonim-Formation, Negev, Israel: Cyamodontoidea

Psephosauriscus RIEPPEL, 2002: Cyamodontoidea

P. mosis (BROTZEN, 1957), Mittl-Trias, unteres Anisium, *Beneckeia*-Beds, Negev, Israel

P. ramonensis RIEPPEL, 2002, Anisium/Ladinium, Negev, Israel

Cyamodontida RIEPPEL, 2001: Cyamodontidae + *Henodus*

Macroplacidae RIEPPEL, 2000: Cyamodontoidea, nur *Macroplacus*

Placochelyida RIEPPEL, 2001: *Macroplacus*, *Protenodontosaurus* + Placochelyidae

Protenodontosauridae RIEPPEL, 2000: Cyamodontoidea, nur *Protenodontosaurus*

2.2. Eusauropterygia, Nothosauroida und Pistosauria

Lariosaurus curionii RIEPPEL, 1998, Mittl-Trias, ?Ladinium, östliche Pyrenäen, Frankreich

Lariosaurus xingyiensis LI, LIU & RIEPPEL, 2002, Ober-Trias, Carnium, Falang-Formation, Zhuganpo-Member, Guizhou, China

Nothosaurus haasi RIEPPEL et al., 1999, Mittl-Trias, Saharonim-Formation, Anisium/Ladinium, Israel

Nothosaurus jagisteus RIEPPEL, 2001, Mittl-Trias, Oberer Muschelkalk, Meißner-Formation, Hohenlohe, SW-Deutschland

Tanaisosaurus SENNIKOV, 2001: Cymatosauridae, Pistosauria

T. kalandadzei SENNIKOV, 2001, Unter-Trias, oberes Olenekium, Ganski-Horizont, Liposka-Stufe, Russland

Germanosauridae RIEPPEL, 2000: Nothosauria, nur *Germanosaurus*

Simosauria RIEPPEL, 2000: Superfamilie der Nothosauroida, nur *Simosaurus*

2.3. Plesiosauria

Edgarosaurus DRUCKENMILLER, 2002: Polycotylidae

E. muddi DRUCKENMILLER, 2002, Unter-Kreide, oberes Albium, Thermopolis-Shale, Montana

Hauffiosaurus O'KEEFE, 2001: Pliosauridae

H. zanoni O'KEEFE, 2001, Unter-Jura, Toarcium, Posidonien-Schiefer, Deutschland *Kaiwhekea katiki* CRUICKSHANK & FORDYCE, 2002: Cryptoclididae

K. katiki CRUICKSHANK & FORDYCE, 2002, Ober-Kreide, Maastrichtium, Katiki-Formation, New Zealand

Occitanosaurus BARDET et al., 1999, für *Plesiosaurus tournemirensis* SCIAU et al., 1990, Unter-Jura, Toarcium, Frankreich: Elasmosauridae

Euplesiosauria O'KEEFE, 2001: Elasmosauridae, Cryptocleidoidea, *Microcleidus*

Tricleidida O'KEEFE, 2001: Polycotylidae, Cimoliasauridae, *Tricleidus*

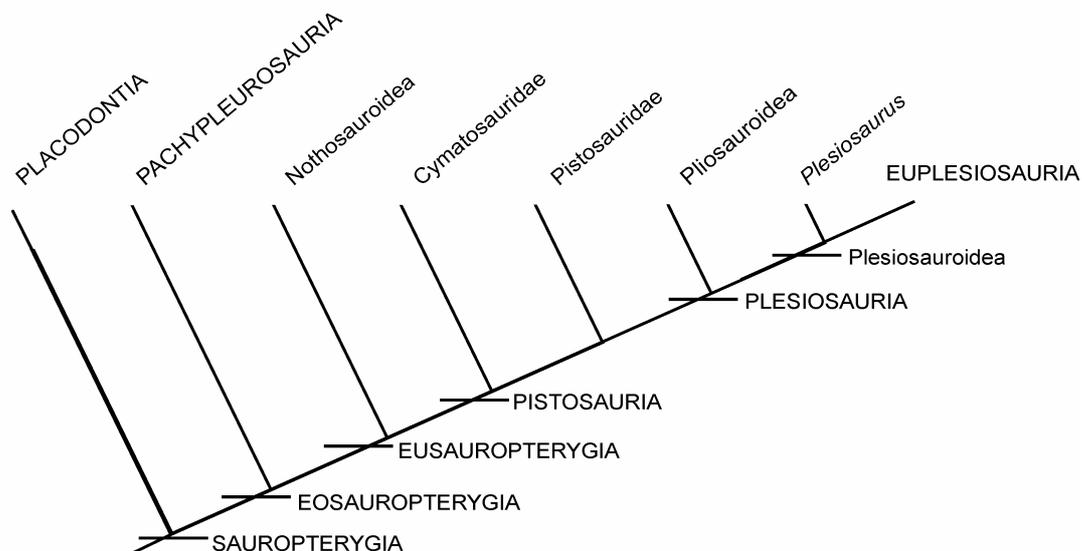


Abb. 2. Kladogramm zu den verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Sauropterygier, zusammengestellt nach RIEPPEL (2000) und O'KEEFE (2001, 2002), zur näheren Aufteilung vgl. Abb. 3

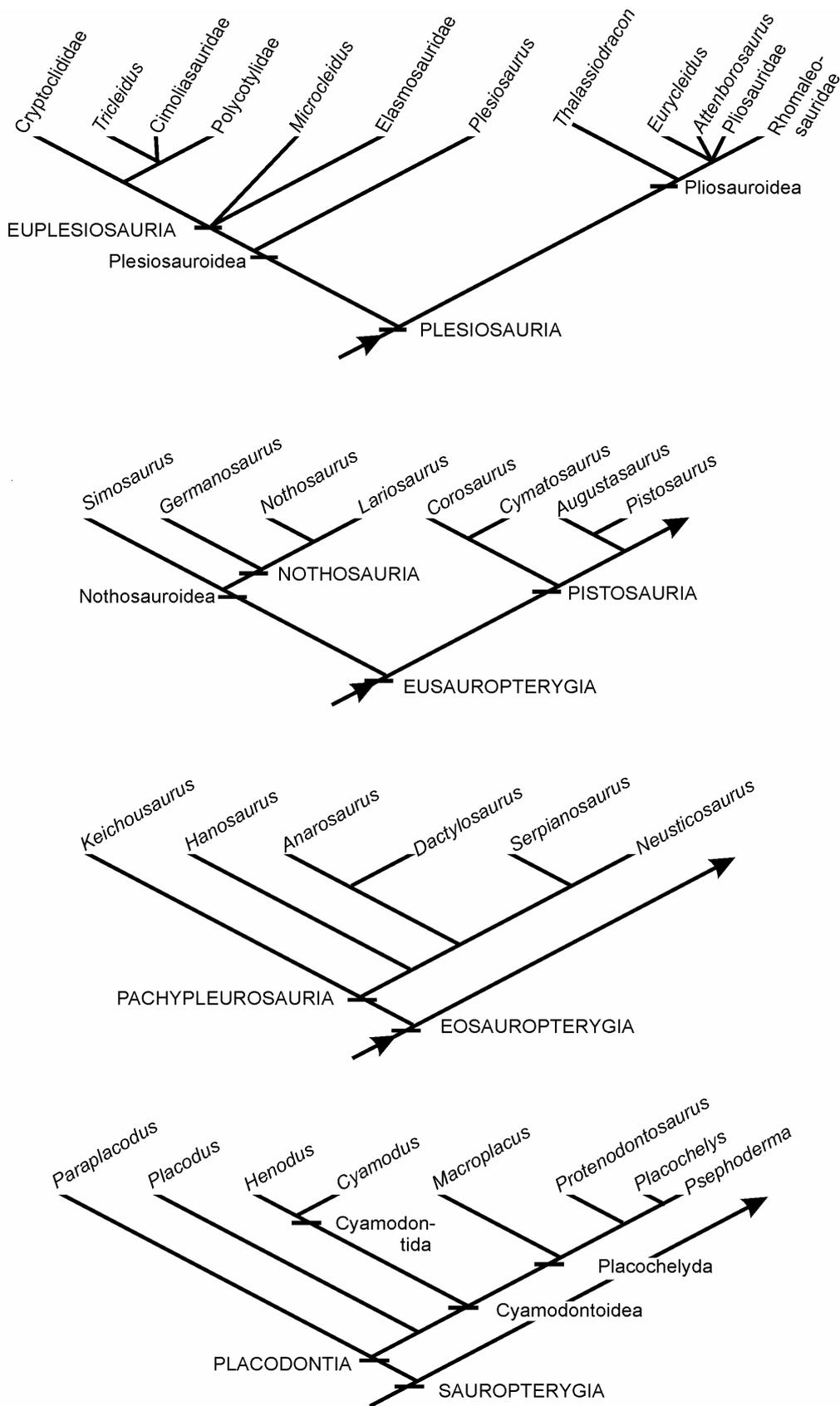


Abb. 3. Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Hauptgruppen der Sauropterygier: Placodontia, Pachypleurosauria und Eusauropterygia und Plesiosauria, dargestellt in sukzessiven Kladogrammen. Die terminalen Taxa sind Gattungen und bei den Plesiosauria teilweise Familien. In Anlehnung an RIEPPEL (1998, 2000, 2001) und O'KEEFE (2001, 2002).

Die Lesart der Stammbaum-Topologie der Hauptgruppen ist in Anlehnung an RIEPPEL (2000) nachstehend zusammengestellt.

PLACODONTIA: (*Paraplacodus* (*Placodus* ((*Henodus*, *Cyamodus*) (*Macroplacus* (*Protenodontosaurus* (*Placochelys*, *Psephoderma*))))))

PACHYPLEUROSAURIA (*Keichousaurus* (*Hanosaurus* ((*Anarosaurus*, *Dactylosaurus*) (*Serpianosaurus*, *Neusticosaurus*))))

Nothosauroida: (*Simosaurus*, NOTHOSAURIA (*Germanosaurus* (*Nothosaurus*, *Lariosaurus*)))

PISTOSAURIA: ((*Corosaurus*, *Cymatosaurus*) (*Augustasaurus*, *Pistosaurus*) **Plesiosauria**))

PLESIOSAURIA: **Pliosauroida:** (*Thalassiodracon* ((*Eurycleidus* / *Attenborosaurus* / Pliosauridae) Rhomaleosauridae))

PLESIOSAURIA: **Plesiosauroida:** (*Plesiosaurus* ((Elasmosauridae / *Microcleidus*) (Polycotylidae / Cimoliasauridae / *Tricleidus*) Cryptoclididae))

Wie die Ichthyosaurier, so weisen auch die Sauropterygia in der Trias ihre größte Diversität auf. Diese ist jedoch zudem von mehreren morphologisch recht unterschiedlichen Hauptgruppen getragen. Verdeutlicht wird die bemerkenswerte stammesgeschichtliche Komplexität durch die nunmehr mit kladistischen Analysen gesicherte Sukzession der Basistaxa Sauropterygia – Eosauroptrygia – Eusauroptrygia – Pistosauria – Plesiosauria – Euplesiosauria (Abb. 2) und mit der Anbindung der terminalen Hauptgruppen Placodontia, Pachycephalosauria, Nothosauroida usw. (Abb. 3). In den referierten Arbeiten sind diese bereits früher eingeführten Taxa präzisiert und nur durch wenige neue Taxa ergänzt worden. Die zunächst noch bei der Analyse von *Corosaurus* diskutierte Paraphylie der Eusauroptrygia konnte geklärt werden und erlaubt deren Definition, wobei die Definition der Eosauroptrygia stabil geblieben ist. Allerdings sind Pachycephalosauria und Nothosauridae/Nothosauroida keine direkten Schwestergruppen. Ein bedeutsamer Fortschritt betrifft die nähere Relation der Pistosauria zu den Plesiosauria und die Hypothese zu den verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Plesiosauria (O'KEEFE 2001, 2002). Formal taxonomisch bestätigt worden sind die Schwestergruppen Plesiosauroida und Pliosauroida, aber zu dem Verständnis dieser morphotypisch vorbelasteten Kategorien hat sich aus der phylogenetischen Merkmalsanalyse eine Klärung ergeben. Der pliosauromorphe Typ ist dreimal unabhängig, also konvergent entstanden. Das betrifft innerhalb der Pliosauridae *Kronosaurus*, *Peloneustes*, *Pliosaurus* und *Brachauchenius* jedoch nicht *Macroplata* und *Hauffiosaurus*; innerhalb der Rhomaleosauridae sind *Simolestes* und *Leptocleidus* pliosauromorph, aber nicht die diversen unter *Rhomaleosaurus* geführten Taxa. Die dritte Gruppierung pliosauromorpher Formen sind die in der Familie Polycotylidae zusammengefaßten *Polycotylus*, *Dolichorhynchus* und *Trinacromerum*, deren Schwestergruppen plesiosauromorph sind und alle zu den Plesiosauroida (*Plesiosaurus* + Euplesiosauria) gehören (Abb. 3).

Zu weiteren Schwerpunkten und Ergebnissen

Die referierten Studien über Ichthyosaurier und Sauropterygier behandeln neben den taxonomischen und phylogenetischen Fragen zahlreiche begleitende Aspekte, die mit der Morphologie und dem Vorkommen der Formen zusammenhängen. Für beide Gruppen ist Ursprung aus Diapsiden anzunehmen und die extreme morphologische Ableitung ist eng verknüpft mit der aquatischen Lebensweise, welche seit der Unteren Trias in marinen Formationen dokumentiert ist. Aus der Morphologie und den Vorkommen folgt, daß zunächst eine Besiedlung küstennaher Bereiche mit vorwiegend vagil-bentonischer

Lebensweise erfolgte. Daneben bestand aber wohl von Anbeginn eine Tendenz zu pelagischer Lebensweise, welche von diversen Entwicklungslinien zunehmend wahrgenommen und ausgestaltet worden ist.

Betrachtungen zu Lebensweise und Funktionalität sind einer der besonderen Aspekte für das Verständnis der beiden grundlegend unterschiedlichen fossilen marinen Reptilien. Ichthyosaurier haben das vom Schwanz angetriebene Fischprinzip realisiert und perfektioniert; die Sauropterygier haben unter Beibehaltung des tetrapoden Grundmusters Antriebsverfahren wie Rudern und subaquatisches Fliegen entwickelt in Kombination mit diversen Variationen der Körperproportion. Die aktuellen Arbeiten enthalten unter enger Relation zu den morphologischen Befunden Untersuchungen zu Nahrung und Nahrungsprinzipien, Kaumechanismen, Schwimmleistungen und damit korrelierten Antriebsmechanismen, Manövriervermögen, Jagdverhalten, Tauchtiefen z.T. auch in Verbindung mit Überlegungen zum Sehvermögen, in einigen Fällen gibt es Ansätze zu Vergleichen zwischen beiden Gruppen.

In Anbetracht des Erscheinens der jeweils ersten Vertreter in der Trias und den nachfolgenden komplexen Ausbreitungen der stark diversifizierten Linien ist die Paläobiogeographie ein weiteres bedeutsames Thema vieler Untersuchungen. Abhängig vom Fossilbeleg hat zunächst in der tieferen Trias das Anglo-Germanische Becken eine besondere Bedeutung, wichtig sind aber auch in diesem Zeitabschnitt Nachweise im Tethysraum, in China und Nordamerika. Evolution und Paläobiogeographie von Ichthyosauriern und Sauropterygiern sind geprägt von der paläogeographischen und tektonischen Gestaltung der epikontinentalen und marinen Räume im Mesozoikum. Dabei hatte die Konstellation in der Trias offensichtlich eine Schlüsselfunktion für die Entfaltung und auch für den teilweise frühen Niedergang einzelner Formengruppen. Wegen der erheblichen Lückenhaftigkeit des Fossilbelegs, welcher für aquatische Formen auf den ersten Blick vielleicht sogar überraschend erscheinen mag, bestehen aber erhebliche Unsicherheiten zu Ausbreitungswegen und Entwicklungszentren. Vollständigere Befunde kennt man aus dem Germanischen Becken, aus der Alpenen Trias, aus dem östlichen Mittelmeergebiet und neuerdings aus China. Mit wenigen Ausnahmen, wie dem Vorkommen am Monte San Giorgio mit 400 Exemplaren von Pachypleurosauriern oder mehreren Tausend Exemplaren von Ichthyosauriern aus dem Posidonienschiefer, handelt es sich quantitativ um spärliche Belege von recht punktuellm Auftreten. Das setzt sich in Jura und Kreide fort. Bemerkenswerte Ergänzungen sind neuerdings global verstreute Nachweise von Plesiosauriern in der Kreide, im Albium von Montana, im Cenomanium von Japan und im Maastrichtium von Neuseeland.

