

EIN FRÜHER, DUROPHAGER ICHTHYOSAURIER (OMPHALOSAURIDAE) AUS DER MITTELTRIAS DER ALPEN

Gottfried Tichy

Mit 3 Fototafeln

Zusammenfassung:

Aus dem untersten Ladin wird erstmals aus dem Hallstätter Kalk ein ziemlich vollständiges Skelett eines primitiven Ichthyosauriers mit durophagem Gebiß beschrieben. Die wahrscheinlich zur Gattung *Omphalosaurus* gehörende neue Art, *O. wolfi*, ist durch einen kurzen, schnauzenförmigen Kopf und eine große Anzahl von Zahnreihen charakterisiert. Reste der Gattung *Omphalosaurus* sind bisher nur aus Spitzbergen (Norwegen) und Nevada (U.S.A.) bekannt geworden. Außer wenigen Resten der Gattung *Tholodus* sind aus der westlichen Tethys keine durophagen Ichthyosaurier bekannt geworden.

Abstract:

For the first time a nearly entirely intact skeleton of a primitive species of an ichthyosaur has been discovered close to Salzburg, Austria. It is a new form of the durophagous ichthyosaur probably belonging to the genus *Omphalosaurus*, which previously has only been described from remnants in Spitsbergen (Svalbard), Norway and Nevada, U.S.A. It is also the first instance that remains of a reptile could be saved from the Hallstatt limestone. This Hallstatt limestone was deposited in a pelagic facies and is specifically known as Lercheck limestone. The stratigraphic range covers the Upper Anisian to the Lower Ladinian, while the stratigraphic age of *Omphalosaurus wolfi* nov. sp. is lowermost Ladinian. Beside the few finds of the genus *Tholodus* there are no reports of durophagous ichthyosauri in the Western Tethys.

Fundgeschichte

Der Ammonitensammler Gerhard Wolf aus Hallein hat mir im Winter 1991 Rippenfragmente gezeigt, die er aus dem Hallstätter Kalk geborgen hatte. Sobald der Schnee geschmolzen war, wurde im Mai eine Grabungskampagne gestartet. Zunächst konnte der Thorakalanschnitt von ca. 2 m freigelegt werden. Schwanz und Hinterextremitäten fehlten. Die craniale Fortsetzung schloß jenseits einer 2-15 cm breiten Kluft an. Der Kopf war in seine Einzelteile zerlegt und die einzelnen Knochen unterschiedlich stark von Wurzeln angegriffen. Als die ersten kleinen, ca. 0,5 bis 1 cm halbkugelförmigen Zähne zum Vorschein kamen, war der Verdacht gegeben, daß es sich um einen Vertreter der Placodontia handeln könnte, zumal es von den Pflasterzahnsauriern in der Mitteltrias

Europas eine ganze Reihe von Funden gibt, unter anderem auch an der berühmten Fundstelle des Monte San Giorgio, die, etwa altersgleich, im anisich-ladinischen Grenzhorizont liegt. Die Zahngrößen wären etwa jenen des *Paraplacodus broilii* PEYER, 1931, ähnlich gewesen.

Nach langwieriger Präparation in Stuttgart durch den Präparator Oliver Kunze wurde die wahre Natur des Reptils erkannt. Die noch wenig disartikulierten Wirbel sind tief amphicoel, was eindeutig auf die Ichthyosaurier-Natur schließen läßt. Gaumenzähne, welche für die Placodontia typisch sind, fehlen. Durophage Ichthyosaurier, wie sie zu Beginn der Evolution der Fischechsen aufgetreten sind, waren bislang kaum bekannt. Unter den 5 Ichthyosaurier-Familien ist dieser Zahntyp für die Omphalosauridae charakteristisch.

Fundort

Das Reptil wurde in einem Waldstück, 2,75 km südwestlich von Hallein, etwa 15 km südlich von Salzburg, gefunden.

Koordinaten: 13 ° 03' 36" ö. L.
47 ° 40' 00" n. Br.

Geologie

Das Fossilvorkommen liegt im diapirförmigen Aufbruch der Hallstätter Trias, im mitteltriadischen Lercheckkalk. Die Halleiner Trias stellt das westlichste Vorkommen dieser Fazies in den Alpen dar. Die Hallstätter Gesteine liegen in einem fast kreisförmigen Areal von 5 km N-S- und 4 km E-W- Erstreckung. Sie werden im Norden, Osten und Süden von jurassischen und kretazischen Gesteinen des Tirolikums eingeschlossen und im Westen von den vorwiegend triadischen Gesteinen der Reiteralmdedecke überschoben.

Stratigraphische Einstufung

Das Saurierskelett liegt im hellgelb-dunkelgelb gefleckten Hallstätter Kalk (Lercheckkalk), der sehr reich an Ammoniten und Mikrofauna ist. Die Fundschicht liegt zwischen der *Kellnerites*-Zone (Zone des „*Aplococeras avisianus*“) und der unteren *Nevadites*-Zone (Fassan), was durch die Conodonten *Neogondolella mombensis* (TATGE) und *Gladigondolella tethydis* (HUCKRIEDE) belegt wird. An weiteren Mikrofossilien konnten Ophiuren-skelettelemente der Oberfamilie Euryalicae gefunden werden (vgl. MOSTLER, 1967, 1971). An Holothurienskleriten treten *Priscopedatus* cf. *anguliferus* ZANKL, 1966, und *Theelia undata* MOSTLER, 1968, auf.

Eine Bearbeitung der Mega- und Mikrofauna ist in Vorbereitung.

Aufgrund der fundamentalen Änderung der Radiolarienfaunen wird von KOZUR & MOSTLER (1994) die Anis/Ladin-Grenze an der Basis der

„*Reitziites*“ *reitzi* Opperl-Zone gezogen. Diese Grenze entspricht auch der Originaldefinition der Ladin-Basis. Somit wird der Fund in das unterste Ladin (Fassan) bzw. Anis/Ladin-Grenze nach älterer Auffassung eingestuft.

Erhaltungszustand

Das Schädel skelett ist in seine einzelnen Teilen zerlegt und gegeneinander verdreht. Einige der Knochen wurden durch Wurzeln korrodiert, da das Fossil oberflächennahe gelegen war. Zwischen cranialem und postcranialem Skelett befand sich eine 2 bis 15 cm breite, von Erde erfüllte Spalte (siehe Abb. 1).

Vom axialen Skelett sind zahlreiche Wirbel, teilweise noch im Verband, erhalten. Auch sie sind angewittert und zum Teil stark korrodiert.

Beschreibung

Klasse Reptilia LINNAEUS, 1758
Unterklasse Euryapsida COLBERT, 1955
(Diapsida OSBORN, 1903)
Ordnung Ichthyosauria BLAINVILLE, 1835
Familie Omphalosauridae MERRIAM, 1906
(= Omphalosauria v. HUENE)
Gattung (?) *Omphalosaurus* MERRIAM, 1906
(= *Pessopteryx* WIMAN, 1910)

Omphalosaurus wolfi nov. sp.

Locus typicus: Dürnberg bei Hallein (15 km S Salzburg)

Stratum typicum: Lercheckkalk (Hallstätter Fazies)

Stratigraphisches Alter: Unterstes Ladin (Fassan)

Aufbewahrung des Holotypus: Heimatmuseum Burg Golling, A-5440 Golling 1

Derivatio nominis: Nach dem Finder Gerhard Wolf aus Hallein benannt.

Kopfabschnitt: Der Kopf ist ähnlich wie bei *Grippa* aus dem Spathian Spitzbergens kurz-schnäuzig mit dementsprechend kurzen Prämaxillaria und Maxillaria bzw. Dentalia.

Beide Unterkieferäste schließen einen Winkel von 35° ein. Vom linken, fast vollständig erhaltenen Unterkieferast sind 357 mm, vom rechten 290 mm vorhanden.

Die Breite des linken Kieferastes ist proximal 75 mm und distal 40 mm dick, die Länge der Symphyse etwa 80 mm.

Zähne: Der fortschrittliche, hocheffektive Kauapparat gestattet es dem Tier – bei mehrfachem Zahnwechsel – hartschalige Nahrung zu zerquetschen und zu zermahlen.

Das Palatinum trägt im Unterschied zu den Placodontia keine Zähne. Diese haben die Vergrößerung ihrer Kauflächen durch die Ausbreitung der Pflasterzähne auf das Palatinum erreicht, während bei *Omphalosaurus* die Oberflächenvergrößerung durch zahlreiche Zahnreihen auf dem Prämaxillare und Maxillare, bzw. im Unterkiefer zustandekam.

Die Zähne von *Omphalosaurus wolfi* sind zum größten Teil halbkugelig und haben eine zart genarbte, orangenhautähnliche, dünne, schwarze Schmelzoberfläche. Der Zahnschmelz hat eine Dicke von 1,8 bis 1,9 mm. Auf Taf. 2, Abb 2, sind auf den abgebildeten Prämaxillaren etwas längliche, pflasterförmige Zähne mit den Maßen 19 x 16 mm und 20 x 9 mm zu sehen.

