

Zitteliana

Reihe B
Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung
für Paläontologie und Geologie

24

MARKUS MOSER

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837 (Dinosauria:
Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten
(Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha)
from the Feuerletten (Middle Keuper; Upper Triassic) of Bavaria

MÜNCHEN 2003

Zitteliana	B 24	188 Seiten	40 Tafeln	München, 30.8.2003	ISSN 1612-4138
------------	------	------------	-----------	--------------------	----------------

HINWEIS DES HERAUSGEBERS

Vom Jahr 2003 an erscheint die Zeitschrift *Zitteliana* in zwei Reihen.

Die *Reihe A: Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie* (ISSN 1612-412X) ersetzt die bisherigen „Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie“ (ISSN 0077-2070). Die Bandzählung (zuletzt erschienen: Heft 42, 2002) wird fortgesetzt.

Die vorliegende *Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie* (ISSN 1612-4138) führt die bisherige „Zitteliana - Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie“ (ISSN 0373-9627) fort.

Hinweise für Autoren beider Reihen sind am Ende dieses Bandes enthalten.

EDITORIAL NOTE

Starting in 2003 the journal *Zitteliana* is published in two series.

The *Reihe A: Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie* (ISSN 1612-412X) replaces the former „Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie“ (ISSN 0077-2070). The numbering of issues is continued (last published: Heft 42, 2002).

The present *Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie* (ISSN 1612-4138) continues the previous „Zitteliana - Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie“ (ISSN 0373-9627).

Instructions for authors are included at the end of this volume (in German; English instructions are available on request).

Herausgeber: Prof. Dr. Reinhold Leinfelder

Redaktion: Dr. Winfried Werner

Bildbearbeitung und Layout: Dr. Markus Moser

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Deutschland

<http://www.palaeo.de/muenchen>

email: pal.sammlung@lrz.uni-muenchen.de

Für den Inhalt der Arbeiten sind die Autoren allein verantwortlich.

Copyright © 2003 by Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München

Die in der *Zitteliana* veröffentlichten Arbeiten sind urheberrechtlich geschützt.

Nachdruck, Vervielfältigungen auf photomechanischem, elektronischem oder anderem Wege sowie die Anfertigung von Übersetzungen oder die Nutzung in Vorträgen, für Funk und Fernsehen oder im Internet bleiben - auch auszugsweise - vorbehalten und bedürfen der schriftlichen Genehmigung durch die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München.

ISSN 1612-4138

Druck: Gebr. Geiselberger GmbH, Altötting

Umschlagbild:

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837; Ausschnitt von der ventralen Ansicht eines artikulierten Kreuzbeines aus Halberstadt.

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern *

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Feuerletten (Middle Keuper; Upper Triassic) of Bavaria

Von

MARKUS MOSER

KURZFASSUNG

In dieser Arbeit werden die Plateosaurier-Überreste (etwa 1000 Knochen) beschrieben, die 1962 in Ellingen (Bayern, Süddeutschland; Obertrias) gefunden wurden. Damit einhergehende Fragen der Taphonomie und Erhaltung, des Alters der Ablagerung, der generellen Morphologie, Taxonomie und Evolution im Vergleich zu anderen Fundstellen und anderen Prosauropoden werden im Detail diskutiert. Bezüglich der Taxonomie wird das Typusmaterial von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 erneut beschrieben und diagnostiziert. Die Frage der Beziehungen von zugeordnetem Material (und Arten) zu *Plateosaurus engelhardti* oder anderen Arten wird gelöst und die Variabilität von *Plateosaurus engelhardti* wird

diskutiert. Die taphonomischen und erhaltungsbedingten Unterschiede zwischen verschiedenen Plateosaurier-Fundstellen und die taxonomischen Auswirkungen werden erklärt durch Effekte der Paläopedogenese (Kompaktion, konkretionäres Karbonatwachstum, Tonquellung). Die detaillierte Untersuchung der Fossilien führt zu einer modifizierten Rekonstruktion des *Plateosaurus* aus Ellingen. Zuletzt werden verschiedene weniger bedeutende Funde von Prosauropoden aus Bayern aufgelistet und beschrieben.

Schlüsselwörter: *Plateosaurus*, Dinosauria, Morphologie, Taxonomie, Taphonomie, Obertrias, Keuper.

ABSTRACT

In this paper the plateosaur remains (about 1000 bones) found 1962 in Ellingen (Bavaria, S-Germany; Upper Triassic) are described. Connected questions of the taphonomy and preservation, age of deposits, the general morphology, taxonomy, and evolution in comparison to other localities and other prosauropods are discussed in detail. Regarding taxonomy the type material of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 is re-described and diagnosed. The affinities of referred material (and species) of *Plateosaurus engelhardti* or other species are resolved and the variability of *Plateosaurus engelhardti* is discussed.

The taphonomical and preservational differences between the various plateosaur localities and the taxonomical consequences are explained by effects of palaeopedogenesis (compaction, concretionary carbonate growth, clay welling). The detailed inspection of the fossils lead to a modified restoration of *Plateosaurus* from Ellingen. Finally various minor finds of prosauropods from Bavaria are enlisted and described.

key-words: *Plateosaurus*, Dinosauria, morphology, taxonomy, taphonomy, Upper Triassic, Keuper.

INHALT

1.	Einleitung	S. 5	4.	Die Fundstelle Ellingen – Grabung, Geologie, Taphonomie, Diagenese und Alter	S. 50
1.1	Einführung und Problematik	S. 5	4.1	Entdeckung und Verlauf der Grabung in Ellingen 1962	S. 50
1.2	Zielsetzung	S. 7	4.2	Geologie der Fundstelle Ellingen	S. 54
1.3	Material und Methoden	S. 9	4.2.1	Geologischer Überblick	S. 54
1.4	Dank	S. 10	4.2.2	Das Profil der Grabungsstelle	S. 54
2.	Das Typusmaterial von <i>Plateosaurus engelhardti</i> MEYER, 1837	S. 11	4.3	Taphonomie der Fundstelle Ellingen	S. 58
2.1	Einleitung	S. 11	4.3.1	Überblick über den sedimentologischen Rahmen	S. 58
2.1.1	Vom Fund und vom Finder - der Chemiker Prof. Dr. J. F. P. ENGELHART	S. 11	4.3.2	Taphonomische Befunde und Interpretation der Fundstelle	S. 58
2.1.2	Überblick über die wissenschaftliche Bearbeitung des Typmaterials	S. 12	4.3.3	Vergleich mit anderen Fundstellen	S. 58
2.2	Beschreibung von <i>Plateosaurus engelhardti</i> MEYER, 1837	S. 13	4.4	Diagenese der fossilen Knochen von Ellingen	S. 60
2.2.1	Typlokalität und Fundschicht	S. 14	4.4.1	Die taxonomische Bedeutung der Diagenese	S. 60
2.2.1.1	Älteste Angaben	S. 14	4.4.2	Auswirkungen der Kompaktion in Abhängigkeit von der Art des Sedimentes	S. 61
2.2.1.2	BLANCKENHORN: Haidberg, S Heroldsberg	S. 15	4.4.3	Paläopedogenese mit Karbonatisierung und ihre Effekte	S. 62
2.2.1.3	Begründete Zweifel über die Typlokalität	S. 15	4.4.3.1	Aufblähung von Knochen durch Konkretionsbildung	S. 62
2.2.1.4	Knochenvorkommen am Buchenbühl	S. 15	4.4.3.2	Der Begriff Taphotaxon	S. 62
2.2.1.5	Die Farbe der Knochen - ein geographischer und stratigraphischer Unterschied	S. 15	4.4.3.3	Karbonatpedogenese bei anderen Fossilien	S. 62
2.2.1.6	Sulfide - Ursache der Schwärzung der Knochen	S. 16	4.4.3.4	Bedingungen der Karbonatisierung in Red Beds	S. 62
2.2.1.7	Übereinstimmende Matrix an den Knochen und im Konglomerat	S. 16	4.4.3.5	Karbonatbildungen in der Fazies des höheren Mittelkeupers	S. 62
2.2.1.8	„Kohle“-Vorkommen im <i>Plateosaurus</i> -Konglomerat und im Rhätsandstein	S. 16	4.4.3.6	Beschreibung der Karbonatisierungseffekte in der Fundstelle Ellingen	S. 63
2.2.1.9	Andere Möglichkeiten für die Lage der Typlokalität ...	S. 17	4.4.3.7	Karbonat-Paläopedogenese bei <i>Vulcanodon</i> ?	S. 66
2.2.2	Die Wahl eines Lectotypus für <i>Plateosaurus engel-</i> <i>hardti</i> MEYER, 1837	S. 17	4.4.3.8	Karbonatpedogenese bei <i>Plateosaurus</i> im Knollen- mergel?	S. 66
2.2.3	Beschreibung der Paralectotypen von <i>Plateosaurus</i> <i>engelhardti</i> MEYER, 1837	S. 17	4.4.4	Paläopedogenese mit Ton-Neubildung und ihre Effekte	S. 68
2.2.3.1	Dorsalwirbel und Rippen	S. 17	4.4.5	Schwarzfärbung der Knochen im Feuerletten	S. 70
2.2.3.2	Sacralwirbel	S. 20	4.4.6	Der morphologische Einfluß der Präparation	S. 72
2.2.3.3	Caudalwirbel und Hämapophysen	S. 20	4.5.	Alter der Fundstelle Ellingen	S. 72
2.2.3.4	Beckengürtel und Hinterbeine	S. 21	4.5.1	Die Begleitfauna und Begleitflora im Feuerletten von Ellingen	S. 72
2.2.4	Material, das aus den Syntypen von <i>Plateosaurus</i> <i>engelhardti</i> ausgeschlossen wurde	S. 24	4.5.2	Lithostratigraphische Korrelation des Feuerletten	S. 73
2.2.4.1	Material von Schildkröten	S. 24	4.5.3	Biostratigraphische Eingrenzung des Alters des Feuerletten	S. 73
2.2.4.2	Material von Theropoden	S. 26	4.5.3.1	Korrelation des unteren Stubensandsteins mit Hilfe von <i>Aetosaurus ferratus</i>	S. 73
3.	Das Sacrum – ein wichtiger Merkmalsträger für die Phylogenie	S. 29	4.5.3.2	Korrelation des Rhätsandsteins mit Hilfe von <i>Rhaetavicula contorta</i>	S. 74
3.1	Einleitung	S. 29	4.5.3.3	Numerische Datierung des Feuerletten	S. 74
3.2	Beschreibung des Sacrums von <i>Plateosaurus</i>	S. 30	4.5.3.4	Weiter gehende Korrelationen mit Hilfe von Prosauropoden	S. 75
3.2.1	Allgemeine Beschreibung und Unterscheidungs- kriterien	S. 30	5.	<i>Plateosaurus engelhardti</i> H. v. MEYER, 1837 – zugeordnetes Material aus Ellingen	S. 76
3.2.2	Variationen im Sacrum von <i>Plateosaurus</i>	S. 32	5.1	Cranium (Schädel)	S. 77
3.3	Homologisierung der Sacralia von Archosau- romphen	S. 34	5.2	Mandibula (Unterkiefer)	S. 78
3.4	Das Sacrum UEN 552, Lectotypus von <i>Plateosaurus</i> <i>engelhardti</i> MEYER, 1837	S. 36	5.3	Columna vertebralis (Wirbelsäule)	S. 81
3.5	Das Sacrum von anderen Prosauropoden	S. 40	5.3.1	Cervicalia	S. 81
3.5.1	Sacrum von <i>Sellosaurus</i>	S. 40	5.3.1.1	Cervicalia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153)	S. 81
3.5.2	Sacrum von <i>Gresslyosaurus</i>	S. 44	5.3.1.2	Weitere Cervicalia aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)	S. 84
3.5.3	Sacrum von <i>Massospondylus</i>	S. 44	5.3.2	Dorsalia	S. 86
3.5.4	Weitere Prosauropoden mit angeblichem Dorsosacrals	S. 46	5.3.2.1	Dorsalia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153)	S. 86
3.5.5	Sacrum von <i>Melanorosaurus</i> mit einem echten Dorsosacrals (DS1, S1, S2, CS1)	S. 47	5.3.2.2	Weitere Dorsalia aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)	S. 90
3.6	Das Sacrum der Sauropoden	S. 47	5.3.2.3	Ontogenetische Variabilität der Dorsalia	S. 96
3.6.1	Einleitung	S. 47	5.3.3	Sacralia	S. 96
3.6.2	Sacrum von <i>Apatosaurus</i>	S. 47	5.3.3.1	Sacralia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153)	S. 96
3.6.3	Sacrum von <i>Vulcanodon</i>	S. 49	5.3.3.2	Weitere Sacralia aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)	S. 97
			5.3.3.3	Vergleich und Diskussion der Sacralia	S. 100