Bedeutsame Ergänzungen und Präzisierungen sind für Nachweise von Ichthyosauriern und Sauropterygiern in den Faunen verschiedener seit langem bekannter sowie auch neuerdings erschlossener Vorkommen und Fundkomplexe gegeben. Die derzeitige Kenntnis des Bestandes an Ichthyosauriern und Sauropterygiern ist aus den verschiedenen Publikationen für die Faunen einiger ausgewählter Komplexe regional und stratigraphisch zusammengestellt.

GUALING-FAUNA, GUIZHOU PROVINZ, NW CHINA, Falang Formation

Wayao-Member, Carnium

Shastasauridae *Cymbospondylus asiaticus*, *Quianichthyosaurus zhui*

Cyamodontoidea *Sinocyamodus xinpuensis*, *Psephochelys polyosteoderma*

Zhuganpo-Member, Ladinium

Nothosauridae: *Lariosaurus xingyensis*, *Nothosaurus* sp.,
 Pachycephalosauridea *Keichousaurus hui*

MUSCHELKALK VON MAKHTESH RAMON, NEGEV, ISRAEL

Gevanim und Saharonim-Formation, Anisium - unteres Ladinium

Shastasauridae ? *Cymbospondylus* sp., ?*Shastasaurus* sp.
 Cyamodontoidea *Psephoderma sculptata*, *Psephosauriscus mosis*, *P. ramonensis*, *P. sinaitucus*, cf. *Psephosauriscus rhombifer*
 Nothosauroida *Nothosaurus tchernovi*, *N. haasi*, *N.* cf. *N. giganteus*, *Simosaurus* sp.,
Lariosaurus stensioei
 Pachypleurosauria indet.

MONTE SAN GIORGIO, S-SCHWEIZ, N-ITALIEN

Grenzbitumenzone und untere Meride-Kalke, Anisium – Ladinium

Mixosauridae *Mixosaurus cornalianus*, *M. kuhnschnyderi*, *Wimanius odontopalatus*
 Shastasauridae *Besanosaurus leptorhynchus*, *Cymbospondylus buchseri*
 Paraplacodontidae *Paraplacodus broilii*,
 Cyamodontidae *Cyamodus hildgardis*
 Pachycephalosauridae *Serpianosaurus mirigiolensis*, *Neusticosaurus pusillus*, *N. peyeri*,
N. edwardsii
 Nothosauroida *Lariosaurus buzzii*, *L. calcagnii*

GERMANISCHES BECKEN, MITTELEUROPA

Röt – Unterer Muschelkalk, Anisium

Mixosauridae *Contectopalatus/Mixosaurus atavus*
 ? Omphalosauridae *Tholodus schmidi*
 Placodontidae *Placodus gigas*,
 Cyamodontidae ?*Cyamodus tarnowitzensis*
 Pachypleurosauridae *Anarosaurus pumilo*, *A. heterodontus*, *Dactylosaurus gracilis*
 Nothosauroida *Germanosaurus latissimus*, *G. schafferi*, *Nothosaurus* sp., *Nothosaurus marchius*
 Pistosauria, Cymatosauridae *Cymatosaurus latifrons*, *C. fridericianus*, *C. minor*,
Cymatosaurus sp.

Oberer Muschelkalk, oberes Anisium, unteres Ladinium

Mixosauridae *Contectopalatus/Mixosaurus atavus*, *Phalarodon major*
 Cymbospondylidae *Phantomosaurus/Shastasaurus neubigi*
 Omphalosauridea *Omphalosaurus* sp.
 Placodontidae *Placodus gigas*,
 Cyamodontidae *Cyamodus kuhnschnyderi*, *C. muensteri*, *C. rostratus*
 Pachypleurosauridae gen. indet.
 Nothosauroida *Simosaurus gillardoti*, *Nothosaurus giganteus*, *N. mirabilis*. *N. juvenilis*, *N. jagisteus*
 Pistosauria, Pistosauridae *Pistosaurus longaevis*

Lettenkeuper und Gipskeuper, oberes Ladinium, unteres Carnium

Cyamodontoidea *Henodus chelyops*, *Psephosaurus suevicus*

Pachypleurosauridae *Neusticosaurus pusillus*
 Nothosauroida *Simosaurus gillardoti*, *Nothosaurus edingerae*, *N. giganteus*,
Lariosaurus sp.

UNTER-JURA, SW-DEUTSCHLAND, Posidonienschiefer-Fm, Toarcium

Neoichthyosauria *Temnodontosaurus trigonodon*, *Eurhinosaurus longirostris*,
Suevoleviathan disinteger, *S. integer*
 Thunnosauria *Stenopterygius quadriscissus*, *S. longifrons*, *S. hauffianus*, *S.*
megalorhinus
 Plesiosauroidea *Plesiosaurus brachypterygius*, *P. dolichodeirus*, *P. guilelmiimperatoris*
 Pliosauridae *Hauffiosaurus zanoni*

Referate 579 – 637

Referate Ichthyosauria

579. Arkhangelsky, M. S. (2000): On the ichthyosaur *Otschevia* from the Volgian Stage of the Volga Region. – Paleont. Zh., **2000**, 5: 78-81, 2 Fig.; Moskau (russ.).

Von einem unvollständigen postcranialen Skelett aus der Region Samara wird insbesondere der Teil einer Vorderflosse von *Otschevia zhuralevi* beschrieben. In diesem Zusammenhang korrigiert Verf. die bisherige Zuordnung der Art zu *Brachypterygius* und gibt eine emendierte Diagnose zur Gattung *Otschevia*.

580 Arkhangelsky, M. S. (2001): The historical sequence of Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs. – Paleont. Zh., **2001**, 5: 70-74, 1 Tab.; Moskau (russ.).

Die Ichthyosaurier aus Jura und Kreide zeigen nach Ansicht des Verf. einen Wandel in der faunistischen Zusammensetzung auf der Ebene von Familien und Subfamilien. Es wird anhand der stratigraphischen Nachweise der Gattungen folgende Unterteilung präsentiert: im Lias kommen Stenopterygiidae und Ichthyosaurinae vor; für den Abschnitt Bajocium bis Kimmeridgium sind es Ophthalmosaurinae und Stenopterygiidae, allerdings bezieht sich letztere Angabe auf einen fraglichen Nachweis von *Stenopterygius* in Rußland; im Tithonium liegen die Undorosaurinae und Ophthalmosaurinae vor; vom Valanginium bis zum Cenomanium kennt man die Platypterygiinae nach weltweiten Funden von *Platypterygius*. (Diese Gliederung bzw. die Systematik ist nur knapp begründet. Vor allem steht sie aber in einem gewissen Kontrast zu aktuellen Ergebnissen anderer Autoren.)

581 Arkhangelsky, M. S. (2001): On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian Stage of the Volga Region near Ulyanovsk. – Paleont. Zh., **2001**, 6: 66-71, 5 Fig.; Moskau (russ.).

Otschevia alekseevi n. sp. aus der Wolga-Stufe, *Dorsoplanites panderi*-Zone, des Oberen Jura, bezieht sich auf ein Exemplar mit Fragmenten von Schädel, Schultergürtel und Vorderflosse. Verf. vergleicht die Form mit *O. pseudoscythica* und *Caypullisaurus*. Die Diagnosen der Gattung *Otschevia* sowie der Familie Undorosauridae werden emendiert. (Nach MAISCH & MATZKE 2000, gehören die Formen zu *Brachypterygius*,

Familie Ophthalmosauridae, und umfassen wohl nur eine Art, für die der Name *B. pseudoscythica* verfügbar ist.) .

582 Bardet, N. & Fernández, M. (2000): A new ichthyosaur from the Upper Jurassic Lithographic Limestone of Bavaria. – *J. Paleont.*, **74**, 3: 503-511, 8 Fig., 2 Tab.; Lawrence, Kansas.

Nach einer systematischen Übersicht der Ichthyosaurier aus dem Oberen Jura Bayerns anhand der Literatur wird für *Ichthyosaurus leptospondylus* WAGNER, 1853 ein Neotyp aus einer privaten Sammlung bestimmt unter dem Namen *Aegirosaurus* n. g. Das Exemplar ist ein knapp 2 m langes etwa vollständiges Skelett. An Abdrücken von dem Weichteilgewebe läßt sich der Umriß der Flossen verfolgen. Herkunft ist die Solnhofen Formation, Malm Zeta 2b, der Umgebung von Langenaltheim. Zwei weitere aber weniger vollständige Exemplare stammen aus Steinbrüchen bei Solnhofen und Eichstätt. Die Beschreibung nimmt vor allem Bezug auf Vergleiche mit *Brachypterygius*, *Ophthalmosaurus*, *Caypullisaurus* und *Platypterygius*. Im Rahmen der Ophthalmosauria werden für *Aegirosaurus* Synapomorphien bezogen auf die Anordnung der Angulare und den Radius genannt, differenziert ist die Anordnung der Epipodien. Mit *Brachypterygius* stimmt die Konstruktion der Vorderflosse und der Kontakt zwischen Humerus und Intermedium überein, der Schädel weist dagegen einige abweichende Merkmale auf. Außer *Aegirosaurus* ist in der Solnhofen Formation nach den Literaturstudien unter den zerstörten Funden eine Form anzunehmen, die vermutlich *Ophthalmosaurus* oder *Caypullisaurus* nahe steht, eine andere gehört wohl zu *Nannopterygius*.

583. Buchholtz, E. A. (2001): Swimming styles in Jurassic ichthyosaurs. - *J. Vertebr. Paleont.*, **21**, 1: 61-73, 9 Fig., 2 Tab.; Lawrence, Ks.

Der generelle Bauplan der Anatomie von sechs jurassischen Ichthyosauriern – *Suevoleviathan disinteger*, *Temnodontosaurus trigonodon*, *Eurhinosaurus longirostris*, *Ichthyosaurus communis*, *Stenopterygius quadricissus* und *Ophthalmosaurus icenicus* – wird nach Ausbildung und Anteilen der vier strukturellen Einheiten beschrieben und analysiert. Maßgebliche Parameter sind die durchschnittliche Länge und Höhe der Wirbelzentren und die Höhe der Neuralfortsätze der Regionen Nacken, Rumpf, Schwanzstiel und Schwanzflosse. Die strukturellen Diskontinuitäten zwischen den einzelnen Regionen weisen auf deren funktionell unterschiedliche Bedeutung beim Schwimmen hin. Alle untersuchten Ichthyosaurier waren sog. axiale Schwimmer, bei denen der Antrieb durch die lateral abgeflachte Schwanzflosse erfolgte. Die Bewegung der Flosse erfolgte durch Undulation des dorsoventral abgeflachten posterioren Schwanzstockes. Der anteriore Teil des Schwanzes wirkte als verstärkte, stabile Basis, von der die Undulation ausging. Der Rumpf war dagegen an dem Vortrieb nicht beteiligt. Die Vorderflossen und im geringen Maße die Hinterflossen dienten als Steuerruder. Die sechs Arten erlauben eine Differenzierung in eine größere, langgestrecktere, mehr flexible Untergruppe, und in eine kürzere, weniger flexible Untergruppe mit tieferem Körper. *S. disinteger*, *T. trigonodon* und *E. longirostris* waren länger als 3 m und wohl flexibler, sie haben relativ lange Schwanzstöcke und längere Schwanzflossen. Das bedeutet, sie waren weniger auf maximale Schwimm-Geschwindigkeiten spezialisiert. Die relativ großen Hinterflossen hatten bei langsamem Schwimmen noch eine Antriebsfunktion. Im Gegensatz dazu zeigen die drei anderen Arten, insbesondere *S. quadricissus* und *O. icenicus* eine sehr deutliche Regionalisierung und Differenzierung zwischen anteriorem und posteriorem Schwanzstock. Die postcraniale Länge beträgt unter 3 m, die Vorderflossen sind sehr viel länger als die hinteren, im posterioren Rumpfbereich sind die

Neuralfortsätze verlängert, die kleinen Hinterflossen hatten kaum noch eine nennenswerte Funktion. Ischium und Pubis sind komplett verschmolzen und belegen damit eine proximale Reduktion der Hinterextremitäten. Insgesamt können die Formen der einen Untergruppe als mehr anguilliforme Schwimmer angesehen werden, während die der anderen Untergruppe mehr auf eine thunfischartige Schwimmweise schließen lassen und schnelle und ausdauernde Schwimmer waren. Die Anatomie von *O. icenicus* war auf extreme Regionalisierung und Festigkeit des Körpers ausgerichtet, während *S. quadriscissus* ein Analogon zu den mehr flexibleren Delphine darstellt. Die untersuchten Formen repräsentieren das fortgeschrittene Stadium des seit der Trias bei Ichthyosauriern erkennbaren sog. thuniformen Trends, wie dieser in dem Taxon Thunnosauria artikuliert ist. *Stenopterygius* und *Ophthalmosaurus* waren in ihrem Bewegungstyp am stärksten abgeleitet und hatten wohl auch untereinander eine nähere gemeinsame Abstammung als mit *Ichthyosaurus*. Verfn. weist dabei auf die davon abweichende phylogenetische Interpretation bei MOTANI (1999) hin. (In den Analysen der anderen Autoren, vgl. Abb. 1, ist dagegen die enge Relation von *Stenopterygius* mit den Ophthalmosauriden ausgewiesen.

584. Fernández, M. S. (1999): A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina. – *J. Paleont.*, **73**, 4: 677-681, 5 Fig.; Lawrence, Kansas.

Das Exemplar eines großen Ichthyosauriers, bestehend aus dem hinteren Teil des Schädels und 39 artikulierten Wirbeln, wird nach Merkmalen der Orbitalregion, Basioccipitale, Nares, reduziertem Maxillare und den reduzierten Zähnen als *Mollesaurus periallus* n. g., n. sp. beschrieben. Mit dem aus der gleichen Formation bekannten *Chacaicosaurus* ist es der alleinige Beleg von Ichthyosauriern aus dem Bajocium. In der Form des Schädels sind beide Gattungen verschieden. *Mollesaurus* interpretiert Verfn. vorläufig als Schwestertaxon von *Ophthalmosaurus* nach der reduzierten extracondylaren Fläche und verlängerten, konkaven Flächen am Basioccipitale.

585. Fernández, M. S. & Iturralde-Vinent, M. (2000): An Oxfordian Ichthyosauria (Reptilia) from Vinales, Western Cuba: paleobiogeographic significance. – *J. Vertebr. Paleont.* **20**, 1: 191-193, 3 Fig.; Lawrence, Ks.

Ein nicht näher bestimmbarer Fund von Teilen eines Schädels aus der Jagua Formation gehört zu einem Vertreter der Ophthalmosauria. Das erweitert den Nachweis dieser bisher in Europa und Nordamerika bekannten Ichthyosaurier.

586. Fernández, M. S. (2001): Dorsal or ventral? Homologies of the forefin of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauria). – *J. Vertebr. Paleont.* **21**, 3: 515-520, 5 Fig.; Lawrence, Ks.

Nach taphonomischen Überlegungen wird die Orientierung der Vorderflossen von *Caypullisaurus bonapartei* aus dem Tithonium von Argentinien diskutiert. *Caypullisaurus* unterscheidet sich von den anderen Ophthalmosauriern in der besonderen Position und Ausbildung von Intermedium, Radius und Pisiforme. Im Ergebnis von Vergleichen mit Vorderflossen von *Ophthalmosaurus icenicus*, *Brachypterygius extremus* und *Aegirosaurus leptospondylus* teilt *Caypullisaurus* ansonsten das Muster der Ophthalmosauria.

588. Maisch, M. W. (2000): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part VI. On the cranial osteology of *Shastasaurus alexandrae* MERRIAM, 1902 from the Hosselkus

Limestone (Carnian, Late Triassic) of Northern California with a revision of the genus. - N. Jb Geol. Paläont., Abh. **217**, 1: 1-25, 4 Fig.; Stuttgart.

Nach einer Neuuntersuchung wird der Schädel des Holotypus von *Shastasaurus alexandrae* beschrieben und rekonstruiert. Im Vergleich zu *Cymbospondylus* und *Mikadocephalus* zeigt *S. alexandrae* einen mittleren Grad morphologischer Ableitung. Neben *S. alexandrae* wird nur noch die Typusart *S. pacificus* aus derselben Formation als valid anerkannt. *S. Neubigi* und *S. neoscapularis* gehören zu separaten Gattungen (*Phantomosaurus* und *Callawayia* MAISCH & MATZKE 2000), so daß *Shastasaurus* nur im Carnium des westlichen Nordamerika sicher belegt ist.