Bei den Placodontiern wurde die Nahrung durch orthognathes Zusammenpressen der Kiefer zerquetscht. Demgemäß sind auch die Unterkiefer kurz und sehr kräftig entwickelt. Besonders die posterioren Knochenelemente zeigen genügend Ansatzfläche für die kräftige Kaumuskelatur. Das massive Schädelskelett bildet dafür die nötige Voraussetzung. Die Reduktion der Schädelgröße geht bei der Gattung *Cyamodus* so weit, daß der Schädel bereits breiter als lang ist. Das Verhältnis Schädelgröße zu Schädelbreite beträgt 1:1,15, bei *Placodus gigas* AGASSIZ, 1833–43, hingegen: 1:0,63.

Bei den Omphalosauriden sind die Kiefer im Vergleich zu den modernen Ichthyosauriern verkürzt, jedoch bedeutend länger als bei Placodon-

tiern. Um möglichst ökonomisch, das heißt mit geringem Energieaufwand die hartschalige Nahrung zu zerknacken, ist eine kurz-schnäuzige Form gegenüber einer lang-schnäuzigen im Vorteil. Die Schädelform muß natürlich mit der Funktionsweise, mit der Wirksamkeit der Muskel, konform gehen. Dadurch entsteht das für diese Tiergruppe typische „Nußknackergebiß“.

Nasenöffnung: Nach den isolierten Schädelknochen zu schließen, lag die Nasenöffnung nicht, wie bei den an das schnelle Schwimmen angepaßten Hochseeformen, nahe dem Auge, sondern etwas weiter vorne und näher der Medianebene. Im Zusammenhang mit dem massiven Knochenbau ist eine rasche Schwimmweise auszuschließen.

Thorakal-Abschnitt: Die Wirbel sind stark amphicoel und im Vergleich mit fortschrittlicheren Ichthyosauriern weisen sie eine relativ große Höhe auf.

Maße der Wirbel (in mm):

Transversaler Durchmesser des Wirbelkörpers	Transversale Breite über die Rippen-Faszetten gemessen	Höhe des Wirbelkörpers
81	—	45,4
45	80,2	56,8
50,2	74,2	—
62,2	74,8	—
74,4	79,8	58,5
77,8	68,0	59,8

Die Rippen sind vom distalen bis weit in den proximalen Bereich hohl. Dies hat rein mechanische Gründe. Hohle Rippen sind bei gleicher Stabilität leichter als massive, was eine Gewichtsreduktion und somit eine bessere Schwimmleistung bewirkt. Daß die Rippen nicht pachyostotisch sind, wie bei vielen sekundär zum Wasserleben übergegangenen Tiergruppen, dürfte ebenfalls mit der mehr schwimmenden Lebensweise des *Omphalosaurus wolfi* zusammenhängen. NOPCSA (1922) wie auch v. HUENE (1923) berichten von Pachyostose bei Omphalosauria wie auch bei Mesosauria, was sie in Richtung aquatische Adaption deuten. Pachyostotische Rippen haben aber nur Sinn bei vagil benthischen Tieren, wie beispielsweise bei See-

kühen. Die Spongiosa, bzw. der Hohlraum der Rippen ist von Kalk ausgefüllt. Bei einem Rippenfragment konnte wenige Zentimeter über der Schwellung ein Hohlraum von 11,5 mm bei einem Durchmesser von 22,1 mm gemessen werden.

Die Rippen in der Thorakalregion sind einköpfig, wie dies auch bei *O. nisseri* (WIMAN) bekannt wurde. Im Vergleich zu den fortschrittlicheren Ichthyosauriern sind die Rippen sehr kräftig entwickelt und im Querschnitt im proximalen Bereich oval, im distalen fast kreisförmig. Ihre durchschnittliche Dicke schwankt zwischen 27,8 und 30,7 mm. Im dorsoventralen Bereich schwellen die Rippenköpfe auf 53,9 mm an (siehe Taf. 1, linke untere Rippe) und erreichen bis zu 85,5 mm Breite. Auf Taf. 2, Abb. 3, sind drei Gelenksköpfe abgebildet, die von a nach c 72,5, 69,8 und 58,7 mm breit sind. Bei all diesen Rippen tritt nach 33 cm ventrad eine Schwellung auf. Die Rippe b schwillt von 26,8 auf einer Strecke von 6 cm auf 29,5 mm an und geht anschließend wieder auf 26,8 zurück. Ähnliches ist bei Rippe c zu konstatieren. Sie schwillt von 26,0 auf 32,6 an und setzt sich bauchwärts mit 30,7 mm fort. Die Bedeutung dieser Verdickungen ist derzeit noch unklar.

Extremitäten: Der Humerus weicht auffallend von *Omphalosaurus nisseri* (WIMAN) ab. Während der vorliegende langgestreckt und säulenförmig ausgebildet ist, ist jener aus Spitzbergen abgeflacht und breit. Es scheint, daß *Omphalosaurus wolfi* damit ein wesentlich primitiveres Merkmal aufweist, als dies bei *O. nisseri* der Fall ist. Ob diese Abweichung ausreichen wird, eine neue Gattung für *Omphalosaurus wolfi* zu errichten, kann erst nach eingehender Untersuchung der Extremitätenknochen und Vergleichen mit dem Originalmaterial aus Nevada und Spitzbergen ergeben. Die Schwierigkeit besteht darin, daß die Zugehörigkeit der einzelnen Extremitätenknochen zu *O. nisseri* durchaus nicht gesichert ist, da diese isoliert aus der Auftauschicht des Permafrostgebietes aufgesammelt wurden.

Gesamtlänge: Vom Kopf bis zur Brust sind 2 Meter überliefert. Die Gesamtlänge betrug mindestens 3,5 Meter.

Differentialdiagnose

Die größte Ähnlichkeit zeigt *Omphalosaurus wolfi* nov. sp. mit dem geringfügig älteren Verwandten *Omphalosaurus nevadanus* MERRIAM, 1906, aus den *Cymbospondylus* Beds (Anis) des South Fork of American Canyon, Humboldt County, Nevada, U.S.A. Auch hier sind die Schädelknochen sehr massiv entwickelt, die Schnauze kurz mit einer breiten Symphyse. Das Dentale ist etwa 120 mm (rekonstruiert) lang, bei der vorliegenden Art 290 mm. Die Schädelhöhe beträgt bei *O. nevadanus* 400 oder 410 mm (rekonstruiert). *Omphalosaurus wolfi* hingegen ist größer. Vom Angulare allein sind 295 mm erhalten. Die Pterygoidal-Fortsätze sind schlank und langgezogen und sehen jenen von *Youngina*, einem frühen Diapsiden aus dem Perm, sehr ähnlich. Sie schließen mit der Medianebene einen Winkel von 20° ein, bei *O. nevadanus* hingegen sind es 8°.

Von *Omphalosaurus nisseri* (WIMAN, 1910) aus dem unteren Saurierniveau von Middelhook, Isfjord, Dicksonland, West-Spitzbergen, liegen nur isolierte Knochenelemente vor. Die Art stammt aus den bituminösen Schieferen der Botneha Formation im Spath/Anis, bzw. unterste Anis. Der Fundort liegt über dem Niveau mit *Grippia* (WIMAN, 1910, 1928; BUCHAN et al., 1965; COX & SMITH, 1973; u. MAZIN, 1983). Die großen, halbkugelförmigen Zähne sind in drei Reihen angeordnet. Die Zahnbasis kann leicht gefaltet sein, was bei der Dürrenberger Art nicht beobachtet wurde. MAZIN (1983: 246) hält das Auftreten von kleinen Gaumenzähnen für möglich. Die vorliegende Art unterscheidet sich deutlich durch die größere Anzahl an Zahnreihen.

Systematische Stellung

Eines der vielen noch ungelösten Rätsel der Stammesgeschichte stellt die Abstammung der Ichthyosaurier dar. Sie treten unvermittelt zu Beginn der Trias, vor ca. 248 Millionen Jahren, auf

und sind, so weit wir das feststellen können, bereits bestens an das Leben im Wasser angepaßt. Ihr Ursprung von Landreptilien muß infolgedessen weit in die Perm-Zeit zurückreichen. Auf die Verwandtschaft zu den sehr frühen Diapsiden könnte auch die Form des Pterygoides von *Omphalosaurus wolffi* hinweisen, welches Ähnlichkeiten mit *Youngina*, einem frühen Diapsiden aus dem Perm, aufweist. (vgl. CARROLL, 1981). Aufgrund des Schädeldaches und der Palatal-Form scheinen die Ichthyosaurier zu den Diapsiden zu gehören. Am nächsten dürften sie mit den Younginiformes der Unterklasse Lepidosauromorpha verwandt sein, mit denen sie gemeinsame Vorfahren haben (MASSARE & CALLAWAY, 1990). BENTON (1990) faßt die Younginiformes und Protosaurus als Neopsida zusammen.

