

Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich.

A revision of the Crocodylia (Reptilia) from the Gosau-Formation (Upper Cretaceous) of Austria

von
Eric Buffetaut, Paris*

BUFFETAUT, E. 1979. Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich. — Beitr. Paläont. Österr. 6:89–105, Wien.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung, Abstract	81
Historische Einleitung	00
Geographische und stratigraphische Lage der Fundstellen	00
Systematische Beschreibung	00
<i>Doratodon carcharidens</i> (BUNZEL)	00
Alligatoridae indet.	00
Stammesgeschichtliche und biogeographische Schlußfolgerungen	00
Literatur	00
Tafeln .	00

Z u s a m m e n f a s s u n g : Reste von zwei sehr verschiedenen Krokodiliern sind in den Süßwasserablagerungen (Campan) der Gosau-Schichten Österreichs gefunden worden. *Doratodon carcharidens* (BUNZEL, 1871), ein kleiner ziphodonter Mesosuchier, der eine Mischung von primitiven (gut entwickelte Präorbitalöffnung) und spezialisierten (komprimierte Schnauze und Zähne) Merkmalen aufweist, wird der bisher nur aus dem Oberjura Chinas bekannten Familie Hsisosuchidae YOUNG & CHOW zugeschrieben. Die andere Form ist ein noch sehr unvollkommen bekannter Vertreter der Alligatoriden, der zerquetschende hintere Zähne besitzt, und der mit oberkretazischen und frühtertiären Alligatoriden aus Nordamerika und Südfrankreich verwandt ist. Wahrscheinlich gehören die von SEELEY (1881) als „*Crocodylus proavus*“ bezeichneten postkranialen Knochen (darunter procoele Wirbel) diesem Alligatoriden an, doch scheint es besser, „*Crocodylus proavus*“ als *N o m e n d u b i u m* zu betrachten.

A b s t r a c t : Remains of two very different crocodylians have been found in the freshwater deposits (Campanian) of the Gosau beds of Austria. *Doratodon carcharidens* (BUNZEL, 1871), a small ziphodont mesosuchian, which shows a mixture of primitive (well developed preorbital opening) and specialised (compressed snout and teeth) characters, is referred to the family Hsisosuchidae YOUNG and CHOW, previously known only from the Upper Jurassic of China. The other form is a still very incompletely known representative of the Alligatoridae, which possesses crushing posterior teeth, and is related to late Cretaceous and early Tertiary alligatorids from North America and Europe. The postcranial bones (including procoelous vertebrae) designated by SEELEY (1881) as „*Crocodylus proavus*“ probably belong to this alligatorid, but it seems better to consider „*Crocodylus proavus*“ as a *n o m e n d u b i u m*

Historische Einleitung

Schon 1860 beschrieb STOLICZKA einen Krokodilierrest aus den Gosau-Schichten: es handelte sich um einen kleinen isolierten Zahn, der in der Neualpe (= Neualm) im Rußbachtal, gefunden worden war. Dieser Zahn wurde von STOLICZKA nicht genau bestimmt, sondern nur als „Saurierzahn“ bezeichnet. Einige Jahre später wurden durch für E. SUESS vom Bergverwalter PAWLOWITSCH geführten Ausgrabungen viele Reptilreste in der „Neuen Welt“, bei Wiener Neustadt, entdeckt. Sie wurden dann 1871 von E. BUNZEL beschrieben. Darunter unterschied BUNZEL Krokodilier, Dinosaurier

* Dr. Eric Buffetaut, Laboratoire de Paleontologie des Vertebres, Universite Paris VI, 4 place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.

rier, Lacertilier und Chelonier. Seine Bestimmungen und Abbildungen waren doch ziemlich ungenau, und bald wurde es klar, daß eine Neubearbeitung nötig war. Diese wurde von H. G. SEELEY unternommen und 1881 veröffentlicht. SEELEY erkannte, daß die sogenannten „*Crocodili ambiguus*“ BUNZEL's in Wirklichkeit Dinosaurierreste waren. Ferner betrachtete er auch den „*Crocodylus*“ *carcharidens* BUNZEL's als einen neuen Dinosaurier, der den Gattungsnamen *Doratodon* erhielt. Für einige procöle Wirbel und andere postkraniale Knochen wurde von SEELEY die neue Art *Crocodylus proavus* errichtet.

Seitdem wurden die Reptilien der Gosau-Schichten noch einmal 1926 von F. NOPCSA untersucht; er betrachtete *Doratodon carcharidens* wieder als einen Krokodilier.

Da unsere Kenntnis der fossilen Krokodilier in den rezenten Jahren wesentliche Fortschritte gemacht hat, schien es mir interessant, die noch unvollkommen bekannten Krokodilier der Gosau-Schichten noch einmal zu erforschen. Die Reste von fossilen Reptilien aus diesen Ablagerungen befinden sich heute hauptsächlich im Institut für Paläontologie der Universität Wien (Abkürzung UWPI). Einige andere Reste sind im Wiener Naturhistorischen Museum (Abkürzung: NHM) erhalten.

Geographische und stratigraphische Lage der Fundstellen

Der von STOLICZKA (1860) beschriebene und abgebildete „Zahn eines Sauriers“ (NHM 1859 L. 6420) stammt aus dem klassischen Gebiet der Gosauschichten bei Gosau in Oberösterreich (die Stratigraphie der Gosaumulde wurde 1937 von WEIGEL beschrieben). Die Fundstelle liegt auf der Neualpe (= „Neualpe“) im Rußbachtal schon westlich der oberösterreichischen Landesgrenze im Land Salzburg.

Die anderen ehemals von BUNZEL beschriebenen Reptilreste stammen aus Muthmannsdorf in der Mulde der Neuen Welt (bei Wiener Neustadt, in Niederösterreich). PLÖCHINGER (1961) hat eine ausführliche geologische Beschreibung dieser Gosaumulde gegeben.

Diese Wirbeltierreste stammen aus Kohlenflözen, die als unter einem ziemlich gleichmäßigen Tropenklima (KÜHN 1947) abgelagerte Süßwasser- oder Ästuarsedimente gedeutet werden (THENIUS, 1974, 1977). Diese wirbeltierführenden Schichten liegen über den berühmten Gosau-Rudistenkalken. Sie sind von anderen marinen Gosau-Sedimenten (Inoceramenmergel, usw.) bedeckt. Das Alter dieser Kohlenflöze wurde erst als Turon bestimmt (SUESS, 1881), und noch 1923 wurde diese Altersbestimmung von NOPCSA angenommen. Heute werden sie doch von allen Autoren, KÜHN (1962), PLÖCHINGER (1961), THENIUS (1974, 1977), TOLLMANN (1976), dem Campan zugeschrieben.

Die Vertebratenfauna der Gosau-Schichten enthält neben Krokodilen auch Dinosaurier, Pterosaurier, Lacertilier und Schildkröten. Eine Neubearbeitung der ganzen Fauna erscheint wünschenswert (die Pterosaurier sind schon von Dr. Peter Wellnhofer, München – mündliche Mitteilung – neu untersucht worden). Diese Reptilreste bestehen aus meist recht bruchstückhaft erhaltenen isolierten Knochen und Zähnen. Deshalb ist eine genaue taxonomische Bestimmung oft nicht leicht. Die Verbindung von postcranialen Knochen mit Kiefern oder Zähnen bietet besondere Schwierigkeiten.

