

Lariosaurus balsami CURIONI (Reptilia, Sauropterygia) aus den Gailtaler Alpen

Von Olivier RIEPPEL

Mit 4 Abbildungen

Zusammenfassung: *Lariosaurus balsami* CURIONI aus dem Partnach-Plattenkalk (Ladin) der Gailtaler Alpen wird neu beschrieben und in einen systematischen Vergleich mit den anderen Vertretern seiner Gattung gestellt. Die Morphologie des Carpus legt eine künftige taxonomische Revision der Gattung nahe. Die Fauna fossiler Saurier aus dem mittleren Ladin der Gailtaler Alpen, welche nebst *Lariosaurus* auch Pachypleurosauroiden umfaßt, wird mit anderen Vorkommen derselben fossilen Gruppen in Europa stratigraphisch und ökologisch verglichen.

Abstract: A specimen of *Lariosaurus balsami* CURIONI from the Middle Ladinian of the Gailtaler Alps (Kärnten, Austria) is redescribed and compared to other representatives of the genus *Lariosaurus*. Carpal morphology indicates the need for a future taxonomic revision of the genus. The Middle Ladinian of the Gailtaler Alps has also yielded pachypleurosauroids. The fauna is compared to other occurrences of these two sauropterygian groups in Europe both in terms of stratigraphy and ecology.

EINLEITUNG

Aus der Nordfazies (Mitteltrias) der Gailtaler Alpen wurden einige Reste mariner Reptilien bekannt (NOPCSA, 1928; ZAPPE & KÖNIG, 1980; WARCH, 1984), die teils zu den Pachypleurosauroiden (*Psilotrachelosaurus* sowie weitere, nicht genauer bestimmbare Stücke) oder zur Gattung *Lariosaurus* zu stellen sind. *Lariosaurus* ist ein Vertreter der Familie der Nothosauridae, die zusammen mit den Pachypleurosauroiden, *Simosaurus*, *Cymatosaurus*, *Corosaurus*, *Pistosaurus* und den artenreichen Plesio- und Pliosauriern eine umfangreiche Gruppe sekundär mariner Reptilien des Mesozoikums darstellen, die Sauropterygia.

Die ersten Amnioten sind fossil aus dem Oberen Karbon (ca. 300 Mio. Jahre) Schottlands bekannt (SMITHSON, 1989). Schon früh spaltete sich deren Entwicklung in zwei Hauptlinien. Die eine Entwicklungslinie führte über die Synapsida („säugetierähnliche Reptilien“) zu den Säugetieren; die zweite Hauptlinie umfaßt die echten Reptilien (Reptilia), die auch die Vögel (Abkömmlinge theropoder Dinosaurier) einschließen (Abb. 1).

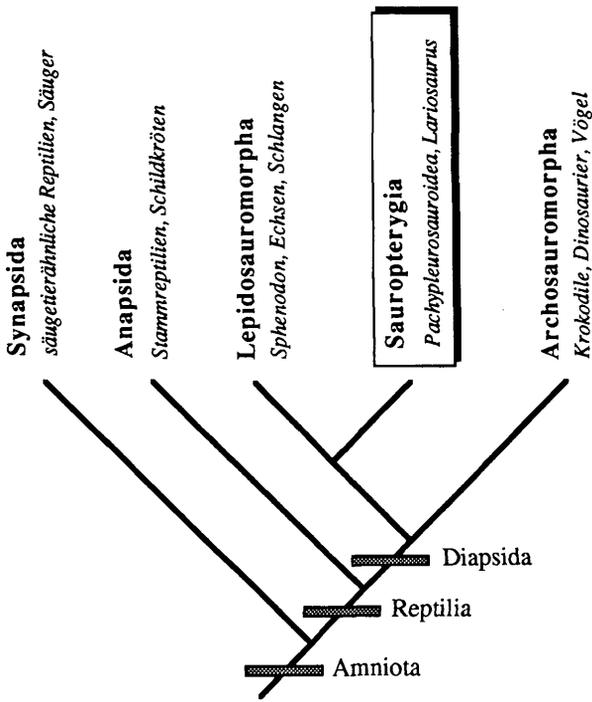


Abb. 1: Die Verwandtschaftsbeziehungen der Sauropterygier nach heutigem Verständnis der Evolution der Reptilien.

Innerhalb der Reptilia lassen sich drei große Gruppen unterscheiden. Die Stammreptilien (Anapsida) sind heute noch durch die Schildkröten vertreten; die Archosauromorpha sind heute durch die Krokodile und Vögel vertreten, schließen aber auch die Dinosaurier, Flugsaurier und andere fossile Gruppen ein. Die Lepidosauromorpha schließlich sind heute durch die Brückenechse (*Sphenodon*) Neuseelands sowie durch die Schuppenkriechtiere (Squamata: Echsen, Schlangen und Doppelschleichen) vertreten. Archosauromorphe und lepidosauromorphe Reptilien bilden zusammen die Gruppe der Diapsida, zu welcher auch die Sauropterygier gehören; neuere Untersuchungen weisen darauf hin, daß die Sauropterygia mit den Lepidosauromorpha näher verwandt sind als mit den Archosauromorpha (CARROLL & CURRIE, 1991; RIEPPEL, 1993).

