Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld u. Umgegend **37** (1996), S. 15-52

# Ein großer Ichthyosaurier aus dem Pliensbachium von Bielefeld

## Neue Einblicke in die Ichthyosaurier des Mittleren Lias und das Gebiß von Temnodontosaurus

Axel HUNGERBÜHLER, Bristol
Sven SACHS, Düsseldorf

Mit 9 Abbildungen und 2 Tabellen

**Inhalt** Seite

1. Zusammenfassung ..... 16
2. Summary ..... 16
3. Einleitung ..... 17
4. Beschreibung des großen Skeletts im Naturkunde-Museum Bielefeld ..... 20
5. Weitere Ichthyosaurierreste aus dem Pliensbachium im Naturkunde-Museum Bielefeld ..... 31
6. Ichthyosauriertaxa im Pliensbachium Europas ..... 35
7. Der Bezug zu den unter- und oberliassischen Ichthyosaurierfaunen Europas ..... 40
8. Das Gebiß von Temnodontosaurus ..... 45
9. Dank ..... 49
10. Literatur ..... 50

Verfasser:
Axel Hungerbühler, Department of Geology, University of Bristol, Wills Memorial Building, Queen's Road, Bristol BS8 1RJ, UK
Sven Sachs, Norfer Str. 9, D-40221 Düsseldorf

## 1. Zusammenfassung

Wir beschreiben hier das fragmentäre Skelett eines Ichthyosauriers von geschätzten acht Metern Länge aus dem Unteren Pliensbachium (*davoei*-Zone) von Bielefeld. Nach der Größe, massiven Schnauze, starken Bezahnung und weiterer Schädelmerkmale wird das Tier der Gattung *Temnodontosaurus* zugeordnet. Das Stück ist artlich nicht bestimmbar.
Eine kritische Überprüfung der bisher beschriebenen Ichthyosauriertaxa ergibt, daß im mittleren Lias von Europa die Gattungen *Leptonectes*, *Temnodontosaurus* und *Stenopterygius* vorkommen. "*Leptopterygius*" *nuertingensis* v. HUENE, 1931 wird hier als einzige valide Art im Pliensbachium eingestuft, deren generische Zuordnung allerdings neu untersucht werden muß. *Leptopterygius margaritatus* v. HUENE, 1922 wird als *Temnodontosaurus* sp. angesehen und ein Lectotyp bestimmt.
Wir geben weiterhin eine Übersicht der Taxonomie und Paläobiogeographie unterjurassischer Ichthyosaurier. Daraus läßt sich eine Tendenz zu verstärktem Provinzialismus der Ichthyosaurierfaunen im Laufe des Lias ableiten. Der Bielefelder *Temnodontosaurus* zeigt, daß zwischen den unter- und oberliassischen Temnodontosauriern eine geographische und zeitliche Kontinuität besteht.
Wir postulieren, daß sich aus einfachen Kegelzähnen in der Ontogenese von *Temnodontosaurus platyodon* (CONYBEARE, 1822), *T. eurycephalus* MCGOWAN, 1974 und *T. burgundiae* (GAUDRY, 1896) eine Bezahnung mit Schneidekanten entwickelt. Das Gebiß dieser drei Arten ist in diesem Wachstumsstadium heterodont mit bi- oder tricarinaten Zahnformen im hinteren Kieferabschnitt. Der Bielefelder Schädel besitzt im Gegensatz zu den anderen *Temnodontosaurus*-Arten auch im Alter keine Schneidekanten an den Zähnen.

## 2. Summary

A fragmented skeleton of an ichthyosaur is described from the Lower Pliensbachian (*davoei*-zone) of Bielefeld. The original length is estimated to approach 8 metres. According to its size, massive snout, strong dentition, and other skull characters, the specimen is referred to *Temnodontosaurus*. The incomplete preservation prevents an identification at species level.

A critical reevaluation of Middle Liassic ichthyosaur taxa shows, that the Pliensbachian of Europe yields the genera *Leptonectes*, *Temnodontosaurus*, and probably *Stenopterygius*. We assess *"Leptopterygius" nuertingensis* v. HUENE, 1931 the only valid species in the Pliensbachian. *Leptopterygius margaritatus* v. HUENE, 1922 is reidentified as *Temnodontosaurus* sp., and a lectotype is designated.
A taxonomic and palaeobiogeographic synthesis of Lower Jurassic ichthyosaurs of Europe is presented. The Bielefeld *Temnodontosaurus* indicates, that there is a spatial and temporal continuity between the better known species of *Temnodontosaurus* from the Lower and Upper Liassic. Hence, the specimen provides further evidence that vindicates the regrouping of these species into one genus, *Temnodontosaurus*. The distribution of ichthyosaur taxa suggests a tendency toward provincialism in the composition of ichthyosaur faunas during the Lower Jurassic.
A reinvestigation of the dentition in *Temnodontosaurus platyodon* (CONYBEARE, 1822), *T. eurycephalus* MCGOWAN, 1974 and *T. burgundiae* (GAUDRY, 1896) suggests evidence for an ontogenetic change from simple, cone-shaped teeth to bicarinate or tricarinate teeth in adults. Furthermore, there are indication for a heterodont dentition in larger specimens of *Temnodontosaurus*: conical or teeth with an anterior carina are situated in the anterior part of the jaws, whereas the typical multicarinate teeth are restricted to the posterior jaw region. In marked contrast to the others, the teeth of the large Bielefeld *Temnodontosaurus* show no carinae but a characteristic rugose pattern of the enamel.

## 3. Einleitung

Ichthyosaurier sind ein Lehrbuchbeispiel für den konvergenten Erwerb von fischartigen Merkmalen bei Tetrapoden durch eine sekundär aquatische Lebensweise. Schon die ersten Formen in der Trias zeigen den typischen stromlinienförmigen Körperbau sowie die zu Flossen umgestalteten Extremitäten. Am Ende der Trias taucht mit *Ichthyosaurus* der erste Ichthyosaurier auf, der im Vergleich mit allen anderen triadischen Formen Merkmale zeigt, die deutlich von der Ursprungsform abweichen. Im unteren Lias sind die primitiveren Ichthyosaurier vollständig durch "moderne", d. h. stärker abgeleitete Gattungen wie *Ichthyosaurus* und *Leptonectes* ersetzt. Sie spalten sich schnell in mehrere Linien auf und dominieren im

ganzen unteren Jura über die anderen marinen Reptilien (Plesiosaurier und Meereskrokodile).
In Europa stellt Südengland die klassischen Fundstellen für Ichthyosaurier im Unteren Lias. Besonders die Steilküsten von Dorset (Lyme Regis, Charmouth) und die Umgegend der Ortschaft Street in Somerset haben sich als fossilträchtig erwiesen (Abb. 1). Die ersten wissenschaftlichen Beschreibungen von Ichthyosauriern anfangs des 19. Jahrhunderts basieren auf Funden aus diesen Lokalitäten.

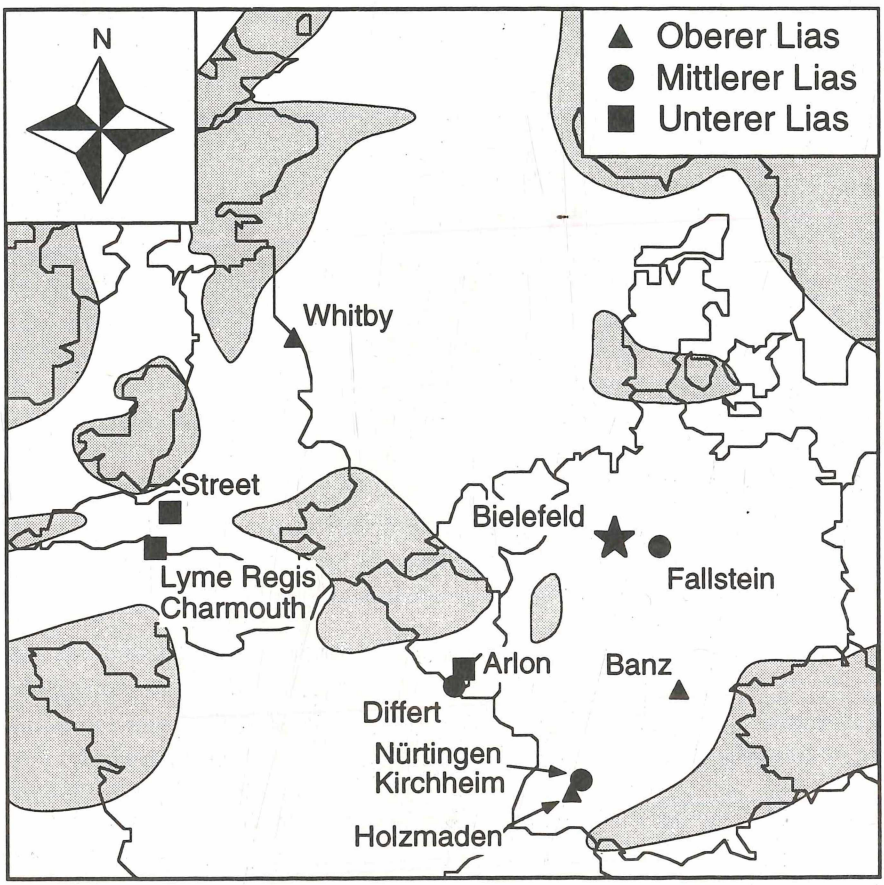



Abb. 1: Lage der im Text behandelten Ichthyosaurierfundstellen mit einer Darstellung der paläogeographischen Situation im Unteren Jura. Festland schattiert, nach ZIEGLER (1982).

Die bedeutendsten Fundgebiete im Oberen Lias liegen im Posidonienschiefer von Württemberg (Holzmaden) und Franken (Banz), sowie in den etwa zeitgleichen Sedimenten von Yorkshire (Whitby) in Nordostengland (Abb. 1). In beiden Regionen werden bzw. wurden jahrhundertelang Gesteine toarcischen Alters gewerbsmäßig abgebaut und dabei eine enorme Anzahl von Skeletten geborgen. Allein von Yorkshire liegen etwa 70 Tiere in verschiedenen Museen (BENTON & TAYLOR 1984). Ichthyosaurier aus dem Posidonienschiefer sind in nahezu allen größeren naturwissenschaftlichen Sammlungen der Welt ausgestellt. Grobe Schätzungen aller bislang geborgenen Skelette bewegen sich im Rahmen von etwa 3000 Exemplaren (GODEFROIT 1994).
Allen diesen Fundstellen ist gemeinsam, daß es sich um sogenannte Konservatlagerstätten handelt, in denen Skelette in der Regel vollständig und artikuliert vorliegen. In Ausnahmefällen sind auch Reste der Weichteile erhalten geblieben, so daß wir aus beiden Zeitabschnitten ein vergleichsweise umfassendes Bild der Ichthyosaurierfauna und der Anatomie dieser Tiere besitzen.
Zwischen dem Sinemurium und Toarcium klafft eine Zeitspanne von mindestens 10 Millionen Jahren, aus der von ganz Europa nur sehr wenige Ichthyosaurierreste vorliegen. Bis heute ist kein einziges auch nur annähernd vollständiges Exemplar bekannt. Ichthyosaurier waren im Pliensbachium sicher nicht weniger häufig als in anderen geologischen Zeitabschnitten. Ausschlaggebend für die Seltenheit sind eher die weniger vorteilhaften Erhaltungsbedingungen, die in Mitteleuropa damals vorherrschten. Ein weiterer Faktor ist sicherlich auch die weitaus ungünstigere Aufschlußsituation in Ablagerungen des Mittleren Lias und die Tatsache, daß diese Gesteine nur selten gewerblich abgebaut werden.
Wir beschreiben hier das fragmentäre Skelett eines großen Ichthyosauriers aus gerade diesem Zeitraum, dem Pliensbachium, von Bielefeld. Es ist aus mehreren Gründen bemerkenswert: Ichthyosaurier sind in Norddeutschland selbst im Unter- und Ober-Lias große Seltenheiten. Der Bielefelder Ichthyosaurier repräsentiert das bisher größte Exemplar eines Temnodontosauriden aus diesem schlecht dokumentierten Zeitabschnitt. Es liefert uns zusätzliche anatomische Informationen über diese Gruppe, die sich erhaltungsbedingt allerdings auf die Bezahnung beschränken. Weiterhin vermittelt es nicht nur zeitlich, sondern auch paläogeographisch zwischen den Ichthyosaurierfaunen Englands und Süddeutschlands.