Systematische Beschreibung

Ordo Crocodylia GMELIN, 1788

Subordo Mesosuchia HUXLEY, 1875

Familia Hsisosuchidae YOUNG & CHOW, 1953

Genus *Doratodon* SEELEY, 1881

Doratodon carcharidens (BUNZEL, 1871)

Diagnose Bisher ist keine Diagnose von *Doratodon carcharidens* veröffentlicht worden. So scheint es nötig, hier eine für die Gattung *Doratodon* und für die Art *C. carcharidens* gültige Diagnose zu geben:

Kleiner ziphodonter Krokodilier. Unterkiefer mit ziemlich langer Symphyse, die bis zur Höhe des 8. Zahnes reicht. Die Splenialia sind an der Symphyse beteiligt, und reichen vorn bis zur Höhe des 5. Zahnes. Obere Fläche der Gegend der Symphyse deutlich konkav. Äste des Unterkiefers schmal,



Abb. 1. Die geographische Lage der Reptilfundstellen der Gosau-Schichten: 1 – Rußbachtal, in der Mulde von Gosau (Oberösterreich); 2 – Muthmannsdorf in der Mulde von Grünbach–Neue Welt.

nach hinten hoch werdend. Keine Fenestra mandibularis externa. Oberkiefer mit steiler lateraler Fläche. Gut entwickelte Präorbitalöffnung zwischen Maxillare und Lacrimale. Gaumen deutlich höher gelegen als der Alveolarrand. Eine Reihe von tiefen Gruben für die Spitzen der unteren Zähne befindet sich medial zur oberen Zahnreihe. Zähne stark seitlich komprimiert, mit fein gezähnelten Kanten und glattem Schmelze.

Material: *Doratodon carcharidens* ist der bestbelegte Krokodilier der Gosau-Schichten, weil wichtige Kieferelemente vorliegen. Es handelt sich um einen ziemlich gut erhaltenen Unterkiefer (UWPI 2349/57, Taf. 1, Fig. 1, 2, 3), und ein Fragment eines Oberkiefers (UWPI 2349/52, Taf. 2, Fig. 7, 8, 9). Auch sind im Institut für Paläontologie sieben isolierte Zähne vorhanden, die den schlecht erhaltenen, noch in den Kiefern steckenden, Zähnen ganz ähnlich sind.

Zähne (Taf. 1, Fig. 4, 5, 6, 7): Die Gestalt der Zähne von *Doratodon carcharidens* ist kennzeichnend: Sie sind spitzig, in Lateralansicht ungefähr dreieckig, seitlich stark komprimiert. Es gibt eine vordere und eine hintere Kante, die fein gezähnelte sind. Diese Zähnelung ist sehr fein: Es gibt 8 Zackungen pro Millimeter. Abgesehen von den Kanten ist der Schmelz der Zahnkronen ganz glatt. Der größte Zahn der Sammlung ist nur 11 mm lang. Bei einer kleineren, nur 7 mm langen Zahnkrone beträgt der anteroposteriore Durchmesser 4 mm, der labiolinguale 2,5 mm. Es gibt zwar zu den Zähnen von fleischfressenden Dinosauriern gewisse Ähnlichkeiten, durch die SEELEY getäuscht wurde (Zähnelung, Kompression ..), einige Merkmale erlauben jedoch eine Unterscheidung zwischen den Zähnen von *D. carcharidens* und denen von Carnosauriern, wie z. B. „*Megalosaurus*“ *pannonicus*, der auch in den Gosau-Schichten vorkommt (und wahrscheinlich nicht wirklich zur Gattung *Megalosaurus* gehört): der Querschnitt der Zähne von *D. carcharidens* ist oval, derjenige von „*M.*“ *pannonicus* dagegen „tropfenförmig“. Auch reicht die Zähnelung der vorderen Kante bei *Doratodon* fast bis zur Basis der Krone, was bei „*M.*“ *pannonicus* nicht der Fall ist. Außerdem sind die Zähne von *D. carcharidens* ein wenig nach innen und hinten gekrümmt; bei „*Megalosaurus*“ *pannonicus* ist es nicht so. Also gibt es keinen Zweifel, daß die hier beschriebenen Zähne nicht einem Dinosaurier wie „*Megalosaurus*“ *pannonicus* angehören, sondern einem ziphodonten (d. h., mit seitlich komprimierten und gezähnelten Zähnen) Krokodilier zugeschrieben werden können.

Unterkiefer (Taf. 1, Fig. 1, 2, 3): Der Unterkiefer von *Doratodon carcharidens* ist durch einen ziemlich gut erhaltenen Fund (UWPI 2349/57), der als Holotypus der Art gelten muß (siehe BUNZEL,

1871), repräsentiert. Die beiden Äste sind jedoch hinten zerbrochen, sodaß der Bereich des Gelenkes unbekannt bleibt; der rechte Ast (Länge: 162 mm) ist besser erhalten als der linke. Vorn ist der Unterkiefer recht schlank und niedrig, er wird aber nach hinten höher, sodaß der hintere Teil des rechten Astes in der Lateralansicht sehr hoch ist.

Die rechte Zahnreihe ist vollkommen, doch sind die Alveolen nicht immer gut erhalten, so daß ihre Zahl nicht ganz sicher ist. Höchstwahrscheinlich gab es 20 Zähne im Dentale. Die Länge der rechten Zahnreihe beträgt 85 mm. Die Zähne selbst sind schlecht erhalten: alle sind zerbrochen. Es kann beobachtet werden, daß die Alveolen dicht aneinander gedrängt sind. Die vier hintersten Alveolen sind zusammengeschmolzen, und bilden daher eine Rinne. Die Durchmesser der Alveolen können nicht genau gemessen werden; ihre Größenverhältnisse können jedoch wie folgt dargestellt werden:

$$1 > 2 > 3 < 4 = 5 > 6 = 7 = 8 < 9 < 10 = 11 < 12 = 13 > 14 = 15 = 16 = 17 = 18 = 19 = 20$$

Der vierte und fünfte Zahn waren die größten Zähne der unteren Zahnreihe. Auf gleicher Höhe mit diesen Zähnen ist die Symphyse etwas erweitert. Diese Unterkiefersymphyse ist ziemlich lang, sie reicht nach hinten bis zum 8. Zahn. Die Splenialia sind daran beteiligt, und ihre vordere Spitze reicht an der Dorsalseite bis zum 5. Zahn. Die Gegend der Unterkiefersymphyse ist medial deutlich konkav nach oben verlängert, die Alveolarränder sind dort besonders erhöht: sie bilden eine steile „Wand“, die über den niedrigen zentralen Teil ragt. Medial zu dieser Wand befindet sich eine Reihe von Foramina für Blutgefäße.

Die hinteren Teile der Unterkieferäste sind schmal, aber verhältnismäßig hoch. Zum Beispiel beträgt die Höhe beim 10. Alveolus 11 mm, während die ventrale Breite 10 mm beträgt. Außerdem nimmt die Breite des Astes nach unten zu. In der Gegend unmittelbar hinter der Symphyse bilden die Lateral- und Ventralflächen des Astes einen deutlichen Winkel, der fast eine Kante bildet. Die Lateralseite des Mandibels trägt kurze unregelmäßige Längsfurchen; außerdem gibt es auch da eine Reihe von markanten Gruben, welche die untere Grenze einer undeutlichen Vertiefung des dorsalen Teiles der Lateralfläche des Dentale bildet. Diese Vertiefung entspricht wahrscheinlich der Gegend, wo die oberen Zähne bei Schließung der Kiefer lagen.