Pachypleurosauroiden sind bisher nur aus der alten Welt bekannt geworden. Das reichhaltigste und am besten erhaltene Fundgut stammt aus den Südalpen (Mittlere Trias des Monte San Giorgio), doch ist die Gruppe auch in Triassischen Ablagerungen der Nordalpen sowie im germanischen Muschelkalk und in der Trias Chinas vertreten. Auch die Nothosauridae sind, soweit bekannt, auf die Alte Welt begrenzt. Der einzige neuweltliche Verwandte ist *Corosaurus* aus der Trias von Wyoming (STORRS, 1991); neue Fundstellen in der Trias von Nevada versprechen jedoch eine baldige Erweiterung unserer Kenntnis neuweltlicher triassischer Sauropterygier (SANDER, RIEPPEL und BUCHER, 1983).

Die Sauropterygier der Gailtaler Alpen, die nach TOLLMANN (1977) tektonisch an die oberostalpinen nördlichen Kalkalpen anzuschließen sind (siehe jedoch auch WARCH, 1979), wurden zuletzt von ZAPFE & KÖNIG (1980) und WARCH (1984) bearbeitet bzw. veröffentlicht. Unter den Pachypleurosauroiden ist der schon 1844 gefundene, aber erst 1928 von NOPCSA beschriebene *Psilotrachelosaurus* zu nennen. Weitere Funde von Pachypleurosauroiden (ZAPFE & KÖNIG, 1980) sind zu unvollständig erhalten, um genauer bestimmt werden zu können, gehören aber wahrscheinlich zur Gattung *Neusticosaurus* (*Pachypleurosaurus* BROILI ist ein Synonym von *Neusticosaurus* SEELEY: siehe SANDER, 1989), sollte es sich nicht um weitere Stücke von *Psilotrachelosaurus* handeln. Die Gattung *Lariosaurus* ist durch zwei Exemplare aus dem Steinbruch KELLERBERG (Besitzer: Familie BREITEGGER) vertreten (WARCH, 1966, 1979). Ein drittes Exemplar, angeblich von „Bleiberg“, wurde von ARTHABER (1924) als *Proneusticosaurus carinthiacus* beschrieben, ist jedoch zu *Lariosaurus* zu stellen und könnte ebenfalls aus dem Steinbruch KELLERBERG stammen (ZAPFE & KÖNIG, 1980; A. WARCH, in lit. 8. 12. 1992). Neben diesen Sauropterygiern wurde auch ein isolierter Placodontierzahn im Steinbruch KELLERBERG gefunden (ZAPFE & KÖNIG, 1980; WARCH, 1984). Die Placodontier sind ein weiterer Zweig der Radiation mariner Reptilien des Mesozoikums, der zweifellos mit den Sauropterygiern verwandt ist (RIEPEL, 1989a; STORRS, 1991), wenn auch eine genauere Bestimmung der Verwandtschaftsbeziehungen kontrovers bleibt (RIEPEL, 1993).

Neben *Psilotrachelosaurus* ist unter allen Sauropterygiern der Gailtaler Alpen das von WARCH (1979) erstmals erwähnte und von ZAPFE & KÖNIG (1980) erstmals beschriebene Exemplar von *Lariosaurus balsami* CURIONI der am besten erhaltene Fund. Da die Taxonomie dieser Gattung und Art nach wie vor problematisch bleibt, rechtfertigt sich eine erneute Untersuchung des Fossils.

SYSTEMATISCHE PALÄONTOLOGIE

Sauropterygia OWEN 1860

Nothosauridae BAUR 1889

Lariosaurus CURIONI 1847

Lariosaurus balsami CURIONI 1847

Landesmuseum für Kärnten, Klagenfurt, Paläontologische Inventarnummer 5410.

Das Fossil ist in der Dorsalansicht freigelegt (Abb. 2). Es besteht aus einem Teil der Hals- und Rumpfwirbelsäule, Rippen, Schultergürtel, vollständiger rechter Vorderextremität und dem proximalen Teil des linken Humerus. Die Gesamtlänge der erhaltenen Wirbelsäule beträgt 148 mm (entlang der Mittellinie gemessen; diese und alle folgenden Maßangaben erfolgen mit einer Genauigkeit von 0,5 mm).

Hals- und Rumpfwirbel sind bei Reptilien morphologisch nicht deutlich zu trennen (HOFFSTETTER & GASC, 1969). Vor dem Schultergürtel liegen 14 Halswirbel (von insgesamt 30 erhaltenen Wirbeln), wobei der vorderste der erhaltenen Halswirbel unvollständig ist. Sowohl im Hals- als auch im Rumpfbereich zeigen die Wirbel die pachyostotisch verdickten, breit ausladenden

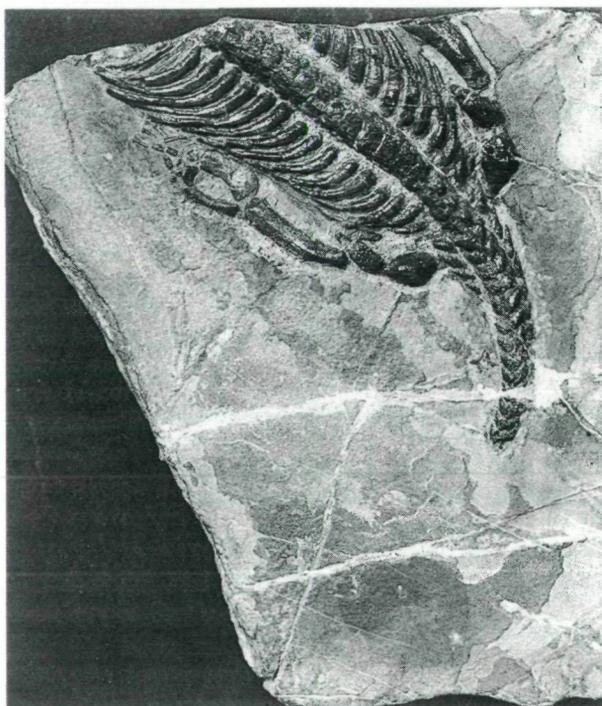


Abb. 2: *Lariosaurus balsami* CURIONI, aus dem Partnach-Plattenkalk (Landesmuseum für Kärnten, Klagenfurt, Paläontologische Inventar-nummer 5410). Ca. 0,63x natürliche Größe.