Verwendete Abkürzungen: GCMAG Gloucester City Museum and Art Gallery; GPIT Institut und Museum für Geologie und Paläontologie Tübingen; IRSNB Institut royal des Sciences naturelles de Belgique; NMB Naturkunde-Museum Bielefeld; SMNS Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

## 4. Beschreibung des großen Skelettes im Naturkunde-Museum Bielefeld

### Material:

Tab. 1: Material von *Temnodontosaurus* sp., Pliensbachium von Bielefeld, aufbewahrt im Naturkunde-Museum Bielefeld. Ursprüngliche Fundnummern der Stücke in Klammern.

| lfd. Nr. | Material |
|---|---|
| 1 | vorderes Rostrumfragment (unnumeriert) |
| 2 | mittlerer Abschnitt des Rostrums mit Teil der rechten Mandibula (Nr. 53) |
| 3 | linke Hälfte des hinteren Rostrums und der Mandibula (unnumeriert) |
| 4 | Fragment des Unterkiefers (Nr. 58) |
| 5 | zwei artikulierte Wirbel und Teile des Quadratums (Nr. 54) |
| 6 | vier artikulierte Wirbel, acht Phalangen einer Flosse und vier Rippenfragmente (Nr. 61) |
| 7 | mediale Bereiche der Coracoide in Artikulation (Nr. 57) |
| 8 | drei artikulierte Wirbel (Nr. 60) |
| 9 | drei vollständige, artikulierte Wirbel (unnumeriert) |
| 10 | ein zerbrochener Wirbel (Nr. 55) |
| 11 | Wirbel und distales Ende eines Neuralbogens (Nr. 62) |
| 12 | zwei artikulierte proximale Schwanzwirbel (Nr. 56) |
| 13 | zwei artikulierte Schwanzwirbel (unnumeriert) |
| 14 | Wirbelfragment und zwei Rippenfragmente (unnumeriert) |
| 15 | Rippenfragment, 13,3 cm lang (unnumeriert) |
| 16 | Rippenfragment, 7,5 cm lang (unnumeriert) |

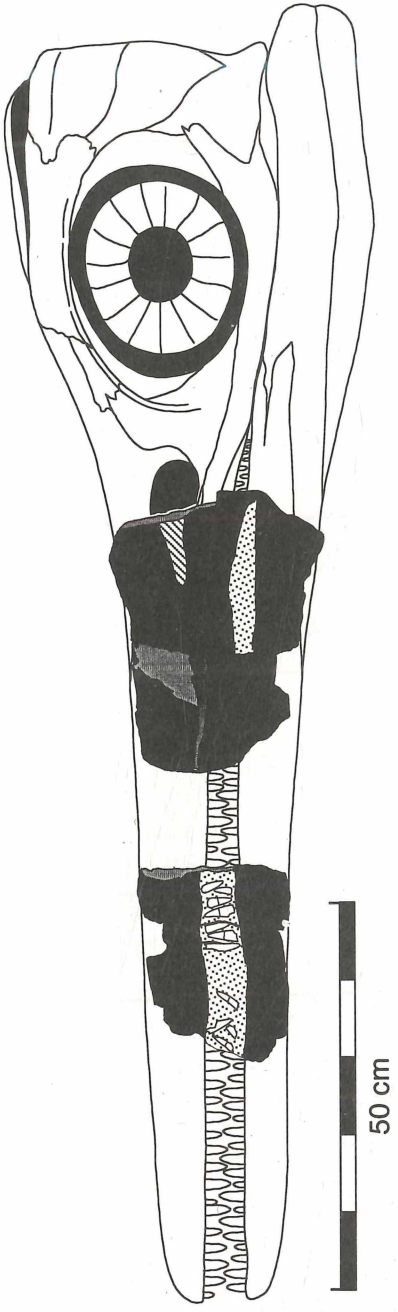
**Lokalität:** ehemalige Tongrube der Firma Klarhorst, NO Apfel- und Sudbrackstraße, Sudbrack, Bielefeld. Topographische Karte 1:25 000, Blatt 3917 Bielefeld, ca. R = $^{34}$ 68 100 H = $^{57}$ 67 930 (BÜCHNER et al. 1986: 33, Abb. 19)

**Fundschicht und Alter:** Unteres Pliensbachium, "Capricornu-Schichten", entspricht nach BÜCHNER et al. (1986) etwa der *davoei*-Zone.

**Fundgeschichte und Erhaltung:** Das Skelett wurde in den frühen dreißiger Jahren (das genaue Funddatum ist unbekannt) vom damaligen Museumspfleger des Naturkunde-Museums Bielefeld, W. Althoff, und Mitarbeitern der Preußischen Geologischen Landesanstalt Berlin geborgen. Die Knochen stammen aus einer (oder vielleicht mehreren) tonig-kalkigen, splitterharten Geode und liegen ausnahmslos in Artikulation und nur wenig verdrückt vor. Sie sind, wahrscheinlich bedingt durch die Härte der Matrix, größtenteils nur grob freigelegt worden, was häufig zu Absplitterungen oder anderen Beschädigungen der Knochenoberfläche geführt hat.
Nach dem Erhaltungszustand und den vorliegenden Körperpartien ist es offensichtlich, daß heute nur noch wenige Bruchstücke eines wahrscheinlich annähernd vollständigen Skelettes aufbewahrt werden. Der Fund mußte nach dem Krieg für längere Zeit provisorisch gelagert werden, und so ist es durchaus möglich, daß Teile davon zerfallen oder verloren gegangen sind. Es bestand auch der Verdacht, daß ein Teil des Fundes nach der Bergung in die Sammlung der Preußischen Geologischen Landesanstalt in Berlin gelangt sein könnte. Briefliche Nachforschungen von M. Büchner im Jahr 1991 verliefen allerdings ergebnislos.

## Schädel

Vom Schädel sind nur drei Bruchstücke des Rostrums mit Teilen des Unterkiefers vorhanden. Ein weiteres, großes Knochenfragment, das mit mehreren Halswirbeln assoziiert ist, ist vermutlich der Rest des linken Quadratums. Zusätzlich ist auch ein kleineres Unterkieferfragment vorhanden. Wegen der schlechten Erhaltung werden beide in der Beschreibung nicht weiter berücksichtigt.
Um eine Vorstellung zu geben, welche Bereiche des Schädels erhalten sind, sind in Abbildung 2 die drei Schnauzenstücke in der Ansicht von


50 cm

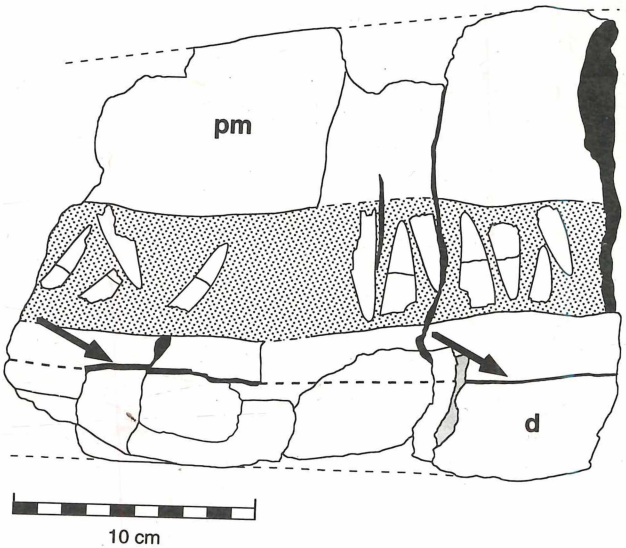
links in eine Schädelrekonstruktion des vergleichbaren Ichthyosauriers *Temnodontosaurus burgundiae* eingepaßt. Gleichzeitig vermittelt die Zeichnung einen Eindruck, wie der ganze Schädel ausgesehen haben könnte. Die Gesamtlänge der drei Teilstücke beträgt etwas mehr als 60 cm. Da es die vorhandenen Schädelreste nicht erlauben, eine der üblichen Meßstrecken (s. MCGOWAN 1974a) zu nehmen, kann die Gesamtlänge des Schädels nur grob geschätzt werden. Die Schnauze selbst dürfte etwa 100 cm bis maximal doppelt so lang wie die Bruchstücke gewesen sein. Damit erreichen wir einen Wert von vielleicht 150 cm für die Länge des ganzen Schädels. Vollständige Exemplare von Ichthyosauriern mit vergleichbarer Schnauzenform und Schädellänge haben eine Gesamtlänge zwischen 7 und 8 Metern (*Temnodontosaurus*, nach v. HUENE 1922 und 1931a). Der Bielefelder Ichthyosaurier ist mit einiger Sicherheit in der gleichen Größenklasse einzureihen.

**Vorderes Schnauzenfragment** (unnumeriert, lfd. Nr. 1)

Dieses Fragment ist ein isoliertes, 25 cm langes Teilstück aus der vorderen Hälfte der Schnauze (Abb. 3). Nach der empirischen Methode von MCGOWAN (1996c) muß eine beträchtliche Strecke bis zur Schnauzenspitze fehlen. Das Rostrum selbst ist massiv gebaut, und seine Höhe nimmt auf der erhaltenen Strecke nur unwesentlich zu.
Praemaxillare und Dentale sind auf beiden Seiten in Fragmente zerbrochen, von denen mehrere bei der Bergung verloren gegangen sind. Die Längsfurche an der Außenseite des Dentale, die mit der Zahnfurche kommuniziert und wahrscheinlich zur Aufnahme von Nerven und Blutgefäßen diente, ist auf beiden Seiten markant ausgeprägt. Die Ränder sind stark gerundet, so daß durch die Tiefe der Furche der Unterkiefer auf den ersten Blick aus zwei parallelen Knochen zu bestehen scheint. Die korrespondierende Furche im Oberkiefer ist nicht erhalten.

Abb. 2: Die drei erhaltenen Schnauzenfragmente, eingepaßt in eine Schädelrekonstruktion von *Temnodontosaurus burgundiae* (Rekonstruktion von M. MAISCH in MAISCH & HUNGERBÜHLER, in Vorb.).




pm
d
10 cm

**Mittleres Schnauzenfragment**, Nr. 53

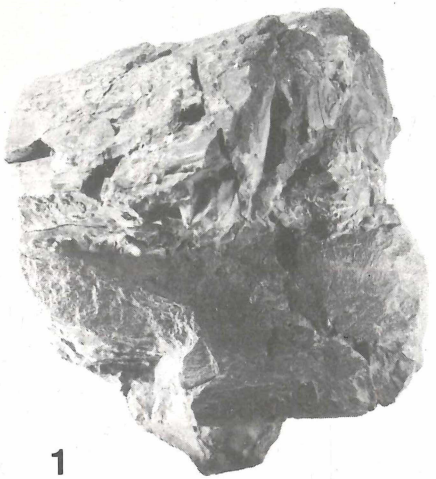
Fragment Nr. 53 besteht aus dem Rostrum mit dem rechten Ast des Unterkiefers in Okklusion. Der entsprechende Abschnitt des linken Unterkiefers fehlt (Abb. 4/1-2). Die vorderen Bereiche der Nasalia, die dorsal an der Schnauze exponiert sind, sind verglichen mit anderen Ichthyosauriern relativ kurz. Schon ab einem Punkt etwa 15 cm vor der Nasenöffnung werden die Nasalia nach vorne zu von den Praemaxillaria vollständig umfaßt. Am Querbruch (Abb. 4/3) ist aber zu erkennen, daß das rechte Nasale und die ganze linke Hälfte des Bruchstückes durch die Kompaktion nach unten verschoben sind. Dadurch wird in der Ansicht von oben die Existenz einer Internasalfurche, eine Depression entlang der Mittellinie im dorsalen Bereich vor der Nasenöffnung, vorgetäuscht. Die Zahnrinne wird von zwei Lamellen des Praemaxillare gebildet. Die Rinnen sind mehr als doppelt so breit wie eine der mächtigen Zahnwurzeln und engen dadurch den Raum zwischen beiden Praemaxillaria stark ein. In diesen Spalt greifen die medialen Ränder der Vomeres, die nach ventral gebogen sind, ein. Die Innenseite des Unterkiefers wird in diesem Schnauzenbereich allein vom Spleniale gebildet.