Der Ventralrand des hinteren Teiles der Unterkieferäste ist in der ganzen zahntragenden Gegend gerade. Dagegen ist der Dorsalrand ein wenig wellenförmig, mit einer deutlichen Konkavität auf gleicher Höhe mit den großen vierten und fünften Zähnen, und weiter nach hinten mit einer Einbuchtung, die wieder von einer Konvexität gefolgt ist. Noch weiter nach hinten ragt der Dorsalrand unregelmäßig empor. Da wird der Ast sehr hoch (30 mm) und dorsal sehr schmal. Er wird in dieser Gegend meist vom Angulare und vom Supraangulare gebildet, mit einer vorderen Teilnahme des Dentale. Ein Coronoid ist dorsal sichtbar, an der Grenze zwischen dem Dentale und dem Supraangulare. Es gibt keine Fenestra mandibularis externa. Das Angulare trägt eine Skulptur, die vom ventralen Winkel ausstrahlt.

Die Zähne des Unterkiefers UWPI 2349/57 sind, wie oben erwähnt, meist zerbrochen und schlecht erhalten. Nach BUNZEL (1871) gab es noch einen Zahn, der den oben beschriebenen isolierten Zähnen sehr ähnlich war, im zehnten rechten Alveolus; leider ist er nun weggebrochen. Die Zähne waren seitlich stark komprimiert. Im zwölften rechten Alveolus befindet sich noch ein ausbrechender Zahn, der stark lateral abgeplattet ist, aber einen in Lateralansicht abgerundeten Apex besitzt.

Die Äste des Unterkiefers bilden miteinander einen ziemlich spitzen Winkel (ungefähr 35°). Anscheinend war die Schnauze vorn verhältnismäßig schmal und wurde nach hinten allmählich breiter.

Oberkiefer: (Taf. 2, Fig. 7, 8, 9): Ein Fragment eines kleinen rechten Oberkiefers (UWPI 2349/52) liegt vor. Es handelt sich um die präorbitale Gegend vom hinteren Teile des Maxillare und dem Lacrimale gebildet. Nach der Größe der Zähne gehörte dieser Oberkiefer einem Tier an, das ebenso groß war wie das Individuum, das den Oberkiefer UWPI 2349/57 besaß. Vielleicht gehören die beiden Stücke dem gleichen Individuum an.

Ein wichtiges Merkmal dieses Oberkiefers ist, daß die laterale Fläche des Maxillare sehr hoch und steil ist; sie ist auch fast eben, mit einer schwachen Skulptur von unregelmäßigen Gruben. Der Gaumen ist sehr unvollkommen erhalten, es ist nur der Ansatz einer Platte überliefert, die fast senkrecht zur lateralen Fläche des Maxillare ist. Nach hinten erhebt sich allmählich der Gaumen.

Das Relief der Alveolargegend nimmt im Vergleich zum Gaumen nach vorn zu; so bildet sich eine sogenannte „Alveolarwand“. Medial dieser Wand ist eine Reihe von tiefen, ovalen Gruben (Länge: 3–4 mm) eingesenkt, in welche bei der Okklusion die Spitzen der Unterkieferzähne einrasten.

Im Oberkieferfragment sind 8 Alveolen sichtbar, die zerbrochene Zähne enthalten. Die Größe dieser Zähne ist recht variabel; der größte sichtbare Zahn (der vorderste) hat einen anteroposterioren Durchmesser von 6 mm und einen mediolateralen Durchmesser von 3,5 mm. Die Zähne werden nach hinten immer mehr seitlich komprimiert. Auf einem der Zähne sind noch gezähnelte Kanten sichtbar.

Wenn der Gaumen waagrecht gestellt wird, zeigt der Alveolarrand einen wellenförmigen Verlauf. In Ventralansicht ist hinten der anterolaterale Rand der rechten Gaumenlücke sichtbar.

Das noch vorhandene Stück des Lacrimale bildet einen Teil des vorderen Randes der Augenhöhle. Weiter nach vorn zeigt das Lacrimale eine dreieckige Spitze, die hier abgebrochen ist. Es bildet auch den hinteren Rand einer Präorbitalöffnung, deren ventrale Grenze vom Maxillare gebildet wird. Der Ventralrand dieser Öffnung ist deutlich abgerundet. Im Lacrimale ist die Präorbitalöffnung als Ausgang einer Rinne, die auf der lateralen Fläche der Grenze zwischen dem Lacrimale und dem Maxillare zu folgen scheint, sichtbar. Nach vorn wird es unmöglich, dem Umriß der Präorbitalöffnung zu folgen, weil das Maxillare da gebrochen ist. Die Länge der Öffnung betrug mindestens 6 mm (= Länge des abgerundeten, vom Maxillare gebildeten Ventralrandes). Die Präorbitalöffnung war wahrscheinlich nicht viel länger. Die Höhe der Öffnung kann nicht genau bestimmt werden.

Der anterodorsale Rand des Fragments scheint der Naht zwischen dem Maxillare und dem Nasale zu entsprechen. Da beträgt die Höhe des Maxillare 82 mm.

In der Medialansicht wird der Nasalgang sichtbar; seine Höhe scheint nach vorn abzunehmen.

? *P a r i e t a l e* (Taf. 3, Fig. 6): Vielleicht gehört auch zum *Doratodon carcharidens* ein unvollkommenes Parietale (UWPI 2349/54), dessen hinterer Teil fehlt. Nach der Form dieses Knochens zu schließen waren die supratemporalen Fenster verhältnismäßig klein und der Raum zwischen den Fenstern breit. Dieser Raum zeigt eine Skulptur, die an die der Kiefer erinnert. Der vordere Rand der Fenster wurde anscheinend vom Frontale gebildet.

S y s t e m a t i s c h e S t e l l u n g: Die Art *Crocodylus carcharidens* wurde von BUNZEL (1871) nur für den oben beschriebenen Unterkiefer errichtet. Merkwürdigerweise blieben die Ähnlichkeiten zwischen der Bezahnung dieses Unterkiefers und den Zähnen des Oberkieferfragments UWPI 2349/52 von BUNZEL unbeachtet, sodaß der Oberkiefer als *Crocodylus* sp. bezeichnet wurde. Natürlich ist die Zuschreibung zur Gattung *Crocodylus* unhaltbar: die Besonderheiten der Bezahnung, die Anwesenheit einer Präorbitalöffnung, und die Gestalt des Oberkiefers zeigen, daß es sich um eine eigentümliche, zugleich primitive und spezialisierte Gattung der Krokodile handelt.