Bisher wurden fast alle Reptilgruppen als mögliche Ichthyosaurier-Vorfahren in Betracht gezogen. BAUR (1887) leitet sie von Sphenodon-ähnlichen Reptilien ab, OSBORN (1903) von Rhynchocephalia, MCGREGOR (1902) von Phytosauriern, v. HUENE (1922, 1923) von *Mesosaurus*, WILLISTON (1925) von *Protosaurus* und von Squamaten, ROMER (1948) von Pelycosauriern, APPLEBY (1959, 1961) von Schildkröten, TARSITANO (1982) und WILLISTON (1917) von Eidechsen, MAZIN (1982) von Sauripterygiern und Placodontier, TARSITANO (1983) von Eosuchiern, CARROLL (1985, 1988) von Thecodontiern und v. HUENE (1937) will die Ichthyosaurier direkt aus den Amphibien entstanden wissen.

Die ältesten Funde von Ichthyopterygiern stammen aus der unteren Trias. Von der Familie der Omphalosauridae MERRIAM, 1906, sind bisher folgende Arten bekannt geworden:

Unter-Trias:

Grippia longirostris WIMAN, 1928 (Spath von Spitzbergen)

Svalbardosaurus crassidens MAZIN, 1981 (Spath von Spitzbergen)

Utatusaurus hataii SHIKAMA, KAMEI & MURATA, 1978 (obere Oswa-Formation, Spath, Utatsu-cho, NW Japan)

Chaohusaurus geishanensis YOUNG & DONG,, 1972 (Qinlong Kalk, Spath von Geishan, Anhui-Provinz, China)

Omphalosaurus nectarhynchus MAZIN & BUCHER, 1987 (Spath: *Prohungarites* und *Subcolumbites*-Zone von Nevada)

Thaisaurus chonglakmanii MAZIN; SUTEETHORN, BUFFETAUT, JAEGER & HELMCKE-INGAVAT, 1991 (Skyth, Pattalung, Thailand)

Aus der Mitteltrias:

Omphalosaurus nisseri (WIMAN, 1910) „Pessopteryx“, Spitzbergen, Isfjord, unteres Saurierniveau (Skyth/Anis)

Omphalosaurus arctica (WIMAN, 1910)* „Pessopteryx“ Isfjord, unteres Saurierniveau (Skyth/Anis)

Omphalosaurus pinguis (WIMAN, 1910)* „Pessopteryx“ Spitzbergen Isfjord, unteres Saurierniveau (Skyth/Anis)

Omphalosaurus minor (WIMAN, 1910)* Spitzbergen (Skyth/Anis)

Omphalosaurus nevadanus MERRIAM, 1906, Nevada (Mittel-Trias)

Tholodus schmidi H. v. MEYER, 1851, Deutschland (Muschelkalk: Wellendolomit; entspricht dem Anis: Bithyn)

*Nach MAZIN (1983): nomina dubia

Die Gattung *Omphalosaurus* MERRIAM, 1906, wurde erstmals aus dem Oberanis der West Humboldt Range, NW-Nevada (U.S.A) bekannt. Diese kurzschädelige Gattung, mit der Typusart *Omphalosaurus nevadanus* MERRIAM, basiert auf einem fast vollständigen Schädelskelett, welches an der Universität von California, Berkeley, aufbewahrt wird. Eine Neuinterpretation der Schädelelemente wurde von MAZIN (1986) durchgeführt. Die Struktur des Gaumens und der Mandibel ist nach MERRIAM & BRYANT (1911) jener eines *Plesiosaurus* nicht unähnlich, während andere Merkmale auf den Rhynchocephalen-Typ deuten. Charakteristisch sind die Zähne, die in drei bis fünf Reihen angeordnet sind. Sie sind annähernd halbkuppelförmig, mit

kreisrundem Querschnitt. MCGOWAN (1972) lehnt die Zuordnung von *Omphalosaurus* zu den Ichthyopterygiern ab.

Ebenfalls aus der Humboldt Range NW-Nevadas wurde eine zweite Art *Omphalosaurus nettarhynchus* MAZIN & BUCHER, 1987, beschrieben. Diese Spezies tritt im unteren Schichtglied der Prida Formation auf, welche in die Unter-Trias (O-Skyth: Spath: *Prohungarites-Subcolumbites* Beds) eingestuft wird. Aufgrund seiner spatulaten Schnauze trägt diese Art zu Recht ihren Namen, was soviel wie „Entenschnabel“ bedeutet. Eine analog breite Schnauze besitzt auch der Placodontier *Henodus chelyops* v. HUENE, 1936, aus dem Gipskeuper (Karn von Thüringen, Deutschland).

Eine weitere, sehr altertümliche Ichthyosaurierart mit typischen knopfförmigen Quetschzähnen ist *Phalarodon fraasi* MERRIAM (1910), welche aus der Mitteltrias der westlichen Humboldt Range beschrieben wurde. Hier liegt die Nasenöffnung vor der Orbita nahe der Mediane, und zwar zwischen Maxillare und Nasale. Gegen proximal grenzt es an das Präfrontale an. Die Zähne sind im Vergleich mit der Schädellänge (etwa 180 mm, rekonstruiert) relativ groß. Sie sind zwischen 10 und 13 mm lang, 6 mm hoch und occlusal abgeflacht.

Aus isoliertem Knochenmaterial der Unter-Trias (Skyth) von Spitzbergen (Svalbard) hat WIMAN (1910) zahlreiche „Arten“ von *Pessopteryx* beschrieben: *P. nisseri* WIMAN, *P. arctica* WIMAN, *P. pinguis* WIMAN, *P. minor* WIMAN. Diese dürften ebenfalls zum Genus *Omphalosaurus* gehören. Wahrscheinlich trifft das auch für die Gattung *Tholodus* zu. Auch von diesem Genus, das von v. MEYER (1851) aus dem Muschelkalk bekannt wurde, liegen nur Fragmente des Zahnapparates und einzelne Zähne vor. (PEYER, 1939; SANDER & MAZIN, 1993).

Ebenfalls aus Spitzbergen und Nordamerika stammt die Gattung *Grippia*, mit der einzigen Art *Grippia longirostris* WIMAN, 1928, welche mit *Omphalosaurus* nahe verwandt ist.

Zwei kleine Gattungen aus der Unter-Trias, *Chaohusaurus* YOUNG & DONG, 1972 aus China und *Utatusaurus* SHIKAMA, KAMEI & MURATA,

1978, wurden aus der unteren Trias von Japan und Spitzbergen beschrieben. Diese beiden Gattungen erreichen etwa 1 Meter Gesamtlänge. Ob die untertriadische Gattung *Nanchangosaurus* YOUNG & DONG, 1972 („*Hupehsuchus*“), die aus China bekannt wurde, zu dieser Ordnung gehört, ist fraglich. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um einen Archosaurier, eventuell um einen Thecodontier.

Wie bei vielen anderen Stammesgruppen, so beginnen offensichtlich auch die Ichthyopterygier mit kleinen Arten. Die skythischen Vertreter werden nur annähernd einen Meter groß, doch schon in der Mitteltrias erreichen sie, wie in unserem Fall, mindestens 3,5 Meter Länge. Die hochseetüchtigen, pelagischen Arten der oberen Trias werden immerhin 15 Meter groß.

Nach TARSITANO (1982, 1983) und MASSARE & CALLAWAY (1990) stammen die Ichthyosaurier höchstwahrscheinlich von den Diapsiden ab. Wenn dies zutrifft, so müssen die Ichthyosaurier ihr unteres Schläfenfenster verloren haben. Ihr Ursprung wäre unter den primitiven Lepidosauromorphen zu suchen, zu denen auch die heutigen Tuataras, Eidechsen und Schlangen gehören. Die primitiven Diapsiden haben ihre ursprüngliche terrestrische Fortbewegungsart, nämlich die seitliche Undulation der gesamten Körperachse, beibehalten. Der Verlust des Brustbeines, das bei den ursprünglichen Lepidosauromorphen noch vorhanden ist, scheint mit dem Übergang zum aquatischen Leben zusammenzuhängen. Zur Evolution vom krokodilartigen Räuber des Seichtwassers bis zum delphinartigen, hochkörperigen Räuber auf offener See, einem gewandten, ausdauernden Hochseeschwimmer, war eine Reihe von Umkonstruktionen notwendig. So hatten die triadischen Fische noch längere und beweglichere Nacken und Körper als die mehr delphinartig geformten, „fortschrittlichen“ Ichthyosaurier. Für die ursprünglicheren Ichthyosaurier ist auch eine relativ breite, lange und horizontal gestellte Schwanzflosse anzunehmen.

Wegen des Auftretens von einem Schläfenfenster hat man die Sauropterygier mit den Pla-

codontia zusammen in die Unterklasse der Synapsiden gestellt. Ihre Schläfenöffnung ist aber nicht homolog, sodaß heute nur mehr die Pelycosaurier und Therapsida als Synapsida zusammengefaßt werden. Aufgrund der Schläfenverhältnisse rechnet KUHN-SCHNYDER (1963) die Sauropterygier zu den Diapsida (OSBORN), die Placodontia hingegen zu den Synapsida (OSBORN). Für Reptilien mit einer Schläfenöffnung, die höher als bei den Synapsida liegt, wurde die Unterklasse Euryapsida (COLBERT) = Synapsosauria (WILLISTON) aufgestellt. Auch bei den Ichthyopterygia ist nur eine einzige, obere Schläfenöffnung vorhanden. Diese wird durch das Postfrontale und Supratemporale begrenzt. Oft wird dafür auch die Bezeichnung Parapsid gebraucht.