Prae- und Postzygapophysen, doch der Neuralfortsatz ist entlang der ganzen Länge der erhaltenen Wirbelsäule durch Verwitterung zerstört. Die erste Halsrippe setzt am 10. der erhaltenen Halswirbel an; die folgenden drei Halsrippen nehmen an Länge stetig zu, wobei auch der für Sauröpterygier (und andere fossile Gruppen) typische vordere Fortsatz deutlicher hervortritt. Dieser über den Gelenkkopf der Rippe gegen vorn hinausragende Fortsatz ist nur bei Halsrippen ausgebildet und gestattet so indirekt die Abgrenzung der Halswirbelsäule vom Rumpf. Sowohl die Halsrippen, besonders aber auch die Rippen des Rumpfbereichs, zeigen eine für die Gattung typische pachyostotische Verdickung.

An der hinteren Bruchlinie sind Fragmente von Gastralrippen erhalten. Aufgrund ihrer schlanken, leicht sigmoidal geschwungenen Form müssen diese den zwei lateralen Segmenten der rechten Hälfte einer Gastralrippe entsprechen. Wird diese durch das charakteristische, V-förmige Mittelstück und die beiden lateralen Segmente der linken Körperseite ergänzt, so ergibt sich der für *Lariosaurus* bekannte Aufbau einer Gastralrippe aus insgesamt fünf Segmenten.

Vom Schultergürtel ist nur der dorsale Teil freigelegt. Auf der besser erhaltenen linken Körperseite läßt sich die pachyostotisch aufgetriebene Clavicula erkennen, die sich in der für Sauröpterygier typischen Form an die Innenseite der ebenfalls pachyostotisch verdickten Scapula legt. Pachyostose der dermalen Schultergürtелеlemente wurde von PEYER (1933–34) in die Diagnose von

Lariosaurus balsami aufgenommen (und damit implizit in die Diagnose der Gattung *Lariosaurus*, für die *balsami* die Typusart ist).

Die Bedeutung des Klagenfurter *Lariosaurus* liegt vor allem in der guten und vollständigen Erhaltung der rechten Vorderextremität (Abb. 3) begründet. Der Humerus ist in der für die Nothosauridae typischen Form deutlich gekrümmt. Die Gesamtlänge des Knochens beträgt 32,5 mm, die proximale Breite 5 mm, die distale Breite 8 mm. Auf der Innenseite ist das Foramen entepicondyloideum erkennbar, das deutlich vom distalen Ende des Humerus abgesetzt ist. Dieses Merkmal weist das Fossil als geschlechtsreifes, adultes Individuum aus (siehe Diskussion in RIEPPEL, 1989a).

Im Unterarm erscheint der Radius als schlankes, medial concav, lateral convex begrenztes Element. Die Länge des Elementes beträgt 16 mm, die proximale Breite 4 mm, die distale Breite 3,5 mm. Diagnostisch für die Gattung *Lariosaurus* ist die Ulna, welche eine charakteristisch verbreiterte Morphologie aufweist. Nach PEYER (1933–34) ist vor allem die Verbreiterung des proximalen Kopfes der Ulna ein wesentliches Merkmal der Gattungsdiagnose, das bei dem Stück aus den Gailtaler Alpen deutlich erkennbar ist. Weiter distal ist der laterale (postaxiale) Rand der Ulna weggebrochen. Die Länge der Ulna beträgt 17,5 mm, die proximale Breite 10,5 mm (die distale Breite, soweit erhalten, 5 mm).

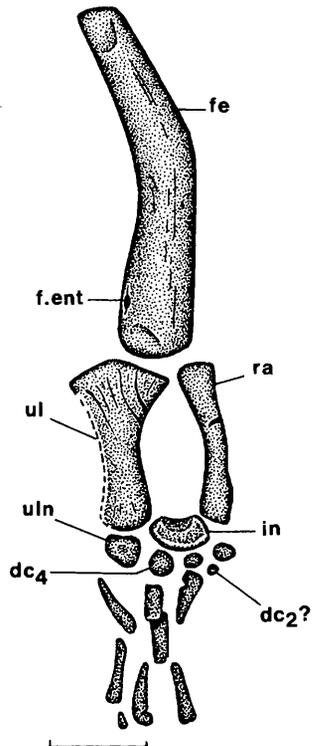


Abb. 3: Die Vorderextremität von *Lariosaurus balsami* CURIONI (Landesmuseum für Kärnten, Klagenfurt, Paläontologische Inventarnummer 5410). Der Maßstab beträgt 20 mm. Abkürzungen: dc, distales Carpale; fe, Femur; f. ent, Foramen entepicondyloideum; in, Intermedium; ra, Radius; ul, Ulna; uln, Ulnare.