Eine neue Gattung, *Doratodon*, wurde dann richtigerweise für die beiden Kiefer mit komprimierten Zähnen von SEELEY (1881) begründet. Doch waren die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Gattung für SEELEY noch zweifelhaft; er schrieb (1881 a, S. 671): „But whether its affinities are stronger with Crocodiles or with Dinosaurs is a matter far from easy to determine“. Demnach betrachtete er (1881 b) *Doratodon carcharidens* als „probably Dinosaurian“ *Doratodon* wurde dann von einigen späteren Autoren (wie z. B. ZITTEL, 1890) als Dinosaurier betrachtet. Die Krokodilier-Natur dieser Gattung ist jedoch unzweifelhaft; der Bau und die Gestalt des Unterkiefers sind ganz krokodilhaft.

Das wurde von NOPCSA 1926 erkannt: er fand die Argumente SEELEYS für die Dinosaurier-Natur von *Doratodon* nicht stichhaltig und erklärte es als einen kurzschneuzigen Krokodilier, der „offenbar in die Nähe von *Nothosuchus* (*sic*) gehört“ (1926, S. 521). Die Ähnlichkeiten mit dem südamerikanischen oberkretazischen *Notosuchus* bestehen aber nur im Besitz einer Präorbitalöffnung. Die Schnauze von *Notosuchus* ist viel kürzer als diejenige von *Doratodon*, auch die Gestalt der Zähne ist verschieden.

1934 betrachtete MOOK *Doratodon* als einen Vertreter der Goniopholididae. Es gibt aber keinen Grund für diese Annahme: die Goniopholididae haben breite niedrige Schnauzen, eine extrem rückgebildete Präorbitalöffnung, und „normale“ Zähne mit einem kreisrunden Querschnitt. Doch wurde

die Betrachtungsweise MOOKs von manchen anderen Autoren wieder angenommen (KÄLIN, 1955; VON HUENE, 1956; STEEL, 1973).

Die Ähnlichkeiten von *Doratodon carcharidens* zu anderen Krokodiliern mit komprimierten, gezähnelten Zähnen wurden erst 1968 von KUHN erkannt, der die Möglichkeit einer Zuordnung zu den Sebecosuchiern erwähnte, doch *Doratodon* noch unter die Goniopholididae einreichte. Diese „ziphodonten“ Formen bilden jedoch keine einheitliche Gruppe. Komprimierte Zähne mit gezähnelten Kanten sind in verschiedenen Stämmen der Ordnung Crocodylia unabhängig voneinander erworben worden. Man findet sie bei Mesosuchiern (Hsisosuchidae, Baurusuchidae, Sebecidae) und bei Eusuchiern (Pristichampsinae). Daß *Doratodon carcharidens* nicht zu den Pristichampsinae (die höchstwahrscheinlich eine Unterfamilie der Crocodylidae bilden) gehört, wird durch die Anwesenheit einer Präorbitalöffnung gezeigt, weil diese Bildung ein primitives Merkmal ist, das in allen Eusuchiern verschwunden ist. Auch sind die Zähne der Pristichampsinen meist nicht so stark seitlich abgeplattet wie bei *Doratodon*.

Auch bei den Baurusuchiden und den Sebeciden ist die Präorbitalöffnung unbekannt. Nur in der schlecht bekannten Form *Bergisuchus dietrichbergi* KUHN, 1968, aus dem Lutet von Messel (BRD), wurde von BERG (1966) eine Präorbitalöffnung beschrieben. Die Gestalt und die Lage (ganz im Maxillare) dieser Öffnung sind aber für eine wirkliche, derjenigen der anderen Archosauria homologe Präorbitalöffnung ziemlich seltsam. Meines Erachtens könnte es sich um eine zufällige, vielleicht pathologische Bildung handeln. In den Familien Baurusuchidae und Sebecidae ist auch eine verhältnismäßig große Fenestra mandibularis externa vorhanden, die bei *Doratodon* ganz fehlt. Das weist auf unterschiedliche Verhältnisse der Unterkiefermuskulatur hin. Bei den Baurusuchiden ist auch die Differenzierung des Gebisses bedeutend größer als bei *Doratodon*. So erscheint *Doratodon carcharidens* als gleichzeitig primitiver und in anderer Richtung spezialisiert als die Vertreter dieser beiden Familien von ziphodonten Krokodiliern.

Es gibt aber große Ähnlichkeiten zwischen *Doratodon carcharidens* und *Hsisosuchus chungkingensis* YOUNG & CHOW, 1953, aus dem Oberjura von Szechuan (China). Von diesem Tier sind ein Schädel mit Unterkiefer und einige Hautplatten, von YOUNG und CHOW (1953 a, 1953 b) beschrieben, bekannt. Wie *Doratodon carcharidens* hat auch *Hsisosuchus chungkingensis* seitlich komprimierte gezähnelte Zähne. Die Gestalt der von YOUNG und CHOW abgebildeten Zähne ist derjenigen von *Doratodon* sehr ähnlich. Auch in *Hsisosuchus* sind die hinteren Zähne relativ klein und abgerundet. Der ziemlich schlanke, in Lateralansicht nach hinten erhöhte Unterkiefer von *H. chungkingensis* ähnelt der Mandibel von *D. carcharidens*. In beiden Fällen gibt es keine Fenestra mandibularis externa, und die Splenialia nehmen an die Symphyse teil. In *Hsisosuchus* wie in *Doratodon* lag bei Kieferschluß die untere Zahnreihe medial zu der oberen. Die größte Ähnlichkeit am Oberkiefer ist die Anwesenheit einer gut entwickelten Präorbitalöffnung, die bei *Hsisosuchus chungkingensis* oval und groß ist, und zwischen Maxillare und Lacrimale liegt. Die Skulptur der Knochen von *Hsisosuchus* ist derjenigen von *Doratodon* sehr ähnlich.

Natürlich gibt es auch Unterschiede. Bei *Hsisosuchus chungkingensis* ist die Unterkiefersymphyse deutlich länger als bei *Doratodon carcharidens*, obwohl die allgemeine Gestalt dieser Gegend ziemlich ähnlich ist. Auch gibt es nach YOUNG und CHOW (1953 b) im Maxillare ventral zur Präorbitalöffnung eine tiefe Grube, die bei *Doratodon* nicht vorkommt. Diese Grube erinnert an eine ähnliche Bildung, an der gleichen Stelle, bei den Goniopholididen und könnte auf Beziehungen zwischen dieser Familie und den Hsisosuchidae (die von YOUNG & CHOW 1953 für *Hsisosuchus* errichtete Familie) hinweisen. Die Bildung des Gaumens bei *H. chungkingensis* ist nach YOUNG & CHOW sehr eigentümlich, weil es anscheinend keine Lücke zwischen Palatinum, Pterygoideum, Ectopterygoideum und Maxillare gibt. Dieser Gaumentyp ist bei einem Krokodilier sehr auffallend und wurde von YOUNG und CHOW nicht ganz klar abgebildet. In *Doratodon carcharidens* gibt es, wie oben erwähnt, am Maxillare gewisse Andeutungen einer Gaumenlücke. Der Gaumen von *Hsisosuchus*, wie er von YOUNG und CHOW beschrieben worden ist, ist jedoch so seltsam, daß eine Neubearbeitung dieses Tieres wünschenswert erscheint. Wie dem auch sei, der Zeitabstand zwischen dem oberjurassischen *Hsisosuchus* und dem oberkretazischen *Doratodon* ist ausreichend, um die ziemlich weitgehenden

morphologischen Abweichungen zu erklären. Im allgemeinen scheint *Hsisosuchus* etwas primitiver als *Doratodon* zu sein. Zweifellos sind die beiden nicht congenerisch, es scheint mir aber begründet, *Doratodon carcharidens* den Hsisosuchiden zuzuordnen. Die hier vorgeführte Rekonstruktion des Kopfes dieses Tieres ist auf diese Annahme begründet (Abb. 2). Wenn diese Zuordnung berechtigt ist, erweist sich dann die österreichische Form als der späteste bisher bekannte sichere Vertreter der Familie Hsisosuchidae.