589. Maisch, M. W. (2001): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part VII. New data on the osteology of *Chaohusaurus geishanensis* YOUNG & DONG, 1972 from the Lower Liassic of Anhui (China). - N. Jb Geol. Paläont., Abh. **219**, 3: 305-327, 6 Fig., 2 Tab.; Stuttgart.

Chaohusaurus geishanensis ist einer der frühesten Vertreter der Ichthyosaurier und die neuen osteologischen Daten vermitteln wichtige Erkenntnisse über den primären Bauplan der Gruppe insbesondere des Schädels. Wie bei den ähnlich basalen Formen *Utatusaurus* und *Grippia* haben Praefrontale und Postfrontale keinen Kontakt am dorsalen Rand der Orbita. Das Basicranium weist eine vermittelnde Ausbildung zwischen den primitiven Formen und den Mixosauriden auf. Diese und andere Befunde gehen aus der Beschreibung von Schädel und Postcranium hervor. Eine Rekonstruktion präsentiert das etwa 50 cm lange Skelett. Wie *Chaohusaurus* phylogenetisch im Detail zu bewerten ist und wie eng die Relation zu *Grippia* ist, hängt von weiterem Material ab.

590. Maisch, M. W. (2001): Neue Exemplare der seltenen Ichthyosauriergattung *Suevoleviathan* MAISCH, 1998 aus dem Unteren Jura von Südwestdeutschland. - Geologica et Palaeontologica, **35**, 145-160, 4 Abb.; Marburg.

Suevoleviathan hat Verf. im Ergebnis vorangegangener Studien neben *Stenopterygius*, *Eurhinosaurus* und *Temnodontosaurus* als vierte Gattung der Fauna des Posidonienschiefers eingeführt (vgl. Zbl. II 1999, Ref. 590 und 591). Mit zwei zusätzlichen Schädelexemplaren von *Suevoleviathan*, die sich in den Sammlungen in Berlin und Coburg fanden, ist nun eine weitergehende Interpretation des Kopfskelettes der beiden Arten *S. disintiger* und *S. integer* möglich. Nach der ausführlichen Beschreibung der Schädelelemente beider Arten und der Präsentation von jeweils einer Rekonstruktion des Schädels in lateraler Ansicht, folgt aus der Morphologie von Maxillare, Jugale und Angulare, daß zwei Arten der Gattung vorliegen. Sie bilden eine monophyletische Gruppe im Rahmen der Neoichthyosauria SANDER, 2000 (vgl. Ref. 606). Autapomorphien der ***Suevoleviathanidae*** n. fam. betreffen die Zahnkronen, das Squamosum, die Vorderflossen, Neuralbögen der posterioren Thoracalregion und die nicht ossifizierte Interclavicula. Anhand der fixierten Merkmale steht *Suevoleviathan* zwischen dem primitiveren Stadium der Temnodontosauridae und Leptonectidae einerseits und dem der mehr abgeleiteten Formen der Ichthyosauridae, Stenopterygiidae und Ophthalmosauridae andererseits. Damit begründet Verf. eine separate Familie nur für diese eine Gattung. Die vermittelnde Stellung von *Suevoleviathan* zeigt sich im Ansatz auch in den Analysen von MONTANI (1999) und SANDER (2000).

591. Maisch, M. W. & Matzke, A. T. (2000): New data on the cranial osteology of *Ichthyosaurus communis* CONYBEARE, 1822 (Ichthyosauria, Lower Jurassic). - *Geologica et Palaeontologica*, **34**: 137-143, 5 Abb.; Marburg.

Durch Präparation eines gut erhaltenen Schädels aus dem unteren Lias von Lyme Regis in der Tübinger Sammlung ist eine ergänzende Beschreibung möglich, jeweils konzentriert auf die linke Region um die Nasenöffnung sowie Temporale und Wange. *Ichthyosaurus* ist im Ergebnis anderen Ichthyosauriern aus dem Jura ähnlicher als dies nach den bisher bekannten Beschreibungen gefolgert werden konnte. Verf. legen eine Rekonstruktion des Schädels von *I. communis* im adulten Stadium vor.

592. Maisch, M. W. & Matzke, A. T. (2000): The mixosaurid ichthyosaur *Contectopalatus* from the Middle Triassic of the German Basin. – *Lethaia*, **33**, 71-74, 2 Fig.; Oslo.

Ergänzend zu den bisher bekannten drei Schädeln von *Contectopalatus atavus* (QUENSTEDT, 1852) konnte in einigen Sammlungen weiteres Material identifiziert werden. Damit wird ein besseres Verständnis der Schädelanatomie und der Funktion der Kiefermuskulatur möglich. Von besonderer Bedeutung ist dabei der hohe und schmale Sagittalkamm, gebildet von den Elementen Nasale, Frontale und Parietale. Wie die Rekonstruktion veranschaulicht, gehört dieser Kamm zu einem vergleichsweise sehr schmalen Schädel. Die Konstruktion begünstigte die Beißkraft und korrespondiert mit den Besonderheiten von Bezahnung und Kiefern bei *Contectopalatus*. Nach den vorliegenden Resten kann die Schädellänge auf bis zu 80 cm veranschlagt werden. Das ergibt in Anlehnung an die Proportionen von *Mixosaurus cornalianus* für *Contectopalatus* etwa 5 m Körperlänge. Damit war es der größte Mixosauride. Vor allem widerlegen die Beobachtungen die bisherige Interpretation der Mixosauriden als primitive Ichthyosaurier. Es waren vielmehr spezialisierte, einmalig adaptierte und diverse Formen.

593. Maisch, M. W. & Matzke, A. T. (2000): The Ichthyosauria. - Stuttgarter Beitr. Naturkd. (B), **298**: 1-159, 44 Fig., 1 Tab.; Stuttgart.

Es handelt sich um die derzeit ausführlichste Arbeit zur Phylogenie und Klassifikation der Ichthyosaurier. Nach 128 Merkmalen sind darin 35 valide Gattungen berücksichtigt (s. Tab. 1 rechts), und die überwiegende Mehrzahl der Exemplare zu diesen Taxa haben Verf. persönlich untersucht. Neu benannt sind der Mixosauride *Rotundopteryx hulkei* n. g., n. sp. aus dem unteren Saurier-Niveau von Spitzbergen, ferner der Cymbospondylide *Phantomosaurus* n. g. für *Shastasaurus neubigi* SANDER, 1997, aus dem oberen Muschelkalk von Karlstadt in Bayern, und der Merriamosaurier *Callawayia* n. g. für *Shastasaurus neoscapularis* MCGOWAN, 1994, aus dem Norium, Pardonet-Formation, in British Columbia.

Die Hauptkapitel betreffen die Merkmalsdiskussion und die Gattungen. Bei den Merkmalen sind die meisten der von MOTANI (1999) eingeführten übernommen worden, teilweise in modifizierter Form. In einigen Fällen erfolgte der Ausschluß einiger Merkmale mit näherer Begründung. Von den Gattungen kommen in der Trias 22 vor mit 28 Arten, im Jura 12 Gattungen mit 32 Arten und in der Kreide eine Gattung mit 9 Arten. Alle werden knapp aber umfassend dargestellt als alphataxonomische Grundlage der phylogenetischen Analyse. Hinzu kommen die zahlreichen Abbildungen welche die rekonstruierten Schädel lateral von 36 Arten, dorsal, occipital und teilweise palatal zeigen, weitere Darstellungen betreffen die Zähne, Wirbel und Rippen, Schultergürtel, die Vorderflosse von 37 Arten, den Beckengürtel und die Hinterflosse. Als invalide aber vielfach noch in der Literatur verwendete Gattungen werden genannt: *Pessopteryx* und *Isfjordosaurus* sind nur mit

Vorbehalt Ichthyosaurier; *Pachygonosaurus*, *Himalaysaurus*, *Tibetosaurus*, *Pessosaurus* und *Macropterygius* sind nomina dubia; *Excalibosaurus* ist Synonym von *Eurhinosaurus*, *Protoichthyosaurus* ist Synonym von *Ichthyosaurus*, *Otschevia* ist Synonym von *Brachypterygius*; *Paraophthalmosaurus*, *Yasykovia*, *Undorosaurus*, *Khudiakova* und *Mollesaurus* sind alles Synonyme von *Ophthalmosaurus*; *Simbiskiasaurus* und *Plutonisaurus* sind Synonyme von *Platypterygius*. Als Resultat der phylogenetischen Analyse wird die Klassifikation der gesamten Innengruppe Ichthyosauria im Range einer Ordnung präsentiert, mit Definitionen und Diagnosen bzw. den entsprechenden Synapomorphien der jeweiligen Taxa. Auf die vielfach verwendete Bezeichnung Ichthyopterygia wird als überflüssiger Terminus verzichtet. Die Klassifikation modifiziert in bestimmten Punkten jene von MOTANI (1999) und SANDER (2000), dazu auch Tab. 1 und Abb. 1. Neue Taxa sind **Hueneosauria** n. tax., “der letzte gemeinsame Ahne von *Mixosaurus cornalianus* und *Ophthalmosaurus icenicus* und all seine Nachfahren”, und die **Toretocnemidae** n. fam., “*Toretocnemus californicus* und *Qianichthyosaurus zhoui*”.

Abschließend weisen Verf. auf die Limitierungen und die Abhängigkeit der Ergebnisse von den Zufälligkeiten des Fossilbelegs hin. Sechs der 35 validen Gattungen kennt man vom Monte San Giorgio in der Schweiz und vier aus dem Carnium von California, Nevada und Mexico. In der Oberen Trias und im Unteren Jura kennt man Ichthyosaurier allein in Nordamerika bzw. in Westeuropa (neuerdings mit einer Ergänzung aus dem Carnium von China), und im Mittleren Jura besteht teilweise sogar eine globale Lücke. Von ergänzenden Belegen ist beispielsweise eine zunehmende Übereinstimmung zwischen Phylogenie und stratigraphischem Alter zu erwarten.

594. Maisch, M. W. & Matzke, A. T. (2001): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part VIII. A redescription of *Phalarodon major* (VON HUENE, 1916) and the composition and phylogeny of the Mixosauridae. – N. Jb Geol. Paläont., Abh. **220**, 3: 431-447, 6 Fig., 1 Tab.; Stuttgart.

Für *Mixosaurus major* aus dem Unteren Muschelkalk bei Freudenstadt in Baden-Württemberg legen Verf. das Fragment eines rechten Unterkiefers als Lectotyp fest und stellen die Art zu *Phalarodon*. Nach der Analyse von 19 cranialen und dentalen Merkmalen primitiver Ichthyosaurier und der Arten von *Mixosaurus*, *Contectopalatus* und *Phalarodon* sind die Mixosauridae monophyletisch mit zwei Gruppen. Den beiden Arten von *Mixosaurus*, zusammengefaßt unter Mixosaurinae, stehen die **Phalarodontinae** n. subfam. mit *Contectopalatus* und *Phalarodon* gegenüber. Neben der Diversität der Mixosaurier diskutieren Verf. die sich aus der systematischen Modifikation ergebenden Aspekte für die Bewertung der Ichthyosaurier im Muschelkalk. Wie für die anderen Formen, *Contectopalatus atavus* (QUENSTEDT, 1852) und *Shastasaurus neubigi* SANDER, 1997 (auch *Phantomosaurus*) wird auch aus dem Vorkommen von *P. major* der endemische Charakter der Ichthyosaurier während der Mitteltrias im Germanischen Becken deutlich. *C. atavus* und *P. major* erweisen sich offenbar als spezialisierte Formen, deren Vorläufer bereits mit der Transgression im Röt oder im untersten Muschelkalk das Germanische Becken erreicht hatten. Die Phalarodontinen entwickelten unter diesen Gegebenheiten größere Formen, ökologisch äquivalent den Shastasauriden in der Tethys und im Ostpazifik-Raum zur Zeit des Anisium.

595. Maisch, M. W. & Matzke, A. T. (2001): The cranial osteology of the Middle Triassic ichthyosaur *Contectopalatus* from Germany. – Palaeontology, **44**, 6: 1127-1156, 7 Fig., 1 Pl.; London.

Seit dem Abschluß einer vorhergehenden Studie, in welcher die Gattung *Contectopalatus* nach dem Material von *Ichthyosaurus atavus* aufgestellt worden ist (MAISCH & MATZKE 1998), erlauben neue Daten und weiteres Material ein besseres Verständnis der Anatomie dieser sehr abgeleiteten Art der Mixosauriden. Zu dem bisherigen Material kommt ein fragmentarischer Schädel aus dem Bereich der Terebratelbank des Wellenkalkes hinzu, welcher im nördlichen Baden gefunden wurde. Dieses Exemplar und die anderen werden eingehend beschrieben und danach eine kombinierte Rekonstruktion des Schädel skeletts vorgelegt. Die Art ist vom Unteren bis zum Oberen Muschelkalk belegt. Nach den Fragmenten war der Schädel über 70 cm lang und es handelt sich mithin um einen sehr großen Mixosauriden. Abhängig vom Material schlagen Verf. vor, die Familie vor allem nach cranialen Merkmalen zu diagnostizieren. Auf dieser Basis werden Diversität, Phylogenie und Paläobiogeographie der drei Gattungen, *Mixosaurus*, *Phalarodon* und *Contectopalatus* unter Bezugnahme auf die zahlreichen vorhergehenden Publikationen diskutiert. Eine engere Verwandtschaft zwischen Mixosauriden und Omphalosauriden erscheint wenig wahrscheinlich. Beide Familien haben die spezialisierten Plattenzähne wohl eher unabhängig voneinander erworben. Bei den Mixosauriden kann der Übergang von isodonte Bezaehlung der basalen Formen nahezu schrittweise bis zu der heterodonten Ausbildung bei *Phalarodon* aufgezeigt werden. Zugleich erweist sich die durophage Ausbildung triassischer Ichthyosaurier keineswegs als plesiomorph.

596. McGowan, C. & Milner, A. C. (1999): A new pliensbachian ichthyosaur from Dorset, England. – *Palaeontology*, **42**, 5: 761-768, 4 Fig.; London.

Ein etwa 60 cm langes Skelettfragment mit Schädel und Vorderflossen ist der erste Ichthyosaurier aus dem Pliensbachium Englands. Das Exemplar wurde 1995 in den Belemniten-Schichten gefunden. Nach der Ähnlichkeit mit *Leptonectes tenuirostris* aus dem Rhätium und Unterlias ist es eine neue Art der Gattung, *Leptonectes moorei* n. sp. Die Schnauze von *L. moorei* ist schmal und kurz. Das ist ein Unterschied zu den anderen Leptonectiden, und dieser Befund deutet auf eine entsprechende Reduktion bei *Leptonectes* im höheren Lias hin, während bei *Excalibosaurus* und *Eurhinosaurus* ein langes Rostrum vorliegt.

597. Motani, R. (1999): Phylogeny of the Ichthyopterygia. - *J. Vertebr. Paleont.* **19**, 3: 473-496, 7 Fig., 1 Tab.; Lawrence, Ks.

Die Analyse betrifft 27 Innengruppentaxa, von denen einige zwar unvollständig bekannt sind aber dennoch wichtige Entwicklungslinien repräsentieren. Als Aussengruppen fungieren einige basale Diapsiden sowie das problematische marine Reptil *Hupehsuchus*. In diesem Rahmen begründen neun Merkmale die Monophylie der Ichthyopterygia. Darunter versteht Verf. *Utatusaurus*, *Parvinator*, die beiden incertae sedis Formen *Thaisaurus* und *Isfjordosaurus* n. g. (für *Pessopteryx minor* aus dem Spathium von Sptizbergen), und die **Eoichthyosauria** n. tax. mit Grippida und Ichthyosauria. Letztere sind definiert als alle Eoichthyosaurier, die *Ichthyosaurus communis* näher stehen als zu *Grippia longirostris*. In der systematischen Übersicht führt Verf. zahlreiche weitere neue Taxa ein. Diese sind in der vorstehenden Übersicht aufgelistet und können in ihrer Fassung mit den Ergebnissen anderer Autoren in Tab. 1 und auf Abb. 1 formal verglichen werden. Insgesamt basiert die Analyse auf 105 Merkmalen, 1 – 44 zum Schädel sowie Unterkiefer und Bezaehlung, 45 - 93 Anhangskelett, 94 - 105 Wirbel und Rippen. Im Vergleich zu früheren Klassifikationen werden die sog. Shastasauriden aufgelöst, da sich für *Californosaurus* eine engere Beziehung zu *Ichthyosaurus* ergibt, also zu den

posttriassischen Ichthyosauriern. *Cymbospondylus* ist dagegen nach plesiomorphen Merkmalen von den Shastasauriden abgetrennt. Innerhalb der basalen Formen, die nach runden posterioren Zähnen vereinigt worden waren, ist eine Separation zwischen *Grippia* und *Mixosaurus* angezeigt. Recht deutlich korrespondiert die Phylogenie mit dem stratigraphischen Vorkommen, indem in den einzelnen Hauptclades eine Sukzession von Radiationen zum Ausdruck kommt. Alle Jura-Kreide-Formen bilden einen noch nicht benannten Clade. Zu diesem sind die Gattungen *Toretocnemus*, *Californosaurus*, *Macgowiana* n. g. und *Hudsonelpidia* aus der Oberen Trias sukzessive Schwestergruppen. Alle Ichthyosaurier von *Toretocnemus* bis *Platypterygius* bilden somit die **Euichthyosauria** n. tax. Die Lesart der Stammbaum-Topologie letzterer lautet: (*Toretocnemus*, *Californosaurus* (**Parvipelvia** n. tax. (*Temnodontosaurus*, **Eurhinosauria** n. tax., **Thunnosauria** n. tax. (**Ophthalmosauria** n. tax.))). Einige Gruppierungen wie die **Shastasauria** n. tax. und Parvipelvia sind noch nicht befriedigend etabliert, und Verf. wertet die Studie generell als Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen.