Die Sauropterygier, wie auch die Placodontier zeigen beide typische Anpassungserscheinungen an das Leben im Meer. Während bei den ersteren der Hals, vor allem durch Vermehrung der Halswirbel, verlängert wird, kommt es bei den Placodontia zu einer Reduktion der Praesacralwirbel. Bei *Placodus* sind es 28, bei *Henodus* nur mehr 19, was offenbar mit der Ausbildung eines dermalen Panzers zusammenhängt. Von allen meeresbewohnenden Reptilien haben sich die Placodontia am wenigsten an das Leben im Wasser angepaßt. *Henodus* hat einen vollständig knöchernen Carapax entwickelt und sah einer Schildkröte nicht unähnlich. Das Ausweichen in die Schildkrötennische war von keinem anhaltenden Erfolg gekrönt. *Henodus* starb mit der zunehmenden Verbreitung der Testudinata aus.

Im Übergangsstadium vom terrestrischen zum aquatischen Leben haben sich die ersten Ichthyosaurier zuerst noch an den festsitzenden oder sich nur langsam fortbewegenden benthischen Organismen gütlich getan. Dazu waren auch keine besonderen Anpassungen an schnelles Schwimmen nötig, wie dies bei den meisten der klassischen Fische von der Obertrias bis in die Kreide hinein der Fall gewesen ist.

Paläobiologie der Ichthyosaurier

Die ältesten bekannten Ichthyosaurier stammen aus dem unteren Skyth. Sie sind noch klein, etwa einen Meter groß, sind aber bereits bestens an das ständige Leben im Wasser angepaßt. Schon in der Obertrias und im unteren Lias entwickeln die Fische oft riesige Formen, die nach ihrem Körperbau auf schnelle, wendige Tiere hinweisen. Auf ein permanentes Leben im Wasser zeigen Funde mit Jungtieren im Mutterleib. Ichthyosaurier waren lebendgebärend, ihre Jungen kamen als Steißgeburt zur Welt. (WOODWARD, 1906; BÖTTCHER, 1990). Das Vorkommen von Jungtieren im Mutterleib hat einige Autoren verleitet, an Kannibalismus zu denken (SEHRWALD, 1913). Die Viviparie dürfte sich höchstwahrscheinlich schon bei den landlebenden Vorfahren der Ichthyosaurier entwickelt haben. Ein ähnliches Verhalten zeigt die rezente Kuhhornkrötenechse (*Phrynosoma douglassi*), welche bis zu 36 Junge zur Welt bringt.

Die Schädel der Ichthyosaurier sind symmetrisch gebaut, während sie bei Walen, vornehmlich bei den höher entwickelten, Asymmetrien zeigen. Diese Asymmetrie dient der besseren Schallortung ihres Echolotsystems. Einerseits senden die Wale Schallwellen aus, um sich untereinander über Hunderte von Kilometern zu verständigen, den Partner zu finden oder einander vielleicht sonstiges mitzuteilen, andererseits erzeugen sie Laute, um ihre Beute anzupeilen, zu loten. Auch hier haben wir sehr früh die Sondersung in Barten- und Zahnwale. Beide benutzen unterschiedliche Frequenzen, da auch ihre Nahrung unterschiedliche Größe aufweist. Ichthyosaurier hingegen entwickeln große, von einem Sklerotikalring geschützte Augen. Wale sind akustisch, Ichthyosaurier optisch und wahrscheinlich auch olfaktorisch orientiert. Daraus folgt, daß Ichthyosaurier nicht in so große Wassertiefen vorgestoßen sind, wie dies bei Walen der Fall ist (Pottwale tauchen bis zu 1000 m Tiefe), dazu waren sie auch physiologisch nicht in der Lage. Ichthyosaurier, auch die pelagischen Arten, lebten höchstwahrscheinlich in gut durchlichteten Gewässern, um ihre Beute, die sie

sehen mußten, auch verfolgen und fressen zu können.

Auch die Größenentwicklung der Ichthyosaurier von 1 Meter Gesamtlänge in der Untertrias bis zu 15 Meter in der Obertrias (*Shonisaurus*) ist in Hinblick auf Energieersparnis und schnellere Fortbewegung zu sehen.

Die Nasenöffnung verlagert sich bei den Ichthyosauriern, wie bei den Walen, von der Schnauzenspitze nach hinten. Langsam schwimmende Tiere, bzw. im Wasser oder am Ufer auf Beute lauende Krokodile und Flußpferde haben die Nasenöffnungen an der Spitze der Schnauze. Bei den typischen, hochentwickelten Ichthyosauriern liegt die Nasenöffnung ventral verschoben, knapp vor dem großen Auge. Wie aber haben die Saurier, die ja luftatmende Tiere sind, geatmet?

Die Lebensdarstellungen von Ichthyosauriern, die gleich den Delphinen aus dem Wasser springen, sind falsch, da sie die prinzipiellen Konstruktionsmechanismen und die damit verbundenen Bewegungsweisen von Reptilien nicht berücksichtigen. An ein Herauspringen aus dem Wasser, wie es die Wale machen, ist nicht zu denken. Diese Bewegungsart setzt eine dorsoventrale Verkrümmung der Wirbelsäule voraus. Diese kommt bei Ichthyosauriern aus Gründen der Biomechanik nicht in Frage. Reptilien, wie auch Fische, bewegen sich axial, das heißt durch eine lateral schlingelnde Veränderung ihrer gesamten Körperachse fort. Da ihre Nasenöffnung dabei nicht an die Oberfläche kommt, muß sich das Tier folglich leicht um seine Achse gedreht haben. Dabei darf der Fluß der Bewegung nicht gestört werden (KLIMA, 1992, 1993). Einerseits wäre es sehr unpraktisch, wenn bei der Verfolgung der Beute der Ichthyosaurier durch Atemholen aufgehalten wäre, denn dann könnte die Beute entweichen, und andererseits wäre das Tier bei einer etwaigen Verfolgung durch einen Räuber durch das in der Bewegung hinderliche Atemholen eingeholt und überwältigt worden. Die Verlagerung der Nasenöffnung kann infolgedessen nicht ein Irrweg in der Evolution gewesen sein, sondern eine höchst zweckmäßige Anpassungserscheinung an eine schnelle Schwimmweise nach den vorgegebenen Konstruktionsme-

chanismen des Tieres. In seiner Arbeit über die Fortbewegungsweise der Ichthyosaurier unterscheidet RIESS (1986) vier Lokomotionstypen, wobei er beispielsweise für *Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus*, *Macropterygius* und *Platypterygius* Unterwasserfliegen postuliert, was von der Konstruktion der Ichthyosaurier her ganz und gar unmöglich ist.

Für die Drehbewegung dürften auch die paarigen Vorder- und Hinter-Extremitäten eine wichtige Rolle gespielt haben. Zum Antrieb waren die Flossen bei den Ichthyosauriern, wie auch bei den stammesgeschichtlich später auftretenden Walen, von geringer oder keiner Bedeutung. Auch bei den Walen werden die Flossen, es ist hier nur mehr die vordere Extremität vorhanden, vorwiegend zur Steuerung benötigt.

Eine paraxiale Schwimmweise ist auch für die primitiven Ichthyosaurier unwahrscheinlich. Die Extremitäten dienten vorwiegend zur Steuerung. Die axiale Fortbewegung übernahm der gesamte Rumpf- und Schwanzbereich. Die axiale Bewegung ist auch hydrodynamisch der paraxialen überlegen. Selbst die auf den Galapagosinseln lebende Meerechse (*Amblyrhynchus cristatus*), die seinerzeit schon die Aufmerksamkeit Darwins auf sich gezogen hatte, schwimmt behend durch schlangenförmige Bewegungen ihres Körpers. Ihre Gliedmaßen sind dabei lateral an diesen angelegt. Ähnlich wird auch *Omphalosaurus* geschwommen sein. Bei den fortschrittlicheren Ichthyosauriern wird der Antrieb hauptsächlich durch die terminale Flosse übernommen.

Über die Art und Effektivität des Schwimmens, in Abhängigkeit von der Körperform, hat UNGERECHTS (1980) eine grundlegende Arbeit präsentiert. MASSARE (1988) berechnete von 115 marinen fossilen Reptilien die maximalen Geschwindigkeiten, welche zwischen 1,8 bis 2,7 m/sec (3 m/sec = 10,3 km/h) liegen. Für die mesozoischen Reptilien sind eher die geringeren Geschwindigkeiten anzunehmen. Die langkörperigen Formen (*Omphalosaurus*) waren gegenüber den tiefkörperigen (*Ophthalmosaurus*, *Shonisaurus*) bedeutend langsamer. Auch die typische Torpedo- oder Delphinform, die den oberju-

rassischen Fischechsen eigen ist, zeigt ebenfalls auf bedeutend bessere Schwimmleistungen hin, als bei den mehr oder weniger plumpen Omphalosauriern. Für *Omphalosaurus wolfi* waren sicherlich 5 km/h zur Verfolgung von Ammoniten ausreichend, was einer Geschwindigkeit von 1,4 m/sec entspricht. Es ist nicht anzunehmen, daß Ammoniten, zumindest der Großteil dieser Molluskengruppe, viel schneller geschwommen sind als der rezente Nautilus.