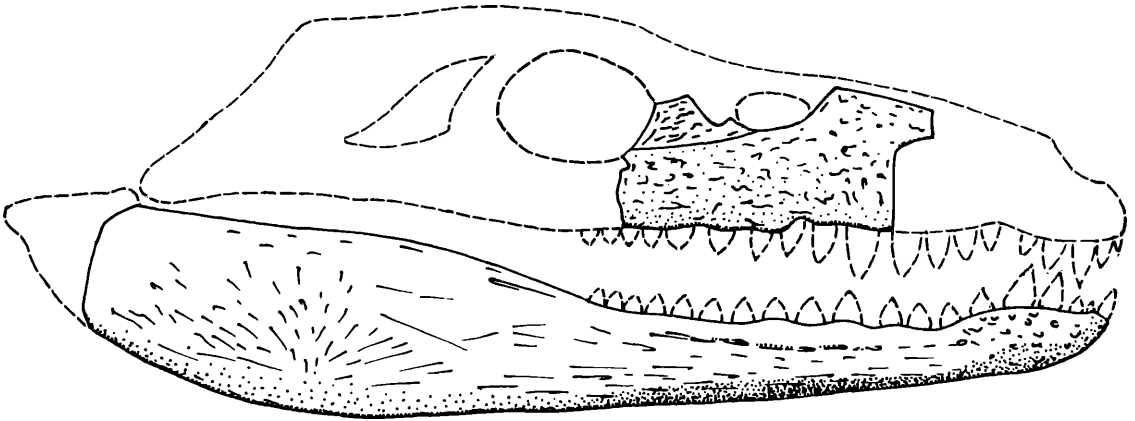


Abb. 2. Hypothetische Rekonstruktion des Schädels und des Unterkiefers von *Doratodon carcharidens* (BUNZEL), einem ziphodonten Krokodilier aus den Gosau-Schichten, nach dem Unterkiefer UWPI 2349/57 (Holotypus) und dem Oberkieferfragment UWPI 2349/52. Lateralansicht, x 3/4.

Subordo Eusuchia
Familia Alligatoridae
Alligatoridae indet.

M a t e r i a l: Procöle Wirbel, die die Anwesenheit von Eusuchiern in den Gosau-Schichten andeuten, sind im Institut für Paläontologie der Universität Wien durch elf Exemplare (2 Cervical-, 7 Truncal-, 1 Sacral-, und 1 Caudalwirbel) vertreten. Im Naturhistorischen Museum Wien befindet sich ein Rumpfwirbel (Nr. 1865-XXXIV-6). Alle stammen aus der Neuen Welt. Dazu kommen ein Unterkieferstück (UWPI 2349/51) und einige isolierte Zähne, die im Institut für Paläontologie aufbewahrt werden. Der von STOLICZKA (1860) beschriebene Zahn aus der Mulde von Gosau (NHM 1859-L-6420) gehört auch zu dieser Gruppe. Letztlich können auch einige Röhrenknochen (Femur, Tibia, Fibula, Ulna, Radius) aus Muthmannsdorf (heute am Institut für Paläontologie) zu den Eusuchiern gerechnet werden.

W i r b e l Sie wurden erst von BUNZEL (1871) als „*Crocodilus* sp.“ bezeichnet. SEELEY (1881 a) gab dann eine ausführliche Darstellung, sodaß es nicht nötig ist, sie noch einmal im einzelnen zu beschreiben. Die Halswirbel (Taf. 3, Fig. 2) tragen eine starke Hypapophyse, die sich über den größten Teil der ventralen Seite erstreckt. Der Neuralbogen ist ziemlich kräftig. In der Frontalansicht ist die Gestalt des Zentrums fast dreieckig. Die Gelenkflächen der Zygapophysen sind groß und schräggestellt.

Die Rumpfwirbel (Taf. 3, Fig. 3, 4) stammen aus dem hinteren Teil des Rumpfes. Die Zentra sind ventral abgerundet oder ein wenig abgeplattet. Die Neuralbogen sind niedrig. Die Gelenkflächen der Zygapophysen sind auch hier groß und schräg.

Der Sacralwirbel trägt sehr kräftige Sacralrippen.

Der Schwanzwirbel (Taf. 3, Fig. 5) ist niedrig und langgestreckt; er scheint daher zu einem ziemlich posterioren Teile des Schwanzes zu gehören. Am posteroventralen Ende des Wirbelkörpers gibt es zwei Gelenkflächen für Hämipophysen.

Diese Wirbel sind denjenigen eines modernen Krokodiliers sehr ähnlich. SEELEY hat jedoch auf einige kleine Unterschiede aufmerksam gemacht; nach diesem Autor ist die bedeutendste dieser Ab-

weichungen die Anwesenheit eines „Pfeilers“, der die Querfortsätze in der Lendengegend „stützt“ (SEELEY, 1881 a).

Röhrenknochen: Sie wurden schon von SEELEY (1881 a) sehr ausführlich beschrieben; für Einzelheiten verweise ich auf diese ausgezeichnete Beschreibung. Auch diese Knochen sind denjenigen von modernen Eusuchiern ziemlich ähnlich.

Das Problem von „*Crocodylus proavus*“ Die procölen Wirbel zeigen, daß ein Eusuchier aus den Gosau-Schichten vorliegt und wahrscheinlich gehören die Röhrenknochen zu demselben Tier. SEELEY (1881 a) hat es als *Crocodylus proavus* bezeichnet. Es scheint mir jedoch schwierig, ein Taxon auf solche Reste zu errichten, weil die Unterschiede im postcranialen Skelett der Eusuchier nicht gut bekannt sind und wahrscheinlich von geringer Bedeutung sind. Nach SEELEY selbst (1881 a, S. 693), „that this species can remain in the genus *Crocodylus* is improbable; but at present I see no grounds on which to separate it“. Meines Erachtens gehören diese Reste höchstwahrscheinlich nicht zur Gattung *Crocodylus*, und es würde besser sein, „*C. proavus*“ als **Nomen dubium** zu betrachten, da postcraniale Knochen von Eusuchiern für systematisch gültige Vergleiche nicht gut geeignet scheinen. Für eine genauere Bestimmung der Eusuchier der Gosau-Schichten sind die oben erwähnten Zähne und das Unterkieferfragment viel aussagekräftiger.