5.3.4	Caudalia	S. 100	8.	Weiteres Material von Plateosauriden aus Bayern	S. 152
5.3.4.1	Caudalia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153)	S. 100	8.1	Altenstein	S. 152
5.3.4.2	Weitere Caudalia aus dem Ellinger Fundgut (BSP 1962 XLVI)	S. 102	8.2	Behringersdorf	S. 153
5.3.5	Costae, Gastralia et Arcus haemalis (Rippen, Bauchrippen und Hämaphophysen)	S. 112	8.3	Pegnitztal	S. 153
5.4	Skeleton appendiculare (Extremitätenskelett)	S. 112	8.4	Röthenbach	S. 154
5.4.1	Scapula et Coracoideum (Schulterblatt und Rabenbein)	S. 112	8.5	Hinterer Steinberg	S. 154
5.4.2	Humerus (Oberarmknochen)	S. 114	8.6	Rockenbrunn	S. 155
5.4.3	Radius et Ulna (Speiche und Elle)	S. 114	8.7	Nuschelberg	S. 155
5.4.4	Ossa carpalia et metacarpalia (Handwurzel und Mittelhandknochen)	S. 114	8.8	Teufelsee bei Kotzenhof	S. 155
5.4.5	Ossa digitorum manus (Fingerknochen der Hand)	S. 115	8.9	Diepersdorf	S. 155
5.4.6	Ilium (Darmbein)	S. 115	8.10	Buchenbühl	S. 156
5.4.7	[Os] Pubis (Schambein)	S. 118	8.11	Rudolphshof	S. 156
5.4.8	Ischium (Sitzbein)	S. 120	8.12	Hersbruck	S. 156
5.4.9	Femur (Oberschenkelknochen)	S. 122	8.13	Kulmbach	S. 156
5.4.10	Tibia (Schienbein)	S. 128	8.14	Nürnberg	S. 156
5.4.11	Fibula (Wadenbein)	S. 130	8.15	Birnthon	S. 156
5.4.12	Ossa tarsalia et metatarsalia (Fußwurzel- und Mittelfußknochen).....	S. 130	8.16	Hühnerbrunn	S. 156
5.4.13	Ossa digitorum pedis (Zehenknochen)	S. 132	8.17	Eichelburg	S. 156
6.	Die Gangart und die Schwanzhaltung von <i>Plateosaurus</i> (War <i>Plateosaurus</i> ein Vierbeiner oder ein Zweibeiner?)	S. 134	8.18	Lauf	S. 156
6.1	Historische Rekonstruktionen	S. 134	8.19	Kreuzgraben	S. 157
6.2	Neuere skelettanatomische Ergebnisse	S. 138	8.20	Allersberg	S. 157
6.3	Die Schwanzhaltung von <i>Plateosaurus</i>	S. 142	8.21	Letten (1)	S. 157
6.4	Hinweise von Fährten	S. 145	8.22	Letten (2)	S. 157
6.5	Änderungen an der Skelettmontage des Ellinger <i>Plateosaurus</i>	S. 145	8.23	Schönberger Nässenau	S. 157
7.	Taxonomie von <i>Plateosaurus</i>	S. 146	8.24	Büchleinsberg	S. 157
7.1	Ältere Entwicklung der Taxonomie von <i>Plateosaurus</i>	S. 146	8.25	Scheerau	S. 157
7.1.1	Erste Phase - Monospezifität (1837 bis 1905).....	S. 146	9.	Zusammenfassung	S. 158
7.1.2	Zweite Phase - Diversifizierung und Verwirrungen (1905 bis 1980)	S. 146	10.	Abridged English version	S. 159
7.1.2.1	Die Fundstelle Trossingen	S. 146	10.1	Introduction	S. 159
7.1.2.2	Die Fundstelle Halberstadt	S. 148	10.2	The type material of <i>Plateosaurus engelhardti</i> MEYER, 1837	S. 160
7.2	Neuere Entwicklung der Taxonomie von <i>Plateosaurus</i>	S. 149	10.3	The sacrum – an important carrier of characters significant for phylogeny	S. 163
7.3	Eigene Bewertung der Taxonomie von <i>Plateosaurus</i>	S. 150	10.4	Locality Ellingen – digging, geology, taphonomy, diagenesis, and age	S. 171
7.3.1	Einfluss der Kompaktion	S. 150	10.5	<i>Plateosaurus engelhardti</i> H. v. MEYER, 1837 – referred material from Ellingen	S. 174
7.3.2	Einfluss der Paläopedogenese	S. 151	10.6	Gait and tail posture of <i>Plateosaurus</i>	S. 175
7.3.3	Taxonomische Schlussfolgerungen	S. 152	10.7	Taxonomy of <i>Plateosaurus</i>	S. 177
			10.8	Additional material of plateosaurids from Bavaria	S. 179
			11.	Literatur	S. 179

1. EINLEITUNG

1.1 EINFÜHRUNG UND PROBLEMATIK

Der historisch älteste Dinosaurier Deutschlands wurde in einem Konglomerat des Feuerletten (oberster Mittelkeuper, Obertrias, ca. 207 Millionen Jahre alt, Abb. 2-3) bei Heroldsberg S Nürnberg in Mittelfranken im Jahr 1834 von dem Chemie-Professor ENGELHART entdeckt. 1837 beschrieb MEYER die spärlichen Reste unter dem Namen *Plateosaurus engelhardti* und ordnete sie einer neuen Gruppe von Reptilien zu, die erst 1842 von OWEN Dinosaurier genannt werden sollte. *Plateosaurus* ist nach *Megalosaurus* und *Iguanodon* die dritte Gattung, die als zu dieser Gruppe gehörig erkannt wurde. MARSH (1895) benannte auf Grundlage von *Plateosaurus* eine eigene Familie, die Plateosauridae. HUENE (1920) errichtete für *Plateosaurus* und andere Gattungen sogar eine eigene Unterordnung, die Prosauropoda.

Heute wird *Plateosaurus* innerhalb der Dinosaurier in die Gruppe der Saurischia (Echsenbecken-Dinosaurier) gestellt und zählt zur Unterordnung der Sauropodomorphen (Abb. 1), zu der auch so bekannte riesige Dinosaurier wie *Apatosaurus* („*Brontosaurus*“), *Diplodocus* und *Brachiosaurus* gehören. Die darin als Prosauropoden zusammengefassten frühen Formen aus der Obertrias und dem Unterjura waren weltweit verbreitet, mit Ausnahme von Australien, wo terrestrische Ablagerungen aus dieser Zeit fehlen. Die Frage, ob die Prosauropoden - wie früher angenommen - die Vorfahren der späteren Sauropoden (*Apatosaurus* etc.) oder nur eine Seitenlinie waren, ist bei neueren Bearbeitern umstritten (s. BENTON 1990).

Eine erste ausführliche monographische Bearbeitung von *Plateosaurus* erfolgte durch MEYER 1855. Weitere Bearbeiter (BLANCKENHORN 1898, HUENE 1907-08, 1932) konnten zu-

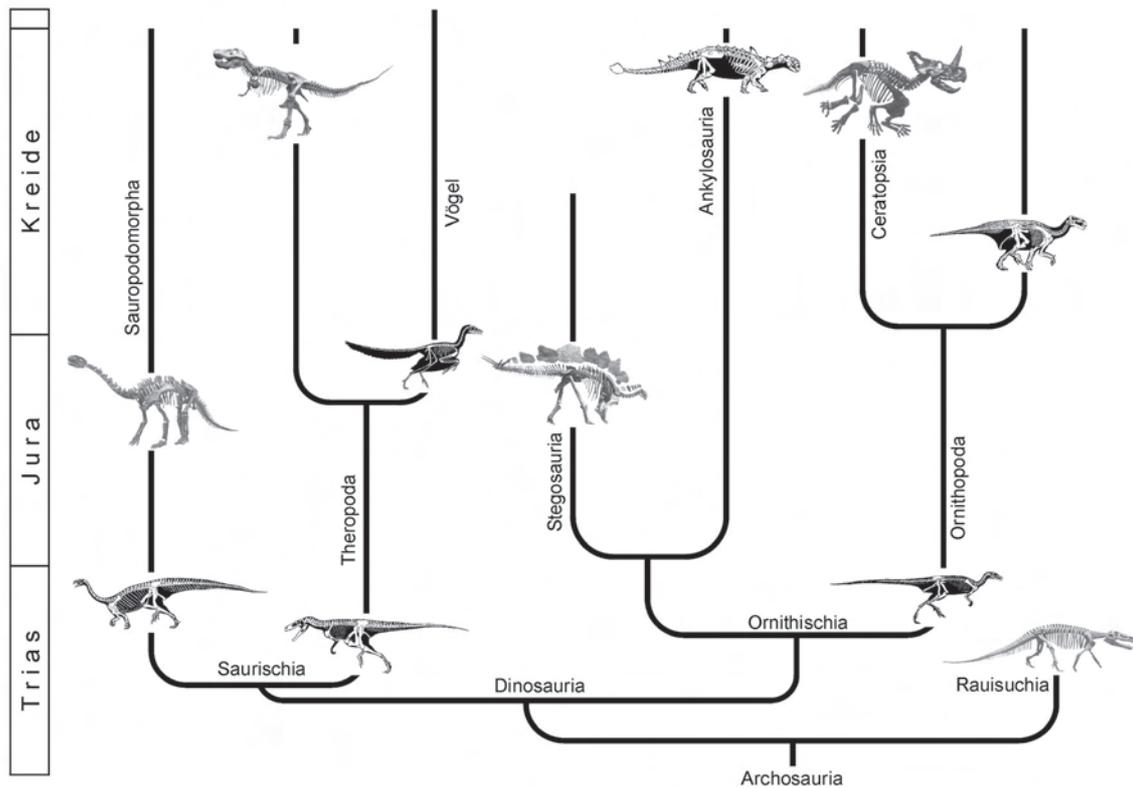


Abb. 1: Vereinfachter Stammbaum der Dinosaurier. *Plateosaurus* gehört der Gruppe der Sauropodomorphen innerhalb der Echschenkele-Dinosaurier (Saurischia) an. Skelett-Zeichnungen aus PAUL (1997).