598. Motani, R. (1999): The skull and taxonomy of *Mixosaurus* (Ichthyopterygia).– J. Paleont., **73**, 5: 924-935, 6 Fig.; Lawrence, Kansas.

In dieser Arbeit klärt Verf. nach einer Untersuchung der bisher beschriebenen Exemplare die craniale Morphologie des Schädels der am besten belegten Ichthyosaurier-Arten der Mittleren Trias, *Mixosaurus atavus* (QUENSTEDT, 1852) aus dem Germanischen Muschelkalk und *M. cornalius* (BASSANI, 1886) vom Monte San Giorgio. Das ist die Grundlage für die Diskussion der Taxonomie von *Mixosaurus* Baur, 1887 und der Evolution des Schädels der Ichthyopterygier generell. Im Kontrast zu der bisherigen Interpretation als typisch primitiver Ichthyopterygier zeigt der Schädel von *Mixosaurus* mit dem Parietalekamm und dem kurzen supratemporalen Fortsatz des Parietale wichtige Merkmale, welche abgeleiteten Formen aus dem Jura nahekommen. Mit allen Ichthyosauriern unter den Ichthyopterygiern (Formulierung gemäß der Systematik des Verf., vgl. Abb. 1, Tab. 1) teilt *Mixosaurus* ferner die Position des Postorbitale, des Frontale und das vergrößerte Supratemporale. Daneben stehen Merkmale der Gattung selbst. Entscheidend für die Rekonstruktion der evolutiven Zusammenhänge ist das Vorhandensein von Supratemporale, Squamosum und Quadratojugale bei *Mixosaurus*, allen basalen aber auch bei einigen abgeleiteten Formen im Jura. Das Squamosum fehlt bei den moderneren Vertretern wie *Ichthyosaurus* und *Platypterygius*. Als jüngere Synonyme von *Mixosaurus* werden *Phalarodon* (vgl. NICHOLLS et al. 1999), *Contectopalatus* (von MAISCH & MATZKE 1998 für *M. atavus* eingeführt) und *Sangiorgiosaurus* (*S. kuhnschnyderi* BRINKMANN, 1998) betrachtet. Den Argumenten bzw. Begründungen der betreffenden Gattungen fehlt die phylogenetische Perspektive. Im Ergebnis sind vier Arten von *Mixosaurus* zu nennen, *M. atavus*, *M. cornalianus*, *M. nordenskiöldi* und *M. kuhnschnyderi*. Sie alle teilen eine Reihe cranialer und postcranialer Synapomorphien, wie sie vom Verf. in der Diagnose der Gattung fixiert sind.

599. Motani, R. (2000): Is *Omphalosaurus* ichthyopterygian? – a phylogenetic perspective. - J. Vertebr. Paleont. **20**, 2: 295-301, 3 Fig.; Lawrence, Ks.

Omphalosaurus aus der Unteren und Mittleren Trias von Spitzbergen und Nevada wird seit längerem hinsichtlich seiner Zugehörigkeit zu den Ichthyopterygiern bzw. Ichthyosauriern diskutiert. Verf. hebt hervor, daß nur die Holotypen von *O. nevadanus*, *O. wolffi*, *O. nettarrhynchus* und das Zahnmaterial von *O. nisseri* zu *Omphalosaurus* zu stellen sind. Unter Hinweis auf die basalen Synapomorphien der Ichthyopterygia findet sich keine an den berücksichtigten Exemplaren von *Omphalosaurus*. Alle relevanten Merkmale wie

der amphicoele Bau der Wirbel, die Form der Rippen, die separaten Neuralfortsätze, die Kürze der Wirbelzentren und Merkmale der Bezahnung werden als Sympleiomorphien oder als allgemeine Konvergenzen betrachtet. Aber auch die Diskussion weiterer Merkmale bietet keinen konkreten Anhaltspunkt für eine gesicherte Relation zu anderen Gruppen.

600. Motani, R. (2002): Scaling effects in caudal fin propulsion and the speed of ichthyosaurs. - *Nature*, **415**: 309-312, 2 Fig., 2 Tab.; London.

Mehrere Langstreckenschwimmer unter den Wirbeltieren, die aber nicht miteinander verwandt sind, haben einen thunfischartigen Körperbau, darunter auch die parvipelviden Ichthyosaurier (vgl. MOTANI 1999, Ref. 597 und Tab. 1). Sehr wahrscheinlich sind bestimmte Zwänge des umgebenden flüssigen Mediums für die konvergente Körperform verantwortlich. Nach einem mathematischen Modell der Schwimmkinematik und der Flüssigkeitsmechanik werden die Zwänge quantifiziert.

601. Montani, R. (2002): Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited. - *Paleobiology*, **28**, 2: 251-262, 2 Fig., 4 Tab.; Lawrence, Ks.

Unter der Prämisse, daß die Kapazitäten aquatischer Vertebraten beim Schwimmen bedeutsam für das Verständnis über Verhalten, Physiologie und andere biologische Aspekte sind, kalkuliert Verf. die Geschwindigkeiten unter einem mathematischen Modell des energetischen Gleichgewichts beim Dauerschwimmern, d.h. die Studie zielt auf die optimale Geschwindigkeit von pelagischen Schwimmern ab, sog. cruising speed. Durch die Einbeziehung sechs lebender Arten mariner Vertebraten ist zunächst die Gültigkeit des Ansatzes gesichert und erst danach erfolgt eine Auswertung der Verhältnisse bei marinen Reptilien des Mesozoikums. Vorhergehende Untersuchungen zu diesem Thema werden diskutiert und die Ansätze kritisch modifiziert. Dabei zeigt sich z.B., daß sogar die Schwimmgeschwindigkeiten lebender Formen bisher teilweise zu hoch veranschlagt worden sind. Ein besonderes Problem ergibt sich bei der Einschätzung der Stoffwechselrate. Da diese für ausgestorbene Formen unbekannt ist, werden die Berechnungen in drei Kategorien vorgenommen, reptilhafter Stoffwechsel, erhöhter Stoffwechsel wie bei Thunfischen und Lederschildkröten sowie hoher Stoffwechsel wie bei marinen Säugern. Danach und unter Berücksichtigung des Körpergewichtes werden unter den jeweiligen Annahmen die optimalen Schwimmgeschwindigkeiten kalkuliert. Grundsätzlich kommen aber nur die beiden ersten Stoffwechsel-Kategorien in Betracht. Für *Stenopterygius* diskutiert Verf. potentiell höhere Raten des Stoffwechsels, ähnlich Lederschildkröten. Eine Begründung dafür wird in dem abgeleiteten Schwimmstil (vgl. Buchholtz 2001, Ref. 583) der Parvipelvia (s. Abb. 1) wie *Stenopterygius* gesehen. Das ergibt für die unterschiedlich großen berücksichtigten Exemplare dieses Ichthyosauriers optimale Geschwindigkeiten von 1,2 bis 1,6 m/sec. Der höchste Wert von 1,6 m/sec. betrifft ein 2,40 m langes Exemplar mit ca. 165 kg geschätztem Lebendgewicht. *Stenopterygius* war nach den Berechnungen schneller als Plesiosaurier oder Mosasaurier von gleicher Größe, und das sogar dann, wenn man für letztere bei der Berechnung Stoffwechselraten wie bei marinen Säugern ansetzen würde. Im Endergebnis nimmt Verf. aber für die Mosasaurier und Plesiosaurier ein reptilhaftes Niveau an und es errechnet daraus die folgenden Werte: *Platecarpus* bei 4 m Länge und 250 kg nur 0,38m/sec cruising speed, *Plesiosaurus* bei 3 m und 175 kg nur 0,49 m/sec, *Cryptocleidus* bei 4 m und 745 kg nur 0,51 m/sec sowie *Rhomaleosaurus* bei 3,3 m und 490 kg nur 0,48 m/sec. Die Ergebnisse gehen konform mit bisherigen Annahmen über die relative Befähigung zum optimierten Langstreckenschwimmen, wonach Ichthyosaurier den Plesiosauriern und diese den Mosasauriern überlegen gewesen sollen.

602. Motani, R., Rothschild, B. M. & Waahl, W. Jr. (1999): Large eyeballs in diving ichthyosaurs. – *Nature*, **402**: 747, 2 Fig.; London.

Ichthyosaurier hatten die größten Augäpfel unter den Vertebraten. Das folgt aus dem Durchmesser der sklerotischen Ringe, deren größter bei einem *Temnodontosaurus* von etwa 9 m Körperlänge 253 mm erreichte. Für einen 15 m langen Ichthyosaurier sind über 300 mm Augendurchmesser anzunehmen. In Relation zu seiner Körperlänge hatte *Ophthalmosaurus* mit über 220 mm die größten Augen. Das bedeutet etwa 100 mm Durchmesser für die innere Öffnung des sklerotischen Ringes. Umgerechnet auf die Blendenweite ergeben sich mit 0,76 und 1,1. *Ophthalmosaurus* erreichte damit die niedrigsten Werte unter allen Ichthyosauriern. Bei entsprechender Sensitivität war ein Sehen bei geringem Licht möglich, vermutlich in Tauchtiefen von 500 m und mehr.

603. Nicholls, E. L., Brinkman, D. B. & Callaway, J. M. (1999): New material of *Phalarodon* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic of British Columbia and its bearing on the interrelationships of *Mixosaurus*. – *Palaeontographica*, **A 252**, 1-3: 1-22, 14 Fig., 3 Pl.; Stuttgart.

Die unter *Phalarodon fraasi* bekannte Form aus der mitteltriassischen Sulphur Formation im Westen Kanadas ist nach Material, welches 1989 und 1991 am Wapiti See gefunden wurde vergleichbar mit *Mixosaurus nordenskioldi*, und *Phalarodon fraasi* ist das jüngere Synonym. Der Schädel zeigt allerdings deutliche Unterschiede zu *Mixosaurus cornalianus*. Demnach wird die Art nicht zu *Mixosaurus*, sondern zu *Phalarodon* gestellt. Auf dieser Grundlage geben Verf. eine revidierte Diagnose der Mixosauridae und von *Phalarodon*. Das beschriebene Material besteht aus Teilen von Schädeln, Unterkiefern sowie postcranialen Elementen. *Phalarodon nordenskioldi* hat anterior zahnlose Kiefer, die posterior liegenden Knackzähne sind lateral komprimierte Höcker, am Schädel reicht ein großer Parietalkamm anterior bis zwischen die Orbitae und die Vorderextremität hat 6 Zehenstrahlen. Obwohl *P. nordenskioldi* stärker abgeleitet ist als *M. cornalianus* sind Merkmale an den Zähnen, mehrere Zahnreihen des Maxillare und das Pterygoid primitiver. Umgekehrt ist die Vorderextremität bei *M. cornalianus* primitiver. Von den Ichthyosauriern der Unteren Trias teilen *Grippia*, *Utatusaurus* und *Omphalosaurus* Merkmale am Schultergürtel, die multiplen Zahnreihen und Heterodontie mit *Phalarodon* und *Mixosaurus*, so daß die Gattungen als Mixosauria zusammengefaßt werden. Nach der Ausbildung des Humerus bestehen Beziehungen zwischen primitiven Ichthyosauriern und *Nanchangasaurus* aus der Mittleren Trias Chinas, welcher somit ein nahes Schwestertaxon der Ichthyosaurier sein kann.

604. Nicholls, E. L. & Manabe, M. (2001): A new genus of ichthyosaur from the Late Triassic Pardonet Formation of British Columbia: bridging the Triassic Jurassic gap. – *Can. J. Earth Sci.*, **38**: 983-1002; Ottawa.

Die bisherige Interpretation der Shastasauridae bezog sich vor allem auf *Shastasaurus neoscapularis* aus der Oberen Trias von British Columbia. Zwei neue Exemplare aus der betreffenden Formation zeigen nun, daß die Unterschiede zur Typusart *Shastasaurus pacificus* eine separate Gattung erforderlich machen, *Metashastasaurus* n. g. Wichtige Merkmale dieser Gattung betreffen die Form von Scapula und Fibula. Der Schädel zeigt zu *Shastasaurus* Unterschiede in den Frontalia, Nasalia sowie Parietalia und Postparietalia. Die Vorderflossen haben vier proximale Carpalia und vier Zehen. Da der Status von *Shastasaurus pacificus* unklar ist, sollte nach Hinweis der Verf. der

Gattungsname darauf beschränkt bleiben und *Shastasaurus* ist vorerst ein nomen dubium. (Für *S. neoscapularis* haben MAISCH & MATZKE 2000, Ref. 593 bereits *Callawayia* eingeführt).

605. Rieppel, O. (1998): Ichthyosaur remains (Reptilia, Ichthyosauria) from the Middle Triassic of Makhtesh Ramon, Negev, Israel. – N. Jb Geol. Paläont., Mh. **1998**, 9: 537-544, 3 Fig.; Stuttgart.

Seltene und unvollständige Einzelknochen aus dem Muschelkalk werden als Nachweise von *Cymbospondylus* und einer weiteren Gattung der Shastasauriden beschrieben. In der Fauna von Makhtesh Ramon, welche sonst der des Germanischen Beckens gleicht, werden die Reste großer Ichthyosaurier als Hinweis auf ein Vordringen von Formen aus der offenen Tethys angesehen.

606. Sander, P. M. (2000): Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. - Paläont. Z., **74**: 1-35, 15 Fig.; Stuttgart.

Unter der Zielstellung ein Rahmenthema in aktueller Sicht zu präsentieren, werden die generelle Organisation, Lebensweise, stratigraphische und paläogeographische Verbreitung sowie Phylogenie dargestellt. Schwerpunkte der Abhandlung sind somit die Anatomie des Schädels, die Zahntypen, der Aufbau der Vorderflossen. Die Lebensweise der Ichthyosaurier war von der extrem marinen Anpassung bestimmt, zumindest ab Jura waren es thuniforme Schwimmer. Die Verbreitung der Formen ist paläogeographisch abgehandelt für die Untere Trias mit ausdrücklichem Hinweis auf den fragmentarischen Status aller Funde. In der Mittleren und Obere Trias sind *Mixosaurus* und *Shonisaurus* stellvertretende Charakterformen der breiten Diversität. Ab Unter Jura erweisen sich die Ichthyosaurier als recht uniform, und aus diesem Abschnitt ist die Gruppe außerordentlich zahlreich in England und Deutschland belegt. An erster Stelle steht das Gebiet von Holzmaden mit Tausenden von Exemplaren, überwiegend *Stenopterygius*. Im höheren Jura ist *Ophthalmosaurus* am besten bekannt, neben *Brachypterygius*, *Nannopterygius* und *Caypullisaurus*. Formen aus Argentinien und Rußland betreffen fragmentarisches Material. In der Kreide ist die geringe Diversität, nur die Gattung *Platypterygius*, durch eine wenn auch spärliche so doch globale Verbreitung kompensiert. Die kladistische Analyse, mit *Petrolacosaurus* und *Araeoscelis* als Nebengruppen, basiert auf 120 Merkmalen für 31 Taxa (vgl. Tab. 1 und Abb. 1 A.) Die Ichthyosaurier aus Jura und Kreide werden als **Neoichthyosauria** n. tax. zusammengefasst, nach Merkmalen wie dem Ansatz der marginalen Zähne in Gruben, der Winkel der Schwanzwirbelsäule beträgt nur 10° bis 40°, die Schwanzwirbel sind zunehmend kleiner, dazu kommen Merkmale an Humerus, Ischium, Tibia und Fibula. Im Unterschied zur Analyse von MOTANI (1999, Ref. 597) sind nur die gut bekannten Taxa berücksichtigt. Übereinstimmend ist die Position basaler Formen, die Monophylie der Mixosauriden und aller posttriassischen Formen. Dagegen sind die Shastasauriden nach dieser Auswertung monophyletisch und innerhalb der Neoichthyosauria ergeben sich im Vergleich zu MOTANI unterschiedliche Beziehungen, die aber nicht überbewertet werden sollten. Die Ichthyosaurier hatten ihr vollständiges ökologisches Spektrum bereits im Spathium erreicht mit großen piscivoren sowie kleineren piscivoren und durophagen Vertretern. Dabei waren die durophagen und heterodonten Formen nach ihrer Bindung an Flachwasser offenbar die primitiveren Ichthyosaurier, welche am Ende der Mittleren Trias ausstarben. Eine besondere Linie mit vollständig durophager Ausbildung repräsentieren *Omphalosaurus* und *Tholodus*, ihre Deutung als Ichthyosaurier wird erneut behandelt (vgl. auch MOTANI, 2000, Ref. 599 sowie 594). Bereits in der Mitteltrias sind aber pelagische Piscivoren erschienen und damit die

entscheidende Lebensform, welche die Ichthyosaurier über 140 Millionen Jahre beibehalten haben, zunächst mit den Shastasauriden in der Ober-Trias und in der Folgezeit mit den Neoichthyosauria.