**Hinterer Schnauzenbereich** (unnumeriert, lfd. Nr. 3)

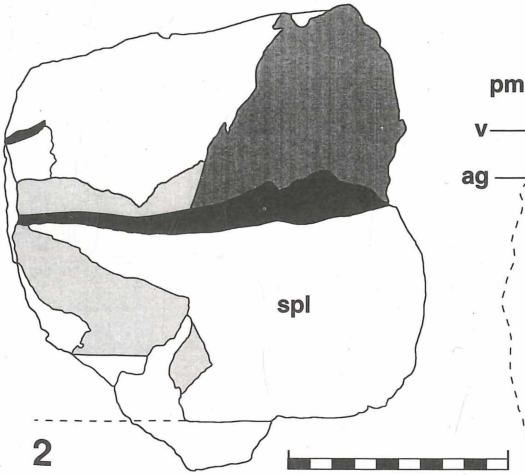
Das dritte Bruchstück schließt sich direkt an Nr. 53 an und umfaßt die linke Seite des hinteren Schnauzenbereichs mit der Nasenregion (Abb. 5). Die Höhe der Schnauze steigt auf der erhaltenen Strecke von 21 cm von 14 auf 18 cm an und markiert damit den Anfang eines mäßig steil ansteigenden Stirnabschnittes vor den Augenöffnungen. Gleichzeitig verbreitert sich in diesem Abschnitt das Dentale des Unterkiefers um 3 cm. Dorsal liegen Teile der Nasalia frei. Ein großer Bereich der Schnauzenoberfläche ist aber noch mit Matrix bedeckt, so daß die Konfiguration der Knochen um die Nasenöffnung nicht zu erkennen ist. Nur der vordere Teil der Nasenöffnung ist erhalten und grob auspräpariert. Sie ist hier mit 4 cm Höhe vergleichsweise schmal.

---

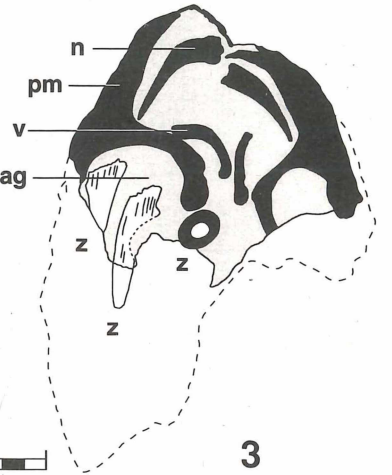
Abb. 3: *Temnodontosaurus* sp., Pliensbachium, NMB lfd. Nr. 1, vorderes Schnauzenfragment, linke Seite.
Abk.: d Dentale; pm Praemaxillare; Pfeile: Längsfurche des Dentale.



1




2




3

10 cm

An der Außenseite des Unterkiefers ist auf der Höhe der Nasenregion nur das Dentale präsent. Der von extern sichtbare Abschnitt des folgenden Surangulare muß demnach sehr kurz gewesen sein.

**Bezahnung**

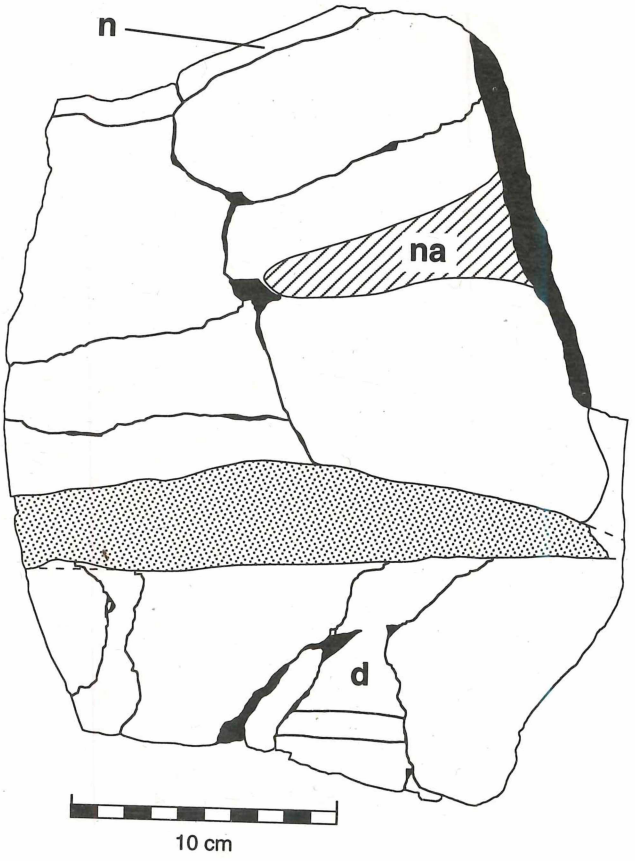
Die Kiefer sind durchgehend mit mächtigen Zähnen bestückt, die mit wenigen Ausnahmen noch in der Zahnfurche stecken. Ein vollständiger Praemaxillarzahn auf der hinteren Bruchfläche von Nr. 53 ist 8,3 cm lang. Die Zahnwurzeln verbreitern sich nach unten und sind stark eingefaltet.
Die Kronen sind zwischen 2,1 und 2,3 cm hoch und enden in einer abgestumpften Spitze. Bei allen sichtbaren Zähnen (n=22) ist der Querschnitt der Kronen kreisrund und ohne Andeutungen von Kanten. Die Oberfläche ist von etwa sieben Längsfurchen pro Kronenhälfte durchzogen, die flache Rücken voneinander abtrennen (Abb. 6). Die externe Ausprägung der labyrinthodonten Zahnstruktur wird durch eine ungewöhnlich deutliche, fein-runzelige Skulptur des schwarzen Zahnschmelzes überlagert und vor allem apikalwärts unkenntlich gemacht.

**Postcraniales Skelett**

Insgesamt sind 23 Wirbel in mehreren artikulierten Serien erhalten. Dies entspricht etwa 10% der Gesamtwirbelzahl von *Temnodontosaurus* (MCGOWAN 1979), wobei der geringe Prozentsatz etwas relativiert wird wenn man bedenkt, daß mehr als 100 kleine Wirbel in den hinteren Schwanzabschnitt nach dem Schwanzknick gehören. Einige der Wirbel können nach der Position der Gelenkflächen kombiniert mit der Größe und der Lage zu anderen Knochen verschiedenen Abschnitten der Wirbelsäule zugeordnet werden: Halsbereich (Nr. 54), Thorax (Nr. 61), proximaler Schwanzbereich hinter dem Becken (Nr. 60, 56) und mittlerer Schwanzbereich um den Schwanzknick (lfd. Nr. 13, 14). Die Dimensionen der

Abb. 4/1-3: *Temnodontosaurus* sp., Pliensbachium, NMB Nr. 53, mittleres Schnauzenfragment.
1-2: Ansicht von links. 3: Vordere Querbruchfläche, Umriß des ganzen Stückes gestrichelt.
Abk.: ag Zahnrinne; n Nasale; pm Praemaxillare; spl Splenniale; v Vomer; z Zahn.




n
na
d
10 cm

proximalen Schwanzwirbel (Tab. 2) stimmen mit solchen von Ichthyosauriern zwischen 7 und 8 Metern Gesamtlänge überein (*Temnodontosaurus burgundiae*: s. v. HUENE 1922: 30 und 1931a: 372).
Fundstück Nr. 61 zeigt acht Phalangen, angeordnet in zwei parallelen Reihen zu je vier Flossengliedern. Sowohl die beiden Reihen als auch die einzelnen Elemente sind durch weite Abstände voneinander getrennt und müssen daher aus dem distalen Abschnitt einer der Flossen stammen. Alle Phalangen sind abgerundet rechteckig und zeigen keine Kerbung am Vorderrand. Die größte Phalanx mißt 6,9 x 3,9 cm.

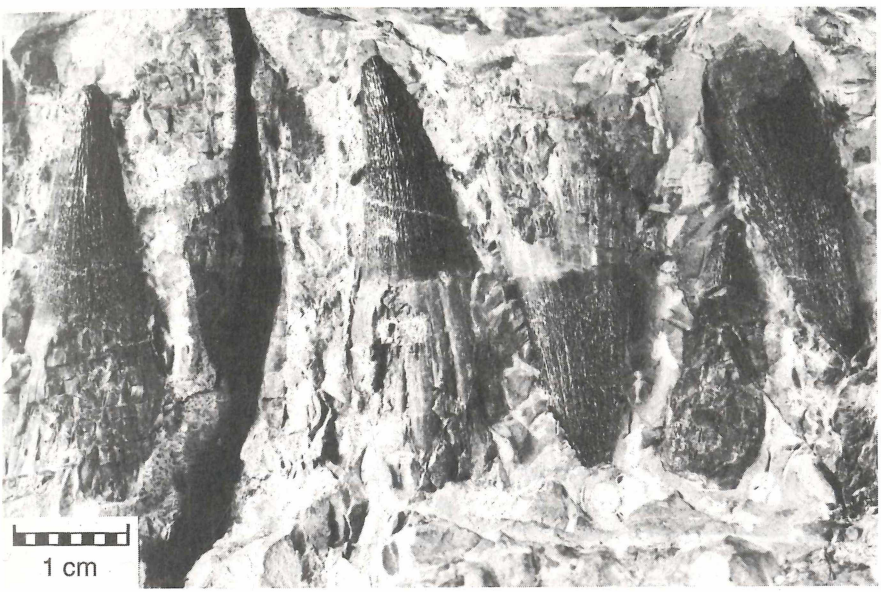



Abb. 6: Detailausschnitt der Bezahnung von *Temnodontosaurus* sp., Pliensbachium, NMB lfd. Nr. 1, linke Seite. Beachte die seichten Längsrinnen und runzelige Struktur des schwarzen Zahnschmelzes.

---

Abb. 5: *Temnodontosaurus* sp., Pliensbachium, NMB lfd. Nr. 3, hinteres Schnauzenfragment, linke Seite.
Abk.: d Dentale; n Nasale; na Naris, äußere Nasenöffnung.

Tab. 2: Maße der Wirbelkörper, in cm. Bei Wirbelserien sind stets die Maße des vordersten Wirbels angegeben.

| Position | Höhe | Breite | Länge |
|---|---|---|---|
| Cervicalwirbel: | | | |
| Nr. 54 | 10,9 | 10,2 | 5,6 |
| Caudalwirbel: | | | |
| Nr. 60 | 11,8 | 11,2 | – |
| Nr. 56 | 11,3 | 10,6 | – |
| lfd. Nr. 13 | 3,4 | 3,4 | – |
| lfd. Nr. 14 | – | – | 2 |
| Position unbestimmbar: | | | |
| lfd. Nr. 9 | 9 | 8,8 | – |
| Nr. 55 | 8,5 | 8,6 | – |

Stück Nr. 57 besteht aus zwei massiven Knochenfragmenten, die in einer sehr deutlichen, verdickten Sutur aneinander stoßen. Wir interpretieren sie als die medialen Bereiche der beiden Coracoide in gegenseitiger Artikulation. Falls diese Bestimmung zutrifft, waren die Coracoide für einen Ichthyosaurier dieser Größe stark unterproportioniert.

**Bestimmung**

Reptilia LINNÉ, 1758
Ichthyosauria de BLAINVILLE, 1835
Temnodontosauridae MCGOWAN, 1974
*Temnodontosaurus* sp.

Das Bielefelder Exemplar zeigt zwei Erscheinungen, die im Lias in der Familie Temnodontosauridae auftreten, aber innerhalb der Ichthyosauridae und Stenopterygiidae nicht bekannt sind:

1. Tendenz zum Riesenwuchs,
2. schmale und lange Vorderflosse mit distalwärts relativ weit getrennten, abgerundeten Phalangen.

Drei oder eventuell vier Merkmalsausprägungen sind erhalten, die auf *Temnodontosaurus* zutreffen (die Zugehörigkeit zu *Leptonectes*; *Eurhino-*

*saurus* kann nach der Länge des Unterkiefers von vornherein ausgeschlossen werden):

1. massives Rostrum mit vergleichsweise flach ansteigendem Stirnabschnitt,
2. mächtige Bezahnung,
3. Nasale nur auf kurzer Strecke dorsal an der Schnauze exponiert,
4. schwache oder keine Internasalfurche (unsichere Ausprägung).