Fig. 1: Simplified phylogeny of the dinosaurs. *Plateosaurus* belongs to the sauropodomorph group within the lizard-hipped dinosaurs (Saurischia). Sketches of skeletons from PAUL (1997).

sätzliche Details zur ungeklärten Frage der genauen Typus-Lokalität und Anatomie beitragen. GALTON (1984, 2000a) revidierte das Typusmaterial zuletzt und schloss zwei Knochen, einen von HUENE als Schädelknochen bestimmten und einen Mittelfußknochen, aus dem Typusmaterial aus. Der Schädelknochen wurde von GALTON als ein ohne weitere Präparation unbestimmbares Osteoderm bezeichnet und der Mittelfußknochen zu einem Theropoden gerechnet.

Plateosaurus ist weltweit einer der am besten belegten Dinosaurier mit über 100 Skelettresten aus zahlreichen Fundstellen (Abb. 3). Trotz dieser Tatsache ist die Taxonomie von *Plateosaurus* im Grunde ungeklärt. Wurden früher bis zu 20 Arten in bis zu 8 verschiedenen Gattungen untergebracht (MEYER 1837, 1861, PLIENINGER 1847, 1857, RÜTIMEYER 1857, PIDANCET & CHOPARD 1862, HUENE 1907-08, 1932, FRAAS 1913, JAEKEL 1913-14 u. a.), so wurden in neuerer Zeit alle Formen des höheren Mittelkeupers (Knollenmergel, Feuerletten, Steinmergelkeuper) in der ältesten Art *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 vereinigt (GALTON 1990, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990).

Auch die Frage, ob sich *Plateosaurus* vierbeinig oder zweibeinig und - wenn ja - mit hoch aufgerichteter Wirbelsäule oder mehr horizontal getragener Wirbelsäule fortbewegte, regte die Wissenschaftler zur Diskussion an (Abb. 4).

1962 wurde in Ellingen bei Weissenburg in Mittelfranken das dritte große Massenvorkommen von *Plateosaurus* - nach Halberstadt 1909 und Trossingen 1911 - bei einem Hausbau entdeckt und in einer Notgrabung von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (jetzt: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, BSP) und dem Institut für Paläontologie und historische Geologie (jetzt: Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Sektion Paläontologie; IPHG) ausgebeutet. Diese Funde wurden nach einer Jahrzehnte währenden, schwierigen Präparation in einer vorläufigen Bearbeitung durch WELLNHOFER (1994) veröffentlicht.

WELLNHOFER (1994) rekonstruierte in der bislang größten Skelettmontage (8 m) *Plateosaurus* in vierbeiniger Stellung, die durch die nach unten keilförmig zulaufenden Schwanzwirbel erzwungen sei. WELLNHOFER widersprach damit früheren Rekonstruktionen (HUENE 1926, WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986 u. a.), die *Plateosaurus* in zweibeiniger Haltung mit aufgerichteter oder gerade nach hinten gestreckter Schwanzwirbelsäule zeigten.

In der Frage der Taxonomie widersprach WELLNHOFER (1994) der pauschalen, auf inkongruenter Argumentation beruhender Synonymisierung aller Prosauropoden des höheren Mittelkeupers durch GALTON (1984, 1985, 1986, 1990) und

WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990). Er fand vielmehr nach Merkmalen des Oberschenkelknochens, des Schambeines und der Schwanzwirbel Unterschiede zu dem aus dem älteren Massenvorkommen von Trossingen bekannten *Plateosaurus*, die eine Art-Verschiedenheit begründeten. Dabei stünde der Name *Plateosaurus engelhardti* nur dem jüngeren, bisher nur aus Franken bekannten Prosauropoden zu.

WELLNHOFER (1994) bemerkte auch Unterschiede in den Entstehungsbedingungen (Taphonomie) der Fundstelle Ellingen zu den bisher bekannten Massenvorkommen von Trossingen, Halberstadt und Frick (SANDER 1992). So wurden keine vollständigen Skelette, sondern nur isolierte Reste und ein assoziiertes Teilskelett gefunden, dafür aber von allen Altersstufen. Außerdem sind neben *Plateosaurus* noch weitere Formen, ein Rausuchier und ein Theropode vertreten. Die anderen Massenvorkommen sind dagegen fast monospezifisch und die Individuen gehören einer Altersklasse an (SANDER 1992).

In neueren Arbeiten begründet GALTON (1997, 1998, 1999, 2000, 2001) aufgrund von Merkmalen des Kreuzbeines (Sacrum) und des Oberschenkelknochens (Femur) die Eigenständigkeit des in Franken gefundenen *Plateosaurus engelhardti* und stellt die übrigen Plateosaurier aus dem obersten Mittelkeuper Mitteleuropas in die Art *Plateosaurus longiceps* JAEKEL, 1913.

Auf den Merkmalen des Sacrums wurden auch von verschiedenen Bearbeitern (BENTON 1990, NOVAS 1992, SERENO & NOVAS 1992, SERENO 1999, WILSON & SERENO 1998, GALTON 1999a, b, 2000a, b, 2001) unterschiedliche Ansichten zur Phylogenie der Dinosaurier, der Sauropodomorphen und der Prosauropoden entwickelt, die zueinander in Widerspruch stehen. So ist die Frage umstritten, ob die Dinosaurier ursprünglich ein zweiwirbeliges oder dreiwirbeliges Kreuzbein (Sacrum) besaßen, oder ob der dritte Kreuzbeinwirbel mehrfach unab-

hängig erworben wurde. Weiterhin ist nicht klar, ob dieser dritte Sacral-Wirbel ursprünglich ein Rücken- oder ein Schwanzwirbel war, bevor er in den Kreuzbein-Beckenkomplex eintrat.

GALTON (1999, 2000a, 2001) fand, dass sich das Typusmaterial von *Plateosaurus engelhardti* von allen bisher bekannten Dinosauriern durch eine spezielle Anordnung der Sacralrippen unterscheidet, und dass es Prosauropoden mit einem vom Rücken her eingeschlossenen dritten Kreuzbeinwirbel und solche mit einem vom Schwanz her inkorporierten Sacralwirbel gebe.

1.2 ZIELSETZUNG

Die Haupt-Aufgabenstellung ist die Beschreibung der in der Fundstelle Ellingen entdeckten Plateosaurier-Reste. Dabei sollten die in der vorläufigen Bearbeitung von WELLNHOFER (1994) angeschnittenen Themenbereiche der Taphonomie, Konstruktionsmorphologie und taxonomischen Bewertung im Vergleich zu anderen Fundstellen und Prosauropoden ausführlich bearbeitet werden. Darüber hinaus sollten auch Aspekte der Evolution der Plateosauriden in Betracht gezogen werden.

In der Frage der Taxonomie sollte mit einer ausführlichen Untersuchung und Beschreibung des Typusmaterials von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 die Grundlage für eine Art- und Gattungsdiagnose erstellt werden. Die Zugehörigkeit der von GALTON (1984, 2000a) umgedeuteten Skelettelemente des Typus sollte geklärt werden. Sodann sollte ein Vergleich des Typusmaterials mit dem von anderen Fundstellen die Zugehörigkeit der Trossinger bzw. Ellinger Plateosauriden zu dieser oder einer anderen Art klären. Darüber hinaus war die ontogenetische Entwicklung und Variabilität anhand der in allen Altersstufen belegten Plateosaurier von Ellingen darzustellen.

		Beckenfazies		Randfazies		
		Formationen	N-Deutschland	Württemberg	Bayern	Formationen
Keuper	O.	Exter F.		Rät (Rätsandstein)		Exter F.
	M.	Arnstadt F.	Steinmergel-keuper	Knollenmergel	Feuerletten	Trossingen F.
				Stubensandstein	Burgsandstein	Löwenstein F.
		Weser F.	O. Gipskeuper	O. Bunte Mergel	Heldburger Sch.	Mainhardt F.
				O. Kieselsdst.	Coburger Sdst.	Hassberge F.
				U. Kieselsdst.	Blasensandstein	
			Rote Wand	Lehrberg-Sch.	Steigerwald F.	
	Stuttgart F.		Schilfsandstein			Stuttgart F.
Grabfeld.	U. Gipskeuper	Gipskeuper	Benker Sdst.	Benk F.		
U.	Erfurt F.		Lettenkeuper		Erfurt/Grafenwöhr F.	

Abb. 2: Vereinfachte Übersicht über die stratigraphische Gliederung des Keupers in Deutschland nach BEUTLER et al. (1999). Anstelle der regional verwendeten lithostratigraphischen Einheiten wurden „neutrale“ Formations-Bezeichnungen eingeführt. Die in dieser Arbeit wichtigen Einheiten Knollenmergel und Feuerletten sind hervorgehoben. – F. = Formation, M. = Mittlerer, O. = Oberer, U. = Unterer, Sch. = Schichten, Sdst. = Sandstein.

Fig. 2: Simplified scheme of the stratigraphy of the Keuper in Germany after BEUTLER et al. (1999). The new ‘neutral’ formation names are replacing the traditional, regionally used lithostratigraphic units. The relevant units for this work are typed in bold face. – F. = Formation, M. = Middle, O. = Upper, U. = Lower, Sch. = Layers, Sdst. = Sandstone.



Abb. 3: Fundstellen von *Plateosaurus* im Keupergebiet von Mitteleuropa (offene Kreise), zusammengestellt nach WEISHAMPEL & WESTPHAL (1986), WELLNHOFER (unveröff.), BENTON (1993) u. a. Die wichtigsten im Text erwähnten Fundstellen sind namentlich eingetragen (gefüllte Kreise).

Fig. 3: Localities of *Plateosaurus* in the Keuper area of Middle Europe (open circles), compiled after WEISHAMPEL & WESTPHAL (1986), WELLNHOFER (unpubl.), BENTON (1993), and others. The most important localities mentioned in the text are named (filled circles).