Referate Sauropterygia

607. Bardet, N., Godefroit, P. & Sciau, J. (1999): A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of Southern France. – *Palaeontology*, **42**, 5: 927-952, 5 Fig., 3 Tab., 4 Pl.; London.

Aus der erneuten Beschreibung des etwa vollständigen, 4 m langen Skeletts von *Plesiosaurus tournemirensis* SCIAU et al., 1990, aus dem oberen Toarcium von Tournemire bei Millau in Aveyron, folgt im Vergleich mit anderen Plesiosauriern die Begründung für einen separaten generischen Status der Form: *Occitanosaurus* n. g. Die fam. Plesiosauridae gründet sich in der bisherigen Fassung auf plesiomorphe Merkmale. Sie enthält nur drei Arten von *Plesiosaurus*, *P. dolichodeirus*, *P. brachypterygius* und *P. guilelmioperatorius*, aus dem Lias von England und Deutschland, die jedoch im Hinblick auf die phylogenetische Position und Monophylie der Gattung *Plesiosaurus* erst noch vergleichend untersucht werden sollten. Dagegen ist in neueren Studien die Kenntnis der anderen Plesiosauroiden, das sind die Formen der Familien Cryptoclididae und Elasmosauridae, präzisiert worden. Verf. präsentieren eine vorläufige kladistische Analyse nach 29 Merkmalen, in der *Occitanosaurus* nach Merkmalen von Schädel und Halswirbelsäule ein Angehöriger der Elasmosauridae mit näherer Relation zu *Microcleidus* und *Muraenosaurus* aus dem Toarcium bzw. Callovium W-Europas ist. Neben diversen Unterschieden teilen die Formen eine Reduktion der Zahngröße um die Suture zwischen Praemaxillare und Maxillare. Als Schwestergruppe dieser drei Gattungen stellen Verf. die Kreideformen *Alzadasaurus*, *Hydrotherosaurus* und *Thalassomedon* dar, mit Merkmalen wie den vergrößerten Fangzähnen am Übergang Praemaxillare-Maxillare und mehr als 50 Cervicalia. Die Cryptoclididae mit *Cryptoclidus* und *Tricleidus* aus dem Callovium zeigen ein kleines vertikales Jugale, relativ kleine obere Temporalfenster korreliert mit großen Orbitae, die Anzahl der Zähne auf Praemaxillare und Dentale nimmt zu. Allgemein betrachtet sind die Elasmosauriden offenbar bereits im frühen Lias aus der Radiation der Plesiosaurier (vgl. Euplesiosauria O'KEEFE, 2001, Ref. 618) hervorgegangen, und die Entwicklung ist allerdings relativ fragmentarisch bis zum Maastrichtium belegt.

608. Cruickshank, A. R. I. & Fordyce, R. E. (2002): A new marine reptile (Sauropterygia) from New Zealand: further evidence for a Late Cretaceous austral radiation of cryptoclidid plesiosaurs. - *Palaeontology*, **44** (3): 557-575, 6 Fig., 1 Tab.; Oxford.

Kaiwhekea katiki n. g. n. sp. ist der erste Cryptoclididae aus Neuseeland und nach *Morturneria* von der Antarktis und *Aristonectes* aus Chile die dritte Gattung der Familie in der Oberkreide von der Südhalbkugel. *Kaiwhekea* unterscheidet sich deutlich von den anderen Gattungen. Das Vorkommen liegt im oberen Teil der Stufe des Hauterivium, äquivalent dem Maastrichtium. Zur Zeit der obersten Kreide lag das Fundgebiet im Vergleich zu allen anderen am weitesten südlich, im Bereich des Polarkreises. Das Exemplar stammt aus einer riesigen Konkretion von 10 Tonnen Gewicht, die mit 6,5 m Länge der des Plesiosauriers entspricht. Es handelt sich um einen der größten Cryptoclididen. Wichtige Merkmale betreffen das Jugale, die anterior liegenden Orbitae und daran gebunden eine relativ lange postorbitale Region, die Anzahl der homodonten Zähne beträgt am Praemaxillare 7, am Maxillare mindestens 36 und am Dentale mindestens 42. Die Anzahl der Cervicalia beläuft sich auf 43. Dies und die Ausbildung der anderen postcranialen Elemente entspricht den bekannten Verhältnissen der Familie. Paläobiogeographisch waren die Cryptoclididen in der Ober-Kreide offenbar ein signifikantes Element der Südmeere. Von der Nordhalbkugel kennt man dagegen Vertreter der Familie nur im Mittl- und Ober-Jura, so daß eine erhebliche geographische und stratigraphische Lücke besteht. Die drei Cryptoclididen weisen in diesem Kontext auf die

frühe Entwicklung ökologischer Voraussetzungen für die Entfaltung mariner Reptilien in einem südlichen Protoozean hin.

609. Druckenmiller, P. S. (2002): Osteology of a new plesiosaur from the Lower Cretaceous (Albian) Thermopolis Shale of Montana. – J. Vertebr. Paleont., **22**, 1: 29-42, 16 Fig.; Lawrence, Ks.

Das Exemplar des kurzhalssigen Plesiosauriers *Edgarosaurus muddi* n. g. n. sp. besteht aus einem vollständigen Schädel, 34 Wirbeln mit dem kompletten Satz von 26 Halswirbeln und einer etwa vollständigen Vorderextremität. Von dem morphologisch und stratigraphisch nahestehenden *Plesiopleurodon wellesi*, aus dem unteren Cenomanium von Wyoming, sind einige craniale Merkmale verschieden. Der Schädel und auch die Gehirnkapsel werden eingehend beschrieben und rekonstruiert. *Edgarosaurus* ist offenbar ein Vorläufer zu den aus der Oberkreide bekannten Taxa und füllt in diesem Sinne eine Kenntnislücke in der Morphologie der Plesiosaurier sowie ihrer Ausbreitung. Provisorisch erfolgt eine Bewertung als Polycotylidae (nach der Analyse von O'Keefe 2001 ist es innerhalb der Polycotylidae das Schwestertaxon von *Polycotylus*). Der Schädel von *Edgarosaurus* ist rund 45 cm lang bei einer geschätzten Gesamtlänge des Individuums von 3,5 m.

610. Hopley, P. J. (2001): Plesiosaur spinal pathology: the first fossil occurrence of Schmorl's nodes. - J. Vertebr. Paleont., **21**, 2: 253-260, 6 Fig., Appendix; Lawrence, Ks.

An einem Exemplar von *Plesiosaurus* aus dem unteren Lias von England zeigen 24 von 27 Wirbeln an den Flächen des Zentrums pathologische Bildungen. Nach der Konzentration auf den Bereich der hinteren Halswirbel gehen diese Bildungen vermutlich altersbedingt auf Zugkräfte und Torsionsbelastungen durch das Gewicht des Schädels und den langen Hals zurück.

611. Li Chun (2000): Placodont (Reptilia: Placodontia) from Upper Triassic of Guizhou, southwest China. - Vertebrata Palasiatica, **38**, 4: 314-317, 1 Pl.; Beijing.

Sinocyamodus xinpuensis n.g., n.sp. aus der unteren Ober-Trias, Wayao-Formation ist der erste Nachweis eines Vetreters der Placodontia in China und auch in der östlichen Region der Tethys. Es handelt sich um einen relativ kleinen Cyamodontoiden. Das artikulierte Skelett erlaubt eine recht eingehende Diagnose. Diese nennt ein Verhältnis von 1,23 vom Längsdurchmesser des Temporalfensters zur Orbita, ein kurzes rundliches Rostrum, Praemaxillare mit drei bulbösen Zähnen, der Carapax bedeckt weder Schulter- noch Beckengürtel, die Extremitäten und den Schwanz bedecken Osteodermen, der Humerus hat eine charakteristische ectepicondylare Grube, ein entepicondylares Foramen fehlt und die Phalangenformel für Hand und Fuß lautet 23444 bzw. 2344?2.

612. Li Chun & Rieppel, O. (2002): A new cyamodontoid placodont from Triassic of Guizhou, China. - Chinese Science Bulletin, **47** (5): 403-407, 3 Fig., 1 Pl.; Beijing.

Psephochelys polyosteoderma n.g., n.sp. wird nach einem dreidimensional erhaltenen Exemplar aus dem Wayao-Member der Falang-Formation, der unteren Ober-Trias, beschrieben. Der Schädel zeigt eine bemerkenswerte Mischung von Merkmalen, welche von *Psephoderma* und *Placochelys* bekannt sind, ferner ist die Ausbildung des Carapax ein wesentlicher Bestandteil der Diagnose. Der ventrale Panzer von *Psephochelys* besteht im Randbereich aus unregelmäßigen Osteodermen, welche untereinander und zu

den Gastralia in losem Kontakt stehen. Durch die intensive Verknöcherung des Schädels lassen sich die einzelnen Elemente nur bedingt differenzieren. Das gilt für die Abgrenzung von Nasale und Praefrontale sowie die Relation von dem vorderen Teil des Parietale zu den Frontalia und Postfrontalia. Vermutlich erreicht das Postfrontale aber den anteromedialen Rand des oberen Temporalfensters, und weist damit ein Merkmal von *Placodus* auf. Dieser Unterschied zu den anderen Cyamodontoiden läßt sich nach dem vorliegenden Schädel nicht näher interpretieren.

613. Li, J.-L., Liu, J. & Rieppel, O. (2002): A new species of *Lariosaurus* (Sauropterygia: Nothosauridae) from Triassic of Guizhou, Southwest China. - *Vertebrata Palasiatica*, **40**, 2: 114-126, 2 Fig., 1 Tab.; Beijing.

Ein nahezu komplettes Skelett mit Schädel aus dem Zhuganpo-Member der Falang-Formation, ist der erste gesicherte Nachweis eines *Lariosaurus* außerhalb der westlichen Tethys. *Lariosaurus xingyiensis* n. sp. ist eine kleinwüchsige Art mit schmalen Schädel, bei dem sich die Länge der praeorbitalen Region auf etwa 40% beläuft. Die gesamte Länge des Schädels beträgt 153 von der Schnauzenspitze bis zum Occipital-Condylus. Eine Rekonstruktion zeigt den Schädel von dorsal. Laut Diagnose ist das Rostrum eingeschnürt, die Temporalfenster erreichen die doppelte Größe der Orbitae, die Maxillaria reichen bis unter das vordere Viertel der Temporalöffnungen und der Parietalbereich ist sehr schmal. Schädel und Postcranium werden knapp beschrieben. Für die Zuordnung zu *Lariosaurus* sind Merkmale des postcranialen Skeletts entscheidend, wie 5 Scapalrippen, die Form der Interclavicula, 5 Ossifikationen im Carpus und Hyperphalangie an der Hand. Die größte Ähnlichkeit von *L. xingyiensis* besteht zu *L. valceresii* aus der Kalkschieferzone des oberen Ladinium in N-Italien. Weitere marine Reptilien, Sauropterygier, aus dem Zhuganpo-Member sind *Keichousaurus hui* und *Nothosaurus* sp. Das spricht gegenüber anderen Annahmen für die Einstufung des Horizonts in die späte Mitteltrias. Der nächst jüngere Horizont bei Gualing in der Provinz Guizhou liegt im Carnium und enthält die Ichthyosaurier *Cymbospondylus* und *Quianichthyosaurus* sowie die Cyamodontier *Sinocyamodus* und *Psephochelys*.

614. Lin, K. & Rieppel, O. (1998): Functional morphology and ontogeny of *Keichousaurus hui* (Reptilia, Sauropterygia). - *Fieldiana (Geology)*, new series, **39** (Publ. 1491): 1-35, 15 Fig., 3 Tab.; Chicago.

Nach der systematischen Übersicht ist *Keichousaurus hui* im Rahmen der Pachypleurosauroidea die Schwestergruppe der Familie Pachypleurosauridae. *K. hui* aus der Mittleren Trias der Provinz Guizhou ist eine kleine bis mittelgroße Art der Pachypleurosaurier, von welcher mehrere Exemplare vom Embryo bis zum adulten Stadium vorliegen. Bei einem Exemplar von nur 48 mm Länge, Schnauzenspitze bis zum Schwanzende, handelt es sich wohl um ein spätes embryonales Stadium. Die Reproduktion erfolgte nach diesem Befund vermutlich ovovivipar. Subadulte Exemplare haben eine Länge von der Schnauze bis zur Kloake von 98 mm und 125 mm. Im Anschluß an die Beschreibung wird die Ontogenie behandelt. Hierbei erweist sich das Wachstum der Vorderextremitäten relativ zum Körper als im hohen Maße positiv allometrisch. Die resultierenden längeren und kräftigeren Arme waren offenbar der primäre Teil des Bewegungsapparates. Die Analyse des Bewegungsapparates zeigt, daß für *Keichousaurus* als einzigen Pachypleurosaurier ein ähnliches Schwimmverhalten anzunehmen ist wie für die Nothosauriden. Es war kein subaquatischer Flieger, die Flossen funktionierten vielmehr wie Schaufeln. Zur Bewertung des Schwimmvermögens von *Keichousaurus* diskutiert Verf. die Entwicklung der aquatischen Lokomotion der Sauropterygier. Die Funktion des

Anhangsapparates und die Rekonstruktion des zugehörigen Muskelsystems, die Funktion von Hals und Schwanz werden näher behandelt. Im Laufe der Entwicklung der Sauropterygier ist laterale Undulation beim Schwimmen aufgegeben worden und der Antrieb erfolgte nur noch durch die Flossen. Besondere Merkmale sind das anterior verlagerte Parietalforamen, der Hals ist lang und flexibel bei 25 bis 26 Cervicalia, ferner liegen 18 bis 19 Dorsalia und zwei oder drei Sacralia vor. Im Verhältnis zu den anderen Pachypleurosauriern sind die oberen Temporalöffnungen länglicher, der Humerus kräftiger und länger als das Femur, die Ulna ist breit, und es besteht Tendenz zu Hyperphalgie.

615. Lingham-Soliar, T. (2000): Plesiosaur locomotion: Is the four-wing problem real or merely an atheoretical exercise? - N. Jb. Geol. Paläont Abh. **217**, 1, 45-87, 16 Fig., 3 Tab.; Stuttgart.

Die paläobiologische Studie geht aus von Kalkulationen der Körpermasse, der Flossen- bzw. Flügelfläche, der Oberfläche von Schulter- und Beckengürtel sowie von der Lage des Schwerpunktes des Körpers. Die erforderlichen Daten hat Verf. von diversen Formen hergeleitet, darunter sind die drei vollständig montierten Tübinger Skelette von *Liopleurodon*, *Peloneustes* und *Cryptoclidus*, ferner drei im Sediment erhaltene Skelette, u. a. *Rhomaleosaurus* sowie 5 speziell nach den Proportionen von *Liopleurodon*, *Cryptoclidus*, *Peloneustes*, *Plesiosaurus* und *Elasmosaurus* hergestellte Modelle. Die präsentierte Hypothese für die Bewegungsweise der Plesiosaurier vermittelt mäßig schnelles Schwimmen in Verbindung mit hoher Manövrierfähigkeit. Die Vorderextremitäten funktionierten wie Flügel und die Hinterextremitäten trugen durch Ruderbewegung zum Vortrieb bei und dienten der Stabilisierung und Steuerung. Bei aktivem und passivem Schwimmen oder beim Gleiten funktionierten alle Gliedmassen synchron. Mittelgroße Plesiosaurier wie *Cryptoclidus eurymerus*, *Peloneustes philarchus*, *Rhomaleosaurus victor* und kleinere Vertreter von *Liopleurodon* gleichen in den Koeffizienten von Antrieb und Leistung den Verhältnissen der großen Flossen von Lederschildkröten. Die betreffenden Formen waren zur Jagd von Beute fähig. Große Pliosaurier und Plesiosaurier kamen in ihrem Beuteverhalten vermutlich den Verhältnissen bei Killerwalen nahe. Diese Voraussetzungen führen den Verf. zu der Annahme von drei vertikalen Nahrungszonen, in denen Plesiosaurier mittels ihrer differenzierten Schwimmweise tauchen und jagen konnten. Der von anderen Autoren vertretenen vierflügeligen Schwimmbewegung steht Verf. aus biomechanischer Sicht reserviert gegenüber. Auch wenn dies die elegantere Version zu sein scheint, der differenzierte Schwimmeinsatz von Vorder- und Hinterextremitäten ist offenbar eine sehr effektive Bewegungsweise, die nach Anatomie und Morphologie der bekannten Plesiosaurier die realistischere Version darstellt.