Zähne (Taf. 2, Fig. 3, 4, 5, 6) Es gibt im Institut für Paläontologie mehrere kleine isolierte Krokodilierzähne, die sicher nicht zu *Doratodon* gehören. Ihr Querschnitt ist kreisrund oder nur ein wenig komprimiert. Ihre Gestalt ist variabel: einige sind zwiebelförmig, mit einer dicken Basis der Krone und einem verjüngten Apex; andere sind in der Lateralansicht mehr herzförmig (wahrscheinlich steckten diese weiter hinten im Kiefer). Oft ist die Krone ein wenig nach innen gekrümmt. Der Schmelz ist mit vielen feinen Runzeln bedeckt, die sehr deutlich, aber unregelmäßig sind. Es gibt sehr gut ausgebildete vordere und hintere Kanten, die auch von der Runzelung bedeckt sind. Auch der von STOLICZKA beschriebene und abgebildete (1860) Zahn (NHM 1859-L-6420) aus der Neualpe im Rußbachtal gehört diesem Typ an. Im Institut für Paläontologie befinden sich noch zwei kleine Zähne, die höchstwahrscheinlich dem distalen Bereich des Gebisses derselben Form entsprechen. In Lateralansicht ist die Krone ganz abgerundet. Zudem zeigt der Apex eine flache Abnutzungsfläche. Der Querschnitt ist oval. Es gibt eine sagittale Kante und die Seiten der Krone sind mit Runzeln bedeckt. So scheint es mir klar, daß hier ein kleiner Krokodilier vorliegt, der ein differenziertes, am hinteren Teile der Kiefer mit abgerundeten zerquetschenden Zähnen versehenes Gebiß besaß. Solche tribodonte (d. h., mit zerquetschendem Gebiß) Formen sind in verschiedenen Gruppen von Krokodiliern bekannt; der moderne afrikanische Crocodylide *Osteolaemus*, verschiedene Alligatoriden des Alttertiärs (*Allognathosuchus*) und der oberen Kreide (*Albertochampsa*, *Brachychampsa*), und eine Familie von Mesosuchiern der unteren Kreide, die Bernissartidae, zeigen diesen eigentümlichen Typ von hinteren Zähnen. Die oben erwähnten Zähne aus den Gosau-Schichten haben mit denjenigen der tribodonten Alligatoriden große Ähnlichkeiten.

Unterkiefer (Taf. 2, Fig. 1, 2; Abb. 3) Es handelt sich um das vordere Ende eines kleinen rechten Dentale (UWPI 2349/51), das von SEELEY (1881 a) kurz beschrieben wurde. Die Gegend der Symphyse ist hier sehr niedrig und bildet dorsal eine ebene Fläche, die vorn zugespitzt ist. Weiter nach hinten wird in der Lateralansicht das Dentale erst nach oben konkav, dann ein wenig konvex, und nochmals konkav. Dann wird der Unterkieferast allmählich höher (bis zu 9 mm), ohne wie bei *Doratodon* sehr hoch und steil zu werden. Die ventrolaterale Seite des Kiefers ist regelmäßig konvex – ohne die für *Doratodon* typische Kante. Dieser Teil des Dentale ist mit feinen, kurzen und unregelmäßigen Furchen bedeckt. Die Alveolen sind leider schlecht erhalten und nur im vordersten Teile des Kiefers sichtbar. Die Zähne sind ausgefallen. Die Alveolen sind kreisrund und die Alveolarreihe bildet keine „Wand“ in der Gegend der Symphyse. Sechs Alveolen sind sichtbar: die erste ist ziemlich groß (Durchmesser ungefähr 2 mm), die zweite ist kleiner (1,5 mm), die dritte gleicht der ersten, die vierte liegt nahe der dritten und ist groß (mindestens 2 mm). Weiter nach hinten sind noch zwei kleinere Alveolen (Durchmesser 1 und 1,5 mm) erhalten. Die Symphyse des Dentale reicht nach hinten bis zum sechsten Zahne. Nach der nicht gut erhaltenen Nahtgegend zu schließen, waren wahrscheinlich die Splenialia an der Symphyse beteiligt.

Es ist ganz unmöglich, mit SEELEY (1881 a) dieses Unterkieferfragment der Gattung *Doratodon* zuzuschreiben. Die Alveolen sind ganz anders gestaltet und die Alveolarränder bilden keine „Wand“ am vorderen Teile des Kiefers, um nur die wichtigsten Unterschiede zu nennen. Offensichtlich handelt es sich um einen mehr „klassischen“ Krokodiliertyp. Es gibt große Ähnlichkeiten zu den leider nicht sehr gut bekannten Unterkiefern der primitiven Alligatoriden der Oberkreide und des Alttertiärs, wie ein Vergleich mit Vertretern der Gattung *Allognathosuchus* aus dem Eozän Nordamerikas und Europas zeigte. Deshalb scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß dieses Kieferstück zu den oben beschriebenen Zähnen gehört, und daß diese Fossilien das Vorkommen eines kleinen tribodonten Alligatoriden in den Gosau-Schichten verraten. Diese Reste sind aber zu dürftig, um eine genauere Bestimmung zu ermöglichen, deshalb werden sie hier als „Alligatoridae indet.“ bezeichnet.

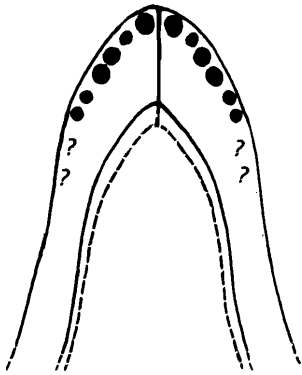


Abb. 3. Versuch einer Rekonstruktion des vorderen Teiles des Unterkiefers eines kleinen Vertreters der Alligatoridae aus den Gosau-Schichten, nach dem rechten Dentale UWPI 2349/51. Dorsalan-sicht, x 1. Die Zahl und die Größe der hinteren Zähne sind unbekannt (daher die Fragezeichen).

Biogeographische und phylogenetische Schlußfolgerungen

Obwohl die Bestimmungen und die Vergleiche durch die Unvollständigkeit des Materiales erschwert werden, sind die Krokodilier der Gosau-Schichten wichtig und interessant, weil oberkretazische Vertreter dieser Ordnung der Reptilien in Europa verhältnismäßig selten und unvollkommen bekannt sind. Abgesehen von einigen dürftigen Funden aus dem Cenoman von Portugal (BUFFETAUT & LAUVERJAT, 1978), handelt es sich meist um Reste aus dem Campan und dem Maastricht Südfrankreichs (MATHERON, 1869), ferner aus dem Maastricht von Siebenbürgen (NOPCSA, 1915, 1928), Maastricht (KOKEN, 1888) und Schweden (PERSSON, 1960). Nur die Funde aus Maastricht und Schweden sind ausführlich beschrieben worden; es handelt sich aber um litorale langschnauzige Eusuchia, die keine enge Beziehung mit den hier erwähnten österreichischen Formen aufweisen.

Das Vorkommen eines Vertreters der Alligatoridae in den Gosau-Schichten ist interessant, weil der älteste bisher bekannte Alligatoride, *Albertochampsia langstoni* (auch eine tribodonte Form), von ERICKSON (1972) aus dem Campan (Oldman-Formation) des westlichen Kanada beschrieben worden ist. So ergibt sich nun, daß auch in Europa die Familie im Campan schon vorkam. Biogeographische Beziehungen zwischen Nordamerika und Europa werden damit angedeutet. Die beiden Kontinente waren noch in der Oberkreide in der Gegend des nordatlantischen Ozeans nicht getrennt, doch bildete das Meer, das in Nord-Süd-Richtung zwischen dem östlichen Teil des nordamerikanischen Kontinentes und der Gegend der Rocky Mountains sich erstreckte, eine partielle Schranke, die den faunistischen Austausch erschwerte (COLBERT, 1973). Beziehungen zwischen Europa und dem westlichen Teile Nordamerikas über Asien sind auch denkbar, doch bestand damals ein Meeresarm zwischen Europa und Asien (Turgai-Meer), und die reichen Fundstellen oberkretazischer Wirbeltiere in der Mongolei haben noch keine eindeutigen Reste von Alligatoriden geliefert. So scheint ein nordatlantischer Wanderweg, insbesondere für schwimmende Formen wie die Alligatoriden, wahrscheinlicher.