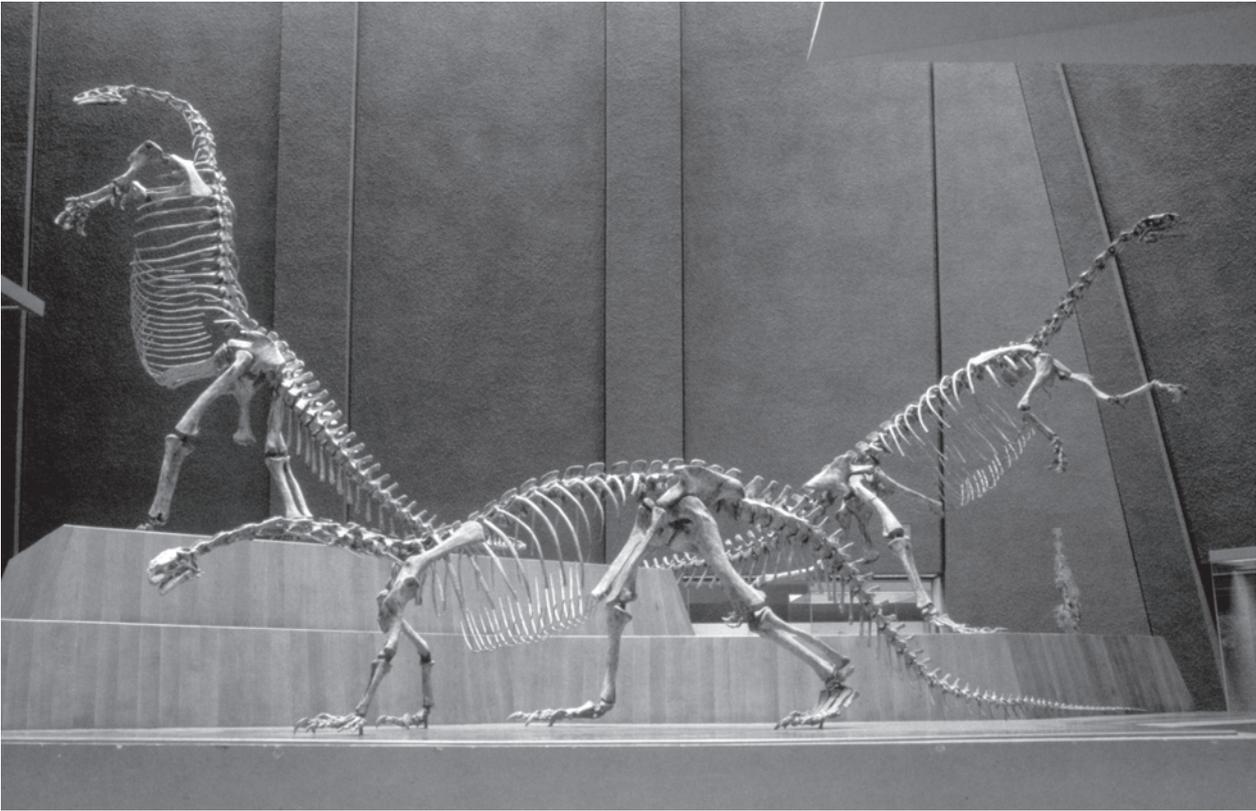


Abb. 4: Drei Abgüsse eines vollständigen Skelettes (SMNS 13200) aus dem Hangendletten des 4. Stubensandsteins von Trossingen in Württemberg. Sie sind im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart in verschiedenen Montagen aufgestellt, die die möglichen Körperhaltungen von *Plateosaurus* verdeutlichen.

Fig. 4: Three casts of a complete skeleton (SMNS 13200) from the Hangendletten of the 4th Stubensandstein from Trossingen in Württemberg. They are arranged in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart in different mounts to show the possibilities regarding the posture of *Plateosaurus*.

Im Bereich der Taphonomie sollten die Unterschiede der Bildung und Erhaltung der verschiedenen Massenvorkommen erklärt und herausgestellt werden. Die Ursachen der schwierigen Erhaltung der mit Steinmergel überkrusteten Funde aus Ellingen sollten geklärt werden.

In der Frage der Konstruktionsmorphologie waren die verschiedenen Argumente für die Körperhaltung und Gangart von *Plateosaurus* abzuwägen und weitere Hinweise zu suchen, schließlich eventuell Verbesserungen an der bestehenden Skelettrekonstruktion vorzunehmen.

Außer den Funden von Ellingen bot es sich an, auch die sonstigen diversen kleineren Funde Bayerns mit zu bearbeiten. Diese werden hier zum Teil ebenfalls erstmals beschrieben und abgebildet.

1.3 MATERIAL UND METHODEN

Messmethoden

Maße wurden bis zur Länge von 150 mm mit einer handelsüblichen Schublehre auf 1 mm genau bestimmt. Messstrecken über 150 mm wurden mit einem Tastzirkel bzw. Maßband auf

5 mm genau bestimmt. Die Winkelmaße wurden mit handelsüblichen Geodreiecken gemessen. (Siehe auch Einleitung zum Kapitel 5, mit Angabe der dort verwendeten Abkürzungen). Maße an Stellen, an denen der Knochen unvollständig ist, sind in runden Klammern angegeben, z. B. (94) mm.

Abbildungen und Fotografien

Alle Zeichnungen und Fotografien wurden - wenn nicht ausdrücklich anders angegeben - vom Autor selbst erstellt. Fotografien wurden mit einer Minolta X-700 und den Tokina Zoom-Objektiven 35-70 mm bzw. 70-210 mm, für Detailaufnahmen mit dem Minolta 90 mm Makroobjektiv hergestellt. Als Beleuchtung standen oft nur ein oder zwei Tischlampen zur Verfügung; viele der abgebildeten Objekte mussten zudem in ungünstiger Stellung zum Licht fotografiert werden, die nicht unbedingt der natürlichen Stellung im Skelett oder üblichen Darstellungsweisen entspricht. Dies war unumgänglich, denn viele der Stücke sind sehr schonungsbedürftig. Die Fotos wurden vom Autor selbst digitalisiert, elektronisch freigestellt und zu Tafeln gesetzt. Die Zeichnungen entstanden nach den Fotos und Originalskizzen.

AMNH	American Museum of Natural History, New York, USA
BGLA	Bayerisches Geologisches Landesamt, München, Bayern, Deutschland
BMNH	The Natural History Museum, früher British Museum (Natural History), London, United Kingdom
BPI	Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University of Witwatersrand, Johannesburg, South Africa
BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Deutschland (früher: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie)
GPIT	Institut für Paläontologie und Geologie der Universität Tübingen, Deutschland
MB	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin, Deutschland (in der Literatur auch HMN, HMNB abgekürzt)
IPHG	Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Sektion Paläontologie, Ludwig-Maximilians-Universität, München, Deutschland (früher: Institut für Paläontologie und historische Geologie)
JM	Jura-Museum in Eichstätt, Bayern, Deutschland (früher: Sammlung der philosophisch-theologischen Hochschule in Eichstätt)
LMC	Landesmuseum Coburg, Bayern, Deutschland
MHH	Museum Heineanum, Halberstadt, Sachsen-Anhalt, Deutschland
MSF	Museum Saurierkommission Frick, Tonwerke Keller A.G., Frick, Kanton Aargau, Schweiz
NHGN	Naturhistorische Gesellschaft Nürnberg, Nürnberg, Bayern, Deutschland
NMB	Naturhistorisches Museum, Basel, Schweiz
QVMS	Queen Victoria Museum, Harare (früher Salisbury), Zimbabwe (früher Rhodesia) (in der Literatur auch QG abgekürzt)
RCS	Royal College of Surgeons, London, United Kingdom (Sammlung im 2. Weltkrieg vernichtet)
SAL	Stadtarchiv von Lauf, Bayern, Deutschland
SAM	Palaeontological Series, South African Museum, Cape Town, South Africa
SMF	Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Hessen, Deutschland
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Baden-Württemberg, Deutschland
UEN	Institut für Paläontologie der Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen, Bayern, Deutschland
UW	Institut für Paläontologie, Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Bayern, Deutschland

Ein ☹️ steht für den Verlust von Material während des 2. Weltkrieges.

Das von WELLNHOFER (1994) beschriebene Skelett ist als BSP 1962 I 153 inventarisiert. Das bisher unbearbeitete Material der Fundstelle Ellingen ist unter der Sammelnummer BSP 1962 XLVI inventarisiert.

Für die wissenschaftliche Betreuung und vielfältige Unterstützung meiner Arbeit möchte ich Prof. i. R. Dr. VOLKER FAHLBUSCH vom Institut für Paläontologie und Historische Geologie der Universität München (IPHG) und Dr. PETER WELLNHOFER, Hauptkonservator i. R. an der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in München (BSP) herzlich danken. Prof. FAHLBUSCH regte die Erstellung einer Arbeit über die Dinosaurier der Fundstelle Ellingen an, die er selbst als junger Diplom-Geologe ausgegraben hatte. Seine Erinnerungen und Archivbestände boten wertvolle Hintergrundinformationen. Dr. WELLNHOFER verzichtete anlässlich seines bevorstehenden Ruhestandes auf die Fortführung seiner bereits begonnenen Arbeiten zur Auswertung des Ellinger Fundgutes und stellte sein unveröffentlichtes Manuskript zur Geologie und Entdeckung der Fundstelle und weitere Informationen und Archivmaterial, darunter unveröffentlichte briefliche Mitteilungen von Dr. MAX URLICHS (SMNS) zur Verfügung.

Prof. Dr. REINHOLD LEINFELDER und Dr. WINFRIED WERNER von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in München (BSP) danke ich für das zur Bearbeitung zur Verfügung gestellte Material aus Ellingen und anderen Fundstellen, die Bereitstellung eines modernen Arbeitsplatzes und die Möglichkeit der Nutzung ihrer technischen Einrichtungen zu jeder Tages- und Nachtzeit. Dr. WERNER half tatkräftig bei den nötigen Material-Transporten, bei der Durchführung von Dienstreisen, bei der Benutzung der Bibliothek und gab wertvolle Hinweise zur Erhaltungsart und Bestimmung der Muscheln des Feuerletens. Die Bibliothekarin JUDITH BÖHEIM verstand es auf wunderbare Weise, die schwierigsten Literaturwünsche zu erfüllen. Dr. HELMUT MAYR brachte Bildmaterial von der Grabung in Ellingen aus dem Archiv bei und Informationen zu Sammlungsbeständen. Prof. Dr. KURT HEISSIG gewährte Einblick in die Feldbuchzeichnungen von Prof. RICHARD DEHM (†) und gab manchen guten Rat. Dr. URSULA GÖHLICH diskutierte bereitwillig anatomische Details und verbesserte kritisch meine Zeichentechnik. Dr. MARTIN KIRCHNER half mit Übersetzungen aus dem Chinesischen. RENATE LIEBREICH fertigte REM-Aufnahmen an.

Dr. HANS WIERER vom Bayerischen Geologischen Landesamt (BGLA) verdanke ich unveröffentlichte Informationen zur Bestimmung der Megasporen der Fundstelle Ellingen. Dr. RUPERT HOCHLEITNER (Mineralogische Staatssammlung, München) führte freundlicherweise die röntgen-pulverdiffraktrometrischen Bestimmungen durch. Den Grundstückseigentümern WILHELM PÖSCHL und WALTER MÜHLING (†) und ihren Familien aus Ellingen ist die Meldung der Funde und die großzügige Gewährung der Durchführung einer Grabung auf ihren Grundstücken während der Bauarbeiten für ihre Wohnhäuser im Jahr 1962 zu danken. Dem ehemaligen Mitgräber Prof. i. R. Dr. HERBERT HAGN (IPHG) danke ich für das Überlassen von Fotos und Erinnerungen. Die Präparatoren i. R. ALOIS SCHÖBERL, LEONHARD BIMMER, ERNST SCHMIEJA und HEINZ MERTEL (BSP, IPHG) führten die mehrere Jahre währende, äußerst aufwändige Präparation der Fossilien aus. Bei der Erstellung einer neuen, veränderten Skelettmontage von

Plateosaurus zeigte sich das Ehepaar SONJA und URS OBERLI (St. Gallen, Schweiz) bei mehreren Besuchen sehr gastfreundlich und sie erfüllten umfangreiche Änderungswünsche.