Im Carpus ist das Intermedium das größte Element, zwischen dem distalen Ende von Radius und Ulna gelegen. Distal und seitlich von einer gerundeten Kante begrenzt, ist die proximale Seite (das Spatium interosseum begrenzend) concav eingebuchtet, was für den Verlauf der perforierenden Arterie proximal des Intermediums, zwischen den distalen Enden von Radius und Ulna spricht. Distal der Ulna liegt das Ulnare, während eine distal des Radius gelegene Verknöcherung fehlt. Zusätzlich zu Intermedium und Ulnare sind mindestens drei distale Carpalia (abgekürzt: dc) zu erkennen, in deren Reihe dc4 das größte Element darstellt. Ein deutlich erkennbarer Knochensplitter scheint dem zweiten distalen Carpale zu entsprechen, womit im distalen Carpus dc 1 bis dc 4 alle verknöchert wären. Der Metacarpus ist unvollständig erhalten, durch 3 (4?) dislozierte Fragmente repräsentiert. Auch von den Phalangen sind nur deren drei vorhanden.

SYSTEMATISCHER VERGLEICH

Verschiedene Merkmale, vor allem aber die proximale Verbreiterung der Ulna sowie die Pachyostose der dermalen Schulerelemente, erlauben die Bestimmung des Klagenfurter Fossils als *Lariosaurus balsami* (ZAPFE & KÖNIG, 1980). Die Gattung *Lariosaurus* ist von verschiedenen mitteltriassischen Fundpunkten beschrieben worden, so aus den *Calcare di Perledo* (Oberes? Ladin) Oberitaliens (Perledo und Varenna: PEYER, 1933–34), aus der Kalkschieferzone (Oberes Ladin) Oberitaliens (Valceresio: TINTORI & RENESTO, 1990) und der Südschweiz (obere Meridekalke, Monte San Giorgio: KUHN-SCHNYDER, 1987), aus dem Muschelkalk (Mittleres Ladin) Spaniens (SANZ, 1976, 1983) und aus den schwarzen Plattenkalken von Amélie-les-Bains (östliche Pyrenäen, MAZIN, 1985), die Zugehörigkeit eines Nothosauriden aus der Grenzbitumenzone (Anis-Ladin-Grenze) des Monte San Giorgio zur Gattung *Lariosaurus* (*Lariosaurus buzzii*: TSCHANZ, 1989) ist umstritten (KUHN-SCHNYDER, 1990; siehe unten).

Gemäß der von PEYER (1933–34:122–123) vorgeschlagenen Diagnose ist neben der pachyostotisch aufgetriebenen Clavicula das stark verbreiterte proximale Ende der Ulna eines der wesentlichen Merkmale von *Lariosaurus balsami*, Typusart der Gattung *Lariosaurus*. Stellt man für alle publizierten Exemplare von *Lariosaurus* die proximale Breite der Ulna in Bezug zu deren Länge, so zeigt sich eine erhebliche Variabilität dieses Merkmals (Abb. 4), wobei das Typusexemplar von *Lariosaurus balsami* (PEYER, 1933–34) an das untere Ende der Variationsbreite zu liegen kommt (also eine sehr starke proximale Verbreiterung der Ulna aufweist). Das Klagenfurter Exemplar fällt in die Mitte der Variationsbreite, während am anderen Ende (mit einer proximalen relativ schlanken Ulna) der umstrittene *Lariosaurus buzzii* (TSCHANZ, 1989) sowie das „Münchner Exemplar“ (PEYER, 1933–34) und zwei spanische Stücke („Estada“ und „M-501“: SANZ, 1976, 1983) zu liegen kommen. *Lariosaurus buzzii* zeigt keine pachyostotisch aufgetriebene Clavicula, wie dies für *Lariosaurus balsami* zutrifft, und die obere Temporalöffnung ist etwas kleiner. Auch die Pachyostose der Rippen ist schwächer ausgeprägt als bei *Lariosaurus balsami*, doch dasselbe gilt auch für *Lariosaurus valceresii* (TINTORI & RENESTO, 1990). Die Extremitätenproportionen von *Lariosaurus buzzii* fallen hingegen in die Variationsbreite von *Lariosaurus balsami*, und selbst die proximale