Über den Ursprungsort der Alligatoriden läßt sich nicht viel sagen, da die ältesten bekannten Vertreter dieser Familie, aus dem Campan, schon auf ein großes Gebiet, in Nordamerika und Europa, ver-

breitet waren. Es kann jedoch als fast sicher gelten, daß die Alligatoriden irgendwo in Laurasien ihren Ursprung hatten.

Auch kann hier erwähnt werden, daß die typischen abgerundeten Zähne von tribodonten Alligatoriden in verschiedenen Fundorten der obersten Kreide Südfrankreichs vorkommen (BUFFETAUT, in Vorbereitung).

Die Bedeutung von *Doratodon carcharidens* ist ein wenig schwieriger zu fassen. Wenn es sich wirklich, wie ich glaube, um einen Vertreter der Hsisosuchiden handelt, so wird die geographische und zeitliche Verbreitung dieser eigentümlichen Familie bedeutend erweitert. *Hsisosuchus chungkingensis* und *Doratodon carcharidens* sind aber noch zu unvollkommen bekannt, um sichere Informationen über die Stammesgeschichte der Familie zu liefern. Auch bleibt die zeitliche Lücke zwischen den beiden Arten sehr groß. Allerdings kann *Doratodon* als altertümliches Element in der Krokodilierfauna des Campans Österreichs gedeutet werden. Die Hsisosuchidae wurden erst von YOUNG und CHOW (1953) als Vertreter der primitiven Unterordnung Protosuchia interpretiert; später wurden sie meist als Mesosuchier betrachtet (KUHN, 1968; STEEL, 1973). Auf jeden Fall zeigen sie eine merkwürdige Mischung von altertümlichen (große Präorbitalöffnung, ? Bau des Gaumens) und spezialisierten (Gebiß, Gestalt der Schnauze) Merkmalen. *Hsisosuchus* wurde von LANGSTON (1956) als mögliche Ahnenform der oberkretazischen und tertiären Sebecosuchia betrachtet, eine Annahme die die Zustimmung BERGs (1966) fand. Meines Erachtens müssen vielmehr die hauptsächlich südamerikanischen Sebecosuchier aus kleinen terrestrischen Krokodilier der Kreide Südamerikas, den Notosuchia (im Sinne GASPARINI, 1971), abgeleitet werden. Auch mit den tertiären ziphodonten Eusuchiern, den Pristichampsinen, haben die Hsisosuchidae höchstwahrscheinlich nichts zu tun. Obwohl sie noch mehrere primitive Merkmale zeigen, scheinen sie in anderen (insbesondere in der Kompression aller Zähne, die bei primitiven Sebecosuchiern und Pristichampsinen noch nicht so fortgeschritten ist) zu spezialisiert, um als mögliche Ahnenformen anderer ziphodonter Krokodilier betrachtet werden zu können. Im heutigen Stand unserer Kenntnis bleiben die Hsisosuchidae eine sehr isolierte und ungenügend bekannte Familie.

Es ist biogeographisch hier nennenswert, daß ich in der Budapester Sammlung einige kleine komprimierte und gezähnelte Zähne aus dem Maastricht Siebenbürgens gefunden habe, die denjenigen von *Doratodon carcharidens* sehr ähneln. Vielleicht gehören sie auch einem Vertreter der Hsisosuchiden an. Auch im Maastricht der westlichen Vereinigten Staaten (Lance Formation) sind von SAHNI (1972) kleine Zähne von ziphodonten Krokodiliern beschrieben worden. Sie wurden zu den Sebecosuchiern zugeschrieben, sie könnten aber vielleicht Beziehungen mit *Doratodon* haben. Vollständigeres nordamerikanisches Material ist nötig, um diese Frage zu beantworten. Zur Zeit erscheinen also die Hsisosuchidae als eine eurasiatische Gruppe von ziphodonten Krokodiliern, die wahrscheinlich das Leben von kleinen Raubtieren führten.

Die Krokodilierfauna der Gosau-Schichten Österreichs erscheint daher aus zwei sehr verschiedenen Elementen zusammengesetzt. Es muß aber zugegeben werden, daß das hier gewonnene Bild der oberkretazischen Krokodilier Europas unvollkommen ist, wie die zeitgenössischen oder ein wenig jüngeren aber noch unzureichend bearbeiteten Funde aus Frankreich und Siebenbürgen zeigen.

Danksagung

Den folgenden Wiener Kollegen bin ich für ihre freundliche Hilfe während meines Aufenthaltes in Wien besonders dankbar: Herrn Doz. Dr. Gernot RABEDER und Herrn Doz. Dr. Norbert VAVRA (Institut für Paläontologie der Universität), Herrn Dr. Ortwin SCHULTZ und Herrn Dr. Friedrich RÖGL (Naturhistorisches Museum Wien). Auch möchte ich hier Herrn Prof. Dr. Helmut ZAPFE (Institut für Paläontologie) für wichtige Informationen über die Wiener Sammlungen danken. Meine Reise und mein Aufenthalt in Wien wurden durch die RCP 292 des CNRS (unter Leitung von Yves COPPENS) ermöglicht.

Die Fotografien wurden von Herrn Charles REICHEL im Institut für Paläontologie der Universität Wien angefertigt.