616. Maisch, M. W. & Rücklin, M. (2000): Cranial osteology of the sauropterygian *Plesiosaurus brachypterygius* from the lower Toarcian of Germany. – Palaeontology, **43**: 29-40, 5 Fig.; London.

Die osteologische Neuuntersuchung des Holotypus von *Plesiosaurus brachypterygius* HUENE, 1923 aus dem Posidonienschiefer ergibt einige Korrekturen und Ergänzungen zu den bisherigen Daten. Das betrifft vor allem die Abgrenzung von *P. dolichodeirus* aus dem Sinemurium von Dorset. Abweichende Ausbildung zeigen u. a. die Lage der Orbitae und externen Nares, die Lage der Choanae, ferner sind nur 16 Zähne vorhanden, dazu kommen der Ausschluß von Jugale und Frontale vom Rand der Orbita und die größeren Praefrontalia. In Verbindung mit der Beschreibung der einzelnen Schädelemente legen Verf. eine Rekonstruktion des ca. 23 cm langen Schädels in

dorsaler, ventraler und lateraler Ansicht vor. Neben den Unterschieden begründen generelle Ähnlichkeiten in Cranium und Postcranium die Zugehörigkeit von *P. brachypterygius* und *P. dolichodeirus* zu einer Gattung. Es gibt jedoch derzeit keine gesicherten cranialen Synapomorphien für beide Arten. Diese lassen sich wohl erst nach einer Revision aller Plesiosaurier des Unteren Jura fixieren. Von der ebenfalls aus dem Posidonienschiefer beschriebenen Art *P. guilelmiimperatoris* unterscheidet sich *P. brachypterygius* durch die sehr viel kürzeren Extremitäten. Darin ist mehr als nur eine individuelle Variation zu sehen, und wegen der ähnlichen Größe der Exemplare kann es auch kein ontogenetischer Unterschied sein. Innerhalb des ökologischen Rahmens der Fauna des Posidonienschiefer-Meeres war *P. brachypterygius* ein eindrucksvoller Fischräuber, offensichtlich lebte die Art neben Ichthyosauriern im küstenferneren Bereich. In den Küstengewässern hatten diese Position vermutlich die Krokodilier besetzt. Ungeklärt sind die Ursachen für die Seltenheit der Plesiosaurier gegenüber den im Posidonienschiefer häufig gefundenen Ichthyosauriern.

617. O’Keefe, F. R. (2001): Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry. – *J. Evolutionary Biol.*, **14**: 987-991, 1 Fig., 1 Tab.

Die Studie präsentiert neue Daten zu den Relationen der Flossen der Plesiosaurier und der daran gebundenen Lebensweise. Von verschiedenen Plesiosauriern, Vögeln und sogar von Flugzeugen sind in diesem Zusammenhang die Flügelproportionen ermittelt und berücksichtigt worden. Diese betreffen bei Plesiosauriern das Verhältnis des maximalen Durchmessers der distalen Propodien zur Länge der restlichen Flosse. Die Formen mit kurzem Hals waren nach der vorliegenden Bewertung auf Manövrierfähigkeit und Jagd spezialisiert, die mit langem Hals waren dagegen zu effizientem Schwimmen und Gleiten befähigt. Vor allem die Flügel von Vögeln und Fledermäusen erweisen sich ökomorphologisch als Analoga, da bei Plesiosauriern der Antrieb von den Extremitäten ausging, und kein axialer Antrieb wie bei Walen, Ichthyosauriern und Mosasauriern vorliegt bzw. anzunehmen ist.

618. O’Keefe, F. R. (2001): A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). – *Acta Zool. Fennica*, **213**: 1-63, 22 Fig., 1 Tab., Appendix; Helsinki.

Diese Studie über Plesiosaurier ist auf die unmittelbare Untersuchung der vorhandenen Exemplare gegründet, wobei das Material zu 34 Taxa aus den Sammlungen von 27 Institutionen nach 166 Merkmalen ausgewertet worden ist. In die Auswertung ist die craniale und die postcraniale Anatomie in gleichem Umfang eingeflossen. Im Rahmen der Analyse benennt Verf. *Araeoscelis* als plesiomorphes Diapsidenmodell, von dem auch die Sauropterygier abzuleiten sind. Als Nebengruppen innerhalb der Sauropterygier dienen die Nothosaurier bzw. Pistosaurier *Simosaurus*, *Pistosaurus* und *Augustasaurus* aus der Trias. Innengruppentaxa sind 31 Plesiosaurier-Gattungen aus Jura und Kreide. Und da die verwandtschaftlichen Beziehungen auf Ebene der Gattungen und darüber hinaus im Vordergrund stehen, werden polytypische Gattungen als terminale Taxa behandelt. *Plesiosaurus* und *Muraenosaurus* enthalten drei zwei valide Arten, *Rhomaleosaurus* ist paraphyletisch, für eine Form aus dem Posidonienschiefer von Holzmaden wird *Hauffiosaurus zanoni* n. g., n. sp. eingeführt, und zwei Taxa von generischem Rang bleiben unbenannt. Das eine ist *Edgarosaurus* aus dem Albium von Montana (s. DRUCKENMILLER 2002, Ref. 609) und das andere ein bisher zu *Macroplata* gestelltes Exemplar aus England, welches zu den Rhomaleosauriden gehört. Die in der Analyse berücksichtigten und, soweit vorhanden, mit Schädel- und Unterkiefermaterial abgebildeten Plesiosaurier-Gattungen sind in der Reihenfolge ihrer Behandlung

Thalassiodracon, Eurycleidus, Plesiosaurus, Rhomaleosaurus, Simolestes, Leptocleidus, Macroplata, Hauffiosaurus, Peloneustes, Liopleurodon, Pliosaurus, Brachauchenius, Microcleidus, Brancasaurus, Callawayasaurus, Libonectes, Styxosaurus, Cryptocleidus, Muraenosaurus Tricleidus, Kimmerosaurus, Morturneria, Polycotylus, Dolichorhynchus, Trinacromerum, Attenborosaurus und *Kronosaurus*. Dabei sind einige Arten von *Rhomaleosaurus*, einige Gattungen der Elasmosauridae (auch *Elasmosaurus* und *Hydrotherosaurus*) und andere unvollständig bekannte Taxa ausgeschlossen. Dennoch oder gerade dadurch sind alle Clades hinreichend repräsentiert. Das Ergebnis bestätigt die bekannte basale Dichotomie zwischen Plesiosauroidea und Pliosauroida. Innerhalb der Plesiosauroidea ist die Monophylie der Elasmosauridae gesichert. Die Fassung der Cryptocleidoidea weicht jedoch erheblich von der traditionellen Taxonomie ab. Denn *Muraenosaurus* ist kein Elasmosaurier, sondern sein langer Hals entstand separat. Innerhalb der Cryptocleidoidea besteht ein neuer Clade aus *Tricleidus*, den Polycotylidae und der Cryptocleidoideen *Kimmerosaurus* und *Morturneria* mit kurzem Hals: **Tricleidida** n. tax., definiert als Polycotylidae, Cimoliasauridae und *Tricleidus*. Aus diesem Kontext resultieren auch **Euplesiosauria** n. tax., definiert als Elasmosauridae, Cryptocleidoidea und *Microcleidus* (vgl. Abb. 3). Die wesentliche Seite dieser systematischen Modifikationen stellen die revidierten Diagnosen zu den Familien und natürlich die vom Verf. erkannten Grundmuster in der Evolution der Plesiosaurier dar, indem für die Morphologie der vier wichtigen Subclades - Rhomaleosauridae, Pliosauridae, Cryptocleidoidea und Elasmosauridae - charakteristische Ausbildungen an Schädeldach, Gaumen und Gehirnkapsel aufgezeigt werden: Nasalia sind bei allen Pliosauroiden vorhanden und die Gehirnkapsel ist mit der primitiver Diapsiden wie *Araeoscelis* vergleichbar. Noch bedeutsamer ist der Nachweis der konvergenten Herausbildung der Morphotypen in den Proportionen des Körpers. Die morphometrischen Merkmale des Körpers erweisen sich als bemerkenswert homoplastisch. Es wird deutlich, daß die pliosauromorphe Form des Körpers mit relativ großem Schädel, kurzem Hals, relativ langen Coracoiden und Ischia und bestimmten Paddelproportionen, dreimal unabhängig voneinander entstanden ist, 1) bei *Simolestes* und *Leptocleidus* innerhalb der Rhomaleosauridae, 2) bei den Formen der Pliosauridae mit Ausnahme von *Macroplata* und *Hauffiosaurus* sowie 3) innerhalb der Euplesiosauria bei allen Vertretern der Polycotylidae. Spezielle Trends betreffen ferner die Gürtel und Extremitäten, beispielsweise die Ausbildung des Humerus, die fortschreitende Reduktion der Epipodien und die mediane Symphyse der Scapula.

619. O'Keefe, F. R. (2002): The evolution of plesiosaur and pliosaur morphotypes in the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). - *Paleobiology*, **28** (1): 101-112, 4 Fig., 2 Tab.; Lawrence, Kansas.

In engem Bezug zu der vorstehend referierten Arbeit wird in diesem Beitrag die Variation der Körperproportionen der Plesiosauria nach einer Analyse der Hauptkomponenten von Größe und Form quantifiziert. Dazu dienen neun Variable, und zwar die Schädelhöhe, die Halslänge, die Anzahl der Cervicalia, sowie jeweils die Länge von Scapula, Coracoid, Pubis, Ischium, Humerus und Femur. Mit den daraus berechneten Hauptkomponenten führt Verf. den Beweis, daß die traditionelle Differenzierung der Plesiosauria nach den Körperproportionen in die zwei Hauptgruppen eine zu starke Vereinfachung darstellt. Vielmehr entstand der pliosauride Bauplan dreimal aus zwei verschiedenen Bauplanmustern (vgl. vorstehendes Ref.). Entsprechend sind sowohl die Körperproportionen als auch die stammesgeschichtliche Herausbildung dieser Proportionen sehr viel komplexer als dies bislang angenommen worden ist. Schließlich diskutiert Verf. auch die Hintergründe, nach denen die jeweils korrelierte Kombination von pliosauriden Proportionen dreimal entstanden sein kann. Die ökologische und funktionelle Bedeutung

der Proportionen von Schädel und Bezahnung in Korrelation zur Halslänge und zu dem Antriebsapparat des pliosauriden Typs gilt es noch näher zu verstehen. Das betrifft auch das Verständnis der Differenzen zu den Plesiosauromorphen. Es ist durchaus im Detail noch offen, ob und in welcher Weise diese Unterschiede als Reaktionen auf Beutegröße und Jagdstrategien zu interpretieren sind (vgl. auch LINGHAM-SOLIAR 2000, Ref.615).

620. O'Keefe, F. R., Rieppel, O. & Sander, P. M. (1999): Shape disassociations and inferred heterochrony in a clade of pachypleurosaurs (Reptilia, Sauropterygia). – *Paleobiology*, **25**, 4: 504-517, 5 Fig., 4 Tab.; Lawrence, Kansas.

In den Ablagerungen vom Monte San Giorgio der Schweiz kommen die Pachypleurosaurier *Serpianosaurus mirigiolensis*, *Neusticosaurus pusillus*, *N. peyeri* und *N. edwardsi* in vier aufeinanderfolgenden stratigraphischen Horizonten von der Grenzbitumen-Zone bis in die Meriden-Kalke vor. Das entspricht in der Mittleren Trias dem Bereich höchstes Anisium und Ladinium. Analysiert werden die Befunde zu den ontogenetischen Stadien an allen vier Arten, von denen jeweils Wachstumsserien vorliegen. Eine morphometrische Analyse geht von neun Skelett-Messungen aus, Länge des Schädels, des Rumpfes, der letzten vier Praesacralia sowie von Humerus, Radius, Ulna, Femur, Tibia und Fibula. Zentrale Aussagen betreffen den Übergang zwischen *Serpianosaurus* und *Neusticosaurus*, welcher in einer Zunahme der negativen Allometrie der Schädel und in einem Übergang von negativer Allometrie zu Isometrie in den distalen Elementen der Hinterextremität besteht. Es handelt sich um einen komplexen Vorgang, in dessen Folge die Körpergröße abnimmt, die Anzahl der Wirbel zunimmt und überdies allometrische Veränderungen Teile des Körpers in unterschiedlichem Grad betroffen haben. Weniger markant ist der Übergang von *N. pusillus* zu *N. peyeri* mit einer Zunahme in der positiven Allometrie der Ulna. Der wesentliche Unterschied zwischen *N. peyeri* und *N. edwardsi* ist in einer Veränderung der adulten Körpergröße zu sehen, verknüpft mit Veränderungen in Wachstum und Anzahl der Wirbel. *N. edwardsi* ist offenbar durch Hypermorphose aus *N. peyeri* entstanden. Von allgemeinerem Interesse sind die Darlegungen der Verf. zu den Konzepten von Allometrie und Heterochronie. Letztere erlaubt Vergleiche zwischen der Ontogenie der Formen sowohl in Bezug auf das zeitliche Auftreten derselben als auch auf deren Größe und Form. Auf dieser Basis wird eine Interpretation der Heterochronie des Körpers nach einer multivarianten Analyse diskutiert und exemplarisch angewendet.

621. O'Keefe, F. R. & Sander, P. M. (1999): Paleontological paradigms and inferences of phylogenetic pattern: a case study. - *Paleobiology*, **25**, 4: 518-533, 4 Fig., 2 Tab.; Lawrence, Kansas.

Wie in der zuvor referierten Arbeit sind auch hier die Pachypleurosaurier vom Monte San Giorgio der Gegenstand der Betrachtung. Die Konstellation des Vorkommens der vier Arten in stratigraphischer Folge ist verknüpft mit einem optimalen Untersuchungsstand des umfangreichen Materials. Es liegen etwa 400 präparierte, vielfach vollständige Exemplare vor. Die Phylogenie des als *Serpianosaurus-Neusticosaurus* bekannten Clades dient als Fallstudie der zwei Paradigmen zur phylogenetischen Rekonstruktion, das sind die kladistische und die phenetisch/stratigraphische Methode. Zu den jeweiligen Analysen werden die grundlegenden Daten und Informationen dargelegt. Im Ergebnis liegen Hinweise sowohl auf kladogenetische als auch auf anagenetische Interpretationen vor. Verf. kommen zu der Feststellung, daß phylogenetische Interpretationen flexibel sein und auf einer pluralistischen Betrachtung basieren sollten. Im vorliegenden Beispiel kennt man zu allen Taxa Autapomorphien, so daß die

anzunehmenden Artbildungen als Bifurcationen in einem Kladogramm die phylogenetische Situation real repräsentieren dürften. Ebenso klar ist die Situation nach den phenetischen und stratigraphischen Daten. *Neusticosaurus* kann als eine anagenetische Entwicklungslinie gesehen werden. Kladogenesis liegt bestenfalls zwischen *Serpianosaurus* und *Neusticosaurus* vor. Über die Fragen zu den Pachypleurosauriern hinausgehend und von allgemeiner Bedeutung sind die Betrachtungen der Verf. zu den philosophischen Grundlagen von Arten, Artkonzepten, Artbildung sowie Kladogrammen und Phylogenie.

622. Rieppel, O. (1998): *Corosaurus alcovensis* CASE and the interrelationships of Triassic stem-group Sauropterygia (Diapsida). - Zool. J. Linn. Soc., **124**: 1-41, 8 Fig., 1 Tab.; London.