Bei den fortschrittlicheren Hochseeschwimmern unter den Ichthyosauriern ist das Schwanzende in charakteristischer Weise nach unten abgelenkt. Dieser Winkel beträgt bei *Stenopterygius hauffianus* zwischen 8° und 27°, und bei *Stenopterygius quadriscissus* zwischen 23° und 39°. Obwohl bei dem vorliegenden Exemplar das caudale Ende fehlt, ist eine derartige Abknickung mit Sicherheit auszuschließen. Mit der funktionellen Morphologie der caudalen Flosse hat sich MCGOWAN (1992) beschäftigt.

Die im Laufe des Mesozoikums erfolgte Veränderung in der Form der Ichthyosaurier ist nicht nur Ausdruck in der Veränderung des Habitates (Flachwasser zur Hochsee), sondern auch in der Bewegungsweise (von langsamen zu schnellen Schwimmern) und Ernährung (festsitzende oder sich nur langsam fortbewegende hartschalige Organismen zu schnelleren Beutetieren wie Tintenfische).

Omphalosaurus ist an hartschalige Nahrung bestens angepaßt, wie es für die meisten untertriadischen Ichthyosaurier gilt. Dafür sprechen nicht nur die knopfförmigen Zähne, sondern auch der massive Knochenbau des Schädelkellertes, sowie seine Kurzschnäuzigkeit. Dadurch kommt die Kraftübertragung, die beim Zerquetschen der hartschaligen Nahrung nötig ist, am besten zur Wirkung. Ob die vorliegende Art sich ebenfalls von benthischen Organismen, wie Muscheln, Schnecken und Brachiopoden ernährte, ist nicht gesichert. Eventuell hat sich der Dürnberger Saurier von Ammoniten ernährt, worauf sein Vorkommen im pelagischen Faziesraum hinweisen könnte. Eine ganz spezielle Anpassung

stellt die spatulate Schnauze bei *Omphalosaurus nettarhynchus* MAZIN & BUCHER, 1987, dar, welche als Anpassung zum Graben gedeutet wird. Unter Ichthyosauriern ist das eine ziemlich ungewöhnliche Lebensweise. Es handelt sich dabei um kleine Seichtwasser-Bewohner. Es ist auch ziemlich unwahrscheinlich, daß diese Tiere den Ozean gequert haben. Warum bislang, mit Ausnahme der Gattung „*Tholodus*“, keine durophagen Ichthyosaurier gefunden wurden, soll nach SANDER & MAZIN (1993) mit der Besetzung dieser speziellen ökologischen Nische durch die ebenfalls durophagen Placodontia, begründet sein. Aber auch die besondere paläogeographische Situation muß mitberücksichtigt werden, da die Tethys im Westen geschlossen war und eine Verbindung mit den Populationen in Nevada oder auch in Spitzbergen aus dem pazifischen Gebiet nur schwer möglich war.

Danksagung

Herzlicher Dank gebührt dem generösen Grundeigentümer, der, um vor wilden Grabereien geschützt zu sein, lieber namenlos bleiben möchte.

Mein besonderer Dank gilt den Herrn Walter Haslauer, Ing. Sepp Huber, Walter Krispler, Alfred Leiblfinger, Oliver Montag, Ernst Neureiter, Horst Ruschak, OAR Erich Urbanek, Ing. Joop van der Wielen, Walter Wilflingseder und Gerhard Wolf, die mir bei der Grabung unentgeltlich geholfen haben.

Die Alfried Krupp von Bohlen und Halbach Stiftung hat den Großteil der Kosten für die Präparation übernommen und somit erst eine Bearbeitung des Fundes ermöglicht, wofür ich meinen verbindlichen Dank ausspreche. Der Marktgemeinde Golling, unter der Leitung des Bürgermeisters Hermann Rettenbacher, und der Salzburger Heimatpflege, welche den fehlenden Geldbetrag zur Verfügung stellten, gebührt aufrichtiger Dank.

Für die sehr zeitaufwendige Präparation danke ich Herrn Oliver Kunze (Stuttgart), sowie Herrn

Dr. Rupert Wild (Stuttgart), welcher in geduldiger Weise die schwierige Präparation überwachte.

Mein Dank gilt auch für Wolfgang Veigl für die Großaufnahme und Herrn Mag. Johann Burgstaller für die Detailaufnahmen des Sauriers.

Literatur

- APPLEBY, R.M. (1959): The origin of the ichthyosaurs. – *The New Scientist*, **6**, 758–760, London.
- APPLEBY, R.M. (1961): On the Cranial morphology of Ichthyosaurs. – *Proc. Zool. Soc.*, London, **137**, 333–370, London.
- APPLEBY, R. M. (1979): The affinities of Liassic and later Ichthyosaurs. – *Palaeontology*, **22**, 4, 921–946, London.
- BAUR, G. (1887 a): On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. – *American Naturalist*, **21**, 837–840, Boston.
- BAUR, G. (1887 b): Über den Ursprung der Extremitäten der Ichthyosauria. – *Berichte über die Versammlungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines*, **20**, 17–20, Stuttgart.
- BENTON, M.J. (1985): Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. – *Zool. J. Linn. Soc.*, **84**, 147–164, London.
- BENTON, M.J. (1990): *Vertebrate Palaeontology Biology and Evolution*. – 377 S., zahlr. Abb., Unwin Hyman, London, Boston, Sydney, Wellington.
- BÖTTCHER, R. (1990): Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B, **164**, 1–51, 7 Abb., 7 Taf., 1 Tab., Stuttgart.
- BRAUN, J. & REIF, W.-E. (1985): A survey of aquatic locomotion in fishes and tetrapods. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **169**, 307–332, 14 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- BRINKMAN, D.B. & NEUMAN, A.G. (1987): Lower Triassic Vertebrates from the Sulphur Mountain Formation, Wapiti Lake, British Columbia. – *Geol. Ass. Canada, Min. Ass., Canada 1987 joint annual meeting, program with abstracts*, 12, p. 26. Saskatoon, SK.
- BRINKMAN, D. B., ZHAO Xijin & NICHOLLS, E. L. (1992): A primitive ichthyosaur from the Lower Triassic of British Columbia, Canada. – *Paleontology*, **35**, 2, 465–474, 5 Abb., 2 Tab., London.
- BUCHAN, S.H., CHALINOR, P., HARLAND, W.B. & PARKER, J. P. (1965): The Triassic stratigraphy of Svalbard. – *Norsk Polarinstittut Skr.*, n. r., **135**, 1–94, Oslo.
- BUFFRENIL, V. de, MAZIN, J.-M. & RICQLES, A de (1987): Caractères structuraux et mode de croissance du fémur d'*Omphalosaurus nisseri*, Ichthyosaurien du Trias Moyen de Spitzberg. – *Ann. Paléont. (Vert.-Invert.)* 1987, **73**, 3, 195–216, 12 Abb., Paris.
- BUFFRENIL, de V. & MAZIN, J.-M. (1990): Bone histology of the ichthyosaurs : comparative data and functional interpretation. – *Paleobiology*, **16**, 4, 435–447, 4 Abb., Chicago, Illinois.
- CALLAWAY, J.M. (1987): Ancestry and phylogeny of ichthyosaurs. – *J. Vertebr. Paleont.*, **7** (3 Suppl.), p. 13, Norman, Oklahoma.
- CALLAWAY, J. M. (1989 a): Systematics, phylogeny, and ancestry of Triassic ichthyosaurs. – Ph. D. thesis, University of Rochester, 217 p., Rochester, N.Y.
- CALLAWAY, J.M. & BRINKMAN, D.B. (1989): Ichthyosaurs (Reptilia, Ichthyosauria) from the Lower and Middle Triassic Sulphur Mountain Formation, Wapiti Lake Area, British Columbia, Canada. – *Canadian J. Earth Sci.*, **126**, 1491–1500, 7 Abb., Tulsa.
- CALLAWAY, J.M. & MASSARE, J. A. (1989): Geographic and Stratigraphic Distribution of the Triassic Ichthyosauria (Reptilia; Diapsida). – *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **178**, 1, 37–58, 4 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- CAMP, C.L. (1980): Large Ichthyosaurs from the Upper Triassic of Nevada. – *Palaeontographica*, Abt. A, **170**, 139–200, 66 Abb., Stuttgart.
- CARROLL, R. L. (1981): Plesiosaur ancestor from the Permian of Madagascar. – *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **293**, 315–383, London.
- CARROLL, R.L. (1985): Evolutionary constraints in aquatic diapsid reptiles. – *Special Papers in Paleontology*, **33**, 145–155.
- CARROLL, R.L. (1988): *Vertebrate Paleontology and Evolution*. – xiv + 698 S., zahl. Abb., W.H. Freeman & Co, New York.
- COX, C.B. & SMITH, D.G. (1973): A review of the Triassic vertebrate faunas of Svalbard. – *Geol. Mag.*, **110**, 405–418, London.
- DONG, Z.-M. (1980): The distribution of Triassic marine reptiles in China. – In: GAETANI, M. (ed.): *Contributi-*