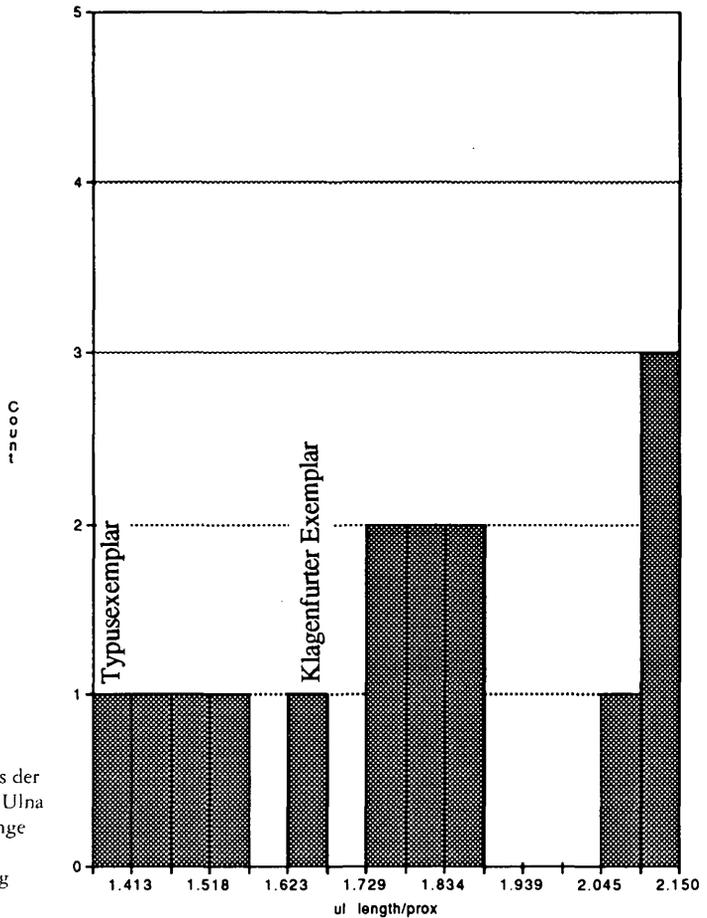


Abb. 4: Das Verhältnis der proximalen Breite der Ulna im Bezug zu deren Länge bei allen bekannten Vertretern der Gattung *Lariosaurus*.

Verbreiterung der Ulna von *Lariosaurus buzzii* entspricht jener anderer Exemplare von *Lariosaurus*, wenn sie auch am Ende der Variationsbreite liegt. Nach dem derzeitigen Wissensstand besteht kein zwingender Grund, *buzzii* aus der Gattung *Lariosaurus* auszuschließen (*contra* KUHN-SCHNYDER, 1990; TINTORI & RENESTO, 1990).

Gerade das Klagenfurter Exemplar macht aber einmal mehr deutlich, daß die Systematik der Gattung *Lariosaurus* noch nicht als endgültig gelöst betrachtet werden kann. Auffällig ist, daß neben *Lariosaurus buzzii* (der auch stratigraphisch als potentiell frühester Vertreter seiner Gattung eine Sonderstellung einnimmt) auch das „Münchener Exemplar“ von *Lariosaurus balsami* eine relativ geringe proximale Verbreiterung der Ulna aufweist. Das „Münchener Exemplar“ war schon früher aufgefallen, weil es einerseits der mit Abstand größte bekannte Vertreter (etwas über einen Meter Gesamtlänge) von *Lariosaurus balsami* darstellt, zugleich aber sehr unvollständig verknöcherte Hand- und Fußwurzelemente aufweist (PEYER, 1933–34; RIEPPEL, 1989b), während

kleinere Exemplare, wie auch das Klagenfurter Stück, eine weitergehende Verknöcherung der Elemente der Hand- und Fußwurzel zeigen. Dies führte PEYER (1933–34) zum Schluß, daß bei *Lariosaurus balsami* der Verknöcherungsgrad der Carpal- und Tarsalelemente von der absoluten Körpergröße weitgehend unabhängig bleibt (siehe auch RIEPPEL, 1989b).

Von *Lariosaurus balsami* sind verschiedene Altersstadien erhalten (*Lariosaurus lavizzarii* KUHN-SCHNYDER, 1979, ist ein juveniler *L. balsami*), die eine Rekonstruktion des Ossifikationsmusters erlauben (PEYER, 1933–34; RIEPPEL, 1989b). Als erstes Element von Hand- und Fußwurzel verknöchern das Intermedium des Carpus (Astragalus im Tarsus), gefolgt vom Ulnare. Als nächstes Carpalelement ossifiziert das distale Carpale 4 zu einem Zeitpunkt, da auch im Tarsus der Calcaneum verknöchert ist. Es folgt die Verknöcherung weiterer distaler Carpalia und Tarsalia, während ein „Radiale“ nie in Erscheinung tritt; letzteres Element ossifiziert bei rezenten Reptilien relativ spät im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung (RIEPEL, 1992a; die Homologie des Radiale bei Reptilien ist umstritten). Eigentümlich scheint, daß im „Müncher Exemplar“ bei einer Humeruslänge von 63 mm lediglich das Intermedium, Ulnare und das distale Carpale 4 verknöchert sind (Femurlänge 78 mm, ossifiziert sind Astragalus, Calcaneum und distales Tarsale 4), während bei dem von CURIONI als „*Macromirosaurus*“ beschriebenen Exemplar (PEYER, 1933–34) bei einer Humeruslänge von 14,5 mm neben Intermedium, Ulnare und dc 4 auch dc 3 verknöchert ist. Im Exemplar „CURIONI V,1“ (PEYER, 1933–34) mit einer Humeruslänge von 53 mm sind dc 2–4 verknöchert; dasselbe gilt für das Exemplar „CURIONI VI“ (PEYER, 1933–34) mit einer Humeruslänge von 56 (52) mm. Beim „Frankfurter Exemplar“ (PEYER, 1933–34; Humeruslänge 21 mm) sind dc 1–4 verknöchert; dasselbe trifft für das Klagenfurter Exemplar zu (Humeruslänge 32,5 mm) (ein Abguß des Frankfurter Exemplars scheint mir gar die Verknöcherung von dc 5 anzuzeigen).

Beobachtungen an rezenten Reptilien (RIEPEL, 1992a, und in Vorbereitung) zeigen zwar durchaus eine gewisse Variabilität des Ossifikationsgrades des Skelettes im Bezug zur absoluten Körpergröße, doch scheinen die Diskrepanzen im Vergleich aller zur Zeit zu *Lariosaurus balsami* gestellten Exemplare zu groß, um nicht taxonomische Fragen aufzuwerfen. Eine Neuordnung der Gattung *Lariosaurus* bedarf allerdings einer Revision aller bekannten Fossilien, und sollte nebst Hand- und Fußwurzel noch weitere Merkmalskomplexe berücksichtigen.