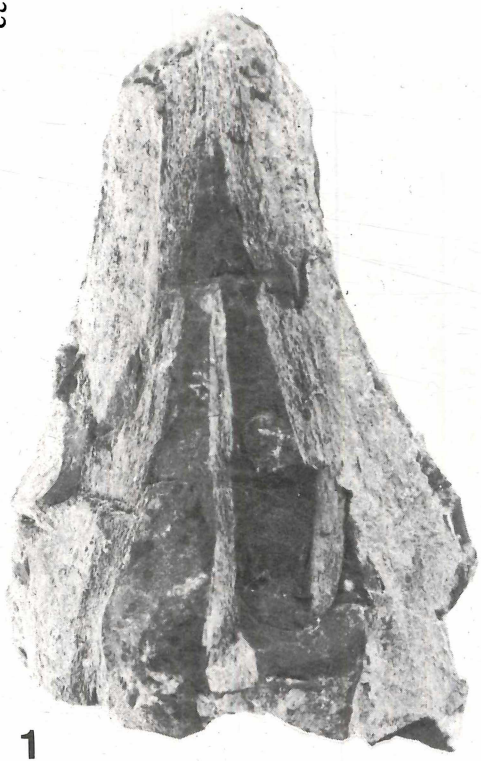
Durch die unvollständige Erhaltung ist eine Artbestimmung nicht möglich. Es bestehen aber Unterschiede zu den etablierten Arten von *Temnodontosaurus*. Ein kurzes Surangulare ist ein progressives Merkmal, das sich bei *T. burgundiae*, aber nicht *T. platyodon* findet. Dagegen sind eine große Anzahl gekerbter Phalangen in Vorder- und Hinterflosse ein diagnostisches Merkmal für *T. burgundiae*. Die runzelige Oberflächenstruktur des Zahnschmelzes ist einzigartig unter Temnodontosauriden.

## 5. Weitere Ichthyosaurierreste aus dem Pliensbachium im Naturkunde-Museum Bielefeld

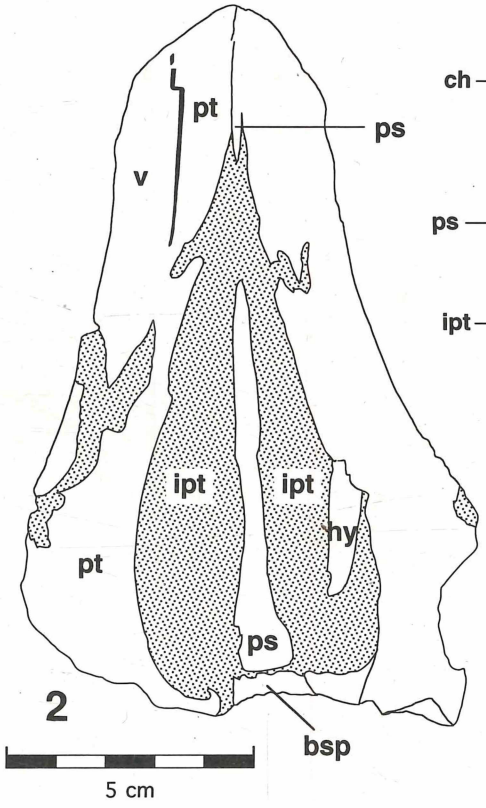
Unter den Ichthyosaurierresten von Bielefeld-Sudbrack befindet sich das Fragment einer Gaumenregion. Die Knochen liegen unpräpariert in der flachen Absplitterung einer kalkigen Geode. Dabei ist der Gaumen in einer horizontalen Ebene aufgespalten worden, so daß jetzt ein Anbruch der Gaumenknochen und der Umriß der Interpterygoidspalte von dorsal (oben) sichtbar ist.

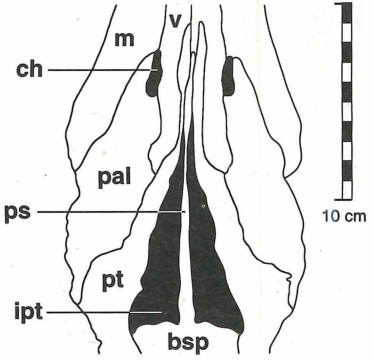
Das Stück besteht im wesentlichen aus den mittlerern Abschnitten der Pterygoide, die die tropfenförmige Interpterygoidspalte umschließen (Abb. 7/1-2). Auf der linken Seite trennt eine breite Sutur den Vomer ab, der demnach mindestens bis ins vordere Drittel der Interpterygoidspalte zurückreicht. Das Parasphenoid ist schlank und trennt die Interpterygoidspalte in zwei Hälften. Es ist an der Fusionsstelle mit dem Basisphenoid gebrochen. Im vorderen Bereich ist nur die Spitze des Parasphenoids zwischen den Pterygoiden erhalten. Ein Teil des rechten Hyale ist als leicht abgeflachter Stab sichtbar, der nach vorne unter dem rechten Pterygoid verschwindet und im posterioren Bereich noch von Sediment bedeckt ist. Seine Breite beträgt 0,7 cm.

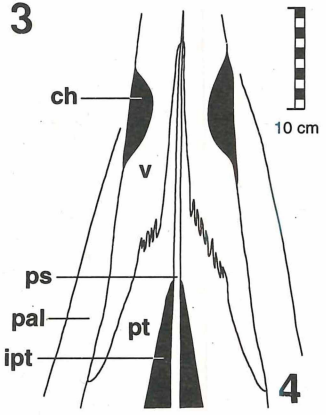
Die Interpterygoidspalte ist 12 cm lang. Das Gaumenfragment gehört daher zu einem zweiten, deutlich kleineren Exemplar. Bei einem Schädel von



1


pt
ps
v
ipt
ipt
hy
pt
ps
bsp
2
5 cm


m
v
ch
pal
ps
pt
ipt
bsp
10 cm
3


ch
v
10 cm
ps
pal
pt
ipt
4

*Ichthyosaurus communis*, einer Art mit durchschnittlicher Schnauzenlänge, beträgt die gleiche Strecke 9,5 cm bei einer Schädellänge von 52 cm (nach SOLLAS 1916: fig. 4). Setzt man bei dem hier beschriebenen Fragment die gleichen Schädelproportionen voraus, läßt sich die Schädellänge auf etwa 65 cm schätzen. Die Gesamtlänge des Tieres dürfte danach maximal vier Meter betragen haben.
Die Position des posterioren Abschnittes des Vomers relativ zur Interpterygoidspalte ist mehr im Einklang mit dem etwa zeitgleichen *"L." nuertingensis* als mit allen anderen liassischen Gattungen. Bei *"L." nuertingensis* (Abb. 7/4) sind die Vomeres zwar verlängert, reichen aber nicht so weit zurück wie bei dem Gaumenfragment.
Bei *Ichthyosaurus* (Abb. 7/3), *Temnodontosaurus* (v. HUENE 1931b: Fig. 17) oder *Stenopterygius* (OWEN 1881: Taf. 25 Fig. 1) sind die Vomeres relativ kürzer. Die Konfiguration der Gaumenknochen ist zugegeben nur bei *Ichthyosaurus* auch in der Dorsalansicht bekannt. Bei dieser Gattung (und somit vielleicht allen Ichthyosauriern) ist die Form der Vomeres breiter als von unten gesehen, aber die Knochen sind sowohl in den Ansichten von dorsal als auch ventral gleich lang (vgl. SOLLAS 1916: fig. 3 und 4).
Im Naturkundemuseum Bielefeld werden weiterhin eine Interclavicula und das Fragment eines Wirbels aus der Nähe von Herford aufbewahrt. Beide Stücke gingen mit dem Ankauf der Sammlung H. SATZINGER (Bielefeld) in den Besitz des Museums über. Die am Fundort aufgeschlossenen Schichten sind auf das Untere Pliensbachium, Zone des *Androgynoceras davoei*, datiert. Die beiden isolierten Knochen sind nahezu undeformiert in

---

Abb. 7/1-4: Zentraler Bereich des Gaumens verschiedener liassischer Ichthyosaurier.
1-2: Ichthyosauria gen. et sp. indet., Pliensbachium, NMB unnumeriert, von dorsal.
3: *Ichthyosaurus communis*, von dorsal (nach SOLLAS 1916).
4: *"Leptopterygius" nuertingensis*, von ventral (nach v. HUENE 1931b).
Abk.: bsp Basisphenoid; ch Choane, innere Nasenöffnung; hy Hyale; ipt Interpterygoidspalte; m Maxillare; pal Palatinum; ps Parasphenoid; pt Pterygoid; v Vomer.

Geoden erhalten. Die Interclavicula ist bis auf die Hälfte des rechten Astes vollständig erhalten und von ventral freigelegt (Abb. 8). Die Länge beträgt 8,2 cm bei einer proximalen Breite von geschätzten 8 cm. Der rechte Ast der Interclavicula ist mit 2,4 cm vergleichsweise kurz. Der Durchmesser des Wirbels beträgt 3,5 cm.

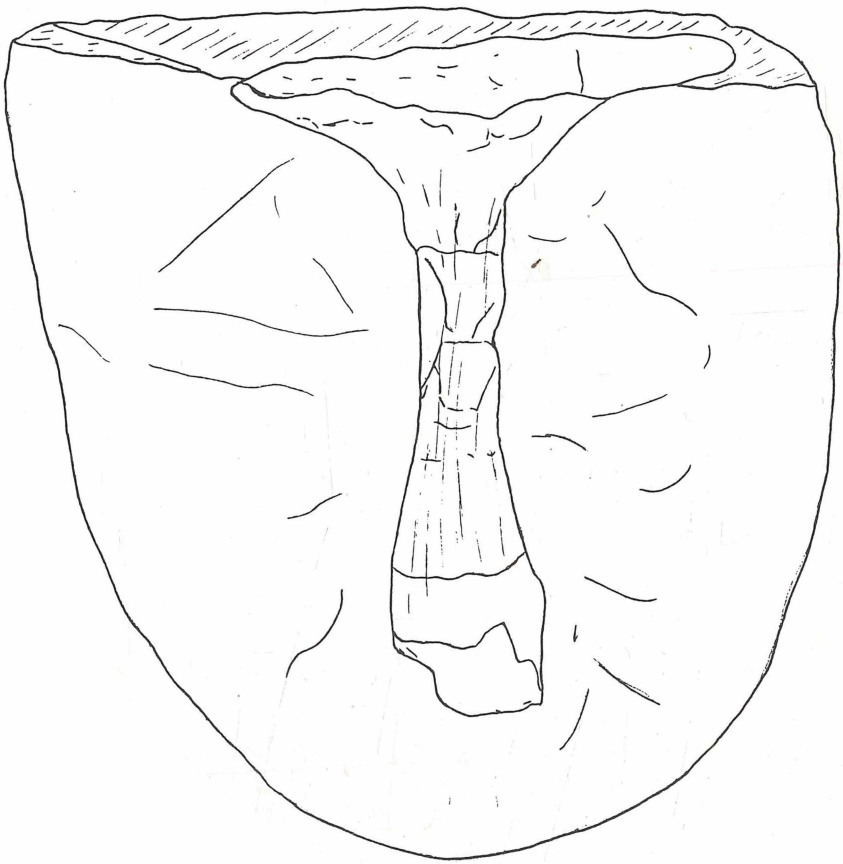


Abb. 8: Ichthyosauria gen. et sp. indet., Pliensbachium von Herford, NMB unnumeriert: Interclavicula

## 6. Ichthyosauriertaxa im Pliensbachium Europas

Bisher sind vier Ichthyosaurierarten, die sich auf das Pliensbachium beschränken, beschrieben worden. Diese sind erst zuletzt von MCGOWAN (1979) und GODEFROIT (1992) als unbegründet zurückgewiesen worden. Beide Autoren erkennen im wesentlichen nur Schädelproportionen als Artkriterien an, die an unvollständigem Material fast nie zu ermitteln sind. Wir diskutieren die Validität dieser Taxa hier erneut, legen dabei aber besonderes Gewicht auf qualitative Merkmale und ihre Gewichtung. Anschließend wird noch je ein Taxon aus dem Sinemurium und Toarcium behandelt, die nach der Literatur auch im Pliensbachium nachgewiesen sein sollen.

***"Leptopterygius" nuertingensis* v. HUENE, 1931:**

**Lokalität:** Nürtingen, Württemberg (Abb. 1).

**Fundschicht**: Unteres Pliensbachium, Lias gamma, Zementmergel mit *Cincta numismalis*.

**Material:** SMNS 13488, Schnauzenfragment in Okklusion mit beiden Unterkieferästen (v. HUENE 1931b: Fig. 1-7). Die dazugehörigen postcranialen Knochen (v. HUENE 1931b: Fig. 8-16; 1922: Taf. 14 Fig. 1; 1930: Abb. 2) sind 1944 zerstört worden.