Das Material von *Corosaurus alcovensis* aus dem Alcova Limestone, Chugwater Group, oberste Untertrias von Wyoming wird nach einer komplizierten Präparation in die Merkmalsdefinition der basalen Sauropterygier einbezogen. Anschließend erfolgt mit den bewährten 199 Merkmalen die kladistische Analyse. Diese belegt die schon anderweitig aufgezeigte Position und Relation der Sauropterygier zu den Diapsiden. Innerhalb der Sauropterygier wird folgende Topologie des Stammbaums aufgezeigt: (*Placodus* ((*Corosaurus* (*Cymatosaurus*, *Pistosaurus*)) ((*Dactylosaurus*, *Serpianosaurus-Neusticosaurus*) (*Simosaurus* (*Germanosaurus* (*Nothosaurus*, *Lariosaurus*)))))). Dementsprechend stellt Verf. die Klassifikation der Sauropterygia mit Definitionen und Diagnosen der Innengruppen-Taxa dar. (In nachfolgenden Arbeiten jüngeren Datums wird die vorliegende Position von *Corosaurus* etwas modifiziert, so daß sich die zunächst noch vermutete Paraphylie der Eusauropterygia nicht bestätigt. In RIEPPEL 2000, Handbuch der Paläoherpetologie ist *Corosaurus* Schwestertaxon von *Cymatosaurus* innerhalb der Cymatosauridae und nicht die Nebengruppe zu *Cymatosaurus*, *Pistosaurus* etc., vgl. Abb. 3). In der vorliegenden Arbeit diskutiert Verf. in den Grundzügen die Hypothese einer progressiven morphologischen Adaption der Sauropterygier, deren sukzessiv mehr abgeleitete Clades aus den lagunären bzw. küstennahen Flachwasserbereichen zunehmend in die offene See vorgedrungen waren. Die Ausbreitung der Sauropterygier erweist sich danach generell als recht komplexes Phänomen. Die Entstehung der Placodontia, Pachypleurosauria, Nothosauroida und Pistosauria ist vor Beginn der Mittleren Trias anzusetzen. Und diese divergierende Entwicklung ist mit der Untersuchung und Rekonstruktion der Evolution der Merkmale zu erfassen.

623. Rieppel, O. (1998): The status of the sauropterygian reptile genera *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus*, and *Silvestrosaurus* from the Middle Triassic of Europe. - Fieldiana (Geology), new series, **38** (Publ. 1490): 1-46, 21 Fig., 1 Tab.; Chicago.

Die Untersuchung und kritische Auswertung der Anatomie des in öffentlichen Sammlungen vorhandenen Materials von *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus* und *Silvestrosaurus* begründet die Synonymie aller Gattungen unter der Priorität von *Lariosaurus* mit insgesamt fünf Arten *L. balsami* CURIONI, 1847, *L. buzzii* TSCHANZ, 1989, *L. curionii* n. sp., *L. calcagnii* (PEYER, 1931) und *L. valceresii* TINTORI & RENESTO, 1990, wobei deren phylogenetische Beziehungen zueinander wegen unvollständiger Belege nicht letztlich abgeklärt werden können. Zur Bewertung der Position der Lariosaurier werden diese in Rahmen einer Datenmatrix von 122 Merkmalen analysiert, wonach u.a. eine Begründung für die Monophylie von *Lariosaurus* folgt. Alle wichtigen Belege sind auf Fotos abgebildet. *Lariosaurus* kennt man von 8 Vorkommen vom obersten Anisium bis in das oberste Ladinium von NE-Spanien bis zu den Gailtaler Alpen bei Villach bzw. bis in den Keuper bei Würzburg. Der stratigraphisch älteste Nachweis liegt in der Grenzbitumenzone

vom Monte San Giorgio. Die Schwestergruppe von *Lariosaurus* ist *Nothosaurus*. Da nach bisheriger Kenntnis in keinem Falle eine geographisch und stratigraphisch überlappende Verbreitung gegeben ist, kann man für beide Gattungen ähnliche ökologische Anforderungen annehmen. Wie *Nothosaurus* in der Germanischen Trias brachte auch *Lariosaurus* in der Alpenen Trias mehrere Größenklassen hervor. Die Diversifikation von *Lariosaurus* erfolgte in den Küstenregionen der nordwestlichen Tethys im Verlauf des Ladinium.

624. Rieppel, O.(1999): Phylogeny and paleobiogeography of Triassic Sauropterygia: problems solved and unresolved. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **153**: 1-15, 4 Fig.; Amsterdam.

In enger Verbindung von Phylogenie und dem stratigraphischen Nachweis der basalen Sauropterygier, das sind die Placodontier, Pachypleurosaurier, Nothosaurier und Pistosaurier, werden die erheblichen Defizite im Fossilbeleg dieser Gruppe deutlich. Verf. beziffert die Unvollständigkeit auf etwa 50%. Vor allem ist damit die Rekonstruktion der Biogeographie der einzelnen Komponenten limitiert. Die Sauropterygier der Trias waren auf küstennahe Habitate oder flache Nebenmeere beschränkt. Deswegen erfolgte sicher keine transozeanische Ausbreitung. Dem entspricht das Vorkommen im Anglo-Germanischen Becken und der Besiedlung des Raumes der Alpenen Trias, nachdem dort in der Mittleren Trias jeweils geeignete Intraplattform-Becken gebildet worden waren. Neben den Vorkommen in der westlichen Tethys-Provinz kennt man Sauropterygier nur noch in China und im Westen Nordamerikas. Dabei sind ausgerechnet die Placodontier nur in der westlichen Tethys belegt, obwohl die Zähne und Osteodermen ein optimales Potential für die fossile Überlieferung haben. Unter der vom Verf. auch anderwärts dargelegten Schwestergruppenbeziehung der Placodontier zu den anderen Sauropterygiern ist deren Entstehung in der westlichen Tethys anzunehmen. Dieser Annahme widerspricht die phylogenetische Position einiger Taxa aus China innerhalb der Eosauropterygier. Das sind bei dem Stand dieser Publikation Pachypleurosaurier, ein Nothosaurier und problematische Pistosaurier. Eine Klärung läßt sich entweder mit Placodontier-Funden außerhalb der westlichen Tethys erbringen, oder die angenommene phylogenetische Position der Placodontier trifft nicht zu. Die Pistosaurier *Corosaurus* und *Augustasaurus* in Wyoming und Nevada können durch Vikarianz und in Folge Accretion eines exotischen Terranes am anderen Ende des Pazifik-Beckens erklärt werden. Informativ ist in diesem Beitrag die Übersicht zum phylogenetischen und stratigraphischen Beleg der Sauropterygier im Anglo-Germanischen Becken mit stratigraphischer Position der einzelnen mitteleuropäischen Vorkommen. Das sind in der Reihenfolge vom oberen Olenekium bis zum unteren Ladinium, bzw. vom Röt bis zum obersten Muschelkalk, die Fundorte bei Jena, Rüdersdorf, Gogolin, Sakrau, Krappitz, Halle, Winterswijk, Freyburg/Unstrut, Bayreuth und Crailsheim.

625. Rieppel, O. (1999): Variation of cranial characters in *Cymatosaurus* ‚*gracilis*‘ SCHRAMMEN 1899 (Reptilia, Sauropterygia), and its implication for systematics. – Paläontol. Z., **73**: 369-375, 4 Fig., 1 Tab.; Stuttgart.

Nach der Untersuchung von wiedergefundenen Originalen des Schädels können die beiden Arten von SCHRAMMEN (1899), *Cymatosaurus gracilis* und *C. silesiacus*, als objektive jüngere Synonyme von *Cymatosaurus latifrons* (GÜRICH, 1884) ausgewiesen werden. Alle Exemplare stammen aus der Gogolin-Formation, unteres Anisium, von Polen. Das Fundniveau ist zeitlich etwa äquivalent mit dem Vorkommen von *Cymatosaurus fridericianus* FRITSCH, 1894, in den Myophorien-Schichten bei Halle/Saale. Die Variation

des Musters der Suturen an den vorliegenden Schädeln, mit Längen von 17,5 cm und 15 cm, sowie die variable Anzahl der Zähne erschwert eine Diagnose der Art. Es gibt derzeit keine Autapomorphie, die an allen Exemplaren vorkommt, so daß *C. latifrons* als Metaspezies bewertet wird.

626. Rieppel, O. (2000): Sauropterygia I. Placodontia Pachypleurosauria, Nothosauroida, Pistosauroida. - Handbuch der Paläoherpetologie/Encyclopedia of Paleoherpertology, P. WELLNHOFER (ed.), Teil **12 A**, X + 134 S., 80 Fig.; München (Dr. F. Pfeil).

Dieser Band des Handbuches behandelt die triassischen oder auch Stammgruppen-Sauropterygier, deren Beziehungen untereinander und innerhalb der Reptilien in den letzten Jahrzehnten deutlich präzisiert werden konnten, insbesondere durch die Aktivitäten des Verf. Der Begründer des Handbuchs, O. KUHN, hatte die Placodontier in der ersten erschienenen Lieferung (Band 9, KUHN 1969) als separate Unterklasse Placodontomorpha dargestellt. Nunmehr sind die Sauropterygier als Kronengruppen-Diapsiden innerhalb der Sauria zu klassifizieren und die Beziehungen innerhalb der Sauropterygier sind in der Lesart der Stammbaum-Topologie (Placodontia (Pachycephalosauria (Eusauropterygia))), dazu auch Abb. 2. Die Kapitel behandeln in der Abfolge die stratigraphische und geographische Verbreitung, die generelle Skelettanatomie, die Systematik der Gruppen bis zum Holotyp und Material der Arten mit Definitionen und Diagnosen aller Taxa sowie den erforderlichen Kommentaren. Alle wichtigen Exemplare sind auf Zeichnungen und vielfach auf Fotos dokumentiert. Skelettreakonstruktionen sind von *Anarosaurus* und *Dactylosaurus* sowie Lebensbilder von einem Cyamodontoidea und von *Nothosaurus* enthalten. Als neue Taxa finden sich bei den Cyamodontoidea **Macroplacidae** n. fam. und **Protenodontosauridae** n. fam. sowie bei den Nothosauroida **Simosauria** n. superfam. und **Germanosauridae** n. fam. Die neuen Familien werden aus formalen Gründen für einzelne Gattungen eingeführt (vgl. auch die Übersicht am Beginn des Literaturberichtes). Abschließende Kapitel behandeln die funktionelle Anatomie, die Lebensgeschichte und Evolution, die Paläobiogeographie und schließlich die Möglichkeiten künftiger Forschungen. Dazu weist Verf. auf das Potential weiterer Funde in verschiedenen Regionen und die Möglichkeiten hin, welche offenbar aus vertieften Untersuchungen der Sauropterygier für das Verständnis makroevolutiver Mechanismen erlangt werden können.

627. Rieppel, O. (2000): *Paraplagodus* and the phylogeny of the Placodontia (Reptilia: Sauropterygia). – Zool. J. Linn. Soc., **130**: 635-659, 10 Fig., 1 Tab.; London.

Paraplagodus broilii aus der Grenzbitumen-Zone (Anisium/Ladinium) vom Monte San Giorgio zeigt in seiner Skelettanatomie eine Reihe potentieller Synapomorphien mit *Placodus*. Neben dieser Grundlage für die Monophylie der Placodontia weist *Placodus* Synapomorphien mit den Cyamodontoidea auf, welche bei *Paraplagodus* nicht vorliegen. In der Parsimonie-Analyse ergibt sich für *Paraplagodus* eine Position an der Basis der Placodontia, als Schwestergruppe Placodontoidea (*Placodus* + Cyamodontoidea), vgl. Abb. 3. Die nähere Beschreibung des Schädel- und des Skelettmaterials von *Paraplagodus broilii* und die folgenden Vergleiche führen zu einer Datenmatrix von 67 Merkmalen. Die Analyse führt abschließend zu einer Diskussion hin über die Bedeutung der Temporalregion und die Entwicklung ihrer Interpretation für das Verständnis der verwandtschaftlichen Beziehung der Placodontia innerhalb der Reptilien. Verf. weist darauf hin, daß die Konfiguration der Temporalregion bei *Paraplagodus* den Verlust des unteren Temporalbogens und eine sekundäre Schließung der Wangenregion bei anderen Placodontiern vermuten läßt. Aus diesen Umbildungen resultierte schließlich ein sekundärer Kontakt von Jugale und Squamosum. Alles deutet darauf hin, daß für die

Ausgangsform ein dapsider Schädel anzunehmen ist. Bei Eosauroptrygiern und Placodontiern liegt der Verlust des unteren Temporalbogens vor. Folglich ist dies eine Synapomorphie der Sauropterygier. Es kann zudem eine lepidosauromorphe Synapomorphie sein. Denn seit der Separation der Younginiformes von den Sauria, und dem Umstand, daß ein vollständiger unterer Temporalbogen sekundär entstanden ist, sofern er bei Rhynchocephalen vorliegt, scheint es möglich, den Verlust des unteren Temporalbogens sogar als Synapomorphie der Lepidosauromorpha, eingeschlossen die Sauropterygier, anzusehen.

628. Rieppel, O. (2001): Tooth implanation and replacement in Sauropterygia. – Paläontol. Z., **75** (2): 207-217, 6 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Nach repräsentativen Befunden bei Exemplaren von *Placodus*, cf. *P. gigas*, und *Nothosaurus*, cf. *N. mirabilis*, erfolgte der Zahnwechsel horizontal, nur die Quetschzähne des Maxillare, Palatinum und Dentale von *Placodus* wurden vertikal ersetzt. Bei prinzipiell thecodonter Befestigung der Zähne findet man bei den Sauropterygiern eine „Alveolarisierung“ der Ersatz-Zähne. Das ist ein weiterer Hinweis auf Monophylie der Sauropterygia.

629. Rieppel, O. (2001): A new species of *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Muschelkalk (Lower Ladinian) of southwestern Germany. - Palaeontographica, **A 263**, 1-6: 137-161, 9 Fig. 7 Tab., 2 Pl.; Stuttgart.

In der sog. Hohenlohe-Fauna des Oberen Muschelkalks, *nodosus* bis *semipartitus* Zone bzw. Hohenlohe-Subformation der Meißner-Formation, bei Crailsheim kommen mehrere Sauropterygier vor: *Cyamodus kuhnschnyderi*, generisch nicht diagnostische Reste von Pachypleurosauriern, *Simosaurus gillardoti*, der große *Nothosaurus giganteus* und am häufigsten die Art *N. mirabilis*. Ein Fund von 1989, größere Teile eines Skeletts und der vollständige Schädel von 18,4 cm Länge und mit artikuliertem Unterkiefer, wird als *Nothosaurus jagisteus* n. sp. benannt. Es erfolgt die ausführliche Beschreibung von Schädel, Unterkiefer, Achsen- und Extremitätenskelett. Es handelt sich um die Schwesterart von *N. mirabilis*. Vermutlich sind nur vier Symphysenzähne autapomorph für *N. jaisteus*. Bei *N. mirabilis* sind es dagegen 5 bis 6. Die relativ niedrigen Neuralfortsätze liegen in ihren Proportionen zwischen denen von *N. marchius* und *N. mirabilis*. Die Relation von Länge und Breite der Unterkiefersymphyse beträgt 1,5. . 7-02

630. Rieppel, O. (2001): The cranial anatomy of *Placochelys placodonta* JAEKEL, 1902, and a review of the Cyamodontoidea (Reptilia, Placodonta). - Fieldiana (Geology), new series, **45** (Publ. 1514): 1-104, 39 Fig., 14 Tab.; Chicago.