DIE GEOLOGISCHEN UND ÖKOLOGISCHEN BEZIEHUNGEN DES KLAGENFURTER *LARIOSAURUS*

Die Gattung *Lariosaurus* wird allgemein als für das obere Ladin typisch angesehen, kommen doch die meisten Funde aus dem *Calcare di Perledo* (PEYER, 1933–34) oder aus der Kalkschieferzone (TINTORI & RENESTO, 1990; bzw. obere Meridekalke: KUHN-SCHNYDER, 1987). Das Alter der Perledokalke bleibt jedoch weiterhin problematisch (TINTORI et al., 1985; siehe unten und GAETANI et al., 1992), während die spanischen Stücke von Montral-Alcover dem mittleren Ladin zuzuordnen sind (SANZ, 1983:197–198). Auch die ur-

springliche Annahme eines oberladinischen Alters für das Klagenfurter Exemplar mußte etwas nach unten korrigiert und in das mittlere Ladin gelegt werden (WARCH, 1984, und in lit. 8. 12. 1992). *Lariosaurus buzzii* ist ein potentieller Vertreter der Gattung im Anis-Ladin-Grenzbereich (TSCHANZ, 1989). Auffällig ist, daß im Partnach-Plattenkalk der Gailtaler Alpen *Lariosaurus* zusammen mit Pachypleurosauriden auftritt (ZAPFE & KÖNIG, 1980; WARCH, 1984), was anderweitig nur in Perledo (PEYER, 1933–34) beobachtet wird (möglicherweise auch in der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio: TSCHANZ, 1989).

Die Perledokalke werden üblicherweise dem oberen Ladin zugeordnet (GAETANI et al., 1992), möglicherweise bis ins untere Karn reichend (TINTORI et al., 1985). Die stratigraphische Kontrolle für die frühen, von PEYER (1933–34) neu beschriebenen Funde fehlt; der größte Teil des Fundgutes wurde überdies bei der Bombardierung des Museums in Mailand im Jahre 1943 zerstört. Auch heute noch bleibt die genaue stratigraphische Zuordnung der fossilführenden Schichten von Perledo problematisch. Ein Vergleich des Hangenden des Partnach-Plattenkalkes (einen den Partnach-Plattenkalk in dessen lithostratigraphisch mittleren Bereich durchziehenden Schiefer überlagernd: WARCH, 1979) mit den Perledokalken wurde schon von ZAPFE & KÖNIG (1980) gezogen, unter dem Hinweis auf das Vorkommen des Actinopterygiers *Ophiopsis lariensis* an beiden Lokalitäten (SIEBER, 1955; siehe auch TOLLMANN, 1977:585). *Ophiopsis* findet sich allerdings auch in der Prosanto-Formation der Schweizer Alpen (BÜRGIN et al., 1991, und mündl. Mitt.), die dem unteren bis mittleren Ladin zugeordnet wird, während andere Actinopterygier sowohl in der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio (Anis-Ladin-Grenze) als auch in den Perledokalken auftreten (BÜRGIN et al., 1991; BÜRGIN, 1992). Unter Letzteren stellt vor allem *Saurichthys costasquamosus* (RIEPEL, 1985) für die stratigraphische Position der Perledo-Fossilien ein Problem dar, weil die Art am Monte San Giorgio strikt auf die Grenzbitumenzone begrenzt bleibt (RIEPEL, 1992b), jüngere Ablagerungen (untere Meridekalke, mittleres Ladin) dagegen ausschließlich andere Arten (*Saurichthys curionii* und *S. macrocephalus*: RIEPEL, 1985) geliefert haben. Eine für die Biostratigraphie relevante Abfolge von *Saurichthys*-Arten wurde von TINTORI (1990) gefordert (zumindest für das Nor), doch kommt *Saurichthys costasquamosus* neben der Grenzbitumenzone (Anis-Ladin-Grenze) und den Perledokalken (oberes? Ladin) auch in der Prosanto-Formation vor (unteres bis mittleres Ladin: BÜRGIN et al., 1991).

Faziesbedingte und/oder synökologische Beziehungen mögen in der zeitlichen und räumlichen Verbreitung der Actinopterygier eine wesentliche Rolle gespielt haben, was deren Brauchbarkeit zur biostratigraphischen Korrelation offenbar stark einschränkt. In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, daß der von BACHMAYER & WARCH (1959) beschriebene *Saurichthys*-Kiefer aus dem Partnach-Plattenkalk auf Artebene nicht diagnostisch ist.