**Diskussion:** Die Zuordnung von *"Leptopterygius" nuertingensis* zu *Temnodontosaurus* oder *Leptonectes* hängt von den Ergebnissen einer Neuuntersuchung des Materials ab (MAISCH & HUNGERBÜHLER, in Vorb.). Die Art unterscheidet sich nach den publizierten Abbildungen in v. HUENE (1931b) von allen anderen großen Ichthyosauriern des Lias durch ein relativ hohes Maxillare mit einer breiten, auffallend gezackten Sutur zum Praemaxillare. In der Ontogenese von *Stenopterygius* gibt es Indizien, daß die Höhe des Maxillare mit dem Wachstum gekoppelt ist und mit der Körperlänge zunimmt, bis es bei manchen Adulten die Nasenöffnung nach unten begrenzt (HUNGERBÜHLER 1991). Eine taxonomische Bedeutung des Merkmals ist daher wahrscheinlich nicht gegeben. Die Form der Praemaxillarsutur von *"L." nuertingensis* dagegen ist unter Ichthyosauriern einzigartig und könnte sich als kennzeichnendes, abgeleitetes Merkmal (Autapomorphie) erweisen. Es versteht sich von selbst, daß eine Art, die allein auf einem einzigen Merkmalszustand bei nur einem bekannten Exemplar begründet ist, nicht als gesichert gelten kann. Die Möglichkeit einer individuellen Variation ist nicht auszuschließen.

Wir stellen fest, daß der Typ von *"Leptopterygius" nuertingensis* eine stark gezackte Sutur von Maxillare und Praemaxillare besitzt. Dies wird von uns durch Vergleich mit anderen Ichthyosauriern, jedenfalls bis zum Beweis des Gegenteils, als Autapomorphie eingestuft. Damit sind weitere Exemplare potentiell diagnostizierbar, und die Art *"Leptopterygius" nuertingensis* ist kein Nomen dubium, sondern zumindest nach dem jetzigen Kenntnisstand valide. Die Schreibweise ist hier berichtigt nach der Bestimmung im ICZN Art. 32(d)(i)(2). Die Emendation (= Änderung der ursprünglichen Schreibweise eines Namens) zu *nurtingensis* [sic!] durch MCGOWAN (1979) und GODEFROIT (1992) ist nach diesem Artikel unzulässig.

***"Ichthyosaurus (Leptopterygius)* cf. *nurtingensis*":**
**Lokalität:** Fallstein/nördliches Harzvorland (Abb. 1).
**Fundschicht:** Unteres Pliensbachium, höherer Lias gamma.
**Material:** Nach KUHN (1939) das Fragment der Unterkiefersymphyse (Taf. 13 Fig. 3), ein Schnauzenstück (Taf. 13 Fig. 1), ein Schädelfragment mit der Nasenöffnung (Taf. 13 Fig. 4), mehrere Kieferfragmente und einige Wirbelkörper (Taf. 13 Fig. 2).
**Diskussion:** Wir haben diese Stücke nicht im Original untersucht. Die provisorische Zugehörigkeit zu *"Leptopterygius" nuertingensis*, wie sie KUHN (1939) wohl unter dieser Bezeichnung versteht, läßt sich anhand der gegebenen Abbildungen und Beschreibung nicht bestätigen.

***Ichthyosaurus numismalis* FRAAS, 1892:**
**Lokalität:** Kirchheim/Teck, Württemberg (Abb. 1).
**Fundschicht:** Unteres Pliensbachium, Numismalismergel, Zone der *Waldheimia numismalis*.
**Material:** Schnauzenfragment, FRAAS (1892: Taf. 1) und v. HUENE (1922: Taf. 3, Fig. 4)
**Bemerkungen:** v. HUENE (1922: 21) rechnet, wahrscheinlich aus rein stratigraphischen Gründen, mehrere Schwanzwirbel (GPIT 10938) von Hinterweiler bei Tübingen mit Vorbehalt zu dieser Spezies. Die Zuordnung dieser Stücke ist anatomisch nicht haltbar.
**Diskussion:** *I. numismalis* ist ein mittelgroßer Ichthyosaurier mit einer wohl ausgeprägten Internasalfurche. Das Maxillare ist relativ kurz, ausnehmend schmal und erreicht seine maximale Höhe nicht unter, sondern weit vor der Nasenöffnung. Die Zähne sind zugespitzt, außerordentlich

schmal, kantenlos und ohne markante Schmelzskulpturen. Eine Zugehörigkeit zu *Temnodontosaurus* ist nach der Form der Internasalfurche und den Zähnen mit einiger Sicherheit auszuschließen. Dagegen liegt die Ausbildung dieser Merkmale im Rahmen der Variationsbreite von *Leptonectes* und *Stenopterygius*. Die Form des Maxillare ist zwar außergewöhnlich, aber aus wachstumsbedingten Gründen wahrscheinlich nicht aussagekräftig (s. oben). Damit ist das Fragment hinsichtlich der Gattungszugehörigkeit nicht positiv zu identifizieren. Wir stimmen mit unseren Vorgängern überein, daß *I. numismalis* als Nomen dubium zu werten ist.

***Ichthyosaurus amalthei* QUENSTEDT, 1856:**

**Lokalitäten:** Breitenbachtal bei Reutlingen und Riederich bei Metzingen, Württemberg

**Fundschicht:** Oberes Pliensbachium; der Breitenbachfund stammt aus dem Amaltheenton (QUENSTEDT 1856-58: 217) bzw. der Zone des *Phylloceras heterophyllum* (FRAAS 1891), die Wirbel von Riederich lagen "mitten im [Lias] delta" (QUENSTEDT 1856-58: 201)

**Syntypen-Material:** Die Art basiert auf 10 Schwanzwirbeln GPIT 80/0217 (nicht neun, QUENSTEDT (1885-87: 207) oder 11 (v. HUENE 1922: 22)) vom Breitenbachtal bei Reutlingen, die sehr wahrscheinlich assoziiert aufgesammelt wurden, und GPIT 4146, zwei Wirbeln von Riederich (QUENSTEDT, 1856-58: 201).

**Bemerkungen:** v. HUENE (1922) stellt das Material unter Vorbehalt in die Gattung *Leptopterygius* und rechnet 20 weitere Wirbel (SMNS 10480, Taf. 14 Fig. 9-14) von Kirchheim sowie je einen Hals- und Schwanzwirbel eines anderen Individuums (SMNS, ohne Nummer) dazu.

**Diskussion:** Nach der Erstbeschreibung ist das diagnostische Merkmal von *I. amalthei* die flache ventrale Seite des Wirbelkörpers zwischen den Apophysen (QUENSTEDT 1885-87: Abb. 66), im Gegensatz zu der konvexen Form bei toarcischen Ichthyosauriern. FRAAS (1891) betont zusätzlich die geringe Eintiefung der Zwischenwirbelflächen, die geringe Länge der Wirbel und die kleinen Neurapophysen. Bei Ichthyosauriern bestehen zwar nachweislich Unterschiede im Wirbelbau, aber weder die positionelle Variation der Merkmale entlang der Wirbelsäule noch die individuelle oder ontogenetische Variation von Wirbeln gleicher Position ist genügend bekannt, um Merkmale von Wirbelkörpern diagnostisch zu verwerten. *I. amalthei* muß daher als Nomen dubium eingestuft werden.

*Leptopterygius margaritatus* v. HUENE, 1922:
**Lokalität:** Eislingen, Württemberg (Abb. 1).
**Fundschicht:** Oberes Pliensbachium, Amaltheenton.
**Material:** 10 Wirbel (SMNS 4147: Taf. 14, Fig. 4-6), ein Zahn und drei Flossenglieder (Taf. 14 Fig. 7-8) in Stuttgart sowie GPIT 10757, ein weiterer Zahn (Taf. 14 Fig. 3). Ob alle Syntypen zu einem Individuum gehören, läßt sich heute nicht mehr ermitteln. Wir bestimmen hiermit GPIT 10757 zum Lectotypus für die Art *margaritatus*.
**Diskussion:** Das postcraniale Material unter den Syntypen ist nicht näher bestimmbar (s. oben) und kann, auch wegen der unsicheren Zugehörigkeit, nicht berücksichtigt werden. Die Zähne sind unvollständig, besitzten aber die mächtigen Wurzeln und die zwei diametralen Schneidekanten, die im Lias nur bei *Temnodontosaurus* vorkommen (MCGOWAN 1996c). Die Art *margaritatus* ist aber nur anhand der Zähne allein nicht diagnostizierbar (s. Kap. 8) und damit ein Nomen dubium. Der Lectotypus kann maximal als *Temnodontosaurus* sp. bestimmt werden. Wir weisen hier trotzdem einen Lectotypus aus, da mit GPIT 10757 und dem einzigen verbleibenden Paralectotypus die Existenz von Temnodontosauriden mit bicarinaten Zähnen im Pliensbachium nachgewiesen wird.

*Leptonectes tenuirostris* (CONYBEARE, 1822):
**Lokalität:** Differt, Belgisch-Lothringen (Abb. 1).
**Fundschicht:** Pliensbachium, genauere Fundangaben fehlen.
**Material:** IRSNB R121, fusionierter Humerus, Radius und Ulna einer linken Vorderflosse (GODEFROIT 1992).
**Diskussion:** *L. tenuirostris* wurde 1992 von GODEFROIT identifiziert und das Vorkommen der Art konsequenterweise in das Pliensbachium verlängert. Das Foramen radio-ulnare, nach dem Autor das entscheidende Merkmal für die Diagnose, tritt zwar bei *L. tenuirostris* regelmäßig auf (MCGOWAN 1996a), kommt aber auch bei *Temnodontosaurus* vor (MCGOWAN 1996b). Zudem ist es ein ursprünglicher Merkmalszustand (Symplesiomorphie mit allen triadischen Ichthyosauriern, MASSARE & CALLAWAY 1990) und darf damit streng genommen nicht verwendet werden, um ein Taxon zu charakterisieren. Eine ähnliche Form des Humerus sowie ein gekerbter Radius treten auch bei *Temnodontosaurus* und *Stenopterygius* auf (MCGOWAN 1974a, 1979, 1996b; JOHNSON 1979). Synarthrosen der proximalen Flossenknochen sind von anderen Exemplaren von *L. tenuirostris* bekannt (MCGOWAN 1989b), dürften aber indivi-

duelle pathologische Erscheinungen und kein Artmerkmal darstellen (DELAIRS 1974). Somit bleibt lediglich die Größe der dritten Gelenkfläche am Vorderrand des Humerus als Bestimmungskriterium bestehen. Sie wird bei *L. tenuirostris*, im Einklang mit dem Flossenrest von Differt, als wohlausgebildet beschrieben (im Gegensatz zu *Stenopterygius*, JOHNSON 1979), ist aber das abgeleitete Merkmal, das die Arten *L. tenuirostris* und *L. solei* vereinigt und damit nur die Gattung *Leptonectes* definiert (MCGOWAN, 1996a) und als Monophylum ausweist.
Wir bestimmen das Material daher als *Leptonectes* sp. Es spricht zwar nichts ausdrücklich gegen eine Zuordnung des Flossenrestes zu *L. tenuirostris*. Die Artbestimmung beruht aber auf Merkmalsausprägungen, die auch bei *L. solei* oder anderen Gattungen vorkommen, oder einen ursprünglichen Zustand darstellen, der systematisch nicht aussagekräftig ist. Insbesondere ist Vorsicht geboten, wenn aufgrund dieses Materials die Reichweite der Art bis in das Pliensbachium ausgedehnt wird. *L. tenuirostris* muß im mittleren Lias erst durch bessere Funde, insbesondere Schädel, verifiziert werden.