Die folgenden Kollegen und Forschungseinrichtungen unterstützten die Arbeit, indem sie Vergleichsmaterial und Literatur zugänglich machten: Dr. DAVID UNWIN und Dr. WOLFDIETER HEINRICH vom Naturkundemuseum der Humboldt-Universität in Berlin (MB), Dr. SANDRA CHAPMAN vom Natural History Museum in London (BMNH), Dr. BURKART ENGESSER vom Naturhistorischen Museum in Basel (NMB), Dr. MICHAEL MAISCH und ANDREAS MATZKE vom Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität in Tübingen (GPIT), Dr. RUPERT WILD und Dr. RAINER SCHOCH vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS), Prof. Dr. FRANZ FÜRSICH vom Paläontologischen Institut der Universität Würzburg (UW) und Dr. GÜNTER VIOHL vom Jura-Museum in Eichstätt (JM). Den genannten Personen möchte ich für ihre Gastfreundlichkeit und technische Unterstützung danken. Herrn Dr. SCHÜFFLER vom Geologischen Institut der Universität in Erlangen (UEN) danke ich für die mehrjährige Ausleihe des Typusmaterials von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 nach München.

Die Arbeit wäre ohne die nötige Fachliteratur nicht möglich gewesen. Ich danke Prof. Dr. VOLKER FAHLBUSCH, Dr. PETER WELLNHOFER und Dr. PETER GALTON (College of Naturopathic Medicine, Bridgeport, USA), für die großzügige

ge Schenkung von Sonderdrucken und Kopien eigener und anderer Arbeiten. Dr. GALTON vertraute mir überdies sein unveröffentlichtes Manuskript zur Taxonomie der Gattung *Plateosaurus* zur Revision an und ich danke ihm für die damit verbundene fruchtbare briefliche Korrespondenz. LAURA SCHULZ und Dr. URSULA GÖHLICH besorgten für mich schwer erhältliche Literatur. Folgende Münchner Bibliotheken waren mit ihren Beständen Grundlage für eine umfassende Einbeziehung früherer Arbeiten: die Bayerische Staatsbibliothek, die Zentralbibliothek der Universität München und ihre Zweigbibliotheken des Institutes für Allgemeine und Angewandte Geologie, des Institutes für Anthropologie und Humangenetik und der Mineralogisch-Geophysikalischen Institute sowie die Bibliothek der Zoologischen Staatssammlung München. Für neuere Arbeiten konnte auch das Angebot der elektronischen Zeitschriften und Datenbanken im Hochschulnetz genutzt werden.

Schließlich möchte ich mich bei meinen Eltern MARGIT und FRANZ MOSER bedanken für ihren unermüdlichen Rückhalt, ihr Verständnis und ihre Unterstützung. Die Korrektur nach der neuen deutschen Rechtschreibung wurde mit viel Liebe zum Detail (Känguru jetzt ohne h) von meiner Mutter besorgt.

Ein Teil der Arbeit wurde durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG Aktenzeichen We 560/6-1) unterstützt.

2. DAS TYPUSMATERIAL VON *PLATEOSAURUS*

ENGELHARDTI MEYER, 1837

2.1 EINLEITUNG

2.1.1 Vom Fund und vom Finder - der Chemiker Prof. Dr. J. F. P. ENGELHART

Der Entdecker der Knochen, Dr. JOHANN FRIEDRICH PHILIPP ENGELHART, war von Beruf Lehrer. Im Hof- und Staats-Handbuch des Königreichs Bayern (ANONYMUS 1835b) wird er als Professor für Chemie an der „Polytechnischen Schule“ und an der „Kreislandwirthschafts- und Gewerbschule“ in Nürnberg bezeichnet. Als Chemie-Lehrender war er viel unterwegs: 1836 beispielsweise unternahm er in den Pfingstferien mit seinen Schülern eine „technologische Reise nach dem Regen- und Unterdonaukreis, und besuchte die in diesem Theile des Vaterlandes befindlichen sehenswerthen Steinbrüche, Berg- und Hüttenwerke und Fabriken“; außerdem wurden während des Sommerhalbjahres etwa 20 Fabriken und Werkstätten in Nürnberg und Umgebung besucht (ANONYMUS 1836).

Neben seiner Tätigkeit als Lehrer und Chemiker ging er Interessen auf dem Gebiet der Mineralogie, Geologie und Paläontologie nach. 1828 übersetzte er aus dem Schwedischen

eine Arbeit über Trilobiten (DALMAN 1828). Offenbar war er mit der Geologie der näheren Umgebung von Nürnberg gut vertraut, denn er befasste sich beispielsweise mit Lagerstättenprospektion (siehe weiter unten) und ließ bei Altdorf nach Sauriern aus dem Lias graben (ENGELHART 1833). In seiner Biographie (SCHARRER 1837, verkürzt in ANONYMUS 1839) heißt es: „Seine Spaziergänge und Erholungsreisen zu Fuße waren immer mit einem nützlichen Zwecke verbunden, besonders richtete er dabei seinen Blick in die geognostischen Verhältnisse des Terrains, das er durchwanderte und kehrte nie ohne irgend eine Ausbeute seiner Forschungen zurück“.

Vermutlich bei einem oder mehreren seiner Spaziergänge im Sommer 1834 fand ENGELHART fossile Knochen in einer im Abbau befindlichen Tongrube im Feuerletten bei Heroldsberg, NE Nürnberg. Am 19. September 1834 legte ENGELHART die gefundenen Knochen in der mineralogisch-geognostischen Section der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Stuttgart vor (KIELMEYER & JÄGER 1835, ANONYMUS 1835). Unter den zahlreichen Teilnehmern dieser Versammlung war auch der Frankfurter Privatgelehrte CHRISTIAN ERICH HERMANN VON MEYER, der sich kurz zuvor mit seiner „Palaeologica“ (MEYER 1832) und anderen Arbeiten als Wirbeltier-

paläontologie internationales Ansehen unter Fachleuten verschafft hatte. Wahrscheinlich hat MEYER gleich bei dieser Gelegenheit die Bedeutung der Fossilien erkannt, wenig später jedenfalls überließ ENGELHART die Funde HERMANN VON MEYER zur Beschreibung. In einer kurzen brieflichen Mitteilung, datierend vom 4. April 1837, gab MEYER (1837) im Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde eine kurze Beschreibung des Materials. Er vergab dafür den Namen *Plateosaurus engelhardti* zu Ehren seines Entdeckers ENGELHART, der kurze Zeit später, am 9. Juni 1837, nach 4-wöchigem Krankenlager infolge einer Grippe im Alter von nur 40 Jahren verstarb (SCHARRER 1837, ANONYMUS 1839).

2.1.2 Überblick über die wissenschaftliche Bearbeitung des Typusmaterials

Das zu *Plateosaurus engelhardti* gehörige Material wurde erst nach und nach beschrieben. Dies erklärt sich durch die zeitaufwändige Präparationsarbeit, denn MEYER berichtet (1855), die Knochen seien schwer vom Gestein zu befreien gewesen. MEYER (1837) teilt zuerst nur mit, dass es sich um Wirbel und um lange, schwere und hohle Gliedmaßenknochen handelt. In einer weiteren veröffentlichten brieflichen Mitteilung vom 1. Dezember 1838 gibt MEYER (1839) ein erstes wichtiges Detail bekannt: „In meinem *Plateosaurus Engelharti* aus dem Keuper der Gegend von Nürnberg bestand durch Verschmelzung von wenigstens drei Wirbeln ein sogenanntes Kreuz- oder Heiligen-Bein, was bisher eigentlich nur den Säugethieren zustand und für einen Saurus unerhört ist.“

In einer kurzen Abhandlung anderer Fossilien, in der MEYER (1841) bemerkenswerterweise ganz nebenbei aufgrund der Hohlheit der Extremitätenknochen folgert, dass *Iguanodon*, *Megalosaurus*, *Poecilopleuron* und *Plateosaurus* [i. e. die Dinosaurier] Landtiere waren, erfährt man noch einiges über die Wirbel und Rippen von *Plateosaurus*: „Der *Plateosaurus* ... besass ungefähr die Grösse des Thieres von Neuffen [*Thaumatosauros oolithicus*, ein Plesiosaurier], unterschied sich aber wie erwähnt durch die beträchtliche Mark-Höhle und die feste Textur seiner Knochen. Seine Rücken-Wirbel sind nicht ganz so gross und verhältnismässig länger von vorn nach hinten, indem die 0,078-0,108 betragende Länge fast der Breite gleichkommt oder dieselbe noch etwas übertreffen kann; dabei ist der Gelenkflächen-Rand mehr gerundet, der Körper unten etwas stärker eingezogen und ohne Grübchen; entschiedener ist aber unstreitig der Umstand, dass der Körper mit dem oberen Bogen des Wirbels verschmolzen ist; auch ist die Rippe nicht elliptisch im Querschnitt und besitzt eine Furche.“

Erst beträchtliche Zeit später fand MEYER (1855) die Zeit, eine Beschreibung des Materials mit Abbildungen zu veröffentlichen. Es ist dies die bis heute ausführlichste und beste Beschreibung, wenn auch einige Deutungen der Korrektur und Ergänzung bedurften. Merkwürdigerweise hat MEYER nicht das gesamte Material beschrieben, sondern nur die wichtigsten Stücke davon. Leider erwähnte er nicht, wie viele Stücke ihm insgesamt vorlagen und welcher Art sie waren, außer dass es unbestimmbare Fragmente seien. Vermutlich nach Abschluss seiner Bearbeitung gingen die Stücke - da ENGELHART sein gesamtes Fundgut dieser öffentlichen Einrichtung vermacht

hatte - an die Universität in Erlangen, wo die Fossilien zunächst im Zoologischen Institut aufbewahrt wurden. Auf Betreiben von BLANCKENHORN (1898) wurden sie schließlich dem Mineralogisch-Geologischen Institut übergeben.

Nur durch BLANCKENHORN (1898: 74) erfährt man schließlich, dass das Typusmaterial von *Plateosaurus* aus „ungefähr 45 Knochenteilen“ besteht. Selbst wenn man annähme, dass zu jener Zeit einige der dann zusammengeklebten Knochen (etwa die Tibia aus 4 Teilen) noch getrennt vorlagen, ergibt sich, dass heute (nach der Stückzahl gerechnet) nur wenig mehr als die Hälfte des Originalmaterials von *Plateosaurus* noch vorhanden ist. HUENE (1907-08: 68) meldet, dass ein von MEYER „unbeachtet gebliebenes Stück“ sich an das Sacrum anpassen ließ. Darüber hinaus erwähnt er einige von MEYER nicht beschriebene Fragmente, so dass HUENE offenbar noch die Mehrzahl der Stücke vorfand. Allerdings lässt HUENE (1907-08) auch ein von MEYER (1855) abgebildetes Metapodium unerwähnt, das heute in der Sammlung des Geologischen Institutes nicht mehr auffindbar ist. Die bei MEYER vollständig abgebildete untere Hälfte eines Femurs bestand wohl schon ursprünglich aus zwei nicht mehr zusammenpassenden Teilen (wie von HUENE abgebildet) und wurde von MEYER nur zeichnerisch vereinigt, wie er dies auch bei den vier Teilen der Tibia tat. Alle von HUENE (1907-08) abgebildeten Knochen sind heute noch in der Paläontologisch-Geologischen Sammlung des Geologischen Institutes der Universität Erlangen-Nürnberg (UEN) vorhanden, die übrigen Fragmente aber sind verschollen (pers. Mitt. Dr. SCHÜFFLER, UEN).