WARCH (1984) betont den Vergleich des Partnach-Plattenkalks mit der Fossilagerstätte am Monte San Giorgio. Insbesondere für den basalen Teil des Partnach-Plattenkalkes, der bis ins oberste Anis hinabreicht, scheint der Vergleich mit der Grenzbitumenzone unter Bezugnahme auf eine typische marine Beckenfazies gerechtfertigt (BECHSTÄDT & MOSTLER, 1974; BECH-

STÄDT, BRANDNER & MOSTLER, 1976; siehe auch SANTHEIM, 1967): die Ablagerung fand unter anoxischen Bedingungen in einer stratifizierten Wassersäule unterhalb der Wellenbasis statt (RIEBER, 1973). Sowohl *Lariosaurus* als auch die Pachypleurosauroiden stammen aber aus dem lithostratigraphisch mittleren Bereich des Partnach-Plattenkalkes (aus einem Niveau unmittelbar über der Schieferlage; WARCH, 1979), die nicht der Grenzbitumenzone, sondern den unteren Meridekalken (mittleres Ladin) des Monte San Giorgio entsprechen (WARCH, 1984). Die Beckenfazies ist bei Letzteren womöglich weniger deutlich ausgeprägt als bei der Grenzbitumenzone, dürfen doch im Falle der Meridekalken schwache Bodenströmungen angenommen werden (SANDER, 1989). Allerdings stehen sedimentologische Untersuchungen der unteren Meridekalke noch aus (KUHN-SCHNYDER, 1974; SANDER, 1989). Interessant ist die Tatsache, daß im mittleren Bereich des Partnach-Plattenkalkes *Lariosaurus* und Pachypleurosauroiden vergesellschaftet auftreten, während die unteren Meridekalke Hunderte von Pachypleurosauroiden geliefert haben (SANDER, 1989), jedoch nicht ein Exemplar von *Lariosaurus*. Umgekehrt stammen aus den oberen Meridekalken (oberes Ladin) des Monte San Giorgio zwar ein *Lariosaurus* (KUHN-SCHNYDER, 1987), doch (bislang zumindest) keine Pachypleurosauroiden.

Die Möglichkeit der Vergesellschaftung von *Lariosaurus* und Pachypleurosauroiden im Partnach-Plattenkalk und in den Perledokalken steht in deutlichem Gegensatz zu deren getrenntem Auftreten im spanischen und germanischen Muschelkalk (SANZ, 1983), in der Prosanto-Formation (BÜRGIN et al., 1991) und in den unteren Meridekalken des Monte San Giorgio. Welche faziesbedingten und/oder synökologischen Faktoren für dieses Verbreitungsmuster verantwortlich sind, muß vorerst noch ungeklärt bleiben. Doch werden künftige palökologische Studien auf eine taxonomische Revision der Gattung *Lariosaurus* nicht verzichten können.

DANK

Herrn Dr. F. H. UCIK, Kustos für Geologie am Landesmuseum für Kärnten, möchte ich für seine Gastfreundschaft anlässlich meines Besuches in Klagenfurt sehr herzlich danken. Nicht nur stellte er das Untersuchungsmaterial zur Verfügung, er gab auch wertvolle Hinweise auf Literatur zur Geologie der Gailtaler Alpen und stellte Fotos von *Lariosaurus* (Abb. 2) und anderen Kärntner Fossilien zur Verfügung. Herrn Dr. A. WARCH bin ich für seine Hilfe und Auskünfte in meinem Bestreben, die stratigraphische Einordnung des Partnach-Plattenkalkes zu verstehen, sehr zu Dank verpflichtet. Herrn Dr. T. BÜRGIN danke ich für Auskünfte zur geographischen und stratigraphischen Verbreitung triassischer Actinopterygier.

LITERATUR

- ARTHABER, G. V. (1924): Die Phylogenie der Nothosaurier. – Acta Zoologica 5, S. 439–516, Stockholm.
- BACHMAYER, F., & A. WARCH (1959): Ein bemerkenswerter Fischfund in den Partnachschichten (Trias) südlich von Feistritz an der Drau (Kärnten). – Carinthia II, 149./69.:42–43, Klagenfurt.
- BAUR, G. (1889): *Palaobacteria* CREDNER, and the Proganosauria. – American Journal of Science (3) 37, S. 310–313, New Haven, CT.