***Stenopterygius* sp.:**
**Lokalität:** Mickleton, Gloucestershire, England.
**Fundschicht:** Unterer (möglicherweise mittlerer) Lias.
**Material:** isoliertes Ischiopubis, Worcester City Museum and Art Gallery No. 217 (MCGOWAN 1978: S. 1161, pl. 2 fig. 3).
**Diskussion:** Obwohl bei einzelnen Exemplaren partielle Fusionen der Knochen des Beckengürtels auftreten können (MCGOWAN 1978, 1979), besitzen die meisten Ichthyosaurier die ursprüngliche, dreiteilige Beckenkonfiguration. Die vollständige Verschmelzung von Ischium und Pubis zu einem kompakten Knochen und damit ein zweiteiliges Becken bestehend aus Ischiopubis und Ilium ist ein abgeleitetes Merkmal, das *Stenopterygius* (Toarcium) und *Ophthalmosaurus* (Mittlerer und Oberer Jura) vereinigt (GODEFROIT 1993b). Die genaue stratigraphische Zuordnung des Stückes ist nicht mehr möglich, aber es ist im Augenblick der einzige sichere Nachweis von *Stenopterygius* in prä-toarcischen Schichten und zeigt, daß die Gattung auch im Pliensbachium zu erwarten ist.

## 7. Der Bezug zu den unter- und oberliassischen Ichthyosaurierfaunen Europas

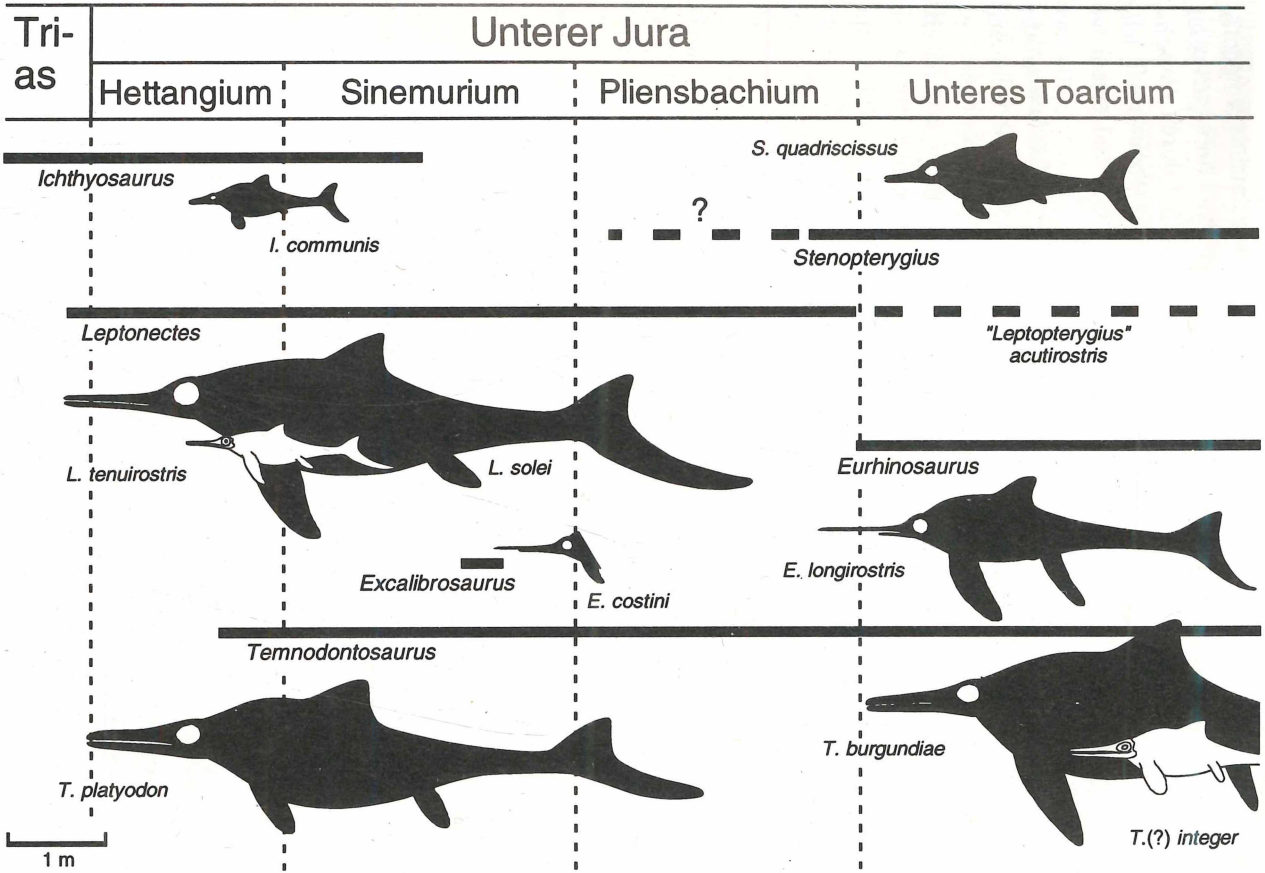
Die taxonomische und faunistische Bedeutung der mittelliassischen Ichthyosaurier wird deutlicher, wenn man sich die Ichthyosaurier des ganzen unteren Jura vergegenwärtigt. Abbildung 9 gibt einen Überblick über die Ichthyosauriergattungen im Lias, illustriert durch maßstabgetreue Schattenrisse eines oder mehrerer Vertreter. Gleichzeitig werden ihre stratigraphischen Reichweiten dargestellt. Einige Arten wie *Temnodontosaurus eurycephalus* im Unteren Sinemurium oder *"Leptopterygius" disinteger* im Toarcium, die relativ stark von der jeweiligen Typspezies abweichen und unter Umständen selbstständige Gattungen darstellen (MAISCH & HUNGERBÜHLER, in Vorb.), sind nicht berücksichtigt.

### Die Ichthyosaurier des unteren Jura

Die Gattung *Ichthyosaurus* des englischen Unterlias ist der, zeitlich gesehen, erste "moderne" Ichthyosaurier (MCGOWAN 1996a). *Ichthyosaurus* zeigt eine kräftige Bezahnung und hexagonale, enganliegende Flossenglieder, ist aber mit einer Durchschnittslänge von nur etwa zwei Metern der kleinste posttriadische Ichthyosaurier (MCGOWAN 1974b). *Leptonectes tenuirostris* ist trotz der relativ zahlreichen Funde eine nur ungenügend bekannte, relativ kleinwüchsige Form mit sehr schlanker Schnauze (MCGOWAN 1989b). Die Größe von *Leptonectes solei* entspricht etwa der von *Temnodontosaurus*, und beide sind sich auch im postcranialen Skelett sehr ähnlich. Die Art schließt sich aber durch ein langes, dünnes Rostrum und einen verkürzten Postorbitalbereich des Schädels *L. tenuirostris* an (MCGOWAN 1993). Von *Excalibrosaurus costini*, einem ungewöhnlichen Ichthyosaurier mit starkem Überbiss, existiert nur ein einziger Schädel (MCGOWAN 1989a).

---

Abb. 9: Morphologie und stratigraphische Reichweiten der Ichthyosauriergattungen im europäischen Unterjura. Umrißzeichnungen nach v. HUENE (1922), teilweise modifiziert. Der genaue Körperumriß, insbesondere der Schwanzflosse, beruht mit Ausnahme von *Stenopterygius* auf der subjektiven Interpretation der Skelettanatomie.


Tri-
as
Unterer Jura
Hettangium
Sinemurium
Pliensbachium
Unteres Toarcium
Ichthyosaurus
I. communis
S. quadriscissus
?
Stenopterygius
Leptonectes
"Leptopterygius"
acutirostris
L. tenuirostris
L. solei
Eurhinosaurus
Excalibrosaurus
E. costini
E. longirostris
Temnodontosaurus
T. platyodon
T. burgundiae
T.(?) integer
1 m

Die Diversität der Ichthyosaurierfauna ist im oberen Lias nicht geringer. In Süddeutschland gehören etwa 90% aller Funde zu *Stenopterygius* (URLICHS et al. 1994). Die etwa delphingroßen Tiere sind durch die zahlreichen Funde mit Hautumriß und Embryonen wohl die populärsten Ichthyosaurier. Mit teilweise verschmolzenen Beckenknochen und einem bei einer Art bis zur Zahnlosigkeit reduziertem Gebiß ist *Stenopterygius* der am stärksten abgeleitete Ichthyosaurier des Unteren Jura. *Eurhinosaurus longirostris*, ein relativ großer Ichthyosaurier mit langen, sehr schmalen Flossen, ist an seinem langen Rostrum, dem ein stark verkürzter Unterkiefer gegenübersteht, leicht zu erkennen. *Excalibrosaurus* und *Eurhinosaurus* sind sehr nahe verwandt, und beide zusammen können höchstwahrscheinlich von *Leptonectes* abgeleitet werden. Die Ichthyosaurier des englischen Toarciums bedürfen dringend einer Revision. *"Leptopterygius acutirostris"* ist eine großwüchsige Form mit schlanker Schnauze, schwacher Bezahnung und kurzem Hinterschädel. Die Gattungs-Zuordnung ist jedoch nach der Umbenennung und Neudefinition der Gattung *Leptopterygius* zu *Leptonectes* durch MCGOWAN (1996b) nicht mehr gesichert. Die publizierten Daten (OWEN 1881, MCGOWAN 1974a) machen aber wahrscheinlich, daß der Typschädel von *Leptopterygius acutirostris* auch zu *Leptonectes* gestellt werden kann. GODEFROIT (1994) hat den Verdacht ausgesprochen, daß auch Exemplare anderer Gattungen unter diesem Namen zusammengefaßt sind. Solange diese aber nicht identifiziert und beschrieben sind, betrachten wir *Leptonectes acutirostris* als eine taxonomische Einheit.

Temnodontosaurier, die größten Formen unter den liassischen Ichthyosauriern, sind für diese Arbeit natürlich von besonderem Interesse. *Temnodontosaurus platyodon* ist der bekannteste Vertreter im Ober-Hettangium und Sinemurium. Er zeichnet sich durch seine Größe (bis etwa 9 Meter), massige Schnauze, sehr kräftige Bezahnung und vergleichsweise lange, schmale Flossen mit wenigen gekerbten Flossengliedern aus (MCGOWAN 1974a, 1996b). In den gleichaltrigen Sedimenten Mitteleuropas ist *T. platyodon* nur aus Arlon in Belgisch-Lothringen sicher belegt (Abb. 1; GODEFROIT 1993). Alle anderen bisher beschriebenen Reste aus Süddeutschland (FRAAS 1891, V. HUENE 1922, BERCKHEMER 1938) können *Temnodontosaurus* zugeordnet werden, sind aber artlich nicht bestimmbar. Der toarcische *T. burgundiae* unterscheidet sich von dem älteren *T. platyodon* durch einen relativ kürzeren Schädel und kleinere

Augenöffnungen, weniger Wirbel und längere Flossen mit auffallend vielen gekerbten Phalangen (MCGOWAN 1996c).

### Die Durchläufer: *Temnodontosaurus* und *Leptonectes*

Die Riesenform *Temnodontosaurus* ist nun im ganzen Unteren Jura sicher nachgewiesen. Das hier beschriebene Exemplar von Bielefeld zusammen mit *Temnodontosaurus "margaritatus"* im mittleren Lias vermittelt zwischen den beiden besser bekannten Arten. Gleichzeitig schließt der Bielefelder *Temnodontosaurus* eine Verbreitungslücke der Gattung in Mitteleuropa und bestätigt damit anatomisch, räumlich und zeitlich, daß die Zuordnung der Art *burgundiae* zu *Temnodontosaurus* gerechtfertigt ist. *Leptonectes* scheint ebenfalls ein Durchläufer zu sein, wenn sich *L. acutirostris* als haltbar erweisen sollte. Auf jeden Fall ist die Gattung im Unter- und Mittellias präsent.
Ein weiteres Problem bleibt allerdings nach wie vor bestehen: Während die Arten gut definiert zu sein scheinen, besteht dennoch eine gewisse Unsicherheit in der Abgrenzung von *Temnodontosaurus* zu *Leptonectes*. Dieses ist mit der Invalidierung von *Leptopterygius* (durch Präokkupation) und Neudefinition des Ersatznamens *Leptonectes* sowie der neuen Kombination *Temnodontosaurus burgundiae* durch MCGOWAN (1996b) eher noch verschärft worden. *T. burgundiae* war für lange Zeit der am besten bekannte Vertreter von *Leptopterygius*. Der markanteste Unterschied zwischen beiden Gattungen, die Form der Schnauze, ist bei vielen sekundär aquatischen Tetrapoden konvergent entstanden, und es besteht daher der Verdacht einer unnatürlichen, typologischen Gruppierung. Erst eine Neuuntersuchung des Materials und gegebenenfalls die Formulierung weiterer Merkmalsdifferenzen kann zu einer fundierten Unterscheidung führen.