- ons-to the Triassic stratigraphy. – Riv. Ital. Paleont. Stratigrafia, **85**, 3/4, 1231–1238, Taf. 74, Milano.
- FLEISCHER, G. (1976): Schädelbau und physiologische Leistungen der Ichthyosaurier. – Zbl. Geol. Paläont. Teil II, Jg. **1976**, 5/6, 288–290, 2 Abb., Stuttgart.
- FRAAS, E. (1891): Die Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias-und Jura-Ablagerungen. – 1–81, 14 Taf., Verlag H. Laupp, Tübingen.
- FRAAS, E. (1905): Reptilien und Säugetiere in ihren Anpassungserscheinungen an das marine Leben. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemb., **61**, 347–386, Stuttgart.
- GORDON EMUND, A. (1960): Tooth Replacement Phenomena in the Lower Vertebrates. – Life Sciences Division Royal Ontario Museum Toronto, Contribution No. **52**, 1–42, University of Toronto Press, Toronto.
- HUENE, F. VON (1916): Beiträge zur Kenntnis der Ichthyosaurier im deutschen Muschelkalk. – Palaeontographica, **62**, 1–68, 96 Abb., 1 Textteil., 7 Taf., Stuttgart.
- HUENE, F. VON (1922): Die Stammesentwicklung der Ichthyosaurier. – Paläont. Z., **5**, 265, Stuttgart.
- HUENE, F. VON (1923 a): Lines of phyletic and biological development of the Ichthyopterygia. – Bull. geol. Soc. Amer., **34**, 463–468, 2 Abb., Boulder, Colorado.
- HUENE, F. VON (1923 b): Die Stammesgeschichte der Ichthyosaurier. – Paläont. Z., **5**, 265–271, Berlin.
- HUENE, F. VON (1937): Die Frage nach der Herkunft der Ichthyosaurier. – Bull. geol. Inst. Upsala, **27**, 1–9, Upsala.
- HUENE, F. VON (1951): Eine neue Ichthyosaurier-Gattung der mittleren Trias. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **94**, 80–92, 3 Abb., Stuttgart.
- HUENE, F. VON (1956): Ichthyosauria – In: HUENE, F. von: Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden, 716 S., 690 Abb., (117–146, Abb. 154–181), VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- HUENE, F. VON (1960): Die Frage der Herkunft der Ichthyosaurier. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **4**, 174–148, Stuttgart.
- KLIMA, M. (1992): Schwimmbewegung und Auftauchmodus bei Walen und Ichthyosauriern. – Natur und Museum, **122**, 1, I: Anatomische Grundlagen der Schwimmbewegungen. 1–17, 3, II: Vergleich des Auftauchmodus. 73–89, Frankfurt am Main.
- KLIMA, M. (1993): Über einen möglichen Auftauchmodus bei den Ichthyosauriern. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **188** (3), 389–412, 14 Abb., Stuttgart.
- KOZUR, H. & MOSTLER, H. (1994): Anisian to Middle Carnian Radiolarian Zonation and Description of some Stratigraphically Important Radiolarians. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **Sbd. 3**, 39–255, 10 Abb., 51 Taf., Innsbruck.
- KOZUR, H., KRAINER, K. & MOSTLER, H. (1994): Middle Triassic Conodonts from the Southern Karawanke Mountains (Southern Alps) and their Stratigraphic Importance. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **19**, 165–200, 3 Abb., 4 Taf., Innsbruck.
- KRIPP, D. (1954): Schwimmtechnische Betrachtungen bei großen Hochseeschwimmern mit terminalem Antrieb, vornehmlich bei Ichthyosauriern. – Österr. zool. Z., **4**, 460–488, Wien.
- KUHN, O. (1934): Ichthyosauria. – Fossilium Catalogus I: Animalia, **63**, 1–75, W. Junk, Berlin.
- KUHN, O. (1957): Amphibien und Reptilien stellen nur eine Klasse der Wirbeltiere dar. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1957**, 37–42, Stuttgart.
- KUHN, O. (1961): Fossilium Catalogus I: Animalia (Editus a W. QUENSTEDT edenda curavit F. WESTPHAL): Reptilia, Supplementum I (Millerosauria, Placodontia, Eunotosauria, Bolosauria, Weigeltisauria, Thalattosauria, Pleurosauria, Araeoscelida, Choristodera) – 1–47, 5 Taf., Uigeverij Dr. W. Junk, 's-Gravenhage.
- KUHN, O. (1964 a): Umfangreiche Polyphylie der Amphibien und Reptilien. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1964**, 169–176, Stuttgart.
- KUHN, O. (1964 b): Ungelöste Probleme der Stammesgeschichte der Amphibien und Reptilien. – Jh. Ver. vaterl. Naturkunde Württemberg, **118/119**, 293–325, Stuttgart.
- KUHN, O. (1965): Ichthyosauria. – Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars 110, W. Junk, Berlin.
- KUHN, O. (1971): Die Saurier der deutschen Trias. – 105 S., 52 Abb., Verlag Gebr. Geiselberger, Altötting.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1963): Wege der Reptiliensystematik. – Paläont. Z., **37**, 61–87, 6 Abb., Stuttgart.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1965): Sind die Reptilien stammesgeschichtlich eine Einheit? – Umschau, **1965**, 5, 149–155, 7 Abb., Frankfurt.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1967): Das Problem der Euryapsiden. – Colloques intern. Cent. nat. Rech. Sci. Paris, **163**, 1966, 335–349, 11 Abb., 1 Taf., Paris.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1980 a): Über Reste eines großen Ichthyosauriers aus den Buchensteiner Schichten

- (ladinische Stufe der Trias) der Seceda (NE St. Ulrich/Ortisei, Prov. Bozen, Italien). – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **83**, 231-244, Wien.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1980 b): Observations on temporal openings of reptilian skulls and the classification of reptiles. – In: JACOBS, L.L. (Ed.): Aspects of Vertebrate History, 155–175, Museum of Northern Arizona Press, Flagstaff.
- KUMMER, B. (1975): Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere. – Natur und Museum, **105**, 156–167, Frankfurt.
- MASSARE, J.A. (1984): The Ecology and Evolution of Mesozoic marine reptiles. – Ph D thesis, The Johns Hopkins University, 182 p., Baltimore, Maryland.
- MASSARE, J.A. (1986): Convergent evolution of body shape in Mesozoic marine diapsid reptiles. – Geol. Soc. Amer., 99th annual meeting, **18**, 6, p. 685, San Antonio.
- MASSARE, J.A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. – J. Vertebr. Paleont., **7**, 121–137, 16 Abb., 3 Tab., Lawrence, Kansas.
- MASSARE, J.A. & CALLAWAY, J.M. (1987): The ecology of Triassic ichthyosaurs. – J. Vertebr. Paleont. **7** (3 Suppl.), p. 20, Lawrence, Kansas.
- MASSARE, J.A. (1988 a): Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for methods of predation. – Paleobiology, **14**, 187–205, 7 Abb., Lawrence, Kansas.
- MASSARE, J.A. & CALLAWAY, J.M. (1988 b): Live birth in ichthyosaurs; evidence and implications. – J. Vertebr. Paleont., **8** (3 suppl.), 21A, Lawrence, Kansas.
- MASSARE, J.A. & CALLAWAY, J.M. (1988 c): Taxonomic and ecologic diversity of early ichthyosaurs. – J. Vertebr. Paleont., **8** (3 Suppl.), p.10A, Lawrence, Kansas.
- MASSARE, J.A. & CALLAWAY, J.M. (1990): The affinities and ecology of Triassic Ichthyosaurs. – Geol. Soc. Amer. Bull., **102**, 409–416, 6 Abb., Boulder, Colorado.
- MASSARE, J. A. (1994 b): Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: a review. – In: MADDOCK, L., BONE, Q. & RAYNER, J. M. V. (Ed.): Mechanics and Physiology of animal swimming, 133–149, 5 Abb., Cambridge University Press, Cambridge.
- MAZIN, J.-M. (1980): Les ichthyopterygia du Trias supérieur de Nouvelle Calédonie. Implications paléobiogéographiques. – Rev. Paléobiol., **4**, 2, 177–182, Genève.
- MAZIN, J.-M. (1981 a): *Svalbardosaurus crassidens* n.g., n.sp., un ichthyopterygien nouveau du Spathien (Trias inférieur) du Spitzberg. – C. R. Séances Acad. Sci. (III), Sciences de la Vie, **293**, II, 203–205, 1 Abb., Paris.
- MAZIN, J.-M. (1981 b): *Grippia longirostris* WIMAN, 1929, un ichthyopterygia primitif du Trias inférieur du Spitzberg. – Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. ser. 4, 3, sec. C, No. 4, 317–340, 16 Abb., 1 Taf., Paris.
- MAZIN, J.-M. (1982 a): Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. – Geobios, Mém. spéc., **6**, 85–98, 8 Abb., Lyon.
- MAZIN, J.-M. (1982 b): Répartition stratigraphique et géographique des Mixosauria (Ichthyopterygia). Provincialité marine au Trias moyen. – Actes du Symposium Paléontologique Georges Cuvier, 525–538, 5 Abb., Montbéliard.
- MAZIN, J.-M. (1983 a): *Omphalosurus nisseri* (WIMAN, 1910), un ichthyoptérygien à denture broyeuse du Trias moyen du Spitzberg. – Bull. Mus. Nat. Hist. Natur, **4**, 5, sec. C, no. 2, 243–263, 7 Abb., 5 Taf., Paris.
- MAZIN, J.-M. (1983 b): Répartition stratigraphique et géographique des Mixosauria (Ichthyopterygia). Provincialité marine au Trias moyen. – In: BUFFETAUT, E. MAZIN, J.-M. & SALOMON, E. (eds): Actes du Symposium Paléontologique George Cuvier, 1982, 375–387, Montbéliard.
- MAZIN, J.-M. (1983 c): L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia (Reptilia). – N. Jb. Geol. Paläont, Mh., **1983/7**, 406–418, 5 Abb., Stuttgart.
- MAZIN, J.-M. (1984 a): Les Ichthyopterygia du Trias du Spitzberg: Descriptions complémentaires à partir d'un nouveau matériel. – Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., **4**, 6, sec. C, 309–320, 2 Abb., 3 Taf., Paris.
- MAZIN, J.-M. (1984 b): Paleobiology of the Lower Triassic marine reptiles. – Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers. Ed. by W.-E. REIF & F. WESTPHAL, 135–140, 2 Abb., Tübingen (Attempo Verlag).
- MAZIN, J.-M. (1986 a): Paleobiogeography of Triassic Ichthyopterygian Reptiles; some working hypotheses. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **173**, 1, 117–129, 2 Abb., Stuttgart.
- MAZIN, J.-M. (1986 b): A new interpretation of the forefin of *Utatusaurus hataii* (Reptilia, Ichthyopterygia). – Paläont. Z., **60** (3/4), 313-318, 3 Abb., Stuttgart.