- BECHSTÄDT, T., & H. MOSTLER (1974): Fossilagerstätten im mitteltriadischen Plattenkalk der Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich). – Schriften der erdwissenschaftlichen Kommission der Österreichischen Akademie der Wissenschaften 2, S. 45–55, Wien.
- BECHSTÄDT, T., R. BRANDNER & H. MOSTLER (1976): Das Frühstadium der alpinen Geosynklinalentwicklung im westlichen Drauzug. – Geologische Rundschau 65, S. 616–648, Stuttgart.
- BÜRGIN, T. (1992): Basal ray-finned fishes (Osteichthyes; Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Canton Tessin, Switzerland). – Schweizerische Paläontologische Abhandlungen 114, S. 1–164, Basel.
- BÜRGIN, T., U. EICHENBERGER, H. FURRER & K. TSCHANZ (1991): Die Prosanto-Formation – eine fischreiche Fossil-Lagerstätte in der Mitteltrias der Silvretta-Decke (Kanton Graubünden, Schweiz). – Eclogae geologicae Helvetiae 84, S. 921–990, Basel.
- CARROLL, R. L., & P. J. CURRIE (1991): The early radiation of diapsid reptiles, In: Origins of the Higher Groups of Tetrapods (H.-P. Schultze & L. Trueb, Hrsg.), S. 354–424. Comstock Publ. Ass., Ithaca, N. Y.
- CURIONI, G. (1847): Cenni sopra un nuovo saurio fossile dei monti di Perledo sul Lario e sul terreno che la racchiude. – Giornale J. R. Istituto Lombardo delle scienze, lettere ed arti 16, S. 159–170, Milano.
- GAETANI, M., M. GNACCOLINI, G. POLLIANI, D. GRIGNANI, M. GORZA & L. MARTELLINI (1992): An anoxic intraplattform basin in the Middle Triassic of Lombardy (Southern Alps, Italy): Anatomy of a hydrocarbon source. – Rivista italiana di paleontologia e stratigrafica 97, S. 329–354, Luglio.
- HOFFSTETTER, R., & J.-P. GASC (1969): Vertebrae and ribs of modern reptiles, In: Biology of the Reptilia (C. Gans & T. S. Parsons, Hrsg.), Vol. 1, S. 201–310. Academic Press, London.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1974): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. – Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 188, S. 1–119, Zürich.
- (1987): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXVI. *Lariosaurus lavizzarii* n. sp. (Reptilia, Sauropterygia). – Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 110, S. 335–348, Basel.
- (1990): Über Nothosauria (Sauropterygia, Reptilia) – ein Diskussionsbeitrag. – Paläontologische Zeitschrift 64, S. 313–316, Stuttgart.
- MAZIN, J.-M. (1985): A specimen of *Lariosaurus balsani* CURIONI 1847, from the Eastern Pyrenees (France). – Palaeontographica A 189, S. 159–169, Stuttgart.
- NOPCSA, F. (1928): Palaeontological notes on reptiles. – Geologica Hungaria, Ser. Palaeontologica 1, S. 3–84, Budapest.
- OWEN, R. (1860): Palaeontology. Adam and Charles Black, Edinburgh, xv+420 pp.
- PEYER, B. (1933–34): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo. – Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft 53–54; S. 1–130, Basel.
- RIEBER, H. (1973): Ergebnisse paläontologisch-stratigraphischer Untersuchungen in der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). – Eclogae geologicae Helvetiae 66, S. 667–685, Basel.
- RIEPEL, O. (1985): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXV. Die Gattung *Saurichthys* (Pisces, Actinopterygii) aus der Mittleren Trias des Monte San Giorgio, Kanton Tessin. – Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft 108, S. 1–86, Basel.
- (1989a): A new pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. – Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 323, S. 1–73, London.
- RIEPEL, O. (1989b): *Helveticosaurus zollingeri* PEYER (Reptilia, Diapsida): Skeletal pedomorphosis, functional anatomy and systematic affinities. – Palaeontographica A 208, S. 123–152, Stuttgart.
- (1992a): Studies on skeleton formation in reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* JACQUIN (Reptilia, Squamata). – Fieldiana (Zoology) N. S. 68, S. 1–25, Chicago.
- (1992b): A new species of the genus *Saurichthys* (Pisces, Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with comments on the phylogenetic interrelationships of the genus. – Palaeontographica A 221, S. 63–94, Stuttgart.

- (1993): Euryapsid interrelationships: a preliminary analysis. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen X, S. 000–000, Stuttgart.
- SANDER, P. M. (1989): The pachypleurosaurids (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with the description of a new species. – Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 325, S. 561–670, London.
- SANDER, P. M., O. C. RIEPPEL & H. BUCHER (1993): A new marine vertebrate fauna from the Middle Triassic of Nevada. – Journal of Paleontology X, S. 000–000, Lawrence, KA.
- SANTHEIM, M. (1967): Versuch einer Rekonstruktion der mitteltriadischen Paläogeographie um Innsbruck, Österreich. – Geologische Rundschau 56, S. 116–127, Stuttgart.
- SANZ, J. L. (1976): *Lariosaurus balsami* (Sauropterygia, Reptilia) de Estada (Huesca). – Estudios geológicos 32, S. 547–567, Madrid.
- (1983): Los nothosaurios (Reptilia, Sauropterygia) Espanoles. – Estudios geológicos 39, S. 193–215, Madrid.
- SIEBER, R. (1955): Ein bemerkenswerter Fischfund aus der Mitteltrias Kärntens. – Carinthia II, 65.:91–96, Klagenfurt.
- SMITHSON, T. R. (1989): The earliest known reptile. – Nature 342, S. 676–677, London.
- STORRS, G. W. (1991): Anatomy and relationships of *Corosaurus alcovensis* (Diapsida: Sauropterygia) and the Triassic Alcova Limestone of Wyoming. – Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 44, S. 1–151, New Haven, CT.
- TINTORI, A., G. MUSICO & S. NARDON (1985): The Triassic fossil fish localities in Italy. – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigraphia 91, S. 197–210, Luglio.
- TINTORI, A., & S. RENESTO (1990): A new *Lariosaurus* from the Kalkschieferzone (Uppermost Ladinian) of Valceresio (Varese, N. Italy). – Bollettino della Società Paleontologica Italiana 29, S. 309–319, Modena.
- TOLLMANN, A. (1977): Geologie von Österreich, Bd. I. Zentralalpen. Wien, Franz Deuticke.
- TSCHANZ, K. (1989): *Lariosaurus buzzii* n. sp. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland). – Palaeontographica A 208, S. 153–179, Stuttgart.
- WARCH, A. (1966): Weitere triassische Tuffe und Tuffite in den zentralen Gailtaler Alpen. – Carinthia II, 76.:141–157, Klagenfurt.
- (1979): Perm und Trias der nördlichen Gailtaler Alpen. – Carinthia II, Sonderhefte 35, S. 1–111, Klagenfurt.
- (1984): Saurier-Fossilfunde in den Gailtaler Alpen. – Carinthia II, 174./94.:79–90, Klagenfurt.
- ZAPFE, H., & H. KÖNIG (1980): Neue Reptilienfunde aus der Mitteltrias der Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich). – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1, 189, S. 65–82, Wien.

Anschrift des Verfassers: Olivier RIEPPEL, Dept. of Geology, Field Museum of Natural History, Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605-2496, USA.