### *Ichthyosaurus* und *Stenopterygius*

*Ichthyosaurus* ist der zahlenmäßig dominante Ichthyosaurier im Unterlias. Aus späteren Zeiten gibt es keinen sicheren Nachweis und im Toarcium ist die Gattung mit großer Sicherheit ausgestorben. *Stenopterygius* tritt erst im Toarcium als häufigster Ichthyosaurier in Erscheinung, aber eine frühere Entstehung der Gattung im Mittel- oder vielleicht sogar schon Unter-Lias kann plausibel gemacht werden (s. Kapitel 6). Die zeitliche

Verbreitung, ähnliche Größe und Körperform sowie auch nach den Mageninhalten gleiche Nahrung lassen vermuten, daß *Stenopterygius* im oberen Lias die ökologische Stellung von *Ichthyosaurus* einnimmt. Die Ablösung der beiden Gattungen muß im Pliensbachium stattgefunden haben. Leider ist durch den unvollständigen Fossilbericht weder der genaue Zeitpunkt noch der "modus operandi" (d. h. Verdrängung durch gegenseitige Konkurrenz oder opportunistische Übernahme einer freien Nische) bekannt.

**Kosmopolitismus versus Provinzialismus**

Im Hettangium und Sinemurium kennen wir *Temnodontosaurus* aus England, Belgien und Süddeutschland. Die Gattung ist damit über das ganze mitteleuropäische Schelfmeer verbreitet. Die genaue Verbreitung von *Ichthyosaurus* und *Leptonectes* ist mangels guter Fundstellen außerhalb Englands unbekannt. Mit dem Bielefelder Ichthyosaurier sind jetzt mehrere Temnodontosaurier aus dem Pliensbachium von Zentraleuropa bekannt. Dies deutet darauf hin, daß die Gattung auch noch im Mittleren Lias "kosmopolitisch" verbreitet ist.
Das Bild ändert sich im Toarcium. Die Tendenz zu einem Provinzialismus wird unverkennbar. Weiterhin wird durch den deutlich besseren Fossilbericht klar, daß das Verteilungsmuster der Arten einer Gattung in den einzelnen Fundregionen verschieden ist (für *Stenopterygius* s. GODEFROIT 1994). Besonders auffallend ist, daß nach den uns zugänglichen Daten der vorher umfassend verbreitete *Temnodontosaurus* in England nicht nachgewiesen ist (contra GODEFROIT 1994). *Leptonectes* fehlt dagegen eindeutig im Ober-Lias von Süddeutschland. Erstaunlicherweise ist der sonst so häufige *Stenopterygius* zwar auch im Toarcium von England präsent (v. HUENE 1922, MCGOWAN 1978, URLICHS et al. 1994: Abb. 25), aber vergleichsweise stark unterrepräsentiert. Genauso ist *Eurhinosaurus* dort deutlich seltener als in Süddeutschland.
Über die Gründe der faunistischen Unterschiede im Oberen Lias lässt sich nur spekulieren. Die paläogeographische Situation ändert sich im Lias nur unwesentlich und es sind mit Sicherheit keine trennenden Landbarrieren zwischen den Regionen vorhanden (s. Abb. 1). Es sind wohl ökologische Ursachen, die den Ausschlag geben. Im Toarcium tritt nachweislich mit den Meereskrokodilen erstmals ein neuer Nahrungskonkurrent auf, was besonders in den küstennahen Meeresgebieten zu einem verstärkten

Konkurrenzdruck für Ichthyosaurier geführt haben dürfte. Andererseits ist es offensichtlich, daß sich die verschiedenen Linien der Ichthyosaurier parallel zueinander weiterentwickelt haben. Es ist durchaus möglich, daß der Typ des großes Ichthyosauriers mit langer, schlanker Schnauze nun in England von *Leptonectes acutirostris*, ansonsten von *Eurhinosaurus* vertreten wird.

## 8. Das Gebiß von *Temnodontosaurus*

Die Merkmale der Bezahnung des Bielefelder *Temnodontosaurus* sind die am besten verwertbaren anatomischen Informationen des Tieres. Beginnend mit CONYBEARE (1822) waren im ganzen letzten Jahrhundert die Form der Zähne und ihre Schmelzstrukturen entscheidende Kriterien zur Festlegung von Ichthyosaurierarten. Mit der zunehmenden Zahl von Exemplaren stellte es sich im Laufe der Zeit heraus, daß die Zahnmorphologie zumindest bei *Ichthyosaurus* im Detail individuell variabel ist (MCGOWAN 1974b). Dies hat dazu geführt, daß Zahnmerkmale in der gegenwärtigen Systematik aller Ichthyosaurier nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Lediglich die ontogenetische Reduktion der Bezahnung (verkümmerte Zähne bis zur Zahnlosigkeit im Alter) oder extreme Spezialisierung (d. h. in diesem Zusammenhang Zahnformen zum Knacken hartschaliger Nahrung) werden generell als taxonomisch relevant akzeptiert. Die Frage bleibt, ob hier nicht nach den Erfahrungen mit einer Gattung das Kind mit dem Bade ausgeschüttet wurde und sich spezielle Zahnmerkmale nicht doch systematisch verwerten lassen.

Bei der Sichtung der verstreuten Literatur über die Bezahnung von *Temnodontosaurus* ergaben sich in dieser Hinsicht interessante Aspekte. Die Daten sind zwar zumeist schon publiziert, aber weder zusammengefaßt präsentiert noch in Form einer kohärenten Hypothese vorgebracht worden. Einige Punkte können zumindest teilweise durch eigene Beobachtungen bestätigt werden.

Die Verhältnisse bei *T. platyodon* sind bis heute nicht völlig geklärt. Die Erstbeschreibung bicarinater Ichthyosaurierzähne von CONYBEARE (1822) unter dem Namen *Ichthyosaurus platyodon* basiert auf einem isolierten Zahn, der heute verschollen ist (DELAIR 1969). CONYBEARE betont aber, daß die größten damals bekannten Skelette aus dem Unteren Lias Englands zu dieser Art zu rechnen seien. Zum Glück sind eine ganze Reihe ähnlicher

Einzelzähne aus dem englischen Unterlias erhalten geblieben. Diese zeichnen sich nach MCGOWAN (1996b) nicht nur alle durch doppelte Schneidekanten, sondern auch durch ihre gewaltige Größe (maximal 11,6 cm hoch) und lange Wurzeln (etwa zwei Drittel der ganzen Zahnhöhe) aus.
Unter allen heute in den öffentlichen Sammlungen aufbewahrten Exemplaren von *T. platyodon* konnten carinate Zähne nur bei zwei Exemplaren aufgefunden werden (MCGOWAN 1994). Allerdings zeigt die Bezahnung dieser Schädel mehrere gravierende Unterschiede zu den oben erwähnten Einzelzähnen. Die Zähne besitzen, wenn überhaupt, nur eine einzige vordere Carina. Selbst Zähne der größten Schädel erreichen mit 5,8 cm maximal ein Drittel der Höhe der isolierten Riesenzähne. Die Krone ist mit der Hälfte der Gesamthöhe dagegen proportional größer als die isolierter Einzelzähne (Daten nach MCGOWAN 1996b und eigenen Beobachtungen).
Wie ist es zu erklären, daß das namengebende Merkmal, Zähne mit zwei ausgeprägten Schneidekanten, an den Exemplaren nicht nachgewiesen werden kann? Gehören die isolierten zweischneidigen Zähne zu einer separaten Spezies, und ist damit MCGOWANs (1974a) Transfer des Namens *platyodon* auf artikulierte Skelette oder Schädel ungerechtfertigt? Die Beobachtungen von CONYBEARE und der nachfolgenden Bearbeiter stützten sich zu einem großen Teil auf Schädel, deren Verbleib heute unbekannt ist oder die durch Kriegseinwirkungen zerstört worden sind (DELAIR 1969). Es muß hier auch berücksichtigt werden, daß Zahnmerkmale erst nach vollständiger Präparation gut zu erkennen sind. Bei vielen der Exemplare aus dem letzten Jahrhundert sind die Zähne größtenteils gar nicht vollständig freigelegt (MCGOWAN 1994) oder abgebrochen (SWINTON in BERCKHEMER 1938).
BERCKHEMER (1938) bestätigt definitiv die Präsenz von bicarinaten Zähnen bei einem heute verschollen Schädel von *T. platyodon* (SMNS 8669) aus Lyme Regis. Mit einer Schädellänge von 147 cm ist dieses Exemplar als zwar erwachsenes, aber noch deutlich unter der Maximalgröße liegendes Tier einzustufen (vgl. MCGOWAN 1996b: Tab. 2). Dies ist im Einklang mit einem neueren Fund (GCMAG 45/1987) aus zerfallenen Unterkieferresten, die mit etwa 20 markant gekanteten Zähnen assoziiert sind. Die Reste sind allerdings noch weitgehend unpräpariert und somit kann weder die Größe des Tieres abgeschätzt noch es eindeutig *T. platyodon* zugerechnet werden.
Bei *Temnodontosaurus burgundiae* zeigen eigene Beobachtungen, daß nur die Zähne großer Tiere die auffallenden starken Schneidekanten besitzen.

Bei vergleichweise kleinen Schädeln jüngerer Tiere sind die Kanten der Zähne, wenn überhaupt, schwach ausgebildet und mitunter erst nach genauer Inspektion aufzufinden. In der Regel treten später in der Ontogenese zwei diametrale Kanten auf, während bei sehr großen Exemplaren eine dritte auf der Labialseite vorkommen kann (THEODORI 1854).
BERCKHEMER (1938: Abb. 2) liefert eine weitere Beobachtung an SMNS 8669, die für die funktionelle Interpretation von größtem Interesse ist. Bei diesem Exemplar waren die unicarinaten Zähne (nach seinen Worten "sphenodont", also keilförmiger Querschnitt) auf die vordere Gebißhälfte beschränkt. Nur die hintere Hälfte der Kiefer war mit bicarinaten Zähnen ("platyodont", d. h. seitlich abgeflacht) bestückt. BERCKHEMER macht keine Angaben über die Existenz oder Position kantenloser Zähne bei diesem Individuum. Ein solches heterodontes Gebiß läßt sich bei *T. platyodon* anhand des heute vorliegenden Materials aus den oben genannten Gründen nicht verifizieren. Es liegt aber kein Grund vor, BERCKHEMERs zahnmorphologische Angaben und seine Artbestimmung a priori zu bezweifeln. Eine ähnliche Position von carinaten Zähnen im mittleren und hinteren Abschnitt der Kiefer wird von v. HUENE (1931a) für *T. burgundiae* bestätigt.
Das Verteilungsmuster der Zahnformen bei *Temnodontosaurus burgundiae* und die gegenwärtig bekannten Tatsachen bei *T. platyodon* lassen mehrere Schlußfolgerungem zu. Bislang haben wir im Rahmen dieser Arbeit nur einen Bruchteil aller Individuen, die über Museen in ganz Europa verteilt sind, persönlich auf Zahnmerkmale untersuchen können. Die folgenden Hypothesen sind daher vorläufige Ergebnisse, die sich aber relativ leicht durch weitere Beobachtungen testen lassen und mit der Zunahme des Datenmaterials gegebenenfalls modifiziert werden müssen.

**Hypothese (1)**: Die Existenz, Anzahl und Ausbildung von Schneidekanten bei *Temnodontosaurus* korreliert nach ersten Daten mit der Größe der Schädel und ist damit wahrscheinlich ontogenetisch bedingt. Kleinere Exemplare (Schädellänge etwa unter einem Meter) besitzen keine oder nur schwache Carinae, die man kaum als funktionelle Schneidekanten ansprechen kann. Erst bei großen, mit Sicherheit ausgewachsenen Exemplaren treten Zähne mit mehr Schneidekanten auf. Wahrscheinlich ist auch die Detailmorphologie der Carinae vom Lebensalter abhängig. Breite, klingenartige Kanten, die sich morphologisch deutlich vom Rest des Zahnes abheben, werden nur bei sehr großen Schädeln oder Einzelzähnen aufgefunden.

In jedem Fall werden auch bei den adulten Tieren beider Spezies neben bicarinaten Zähnen mit deutlich abgesetzten Schneidekanten auch konische, eher stumpfe Zahnformen oder Zähne mit nur einer angedeuteten vorderen Carina beibehalten. Dies muß bei einer Verwendung für taxonomische Zwecke berücksichtigt werden.