Literatur

- BERG, D. E. 1966. Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus* ? aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. — Abh. Hess. Landesamt. Bodenforsch. 52:1–105, Wiesbaden.
- BUFFETAUT, E. & LAUVERJAT, J. 1978. Un Crocodilien d'un type particulier dans le Cénomaniens de Nazaré (Portugal). — C. R. séanc. Soc. Géol. France, 2: 79–82, Paris.
- BUNZEL, E. 1871. Die Reptilfauna der Gosau-Formation in der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt. — Abh. k.k. geol. Reichsanst. 5, 1:1–18, Wien.
- COLBERT, E. H. 1974. Wandering lands and animals. 325 S. Hutchinson, London.
- ERICKSON, B. R. 1972. *Albertochampsia langstoni*, gen. et sp. nov., a new alligator from the Cretaceous of Alberta. — Scient. Publ. Sci. Mus. Minnesota, n. s., 2, 1: 1–13, Saint Paul.
- GASPARI, Z. B. de. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). — Ameghiniana, 8, 2: 83–103, Buenos Aires.
- HUENE, F. von. 1956. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. 716 S., G. Fischer, Jena.
- KÁLIN, J. 1955. Crocodylia. In "Traité de Paléontologie", 5:695–784, Masson, Paris.
- KOKEN, E. 1888. *Thoracosaurus macrorhynchus* Bl., aus der Tuffkreide von Maastricht. — Z. deutsch. geol. Ges. 40:754–773, Berlin.
- KÜHN, O. 1947. Zur Stratigraphie und Tektonik der Gosauschichten. — Sitz. Ber. österr. Akad. Wiss., math. naturw. Kl. Abt. I, 156, 3/4:181–200, Wien.
- KÜHN, O. 1962. Autriche. Lexique strat. internat. I, 8:1–646, Paris.
- KÜHN, O. 1968. Die vorzeitlichen Krokodile. 124 S., Oeben, Krailling bei München.
- LANGSTON, W. 1956. The Sebecosuchia: cosmopolitan crocodylians ? — Am. J. Sci., 254:605–614, New Haven.
- MATHERON, P. 1869. Notice sur les Reptiles fossiles des dépôts fluvio-lacustres crétacés du bassin à lignite de Fuveau. — Mém. Acad. Impér. Sci. Belles-Lett. Arts Marseille, 1–39, Marseille.
- MOOK, C. C. 1934. The evolution and classification of the Crocodylia. — J. Geol., 42:295–304, Chicago.
- NOPCSA, F. 1915. Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. — Mitt. Jb. k. Ungar. geol. Reichsanst., 23:1–25, Budapest.
- NOPCSA, F. 1923. On the geological importance of the primitive reptilian fauna in the uppermost Cretaceous of Hungary; with a description of a new tortoise (*Kallokibotion*). — Q. J. Geol. Soc. London, 79:100–116, London.
- NOPCSA, F. 1926. Die Reptilien der Gosau in neuer Beleuchtung. — Centralbl. Min. Geol. Paläont., Abt. B, 14:520–522, Stuttgart.
- NOPCSA, F. 1928. Paleontological notes on Reptilia. 7. Classification of the Crocodylia. — Geol. Hungar., s. Paleont. I:75–84, Budapest.
- PERSSON, P. O. 1960. Reptiles from the Senonian (U. Cret.) of Scania (S. Sweden). — Ark. Min. Geol., 2, 35, 5:431–478, Stockholm.
- PLÖCHINGER, B. 1961. Die Gosaumulde von Grünbach und der Neuen Welt (Niederösterreich). Mit Beiträgen von G. Bardossy, R. Oberhauser, A. Papp. — J. geol. Bundesanst., 104:359–441, Wien.
- SAHNI, A. 1972. The vertebrate fauna of the Judith River Formation, Montana. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 147, 6:321–412, New York.
- SEELEY, H. G. 1881 a. On the reptile fauna of the Gosau Formation. — Q. J. Geol. Soc. London, 37:620–707, London.
- SEELEY, H. G. 1881 b. The reptile-fauna of the Gosau Formation, preserved in the Geological Museum of the University of Vienna. — Abstr. Proc. Geol. Soc. London, 406:88–90, London.
- STEEL, R. 1973. Crocodylia. In „Handbuch der Paläoherpetologie“, 16, 116 S., G. Fischer, Stuttgart und Portland.
- STOLICZKA, F. 1860. Über eine der Kreideformation angehörige Süßwasserbildung in den nordöstlichen Alpen. — Sitz. ber. math. naturw. Cl. kaiserl. Akad. Wiss. 83:482–496, Wien.
- SUESS, E. 1881. Note on the Gosau beds of the Neue Welt, West of Wiener Neustadt. — Q. J. Geol. Soc. London.
- THENIUS, E. 1974. Niederösterreich (2. erweiterte Auflage). — Verh. geol. Bundesanst., Bundesländerserie, 280 S., Wien.
- THENIUS, E. 1977. Meere und Länder im Wechsel der Zeiten. 200 S., Springer, Berlin–Heidelberg–New York.
- TOLLMANN, A. 1976. Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. Teil 2. Stratigraphie, Fauna und Fazies der Nördlichen Kalkalpen. 580 S., Deuticke, Wien.
- WEIGEL, O. 1937. Stratigraphie und Tektonik des Bekkens von Gosau. — Jb. geol. Bundesanst. 87:11–40, Wien.
- YOUNG, C. C. & CHOW, M. C. 1953 a. New fossil reptiles from Szechuan, China (Chinesisch). — Acta Paleont. Sinica, 1, 3:87–110, Peking.
- YOUNG, C. C. & CHOW, M. C. 1953 b. New fossil reptiles from Szechuan, China (Englisch). — Acta Scient. Sinica, 2, 3:216–243, Peking.
- ZITTEL, K. A. 1890. Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie, Bd. III, Vertebrata. — 900 S. Oldenburg, München und Leipzig.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Doratodon carcharidens (BUNZEL)

- Fig. 1 Unterkiefer UWPI 2349/57 (Holotypus), Dorsalansicht, x 1.
 Fig. 2 Unterkiefer UWPI 2349/57, Ventralansicht, x 1
 Fig. 3 Unterkiefer UWPI 2349/57, rechte Lateralansicht, x 1.
 Fig. 4 Isolierter Zahn UWPI 2349/61, x 3.
 Fig. 5 Isolierter Zahn UWPI 2349/59, x 3.
 Fig. 6 Isolierter Zahn UWPI 2349/58, x 3.
 Fig. 7 Isolierter Zahn UWPI 2349/60, x 3.

Tafel 2

- Fig. 1 Alligatoridae indet., rechtes Dentale UWPI 2349/51, Ventralansicht, x 2, 3.
 Fig. 2 Alligatoridae indet., rechtes Dentale UWPI 2349/51, Dorsalansicht, x 2, 3.
 Fig. 3 Alligatoridae indet., isolierter Zahn UWPI 2349/64, x 3.
 Fig. 4 Alligatoridae indet., isolierter hinterer Zahn (UWPI 2349/65) mit abgerundetem Apex und Abnutzungsfläche, x 3.
 Fig. 5 Alligatoridae indet., isolierter Zahn UWPI 2349/63, x 3.
 Fig. 6 Alligatoridae indet., isolierter Zahn UWPI 2349/62, x 3.
 Fig. 7 *Doratodon carcharidens* (BUNZEL), rechtes Oberkieferfragment UWPI 2349/52, Lateralansicht, x 2.
 Fig. 8 *Doratodon carcharidens* (BUNZEL), rechtes Oberkieferfragment UWPI 2349/52, Ventralansicht, x 2.
 Fig. 9 *Doratodon carcharidens* (BUNZEL) rechtes Oberkieferfragment UWPI 2349/52, Medialansicht, x 2.

Tafel 3

- Fig. 1 Eusuchier, wahrscheinlich Alligatoride, Proximalende eines linken Femur UWPI 2349/21, Ventralansicht, x 2.
 Fig. 2 Eusuchier, wahrscheinlich Alligatoride, Halswirbel UWPI 2349/26, rechte Lateralansicht, x 2.
 Fig. 3 Eusuchier, wahrscheinlich Alligatoride, Rumpfwirbel UWPI 2349/27, rechte Lateralansicht, x 2.
 Fig. 4 Eusuchier, wahrscheinlich Alligatoride, hinterer Rumpfwirbel UWPI 2349/28, rechte Lateralansicht, x 2.
 Fig. 5 Eusuchier, wahrscheinlich Alligatoride, Schwanzwirbel UWPI 2349/63, rechte Lateralansicht, x 2.
 Fig. 6 *Doratodon carcharidens* ?, Parietale UWPI 2349/54, Dorsalansicht, x 2.