Nach der Untersuchung des Originalmaterials, vor allem der Holotypen, von *Cyamodus rostratus*, *C. muensteri*, *C. "laticeps"*, *C. kuhnschnyderi*, *C. hildegardis*, *Henodus chelyops*, *Macroplacus raeticus*, *Protenodontosaurus italicus*, *Psephoderma alpinum* und natürlich von *Placochelys placodonta* werden die Schädel und Unterkiefer ausführlich beschrieben sowie mit Fotos und Zeichnungen dokumentiert. Die kladistische Merkmalsanalyse ergibt für die verwandtschaftlichen Beziehungen Placodontia folgende Konstellation: (*Paraplacodus* (*Placodus* ((*Henodus*, *Cyamodus*) (*Macroplacus* (*Protenodontosaurus* (*Placochelys*, *Psephoderma*)))))), dazu auch Abb. 3. In Ergänzung zu den Merkmalen des Postcraniums läßt sich die Monophylie der Cyamodontoidea mit der Schädelanatomie begründen, dazu gehören auch Merkmale der Gehirnkapsel. Von 54 Merkmalsdefinitionen betreffen somit 53 den Schädel. Für die Schwestergruppen

Cyamodus bzw. Cyamodontidae + *Henodus* werden **Cyamodontida** n. tax. und für *Macroplacus*, *Protenodontosaurus* + Placochelyidae werden **Placochelyida** n. tax. eingeführt. Die bekannte Verbreitung der Cyamodontida liegt im unteren Anisium bis Carnium des Germanischen Beckens und der Südalpen, die der Placochelyida in der Oberen Trias von Mitteleuropa und in den Südalpen, wobei nur *Macroplacus* und *Placochelys* über das Carnium hinaus bis ins Rhaetium vorkommen. In einer systematischen Übersicht finden sich alle Taxa mit Angaben zu Verbreitung, Diagnosen und Synonymen. Eine Besonderheit in der Entwicklung der Cyamodontoiden betrifft Rostrum und Bezahnung. Im Rahmen einer Morphokline geht aus einer kurzen, abgerundeten und zahntragenden Struktur ein verlängertes, schmales und zahnloses Rostrum hervor. Nur *Henodus* fällt aus dieser Reihe heraus mit einem breiten und flachen Rostrum sowie randlichen Dentikeln am Praemaxillare. Bei der Bezahnung liegen drei bis nur noch ein Maxillare-Zahn vor, und zudem variieren zwischen den Taxa die Proportionen der anterioren und posterioren Gaumenzähne. Eine nähere Diskussion gilt der früher vertretenen Hypothese einer engen Verwandtschaft von cyamodontoiden Placodontiern und Schildkröten. Alle diesbezüglichen Anhaltspunkte erweisen sich jedoch als Konvergenzen, das gilt sowohl für die postcraniale als auch für die craniale Anatomie. Die Paläobiogeographie der Cyamodontier erlaubt die Rekonstruktion einer Folge von Ausbreitungen, welche die frühe Trennung von Stammeslinien bewirkten, und zwar im Germanischen Becken und im Bereich der Eurasischen Karbonatplattform. Spätere Ausbreitungen erfolgten in die nordalpine Trias, und in die südlichen Alpen mit der ungarischen Plattform, das war jeweils der Auslöser für die Aufspaltung in die speziellen Entwicklungslinien. In der Wahl der Lebensräume bzw. in ihrer Anpassung waren die Cyamodontoiden auf küstennahe Bereiche beschränkt. Sie erreichten ihre größte Diversität vermutlich auf der eurasischen Karbonatplattform und entlang der Erstreckung des nördlichen Gonwana-Schelfs. Nach der Ausbildung des Panzers und der Zahnplatten auf dem Gaumen handelte es sich um meist am Meeresboden laufende, durophage Tiere. Die differenzierte Ausgestaltung des Rostrums und der Bezahnung deutet auf diverse Nahrungsspezialisierungen hin. . 7-02

631. Rieppel, O. (2002): The dermal armor of the cyamodontoid placodonts (Reptilia, Sauropterygia): morphology and systematic value. - *Fieldiana (Geology)*, new series, **46** (Publ. 1517): 1-41, 31 Fig.; Chicago.

In Ergänzung und Fortsetzung zu der vorhergehenden Arbeit über den Schädel wird der Hautpanzer der Cyamodontoiden von folgenden Formen beschrieben: *Cyamodus hildegardis*, cf. *C. kuhnschnyderi*, *Placochelys placodonta*, *Psephoderma alpinum*, *P. sculptata* n. sp., cf. *Psephoderma* sp., *Psephosaurus* n. g. *mosis*, *P. ramonensis* n. sp., *P. sinaiticus* und *Psephosaurus suevicus*. Die Funde stammen aus der Mittleren bis Oberen Trias des Germanischen Beckens, der Alpenen Trias und aus einigen Regionen des mediterranen Raumes sowie Chinas. Bemerkenswert sind die Nachweise von Makhtesh Ramon in der Negev Wüste. Dort kommen im Muschelkalk, Anisium bis unteres Ladinium, zwei Gattungen und fünf, potentiell sogar sechs Arten vor. Das ist die bislang größte belegte Diversität für Cyamodontoiden. In der Alpenen Trias kennt man zum Vergleich *Cyamodus*, *Psephoderma* und *Protenodontosaurus* aus Horizonten verschiedenen stratigraphischen Alters und in größerer regionaler Distanz. Bei der Beschreibung der Elemente von Carapax und Plastron sind auch die ontogenetischen Stadien berücksichtigt und haben offenbar phylogenetische Bedeutung. Bestimmte Strukturen und ihre Merkmale können potentiell in die phylogenetische Analyse einfließen, wie das Caudal-Schild, Ornamentationen und die Verbindungen zwischen den einzelnen Osteodermen. Die Merkmale des dermalen Panzers können für die Taxonomie auf

Artniveau verwendet werden. So beziehen sich darauf auch die Diagnosen der neuen Taxa. Allerdings muß die pylogenetische Position von *Psephosauriscus* offen gelassen werden (die Gattung ist deshalb auch in dem Kladogramm auf Abb. 3 nicht enthalten), denn von allen Arten aus der Mitteltrias Israels, *Psephosauriscus mosis*, *P. ramonensis*, *P. sinaiticus* und „*Psephosaurus*“ *rhombifer* liegen keine diagnostizierbaren Schädelreste vor. Auf der Schädelstruktur basiert aber die Rekonstruktion der Phylogenie der Cyamodontoidea. Wie für den Schädel belegbar, so beweist auch ein Vergleich mit dem Panzer der Schildkröten die konvergente Bildung der Strukturen. Die Anatomie ist im Detail sehr unterschiedlich, beispielsweise differiert das den Carapax unterlagernde Endoskelett. Bei Schildkröten haben die Dorsalia die transversalen Fortsätze verloren und die Rippen sind verlängert, die Cyamodontoiden weisen dagegen betonte, verlängerte und gebogene Fortsätze auf, welche mit relativ kurzen Dorsalrippen artikulieren. Die funktionelle Anatomie der Cyamodontoiden erweist sich als unklar, insbesondere in Hinblick auf die Bedeutung der Entwicklung von Carapax und Plastron für Bewegung und Atmung. Der Panzer könnte eine Funktion als osmotische Barriere gehabt haben, womit die Existenz der Formen im Muschelkalk von Israel erklärbar wäre. In diesem Zusammenhang ist vielleicht auch das Vorkommen von *Henodus* in dem oberen Gipskeuper, Carnium, zu sehen. Die Form lebte in einer Playaebene, bedeckt mit brackischen bis hypersalinaren Gewässern, die teilweise trocken gefallen sind. Das steht offenbar im Zusammenhang mit dem hohen Maß, in dem sich dieser Panzer und *Henodus* insgesamt als morphologisch abgeleitet erweist. Ein hypothetisches Lebensbild veranschaulicht einen cyamodontoiden Placodontiers (ohne daß Verf. es direkt so benennt, ist es eine Kombination der Morphologie von *Psephosauriscus* und *Cyamodus*) mit den bezeichnenden Merkmalen der dermalen Panzerung. Dargestellt ist auch der laterale Wall an den Flanken. Dieser verbindet Plastron und Carapax. Letzteren bilden alle Cyamodontoiden aus, während das Plastron vergleichsweise variabel gestaltet ist oder sogar fehlen kann.

632. Rieppel, O. (2002): Feeding mechanics in the Triassic stem-group sauropterygians: the anatomy of a successful invasion of Mesozoic seas. - Zool. J. Linn. Soc., **135**: 33-61, 12 Fig., 2 Tab.; London.

Für die Analyse der Nahrungsmechanismen ist in dieser Arbeit die Kiefer-Schließmuskulatur der basalen Sauropterygier rekonstruiert worden. Das erfolgte nach den funktionell vorgegebenen Rahmenbedingungen der Schädelanatomie der Fossilien und unter Einbeziehung konstanter Grundmuster der Muskulatur bei lebenden Reptilien. Beschrieben, diskutiert und jeweils rekonstruiert mit zeichnerischen Darstellungen ist die Kiefermechanik von *Placodus gigas*, *Placochelys placodonta* und *Henodus chelyops*, von dem Pachycephalosaurier *Neusticosaurus edwardsii*, von den Nothosauriden *Simosaurus gaillardoti* und *Nothosaurus mirabilis* sowie von den Pistosauriern *Corosaurus alcovensis*, *Cymatosaurus* sp. und *Pistosaurus longaevus*. Die „hypothetischen“ Rekonstruktionen der Kiefer-Adduktoren sind bei den meisten der genannten Taxa in sukzessiv tiefer liegenden Schnittebenen dargestellt. Im Rahmen der Auswertung resultieren Hinweise auf eine Reihe prinzipieller adaptiver Nahrungsstrategien. Für die einzelnen Taxa werden die Art und Größe der Nahrung, die Fangmethoden und die Methoden der Zerkleinerung der Nahrung ausgewiesen. Eine übergeordnete Unterscheidung ist gegeben zwischen benthischen und pelagischen Formen. In diesem Rahmen erläutert Verf. schließlich die generellen Nahrungsprinzipien. Neben der Aufnahme der Nahrung mit vorstehenden Zähnen ist Ansaugen ein wichtiges Prinzip. Die Schädel solcher Taxa sind breit. Wenn die Kiefer eine gleichsam zangenähnliche Gestalt haben sind sie mit unterschiedlich spezialisierten Greifzähnen ausgestattet. Bemerkenswert ist ferner, daß relativ wenige Überschneidungen der Nahrungsstrategien auf der Ebene der Gattungen vorliegen. Wenn diese dennoch

anatomisch festzustellen sind, dann zeigt die zeitliche und räumliche Verbreitung der betreffenden Gattungen eine Separation der Habitate. Die vielfältigen Nahrungsmöglichkeiten wie sie sich während der Trias in den küstennahen Räumen und in den epikontinentalen Meeren geboten haben, sind offensichtlich in der Diversität der Sauropterygier erkennbar. Bei den nur noch pelagischen Formen in Jura und Kreide und Kreide setzen sich bestimmte Nahrungsprinzipien aus der Trias fort. 7-02

633. Rieppel, O. & Dalla Vecchia, F. M. (2002): Marine reptiles from the Triassic of the Tre Venezie Area, northeastern Italy. - *Fieldiana (Geology)*, new series, **44** (Publ. 1511): 1-25, 29 Fig.; Chicago.

Aus Ablagerungen des Anisium bis Ladinium in NE-Italien kennt man Reste von Ichthyosauriern und Sauropterygiern. Verf. beschreiben *Mixosaurus* sp., *Cymbospondylus* sp., *?Shastasaurus* sp., *Placodus* cf. *P. gigas*, unbestimmte Reste der Cyamodontoidea, *?Cyamodus* sp., *Nothosaurus* sp. sowie *N. cf. N. giganteus*. Vor allem mit den Sauropterygier lassen sich Beziehungen zu der Fauna des östlichen Alpenen Trias belegen, da deutliche Unterschiede zu den Formen aus den südwestlichen Alpen in der S-Schweiz und den Provinzen Como und Varese in N-Italien bestehen. Das spricht für die Annahme von zwei separaten Ausbreitungen in Verbindung mit der Bildung von Intraplattform-Becken am Rand der nordwestlichen Tethys. . 7-02

634. Rieppel, O. & Hagdorn, H (1999): A skull of *Cyamodus kuhnschnyderi* NOSOTTI & PINNA, 1993, from the Muschelkalk of Wasselonne (Alsace, France). – *Paläontol. Z.*, **73**: 377-383, 4 Fig., 1 Tab.; Stuttgart.

Ein unvollständiger Schädel aus dem oberen Muschelkalk, Bereich *praenodosus* bis *nodosus* Zone, unteres Ladinium, erweist sich als drittes Exemplar zu *Cyamodus kuhnschnyderi*. Die zuvor bekannten Funde stammen aus dem gleichen Niveau von Crailsheim. Die Betrachtung ist auf die Bezahnung der Arten von *Cyamodus* konzentriert, für die bisher ein stratophenischer Trend zur Zahnreduktion angenommen worden war. Da gegenüber dem Typusmaterial von *C. kuhnschnyderi* an dem neuen Exemplar zwei und nicht nur ein Paar Maxillarzähne vorhanden sind, unterlag die Bezahnung eher einer individuellen Variation und nicht einer ontogenetischen Reduktion. 7-02

635. Rieppel, O., Mazin, J.-M. & Tchernov, E. (1999): Sauropterygia from the Middle Triassic of Makhtesh Ramaon, Israel. - *Fieldiana (Geology)*, new series, **40** (Publ. 1499): 1-85, 55 Fig., 9 Tab.; Chicago.

Der erste Bericht über Sauropterygier aus dem Muschelkalk, Mittlere Trias, von Israel geht auf COX (1924) zurück. Es folgten eingehende Arbeiten von BROTZEN und HAAS und nun ein umfassender Bericht, in welchem die evolutive und paläobiogeographische Situation der nachweisbaren Taxa nach der kladistischen Verwandtschaftsanalyse rekonstruiert wird. In der Gevanim Formation des unteren Anisium kommen "*Psephosaurus*" *mosis* und *Nothosaurus* sp. vor und in der Saharonim-Formation des höheren Anisium *Simosaurus* sp., mindestens drei Arten von *Nothosaurus* sowie *Lariosaurus stensioei*. Für die Cyamodontoiden wie *Psephosaurus* ist die Analyse durch Unvollständigkeit der Funde erschwert (dazu RIEPPEL 2002, Ref. 631). Aus der näheren Beschreibung und der anschließenden Analyse der Nothosaurier ergibt sich der Nachweis der Schwesterarten *Nothosaurus haasi* n. sp. und *N. tchernovi*. Zu beiden Arten liegen nahezu vollständige Schädel vor. *N. tchernovi* ist sehr ähnlich zu *N. mirabilis* aus der Germanischen Trias. *N. haasi* ist dagegen eine relativ kleine Form, condylobasale Länge

des Schädels 13,7 cm. Die Existenz beider Formen spricht für eine dichotome Artbildung und Anpassung innerhalb des Habitats der Karbonatplattform des nördlichen Gondwanaschelfs. Die Differenzierung hat die Körpergröße sowie die osteologische Relation des Schädels betroffen und zu einer unterschiedlichen Kiefermechanik geführt, welche offenbar im Zusammenhang mit einer Nahrungsspezialisierung gestanden hat. Die kladistische Analyse der Nothosauriden mit *Germanosaurus*, *Simosaurus* und Pachypleurosauroiden als Nebengruppen weist auf paläobiogeographische Beziehungen der Fauna von Makhtesh Ramon mit dem Germanischen und Alpenen Raum hin. Das bestätigt die Hypothese einer Burgundischen Pforte, über welche das Germanische Becken mit dem südlichen Bereich der im oberen Anisium und Ladinium entstandenen Neotethys verbunden war. Die Vorkommen der Eosauropterygier von Makhtesh Ramon können als flach marine Habitate bewertet werden, wie sie für die lokalen und gesonderten Becken am Gondwanaschelf bezeichnend sind. Ihre Ausgestaltung war gesteuert von Transgressionen und Regressionen mit Auswirkungen auf die Lebensräume und die Ausbreitung und Entwicklung entsprechender Faunen.

636. Sato, T. & Storrs, G. W. (2000): An early polycotyloid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Cretaceous of Hokkaido, Japan. - *J. Paleont.*, **74** (5): 907-914, 6 Fig.; Lawrence, Ks.

Ein Teilskelett von einem Plesiosaurier mit kurzem Hals, Familie Polycotylidae wurde im oberen Cenomanium der mittleren Yezo-Group gefunden. Es liegen Wirbel, Teile von Schulter- und Beckengürtel, Rippen, Gastralia und sogar Gastrolithen vor. Mit diesem ersten Nachweis in der frühen Oberkreide in Japan ist eine Erweiterung der Diversifikation der Familie gegeben. Erste Funde stammen aus dem Aptium bis Albium in Nordamerika, die letzten gesichert bestimmbar Formen kennt man aus dem Campanium.

637. Sennikov, A. G. (2001): Discovery of a primitive sauropterygian from the Lower Triassic of the Donskaya Luka (Don Basin) and the range of Triassic marine reptiles in Russia. - *Paleontologicheskij Zh.*, **2001** (3): 76-85, 1 Fig.; Moskau (in Russ.).

Tanaisosaurus kalandadzei n.g., n.sp. wird als Vertreter der Cymatosauridae, Pistosauroida, aus der Untertrias, Olenekium, nach wenigen Extremitätenelementen beschrieben. Es ist mithin der erste Nachweis für diese Familie in Rußland und veranlaßt Verf. zu einer Betrachtung über die frühe Evolution der Sauropterygier sowie anderer mariner Reptilien aus der Trias Rußlands.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. H. HAUBOLD

Martin-Luther-Universität

Domstr. 5

D-06108 Halle/Saale

e-mail: haubold@geologie.uni-halle.de