Nach den Bearbeitungen von MEYER (1855), BLANCKENHORN (1898) und HUENE (1907-08) haben die Originale von *Plateosaurus* zunächst kaum Beachtung gefunden, da es bald vollständige assoziierte Skelette von Plateosauriern von anderen Fundstellen in Württemberg (Trossingen, 1912) und Sachsen-Anhalt (Halberstadt, 1910) gab. Erst im Zuge einer Revision der Prosauropoden haben WEISHAMPEL bzw. GALTON Ende der 70er und Anfang der 80er Jahre des 20. Jahrhunderts das Material erneut untersucht. GALTON (1984, 1985d, 1986, 1990) und WEISHAMPEL (WEISHAMPEL 1984, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990) kommen dabei zu dem Schluss, dass die mitteleuropäischen Prosauropoden des höheren Mittel- und Oberkeupers alle einer Art, nämlich eben *Plateosaurus engelhardti* angehören. Während WEISHAMPEL sich allein auf die morphometrische Analyse von Oberschenkelknochen stützte und in seiner taxonomischen Bewertung relativ vage blieb, kam GALTON durch die Untersuchung der Schädel zu einer umfangreichen Synonymisierung. Letztere geriet in Kritik (WELLNHOFER 1994), da Schädelmaterial bei der Mehrzahl der synonymisierten Arten nicht vorhanden ist, so insbesondere bei der Typusart *Plateosaurus engelhardti* nicht: die Synonymisierung fußte also auf inkongruentem Material. Den einzigen Knochen, den MEYER (1855) und HUENE (1907-08, 1932) als zum Schädel von *Plateosaurus engelhardti* gehörig angesehen hatten, hat GALTON (1984) aus dem Typmaterial von *P. engelhardti* ausgeschlossen, konnte ihn jedoch nicht identifizieren.

Durch die Kritik und die angekündigte ausführliche Beschreibung des Ellinger Materials unter Einbeziehung der Originale von *P. engelhardti* durch WELLNHOFER (1994) sah sich GALTON veranlasst in einer Reihe von Arbeiten (1997,

1998a, b, 2000a) auch das postcraniale Skelett von *P. engelhardti* genauer zu behandeln. In seiner Hauptarbeit schließt GALTON (2000a) einen weiteren Knochen aus dem Typusmaterial aus, den er zu den Theropoden stellt. GALTON stützte sich dabei, was das Typusmaterial betrifft, auf seine schon 1982 erfolgte - also 15 Jahre zurückliegende - Untersuchung und damaligen Fotos. Der Tatsache, dass GALTON während der Neubeschreibung der Originale von *Plateosaurus engelhardti* das Typusmaterial nicht vorlag, ist es zuzuschreiben, dass mehrere Stücke miteinander verwechselt, osteologisch misinterpretiert oder die Identität der fotografierten Stücke mit den Beschreibungen und Abbildungen durch HUENE nicht erkannt wurde. Eine berichtigende und erweiternde Beschreibung des Typusmaterials ist deshalb unumgänglich.

2.2 BESCHREIBUNG VON *PLATEOSAURUS* *ENGELHARDTI* MEYER, 1837

Dinosauria OWEN, 1842

Saurischia SEELEY, 1887

Sauropodomorpha HUENE, 1932

Prosauropoda HUENE, 1920

Plateosauridae MARSH, 1895

Plateosaurus MEYER, 1837

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837

(Typusart durch Monotypie)

Lectotypus: ein unvollständiges dreiwirbeliges Sacrum (UEN 552). Festlegung des Lectotypus in dieser Arbeit.

Paralectotypen: drei Dorsalia (UEN 557a, b, 561, 562), zwei Caudalia (UEN 550, 558), ein Rippenbruchstück (UEN 563a-c), eine Hämaphyse (UEN 551), die distale Hälfte eines linken Femur (UEN 554, 555), ein linker Femurkopf (UEN 559), eine linke Tibia (UEN 556). Festlegung als Paralectotypen in dieser Arbeit.

Ausgeschlossenes Material: ein Stück Plastron einer Schildkröte (UEN 549), ein Metatarsale II eines Theropoden (UEN, verschollen). Ausschluss aus dem Typusmaterial von *Plateosaurus engelhardti* MEYER durch GALTON (1984 bzw. 2000a). Identifizierung in dieser Arbeit.

Aufbewahrung: Das Original-Material wird in Erlangen (UEN) aufbewahrt (contra WHITE 1973, GLUT 1997: „SMNS“). Abgüsse eines Teiles der Originale befinden sich im GPIT (Femur, Tibia, Caudale 1 und „Urform“ des Lectotyp-Sacrum; siehe Beschreibung).

Locus typicus: wahrscheinlich Lehmgrube am Buchenbühl auf dem Haidberg, ca. 2 km S Heroldsberg, NE Nürnberg, Mittelfranken (siehe Kap. 2.2.1).

Stratum typicum: wahrscheinlich oberer Konglomeratbereich des Feuerletzens, oberster Mittelkeuper, Germanische Trias (siehe Kap. 2.2.1).

Derivatio nominis: MEYER (1837) gibt die etymologische Herkunft der Gattungsbezeichnung nicht an. AGASSIZ (1844: 34) führt für *Plateosaurus* „πλαττη, pala; σαυρος, lacerta“

an. Es erscheint jedoch unverständlich, weshalb das Tier nach πλαττη (Paddel, Ruder; pala: Spaten) benannt sein sollte. Wenig später meint AGASSIZ (1846: 296), dass der Name richtiger *Platysaurus* lauten müsste und emendiert damit den Namen *Plateosaurus* unberechtigterweise (unjustified emendation, ICZN Art. 33.2.3). Der AGASSIZsche *Platysaurus* geht wahrscheinlich auf πλατυς (platt, flach, eben, breit, breitschultrig) zurück. Die etymologische Ableitung durch AGASSIZ wurde von späteren Autoren übernommen (zuletzt GLUT 1997: 707) und so findet sich immer wieder die Übersetzung des Namens *Plateosaurus* als „Flachechse“ oder engl. „flat lizard“. [Es wurde schon scherzhaft gerätselt, ob *Plateosaurus* wohl ein „roadkill“ gewesen sei.] Dies lag aber wohl kaum in der Absicht MEYERS, der *Plateosaurus* in die „zweite Abtheilung“ seines „Systems der Saurier“ (MEYER 1837) stellte. Diese zweite Gruppe hatte er als „Saurier mit Gliedmassen, ähnlich denen der schweren Landsäugethiere“ beschrieben (MEYER 1832). Er verglich also *Plateosaurus* mit ausgesprochen nicht flachen Tieren. Später hat MEYER (1845) diese zweite Abteilung der Saurier als „Pachypodes“ (Dickfüßer) bezeichnet, welche jedoch zuvor schon von OWEN (1842) benannt wurde und deshalb heute Dinosaurier heißt. Eine andere Deutung findet man bei VOLLRATH (1959: 57), wonach der Name von „platys gr. = platt (nach den flachen, seitlich komprimierten Zähnen), sauros gr. = Saurier“ gebildet worden sei. Dies ist unmöglich, da MEYER (1837) noch kein Zahnmaterial vorlag.

Im Altgriechisch-Wörterbuch findet man außer πλαττη und πλατυς auch πλατεια (breiter Weg) und dies passt besser, denn der Wortstamm von *Plateosaurus* ist eindeutig „Plate-“ und nicht „Platy-“, wie auch schon SCHMIDT (1938: 134, „platé g[riechisch], breite Fläche“) erkannte. Die wahrscheinlich beabsichtigte Bedeutung des Namens *Plateosaurus* müsste man demnach etwa mit „breitspurige Echse“ oder „Breitwegechse“ angeben, in loser Übereinstimmung mit MEYER (1837), der *Plateosaurus* als einen der „riesenmässigsten Saurier“ bezeichnete. Als englische Übersetzung bietet sich „broadway lizard“ an.

Schreibweise des Artnamens: Die Schreibweise „engelhardti“ ist die originale Schreibweise von MEYER (1837) und die einzig richtige, denn aus seiner brieflichen Mitteilung (MEYER 1837) lässt sich nicht ersehen, dass „engelhardti“ etwa eine falsche Originalschreibweise (incorrect original spelling, ICZN Art. 32.5) des Namens ENGELHART sein könnte, MEYER (1837) schreibt den Personennamen nämlich ebenso: „ENGELHARDT“. Später dagegen haben MEYER (1839, 1855) und gelegentlich auch einige spätere Autoren „engelharti“ und „ENGELHART“ verwendet; „engelharti“ ist eine unzulässige, falsche spätere Schreibweise (incorrect subsequent spelling, ICZN Art. 33.3).

Hintergrund für die unterschiedliche Schreibweise war vermutlich eine mundartliche Besonderheit der Franken. Bis heute nicht oder kaum werden in der fränkischen Mundart die Konsonanten „t“ und „d“ klanglich differenziert, im frühen 19. Jahrhundert war die Differenzierung aber auch in anderen Regionen noch nicht ausgeprägt. Dementsprechend sind häufig Wechsel in der Schreibung von Namen, wissenschaftlichen Bezeichnungen und einfachen Worten zu beobachten. So liest man „ENGELHART“ und „ENGELHARDT“ mitunter auf dersel-

ben Seite (ENGELHART 1833). Im Amtlichen Bericht der erwähnten Versammlung der Naturforscher in Stuttgart (KIELMEYER & JÄGER 1835) finden sich sogar alle denkbaren Schreibweisen des Namens verwendet: S. 27 „ENGELHARD“, S. 83 „ENGELHARDT“, S. 41 „ENGELHARD“ und „ENGELHART“ auf der selben Seite. Die älteste Biographie (SCHARRER 1837, ANONYMUS 1839, auch ANONYMUS 1835b) gibt den Namen als „ENGELHART“ an, dieser Schreibweise des Personennamens wird hier gefolgt.

2.2.1 Typlokalität und Fundschicht (Abb. 5)

Genauere Angaben zum Fundort und zur Fundschicht sind nicht bekannt, sie lassen sich jedoch erschließen.

2.2.1.1 Älteste Angaben

Die ersten Mitteilungen betreffend Lokalität und Matrix sind leider ungenau, teilweise zunächst widersprüchlich. So heißt es bei KIELMEYER & JÄGER (1835) lediglich, „Herr Dr. ENGELHARDT aus Nürnberg legt fossile Knochen aus dem Kalkmergel des Keupers seiner Gegend vor.“ Der Bericht im Neuen Jahrbuch (ANONYMUS 1835a) lautet ähnlich: „Dr. ENGELHARDT aus Nürnberg legte fossile Knochen vor, die sich in einer 3 Fuss mächtigen Kalkmergel-Schichte am Ausgehenden des Keupers fanden.“ MEYER (1837) dagegen gibt an: „Herr Dr. ENGELHARDT in Nürnberg brachte zur Versammlung der Naturfor-

scher in Stuttgart einige Knochen von einem Riesenthier aus einem Breccien-artigen Sandstein des obren Keupers seiner Gegend“.