**Hypothese (2):** Die Anzahl der Kanten (konischer Zahn, unicarinat, bicarinat) variiert höchstwahrscheinlich auch positionell. In jüngeren Ontogenesestadien scheinen unicarinate Zähne unregelmäßig auf das Gebiß verteilt zu sein (MCGOWAN 1994). Mit dem Auftreten von bicarinaten Zahnformen im Gebiß läßt sich nach BERCKHEMER (1938) bei *T. platyodon* und v. HUENE (1931a) bei *T. burgundiae* ein Verteilungsmuster beobachten: kegelförmige Zähne oder Zähne mit nur einer Carina auf der mesialen Zahnseite sitzen im vorderen Teil des Gebisses, die charakteristischen bi- oder tricarinaten dagegen im hinteren. Diese Anordnung muß aber durch gezielte Beobachtungen und weitere Funde endgültig bestätigt werden.
Die ontogenetische und positionelle Variation der Bezahnung hat mit Sicherheit Auswirkungen auf die bevorzugten Beutetiere und die Art des Nahrungserwerbs. Die ontogenetischen Gebißveränderungen lassen auf einen Wechsel des Nahrungsspektrums mit dem Alter schließen. Die Kombination von schneidenden Zähnen ("cutting guild" nach MASSARE 1987) und konisch stumpfen, mehr quetschenden Zahnformen (MASSAREs "crushing guild") ist für Ichthyosaurier einzigartig. Auf die funktionellen Konsequenzen dieser positionellen Variation gehen wir hier nicht weiter ein.

**Hypothese (3):** Die Ausbildung von Carinae (eine oder mehrere) bei Ichthyosauriern ist bislang eindeutig nur bei *Temnodontosaurus platyodon, T. eurycephalus* und *T. burgundiae* nachgewiesen. Die Existenz von Carinae ist daher mit Sicherheit kein artspezifisches Merkmal. Wir sehen die carinaten Zähne als ein gemeinsames, abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie) der Gattung *Temnodontosaurus* an, das allerdings einer ontogenetischen und positionellen Variation unterworfen ist. Die maximale Anzahl der Kanten scheint dagegen artspezifisch zu sein. *T. platyodon* und *eurycephalus* besitzen nie mehr als zwei, während bei *T. burgundiae* eine stumpfe dritte Carina auftreten kann.
Wie passen die mittelliassischen Temnodontosaurier in diesen Kontext? *T. "margaritatus"* zeigt, daß Ichthyosaurier mit carinaten Zähnen auch im

Pliensbachium vorhanden sind. Dies ein weiterer Hinweis dafür, daß zwischen den unter- und oberliassischen Temnodontosauriern eine Kontinuität besteht. Der Bielefelder *Temnodontosaurus* besitzt Zähne ohne Kanten. Die rekonstruierte Größe macht es sehr unwahrscheinlich, das Fehlen jeglicher carinater Zähne durch ein frühes ontogenetisches Stadium zu erklären. Eine positionelle Variation im Gebiß des Tieres ist nicht völlig auszuschließen, aber doch unwahrscheinlich. Zwar stammen alle hier beschriebenen und abgebildeten Zähne aus einem mehr vorne gelegenen Abschnitt des Gebisses. Die anderen Arten von *Temnodontosaurus* behalten auch im Alter eine Anzahl konischer Zähne bei, aber bei 20 erhaltenen Zähnen sollten zumindest einige dabei sein, die dieses Merkmal aufweisen. Damit ist auf den ersten Blick ein eindeutiger Widerspruch gegeben.
Die Beobachtungen bei *T. platyodon, eurycephalus* und *burgundiae* bedeuten nicht, daß alle Taxa der Gattung eine carinate Bezahnung aufweisen müssen. Ein Merkmal kann sehr schnell modifiziert oder auch in eine seinem Ursprungszustand sehr ähnliche Form überführt werden, wenn dies seinem Besitzter Vorteile verschafft. In unserem Fall kann eine Modifikation theoretisch leicht durch Paedomorphose erreicht werden: Ein bestehendes Jugendmerkmal (konische Zähne) wird auch im Alter beibehalten, indem z. Bsp. die Transformation zu einem abgeleiteten Zustand (carinate Zähne) immer länger unterdrückt und letztendlich in der Lebensspanne des Tieres nicht mehr erreicht wird.
Weiterhin existiert bereits eine große Ichthyosaurierart unsicherer Zugehörigkeit im Pliensbachium, die bemerkenswerte Parallelen zu der Zahnform des Bielefelder *Temnodontosaurus* zeigt: *"Leptopterygius" nuertingensis*. Bei beiden ist die Krone stumpf-konisch und zeigt eine gekörnelte Textur und seichte Längsrinnen. Die Zähne des Typschädels von *"L." nuertingensis* erreichen allerdings bei weitem nicht ähnliche Dimensionen.

**9. Dank**
Wir danken Herrn Dr. Martin BÜCHNER (NKB) sehr herzlich für seine Anregung, das Ichthyosauriermaterial in Bielefeld zu bearbeiten, die Bereitstellung der Photographien, die Übermittlung notwendiger Hintergrundinformationen und nicht zuletzt für seine Gastfreundschaft bei unserem Besuch. AH möchte Michael MAISCH (GPIT) für ausgiebige Diskussionen und noch unveröffentlichte Forschungsergebnisse danken, welche die Grundlage für Abb. 2 darstellen. Dr. David DARTNALL (ehem. GCMAG) erlaubte eine Inspektion der dortigen Sammlung.

## 10. Literatur


BENTON, M. J. & TAYLOR, M. A. (1984): Marine reptiles from the Upper Lias (Lower Toarcian, Lower Jurassic) of the Yorkshire coast.- Proc. Yorkshire Geol. Soc. **44**: 399-429.

BERCKHEMER, F. (1938): Das Gebiß von *Leptopterygius platyodon* Conyb.- Palaeobiologica **6**: 150-163.

BÜCHNER, M., HOFFMANN, K. & JORDAN, R. (1986): Die Tongruben der Ziegeleien im Unter-Pliensbachium (Lias Gamma) der weiteren Umgegend von Bielefeld, ihre Geologie und Betriebsgeschichte. Ein Beitrag für künftige Rohstofferschließungen.- Veröff. Naturkunde-Mus. Bielefeld **1**: 57 S.

CONYBEARE, W. D. (1822): Additional notes on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*.- Trans. Geol. Soc. London, 2. Serie **1**: 103-123.

DELAIR, J. B. (1969): A history of the early discoveries of Liassic ichthyosaurs in Dorset and Somerset (1779-1835).- Proc. Dorset Nat. Hist. Archaeol. Soc. **90**: 115-127.

DELAIR, J. B. (1974): Two deformed ichthyosaur forelimbs from the English Lower Lias.- Mercian Geol. **5**: 101-103.

FRAAS, E. (1891): Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen.- H. Laupp, Tübingen.

FRAAS, E. (1892): *Ichthyosaurus numismalis* E. FRAAS.- Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg **48**: 22-31.

GODEFROIT, P. (1992): Présence de *Leptopterygius tenuirostris* (Reptilia, Ichthyosauria) dans le Lias moyen de Lorraine belge.- Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique Sci. Terre **62**: 163-170.

GODEFROIT, P. (1993a): Les grands ichthyosaures sinémuriens d'Arlon.- Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique Sci. Terre **63**: 25-71.

GODEFROIT, P. (1993b): The skull of *Stenopterygius longifrons* (Owen, 1881).- Rev. Paléobiol., Vol. spéc. 7: 67-84.

GODEFROIT, P. (1994): Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique Inferieur) Belgo-Luxembourgeois.- Mém. Expl. Cartes Géologiques Minières Belgique **39**: 98.

HUENE, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge.- Monogr. Geol. Paläont. **1**: 114 S.

HUENE, F. v. (1930): Über zwei Fälle von Nearthrose bei fossilen Ichthyosauriern.- Anat. Anz. **70**: 108-109.

HUENE, F. v. (1931a): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden.- Abh. Senckenb. naturf. Ges. **42**: 345-382.

HUENE, F. v. (1931b): Neue Ichthyosaurier aus Württemberg.- N. Jb. Min. Geol. Paläont. Beil. **B 65**: 305-320.

HUNGERBÜHLER, A. (1991): Frühembryonale Stadien von *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia: Ichthyosauria) aus dem Posidonienschiefer (UToarcium) von Holzmaden (SW-Deutschland).- Unveröff. Diplomarbeit, Universität Tübingen.

JOHNSON, R. (1979): The osteology of the pectoral complex of *Stenopterygius* Jaekel (Reptilia: Ichthyosauria).- N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **159**: 41-86.

KUHN, O. (1939): Ein Ichthyosaurier aus dem oberen Lias gamma.- Nova Acta Leopoldina N.F. **7**: 135-138.

MASSARE, J. A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles.- J. Vert. Paleont. **7**: 121-137.

MASSARE, J. A. & CALLAWAY, J. M. (1990): The affinity and ecology of Triassic ichthyosaurs.- Bull. Geol. Soc. America **102**: 409-416.

MCGOWAN, C. (1974a): A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: Ichthyosauria).- Life Sci. Contr. Roy. Ontario Mus. **97**: 37 S.

MCGOWAN, C. (1974b): A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia: Ichthyosauria).- Life Sci. Contr. Roy. Ontario Mus. **100**: 30 S.

MCGOWAN, C. (1978): Further evidence for the wide geographical distribution of ichthyosaur taxa (Reptilia: Ichthyosauria).- J. Paleont. **52**: 1155-1162.

MCGOWAN, C. (1979): A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with the description of two new species.- Palaeontographica **A 166**: 93-135.

MCGOWAN, C. (1989a): Computed tomography reveals further details of *Excalibrosaurus*, a putative ancestor for the swordfish-like ichthyosaur *Eurhinosaurus*.- J. Vert. Paleont. **9**: 269-281.

MCGOWAN, C. (1989b): *Leptopterygius tenuirostris* and other longsnouted ichthyosaurs from the English Lower Lias.- Palaeontology **32**: 409-427.

MCGOWAN, C. (1993): A new species of large, long-snouted ichthyosaur from the English lower Lias.- Canadian J. Earth Sci **30**: 1197-1204.

MCGOWAN, C. (1994): *Temnodontosaurus risor* is a juvenile of *T. platyodon* (Reptilia: Ichthyosauria).- J. Vert. Paleont. **14**: 472-479.

MCGOWAN, C. (1996a): A new and typically Jurassic ichthyosaur from the Upper Triassic of British Columbia.- Canadian J. Earth Sci. **33**: 24-32.

MCGOWAN, C. (1996b): The taxonomic status of *Leptopterygius* HUENE, 1922 (Reptilia, Ichthyosauria).- Canadian J. Earth Sci. **33**: 439-443.

MCGOWAN, C. (1996c): Giant ichthyosaurs of the Early Jurassic.- Canadian J. Earth Sci. **33**: 1011-1021.

OWEN, R. (1881): Monograph of the fossil Reptilia of the Liassic Formations. Part III. Ichthyopterygia.- Palaeontographical Society, London.

QUENSTEDT, F. A. (1856-58): Der Jura.- H. Laupp, Tübingen.

QUENSTEDT, F. A. (1882-85): Handbuch der Petrefaktenkunde.- H. Laupp, Tübingen.

SOLLAS, W. J. (1916): The skull of *Ichthyosaurus*, studied in serial sections.- Phil. Trans. Roy. Soc. London **B 208**: 63-126.

THEODORI, C. (1854): Beschreibung des kolossalen *Ichthyosaurus trigonodon* in der Lokal-Petrefakten-Sammlung zu Banz, nebst synoptischer Darstellung der übrigen *Ichthyosaurus*-Arten in derselben.- München.

URLICHS, M., WILD, R. & ZIEGLER, B. (1994): Der Posidonien-Schiefer des unteren Jura und seine Fossilien.- Stuttgarter Beitr. Naturk. **C 36**: 95 S.

ZIEGLER, P. A. (1982): Geological atlas of western and central Europe.- Shell International Petroleum Maatschappij B.V., Amsterdam.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des Naturwissenschaftlichen Verein für Bielefeld und Umgegend

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Hungerbühler Axel, Sachs Sven

Artikel/Article: Ein großer Ichthyosaurier aus dem Pliensbachium von Bielefeld Neue Einblicke in die Ichthyosaurier des Mittleren Lias und das Gebiß von Temnodontosaurus 15-52