- MAZIN, J.-M. (1986 c): A new interpretation of the type specimen of *Omphalosaurus nevadanus* MERRIAM 1906. – *Palaeontographica*, A, **195**, 19–27, 5 Abb., Stuttgart.
- MAZIN, J.-M. & BUCHER, H. (1987): *Omphalosaurus nectarrhynchus*, une nouvelle espèce d'Omphalosauridé (Reptilia, Ichthyopterygia) du Spathien de la Humboldt Range (Nevada, U.S.A.). – *C. R. Acad. Sciences (II)*, **305**, 823–828, 3 Abb., Paris.
- MAZIN, J.-M., SUTEETHORN, V., BUFFETAUT, E., JAEGER, J.-J. & HELMCKE-INGAVAT, R. (1991): Preliminary description of *Thaisaurus chonglakmanni* n.g., n.sp., a new ichthyopterygian (Reptilia) from the Early Triassic of Thailand. – *C. R. Acad. Sci. Paris*, **313**, Série II, 1207–1212, 2 Abb., Paris.
- MAZIN, J.-M. (1988): Paléobiogéographie des reptiles marins du Trias. Phylogénie, systématique, écologie et implications paléobiogéographiques. – *Mém. Sci. de la Terre*, 313 S., Academie de Paris, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- MAZIN, J.-M. & SANDER, M.P. (1993): Palaeobiogeography of the Early and Late Triassic Ichthyopterygia. – In: *Evolution, ecology and biogeography of the Triassic reptiles*. – *Paleont. Lombarda Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Storia Naturale, Milano Nuova serie*, **2**, 983–107, 17 Abb., Milano.
- MCGOWAN, Ch. (1992): The ichthyosaurian tail; sharks do not provide an appropriate analogue. – *Paleontology*, **35**, Part 3, 555–570, 11 Abb., London.
- MCGREGOR, (1902): *Ancestry of ichthyosauria*. – Science, Washington, D.C.
- MERRIAM, J.C. (1906): Preliminary note on a new marine reptile from the Middle Triassic of Nevada. – *Univ. California Publ., Bull. Department of Geology*, **5**, 5, 75–79, 1 Abb., Taf. 8–9, Berkeley.
- MERRIAM, J.C. (1910): The skull and dentition of a primitive Ichthyosaurian from the Middle Triassic. – *Bull. Geol. Univ. California*, **5**, 24, 381–390, 3 Abb., Taf. 40, Berkeley.
- MERRIAM, J.C. & BRYANT, H.C. (1911 a): Notes on the dentition of *Omphalosaurus*. – *Bull. Geol. Univ. California*, **6**, 329–332, 2 Abb., Berkeley.
- MERRIAM, J.C. (1911 b): Notes on the relationships of the marine saurian fauna described from the Triassic of Spitsbergen by WIMAN. – *Univ. California Publ., Bull. Department of Geology*, **6**, 813, 317–327, The University Press, Berkeley.
- MERRIAM, J.-C. & BRYANT, H. C. (1911 c): Notes on the dentition of *Omphalosaurus*. – *Bull. Department of Geol., Univ. of California Publ.*, **6**, 14, 329–332, 2 Abb., Berkeley.
- MERRIAM, J.-M. (1902): Primitive Characters of the Triassic Ichthyosaurs. – *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **14**, 536, Boulder, Colorado.
- MEYER, H. VON (1845): *System der fossilen Saurier*. – *N. Jb. Min. etc.*, Stuttgart.
- MEYER, H. VON (1847–1855): *Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes, mit Rucksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper*. – Heinrich Keller, Frankfurt am Main.
- MOSTLER, H. (1967): Conodonten und Holothuriensklerite aus den norischen Hallstätter-Kalken von Hernstein (Niederösterreich). – *Verh. Geol. B.-A.*, Jg. **1967**, 1/2, 177–188, 3 Abb., Wien.
- MOSTLER, H. (1968): Holothurien-Sklerite aus oberanischen Hallstätterkalken (Ostalpen, Bosnien, Türkei). – *Alpenkundliche Studien II*, Veröff. Univ. Innsbruck, **2**, 1–44, 5 Abb., 5 Taf., Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1971): Ophiurenskelettelemente (äußere Skelettanhänge aus der alpinen Trias). – *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **1**, 9, 1–35, 27 Abb., 5 Taf., Innsbruck.
- NOPCSA, F. (1922): Bemerkungen zur Systematik der Reptilien. – *Paläont. Z.*, **5**, 107–118, Stuttgart.
- NOPCSA, F. (1923): Die Familien der Reptilien. – *Fort-schritte der Geologie und Paläontologie*, H. 2, 1–210, 6 Taf., Berlin (Borntraeger).
- NOPCSA, F. (1924): *Paleontological Notes 1. The Genera of Reptiles*. – *Palaeontologia Hungarica*, **2**, Budapest.
- NOPCSA, F. (1926 a): *Heredity and Evolution*. – *Proc. Zool. Soc. Part 2*, **1926**, 633–665, London.
- NOPCSA, F. (1926 b): *Osteologia reptilium recentium et fossilium*. – *Fossilium Catalogus, I, Animalia*, **27**, 1–391, W. Junk, 's Gravenhage.
- NOPCSA, F. (1928): *The Genera of Reptiles*. – *Palaeobiologica*, **1**, 163–188, Wien.
- OSBORN, H. F. (1903): *The Reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diapsosauria*. – *Memoires of the American Museum of Natural History*, **1** (8), 449–507, 24 Abb., Taf. 40, New York.
- OSBORN, R. (1904): *Reclassification of the Reptilia*. – *Amer. Naturalist*, **38**, 446, 93–115, 13 Abb., Boston.
- PEYER, B. (1939): *Über Tholodus schmidi* H. v. MEYER. – *Palaeontographica*, **90**, Abt. A, 1–47, 21 Abb., 2 Taf., Stuttgart.