Ausführlicher ist MEYER (1855): „Der durch seine Untersuchungen über das färbende Prinzip im Blut bekannte Professor FR. ENGELHART aus Nürnberg legte in Stuttgart während der Versammlung der deutschen Naturforscher im Jahr 1834 aus einem breccienartigen Sandstein des oberen Keupers bei Heroldsberg, in der Gegend von Nürnberg, Knochen von einem riesenmässigen Thiere vor, die er mir bald darauf zur Untersuchung anvertraute. ... Das Gestein, welches diese Knochen umschliesst, ist an einem und demselben Handstück sandstein- und breccienartig, bisweilen auch wirklicher Sandstein oder wirkliche Breccie. Es ist vorherrschend rothbraun, auch ockerfarbig, und bei thoniger oder sandsteinartiger Beschaffenheit mehr grünlich. ... Ist das Gestein sandsteinartig, oder besteht es in wirklichem Sandstein, so stellt es sich selbst bei beträchtlichem Eisengehalt weicher dar; je breccienartiger es wird, desto fester und schwerer ist es, und erinnert alsdann beim ersten Anblick an den rothen Porphyry; nur selten ist es porös. Es braust stark mit Säure. Der Sandstein besitzt bisweilen Neigung zum Schieferigen, und hinterlässt, mit Säure behandelt, Quarzsand und einige Blättchen weissen Glimmers. Die breccienartige Abänderung ist ärmer an Quarz, und es wird bei ihr nicht allein das Bindemittel unter Brausen zerlegt, sondern auch fast alle röthliche, gelbliche und bräunliche Theile, die in nichts anderem als in eisenschüssigem Kalkmergel bestehen.“

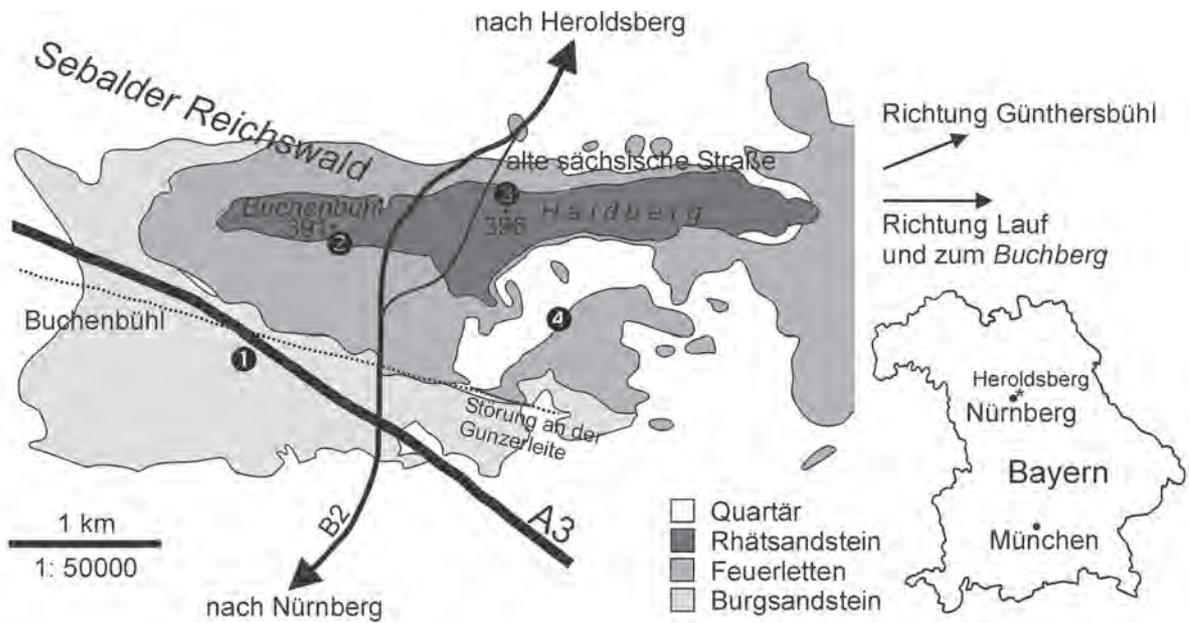


Abb. 5: Lage der alten Aufschlüsse am Haidberg, S Heroldsberg, NE Nürnberg. 1: Steinbruchgebiet in Buchenbühl mit Oberem Bургsandstein. 2: Lehmgrube am Buchenbühl, wahrscheinliche Typlokalität von *Plateosaurus engelhardti*, mit Feuerletten und Rhätsandstein. 3: Sandgrube an der alten sächsischen Straße mit Rhätsandstein. 4: Rothe Lehmgrube mit Feuerletten und Lehm. – Kartengrundlage: BERGER (1977).

Fig. 5: Position of the old localities at the Haidberg hill, S Heroldsberg, NE Nuremberg. 1: Quarry area in Buchenbühl (village) within Upper Bургsandstein. 2: Loam pit at Buchenbühl (hill slope), the probable type locality of *Plateosaurus engelhardti*, with Feuerletten (red loam) and Rhätsandstein (Rhaetian sandstone). 3: Sand pit at the old Saxonian road with Rhätsandstein. 4: Red loam pit with Feuerletten and loam. - Map based on BERGER (1977).

2.2.1.2 BLANCKENHORN: Haidberg, S Heroldsberg

Ergänzende Angaben zur Typlokalität und Fundschicht stammen von MAX BLANCKENHORN (1898: 75, hier zitiert mit einer im Sonderdruck der Bibliothek der BSP vorhandenen handschriftlichen Notiz eines unbekanntens Autors, vermutlich LTH. REUTER, in eckigen Klammern): „Der Fundort dürfte nach meinen persönlichen Erkundigungen in der Heroldsberger Gegend eine der Lehmgruben am Heidberg im S. des genannten Ortes nördlich von Behringersdorf gewesen sein. Die Beschaffenheit des Gesteins ist von H. v. MEYER bereits so genau beschrieben, dass kaum etwas zuzufügen ist. Es handelt sich um eine feste Gesteinsbank, die sich im Zandclodonletten in der ganzen Umgegend von Erlangen und Nürnberg an vielen Stellen trotz der schlechten Aufschlüsse beobachten lässt. [Diese Platte wurde von mir auch bei Fäßleinsberg (südl. von Roth) und bei Bayreuth (SW vom Wagnertheater) aufgefunden. An beiden Orten bildet sie eine deutliche Stufe & Terrasse.] Sie zeichnet sich in den allermeisten Fällen durch eine im ganzen hellrötliche Farbe aus, seltener ist sie grau. Es ist ein Konglomerat von kleinen, grauen, gelben, hellrötlichen und dunkelbraunen, abgerundeten Geröllchen aus Mergelmasse oder auch Kalk und einzelnen groben Quarzkörnern, verkitet durch krystallinischen Kalkspath. Mitunter geht dieses Konglomerat in grünlich grauen Sandstein oder Arkose über.“ – Von BLANCKENHORN (1898) stammt auch die Bezeichnung „*Plateosaurus-Konglomerat*“ für die geschilderte Bank im Feuerletten, außerdem beschreibt er weitere *Plateosaurus*-Vorkommen des Nürnberger Raumes.

2.2.1.3 Begründete Zweifel über die Typlokalität

PAUL DORN (1930) stellt fest, dass die „*Plateosaurus*-Breccie“ [Breccie] am Haidberg nur an einigen Stellen nachweisbar ist und vermutet, dass der Locus typicus deshalb einer der kleinen zwischen Heroldsberg und Günthersbühl gelegenen Steinbrüche sei, also nicht am Haidberg, S Heroldsberg, sondern weiter östlich am Buchberg. WILHELM HAARLÄNDER (1966) hält die Vermutung von DORN, es müsse ein Steinbruch in der Günthersbühler Gegend sein, für wahrscheinlich, da dort das Konglomerat bis 170 cm anschwillt und Knochenfunde am Haidberg trotz eifriger Nachforschung nicht bekannt wurden.

2.2.1.4 Knochenvorkommen am Buchenbühl

Der Feststellung der Fossillosigkeit durch DORN widerspricht bereits RICHARD DEHM (1935), der von einem Rückenwirbel von *Plateosaurus* (gefunden etwa 1925, NHGN ) berichtet, welcher „ziemlich sicher aus dem *Plateosaurus*-Konglomerat des Buchenbühl“ (einer westlichen Anhöhe des Haidbergs nahe der gleichnamigen Ortschaft) stammt. Auch fand RICHARD MARKTHALER (1937: 82), der in der Lehmgrube am Buchenbühl das *Plateosaurus*-Konglomerat auf einer Fläche von 30 m² abbaute, immerhin noch Knochensplitter von 1-2 cm Länge. Man kann auch entgegenhalten, dass bei linsenartiger Ausdehnung der Konglomeratpartien Mächtigkeiten und Fossilführung bei fortschreitendem Abbau rasch veränderlich sind. Der älteste Fundbericht (ANONYMUS 1835) er-

wähnte, dass das *Plateosaurus*-Konglomerat, aus dem die Originale stammen, eine Mächtigkeit von „3 Fuss“ hat, also umgerechnet etwa 90 cm, und damit deutlich mächtiger war als das Konglomerat in der Lehmgrube am Buchenbühl in späteren Jahren (max. 30 cm nach DEHM 1935, MARKTHALER 1937).

2.2.1.5 Die Farbe der Knochen - ein geographischer und stratigraphischer Unterschied

BLANCKENHORN (1898) macht auf die unterschiedliche Färbung der Knochen des Feuerletten aufmerksam. Die Originale von *P. engelhardti* sind beige oder hellbräunlich verfärbt. Der gerade erwähnte Rückenwirbel (DEHM 1935), der „ziemlich sicher“ vom Buchenbühl stammte, war ebenfalls bräunlich gefärbt. An einer weiteren Fundstelle - und zwar der nördlichsten in der Nürnberger Gegend - bei Nuschelberg, NE Günthersbühl, wurden ebenfalls „hellfarbige“ Knochen gefunden. Diese Information entstammt dem von HARTWIG (2000) veröffentlichten Inventar der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg (NHGN), die Stücke dieser Sammlung sind leider Kriegsverluste. Noch weiter nördlich, im Gebiet des anschließenden Kartenblattes Erlangen Nord wurden keine Knochenreste aufgefunden (KRUMBECK 1931).

Dagegen sind sonst - wie BLANCKENHORN (1898) feststellt - fast alle Knochen nördlich der Pegnitz schwarz und südlich der Pegnitz mehr bläulichgrau gefärbt. Die Schwarzfärbung der Knochen der Gegend von Lauf und Günthersbühl wird auch durch alle neueren Funde bestätigt: MARKTHALER (1937: 58) erwähnt „kohlige“ Knochenbruchstücke, die bei Günthersbühl in einem ehemaligen Steinbruch im Bachbett des Grenzgrabens am Hinteren Steinberg, sowie bessere Fragmente, die beim Autobahnbau bei Letten, S Lauf, gefunden wurden. Ebenso schwarz sind ein proximales Ende einer linken Tibia (BSP 1959 I 518) aus dem Kreuzgraben 3 km W Lauf und eine vollständige rechte Fibula (BSP 1965 X 92) gefunden bei Bauarbeiten in Lauf an der Straße nach Rudolphshof.