- PEYER, B. (1944): Die Reptilien vom Monte San Giorgio. – Neujahrsblatt, Naturforsch. Ges. Zürich, **146**, 1–95, 63 Abb., Zürich.
- REIF, W.-E. (1982): Aquatic locomotion. Introduction: Strategies of aquatic propulsion. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **164**, 151–153, Stuttgart.
- RIESS, J. (1984): Biomechanics of Ichthyosaurs. – In: REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. (Eds.): Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Attempto Verlag, Tübingen.
- RIESS, J. & FREY, E. (1985): Bibliographie über Ichthyosaurier. – Zbl. Geol. Paläont., Teil II, 1/2, 7–20, Stuttgart.
- RIESS, J. (1986): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier. – Palaeontographica A, **192**, 4/6, 93–155, Stuttgart.
- ROBINSON, J. A. (1976): Biomechanik des Schwimmens aquatischer Reptilien. – Zbl. Geol. Paläont., Teil 2, Jg. **1976**, 286–288, 2 Abb., Stuttgart.
- ROMER, A.S. (1945): Vertebrate Paleontology. – 2nd ed., VIII + 687 S., 377 Abb., 4 Tab., Chicago (Univ. Chicago Press), (1. A. 1933).
- ROMER, A.S. (1948): Ichthyosaur ancestor. – Amer. J. Sci., **246**, 109–121, 3 Abb., New Haven.
- ROMER, A. S. (1968): Osteology of Reptiles. – 2. A., 722 S., University of Chicago Press, Chicago.
- SANDER, M.P. & MAZIN, J. M. (1993): The paleobiogeography of Middle Triassic ichthyosaurs: the five major faunas. – In: Evolution, ecology and biogeography of the Triassic reptiles. Paleont. Lombarda Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Storia Naturale, Milano Nuova serie, **2**, 145–151, 3 Abb., 1 Tab. Milano.
- SANDER, M.P., RIEPPEL, O.C. & BUCHER, H. (1994): New marine vertebrate fauna from the Middle Triassic of Nevada. – J. Paleont., **68**, 3, 676–680, 5 Abb., Tulsa.
- SEHRWALD, S. (1913): Waren die Ichthyosaurier Cannibalen. – Umschau, **17**, 541–546, 2 Abb., Frankfurt.
- SHIKAMA, T., KAMEI, T. & MURATA, M. (1978): Early Triassic Ichthyosaurus, *Utatusaurus hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami Massif, Northeast Japan. – Tohoku University, Science Reports., Ser. 2 (Geol.), **48**, 2, 77–97, 12 Abb., 9 Taf., Sendai.
- SIMPSON, G.G. (1960): On the possible Polyphyletic Origin of Reptiles. – Evolution, **14**, 274–276, Lancaster/Pa.
- TARSITANO, S. (1982): A model for the origin of ichthyosaurs. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **164**, 1/2, 143–145, 1 Abb., Stuttgart.
- TARSITANO, S. (1983): A case for the diapsid origin of ichthyosaurs. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1983**, 12, 56–64, 3 Abb., Stuttgart.
- UNGERECHTS, B. (1980): Über die Hydrodynamik schnell schwimmender Wirbeltiere. – 87 S., 42 Abb. im Anhang, – Diss. Naturwiss. Fak. Ruhr Universität Bochum, Bochum.
- WILLISTON, S. W. (1917): The Phylogeny and Classification of Reptiles. – J. Geol., **25**, 5, 411–421, 5 Abb., Chicago.
- WILLISTON, S. W. (1925): The osteology of the Reptiles. – xiii + 300 S., 191 Abb. (Harvard Univ. Press). Cambridge Mass.
- WIMAN, C. (1910): Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, **10**, 1909, 124–148, 6 Abb., Taf. 5–10, Upsala.
- WIMAN, C. (1912): Über *Mixosaurus cornalianus* Bass. sp. – Bull. geol. Inst. Upsala, **11**, 230–241, Taf. 11, Upsala.
- WIMAN, C. (1916): Notes on the marine Triassic reptile fauna of Spitzbergen., – Univ. California Publ., Bull. Department of Geology, **10**, 5, 63–73, 5 Abb., Berkeley.
- WIMAN, C. (1919): Ein Archosaurier aus der Trias Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Upsala, **16**, 1918/1919, 81–85, Upsala.
- WIMAN, C. (1929): Eine neue Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, **22**, 1928, 183–196, Upsala.
- WIMAN, C. (1930): Eine neue marine Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, **22**, 1928, 183–196, 8 Abb., Upsala.
- WIMAN, C. (1933): Über *Grippia longirostris*. – Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, ser. **6**, 9, 4, 1–19, 4 Abb., Taf. 1–2, Upsala.
- WIMAN, C. (1946): Über Ichthyosaurier und Wale. – Senckenbergiana, **27**, 1–11, 3 Abb., 2 Tab., Frankfurt a. M.
- WOODWARD, A. S. (1906): On two specimens of Ichthyosaurus showing contained embryos. – Geol. Mag., N. S., **5**, 3, 443–444, Taf. 24, London.
- YAKOVLEV, N.N. (1903 a): Neue Funde von Trias-Sauriern auf Spitzbergen. – Verhandlungen der Russisch-kaiserlichen mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, Ser. 2, **40** (1902), 179–202, St. Petersburg.
- YAKOVLEV, N.N. (1903 b): Einige Bemerkungen ueber die triassischen Ichthyosaurier. – Verhandlungen der

- Russisch-kaiserlichen mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, Ser. 2, **40**, 1902, 263, St. Petersburg. (Referat: KOKEN, E.: 1903, N. Jb., 2, 440, Stuttgart.)
- YAKOVLEV, N.N. (1904): Nachtrag zu meiner Abhandlung „Neue Funde von Trias-Sauriern auf Spitzbergen“ und Bemerkungen zu der von Prof. Koken verfassten Recension dieser Abhandlung. – Verhandlungen der Russisch-kaiserlichen mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, Ser. 2, **41**, 1, 165, St. Petersburg.
- YANG, Z.-J. & DONG, Z.-M. (1972): *Chaohusaurus geishanensis* from Anhui Province. In: YANG, Z.-J. & DONG, Z.-M. (eds): Aquatic reptiles from the Triassic of China. – Academia Sinica, Inst. Vertebrate Palaeont. and Palaeoanthropol., Memoir, **9**, 11–14, 1 Abb., Peking (in Chinesisch).
- YEFIMOV, V. M. (1993): First find of the ichthyosaur *Omphalosaurus* in the Kimmeridgian of the USSR. – Paleont. Zhurn., **25**, 3, 143–147, Moskva.
- YOUNG, C.-C. & DONG, Z.M. (1972): *Chaohusaurus* from the Turtle Mountain, Anhui province. – In: The aquatic reptiles of the Triassic in China. – Memoir of IVPP, **9**, 11–14, 1 Abb., Peking (in Chinesisch).
- YOUNG, C.-C. & DONG Zhi-Ming (1972) (Hrsg.): Aquatic Reptiles from Triassic of China. – Memoir of IVPP, **9**, 1–34, zahlr. Abb., 13 Taf., Peking (in Chinesisch).

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Gottfried Tichy, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Salzburg, Hellbrunner Straße 34, A-5020 Salzburg, Austria.

Manuskript eingegangen: 7. März 1995

Tafel 1

Fig.1: Gesamtansicht von *Omphalosaurus wolffi* nov. sp. 1/10 x, Man beachte die zur Breite relativ hohen Wirbel.
Lercheckkalk, unterstes Ladin. Dürrnberg-Gebiet, ca. 2,75 km SW Hallein. Aufbewahrung: Heimatmuseum
Burg Golling.

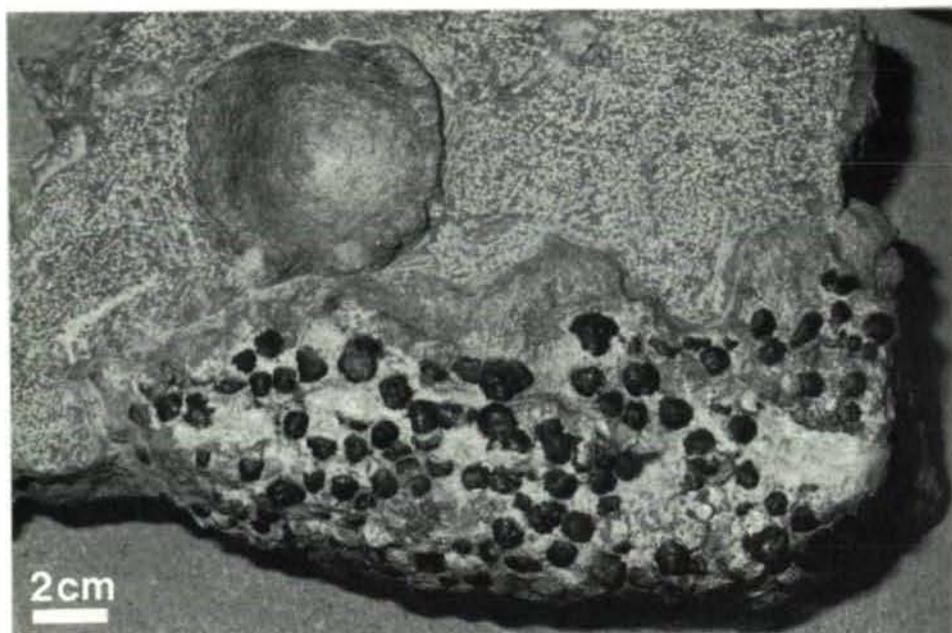


Tafel 2

Fig. 1: Oberkiefer-Fragment mit semisphärischen Knackzähnen, darüber ein tiefamphicoeler Wirbel, 0,5 x.

Fig. 2: Oberkiefer-Fragment mit zum Teil stark verbreiterten, abgeflachten Knackzähnen, 0,5 x.

Fig. 3: Thorakalrippen aus dem Abschnitt 4 bis 7 der Abb. 1. Die breiten Rippenköpfe sowie die Schwellungen (Pfeile) der Rippen sind deutlich zu erkennen.



Tafel 3

Fig. 1: Die beiden Unterkieferäste, Ansicht von occlusal, 0,5 x.