DEHM (1935) und besonders MARKTHALER (1937) verfolgten das *Plateosaurus*-Konglomerat über einen größeren Bereich im südöstlichen Mittelfranken und DEHM hält es - obwohl von schwankender Mächtigkeit und auch aussetzend - für Leithorizont-tauglich. Hielt man anfangs das Konglomerat noch für eine einmalig auftretende Erscheinung im Profil des Feuerletten (z. B. BLANCKENHORN 1898), so stellte sich doch bald heraus, dass es zwei (DEHM 1935, KRUMBECK 1931, HAARLÄNDER 1966), schließlich schlichtweg mehrere verschiedene Konglomerat-, Breccien- und Sandstein-Einschaltungen sind (MARKTHALER 1937, URLICHS 1966, HÄNEL 1974). Von größerer Beständigkeit ist dabei nur das „mittlere Konglomerat“ oder „Hauptkonglomerat“ (KRUMBECK 1931), das 1-2 m mächtig ist (URLICHS 1966: 7). Nach URLICHS (1966: 8) „sind die einzelnen Konglomerate nicht streng horizontgebunden, sie sind jedoch auf drei Bereiche [im Feuerletten] beschränkt: Das untere liegt etwa 4-10 m, das mittlere 18-25 m und das obere 30-38 m über dem Burgsandstein“. HÄNEL (1974: 15) berichtet, das Konglomerat liege in Lauf 4 bis 10 m über der Feuerletten-Untergrenze, weiter nördlich 24-26 m darüber.

Wenn, wie unter 2.1.7 detaillierter ausgeführt, das Konglomerat am Buchenbühl „ca. 5 m“ (DEHM) oder „10.00 m“ (MARKTHALER) unter dem Rhätsandstein aufgeschlossen ist, so ist bei einer Mächtigkeit des Feuerletterns von durchschnittlich 50 [bis ?65] m anzunehmen, dass die hellfarbigen Knochen dem oberen Konglomeratbereich entstammen, während die schwarzen Knochen in den unteren und mittleren Konglomeratbereichen vorkommen. Dies entspricht nämlich der geographischen Nähe der Fundpunkte Buchenbühl und Nuschelberg (mit hellen Knochen) zum Ausstrich des Rhätsandsteins, während alle weiteren Fundorte (S Günthersbühl, Umgebung Lauf, siehe auch Kapitel weitere Funde aus Bayern) mit schwarzen Knochen weiter davon entfernt und eher in der geographischen Nähe des ausstreichenden oberen Burgsandsteins auftreten. Es ist also wahrscheinlich, dass die Originale von *Plateosaurus engelhardti* dem oberen Konglomeratbereich des Feuerletterns entstammen.

2.2.1.6 Sulfide - Ursache der Schwärzung der Knochen

Ein weiteres Indiz für die Fundortfrage liefert die Mineralogie des Feuerletterns bzw. der Knochen. Der Feuerlettern ist im Nürnberger Raum für seine Mineralienvorkommen bekannt: sowohl in Knollen von fettigen Partien als auch in den Konglomeraten - und in den Knochenhöhlräumen kommen sie vor (MEYER 1855, DORN 1930, DEHM 1935, MARKTHALER 1937 u. a.). Interessant ist insbesondere, dass sich offenbar das Vorkommen von Sulfid-Kristallen (Schwefelkies FeS_2 , Kupferkies CuFeS_2 , Bleiglanz PbS , Zinkblende ZnS) auf die tiefer liegenden Konglomerate bzw. Feuerletternknollen von Günthersbühl etc. mit seinen schwarzen Knochenvorkommen beschränkt. Die Schwärzung der Knochen ist auf die Sulfide, v. a. Pyrit (Schwefelkies), zurückzuführen (GEHLEN 1959, vgl. PFRETZSCHNER 2001).

Zwar berichtet FICKENSCHER (1930: 24), er habe am Buchenbühl in den Feuerlettern-Knollen über dem *Plateosaurus*-Konglomerat u. a. auch Schwefel- und Kupferkies gefunden, doch DEHM (1935: 106) stellt fest, dass „trotz längerer Aufsammlung“ am Buchenbühl keine Sulfide zu finden waren. FICKENSCHER fand auch Gips, Anhydrit und Coelestin, die sich in der Aufstellung von DEHM (1935) nicht wiederfinden. Dagegen stimmt die von DEHM (1935) in den Kalksteinknollen vom Buchenbühl beobachtete Mineraliensuite (Calcit CaCO_3 , Quarz SiO_2 , Dolomit $(\text{Ca,Mg})\text{CO}_3$, Schwerspat (Baryt) BaSO_4 , Eisenglanz Fe_2O_3 , Goethit FeOOH , Kupferlasur (Azurit) $\text{Cu}_3(\text{CO}_3)_2(\text{OH})_2$ und Malachit $\text{Cu}_2[(\text{OH})_2\text{CO}_3]$) mit der am Typusmaterial von *Plateosaurus engelhardti* feststellbaren (siehe bei den Beschreibungen der einzelnen Knochen) überein.

2.2.1.7 Übereinstimmende Matrix an den Knochen und im Konglomerat

Die Matrix an den *Plateosaurus*-Knochen wurde von MEYER und BLANCKENHORN eingehend beschrieben (siehe oben). FICKENSCHER (1930) und DEHM (1935) beschreiben das Profil aus der Lehmgrube am Buchenbühl, der mutmaßlichen Typlokalität. Sie wurde zuletzt von MARKTHALER (1937) untersucht, doch ist sie seither zugeschüttet und zugewachsen

(HAARLÄNDER 1966). Inmitten einer über 10-15 m mächtigen Abfolge des Feuerletterns befindet sich 5 m (DEHM) oder 10 m (MARKTHALER 1937, FICKENSCHER 1930) unter der Basis des Rhätsandsteins das 10 bis 30 cm dicke *Plateosaurus*-Konglomerat, welches seitlich rasch auskeilt. DEHM (1935) und MARKTHALER (1937) weisen auf ein „fining upward“ der Korngrößen des Konglomerates hin.

Aus einer Sandsteinpartie dieser Schicht beschreibt DEHM (1935) eine von LEONHARD LEHNER etwa 1916 gefundene Süßwassermuschel als neue Art „*Unio*“ *franconica* [emend. MARKTHALER 1937: *franconicus*]. Das Stück (BSP 1931 XI 68) ist stark umkristallisiert und zeigt an der Innenseite noch einigegräuröliche Matrixreste.

MARKTHALER (1937: 103) berichtet von 21 weiteren Funden von *Unio franconicus* DEHM im Profil vom Buchenbühl, die aus dem *Plateosaurus*-Konglomerat und den unmittelbar darüber liegenden graugrünen Letten stammen. Ein mir vorliegendes Exemplar dieser Muscheln in Steinkernerhaltung (UEN 548 = Nr. 7 von MARKTHALER) - angeblich aus dem unteren grobkörnigeren Teil des *Plateosaurus*-Konglomerates - sowie der Holotypus von „*Unio*“ *franconicus* zeigen die in gleicher Ausprägung auch an einigen Syntypen (UEN 557, 558, 561) von *Plateosaurus engelhardti* noch vorhandene Matrix. Insbesondere sind reichlich graue Quarz- und Feldspatkörner vorhanden, die sich in den Kalk-Konglomeraten von Günthersbühl kaum finden lassen (BLANCKENHORN 1898, DEHM 1935).

2.2.1.8 „Kohle“-Vorkommen im *Plateosaurus*-Konglomerat und im Rhätsandstein

Im Feuerlettern werden gelegentlich auch Pflanzenreste gefunden und hier vor allem in den unteren kalkigen Konglomeraten der Gegend von Günthersbühl und Lauf (BLANCKENHORN 1898, DEHM 1935): Es handelt sich um Hölzer und Pflanzenhäcksel. Bedeutender sind Pflanzen-Vorkommen im sog. Haupt-Pflanzenlager im Rhätsandstein (Mittelrhät). FICKENSCHER (1930: 24) erwähnt meterlange verkieselte Stammstücke von *Araucarioxylon keuperianum* und Beblätterung von *Cheirolepis muensteri*, die im Rhätsandstein in der Grube am Buchenbühl gefunden wurden: „In früheren Jahrzehnten, als in der Grube noch gearbeitet wurde, fanden sich über meterlange Stammstücke, an denen noch die Rinde nebst Zweiganzätzen gut zu erkennen war ... In den Sandstein eingeschaltete Butzen, Linien und Streifen eines grauen Schiefertons sind von untergeordneter Bedeutung; auch dieser enthält verkohlte Pflanzenreste (*Cheirolepis*).“ Von einem weiteren Vorkommen von Pflanzen am Nordhang des Haidbergs, eine Lokalität, welche ausschließlich den Rhätsandstein erschließt, berichtet HAARLÄNDER (1966: 49, 103); auch hier wurden Kohlebutzen und Holzstückchen gefunden. Es kann kaum bezweifelt werden, dass ENGELHART (1833) in der folgend zitierten kurzen Notiz ein solches Vorkommen vom Haidberg und wahrscheinlich sogar das vom Buchenbühl beschrieb: „Wegen der Herroltsberger Kohle habe ich nunmehr genaue Erkundigung eingezogen. Es ist bituminöses Holz, von welchem Aeste und bisweilen auch Stämme, im oberen Keupersandstein sich eingeschlossen finden; aber durchaus kein nachhaltiges Lager oder Flötz, was freilich sehr wünschenswerth wäre“.

2.2.1.9 Andere Möglichkeiten für die Lage der Typlokalität (Abb. 5)

Über den Haidberg verläuft eine Wegverbindung, die sog. „alte sächsische Straße“, die zu Anfang des 19. Jahrhunderts eine wichtige Verbindung des Königreichs Bayern mit dem wenig N von Heroldsberg beginnenden Preußen bzw. Braunschweig darstellte (noch heute folgt die Bundesstraße B2 größtenteils dem Verlauf dieser Straße). Nahe dieser Straße befanden sich auf dem Haidberg etliche Sandsteinbrüche, Sand- und Tongruben, die zu unterschiedlichen Zeiten für das Baugewerbe, die Keramik-, Glas- und Metallindustrie Rohstoffe lieferten (HAARLÄNDER 1966). W der Straße, im Gebiet des heutigen Buchenbühl (die Ortschaft existierte im 19. Jahrhundert noch nicht) gab es mehrere Steinbrüche im mittleren und oberen Burgsandstein. Weiter nördlich auf der Anhöhe des Buchenbühl befand sich die schon ausführlich erwähnte Lehmgrube mit dem Feuerlettenkonglomerat und überlagerndem Rhätsandstein. Am Nordhang des Haidberges lag ein Abbau für Rhätsandstein, der sich z. T. unmittelbar neben der alten sächsischen Straße befand (HAARLÄNDER 1966: 49). Weiter östlich ist in GÜMBELS Karte (1887) eine „Rote Lehmgrube“ eingezeichnet, die wohl das quartäre Verwitterungsprodukt von Rhätsandstein und Feuerletten oder auch den Feuerletten selbst erschlossen hat. Soweit bekannt, war jedoch das *Plateosaurus*-Konglomerat von allen zum Abbau genutzten Aufschlüssen des Haidbergs nur in der Lehmgrube am Buchenbühl erschlossen.

Die weiter im Osten, dann auf dem Buchberg, liegenden Abbaubetriebe haben größere Nähe zu den Ortschaften Behringsdorf, Rückersdorf, Günthersbühl und Lauf; es erscheint unwahrscheinlich, dass ENGELHART den Fundort seiner Knochen nach dem weiter entfernt liegenden Heroldsberg bezeichnet haben könnte.

Es kann nicht sicher ausgeschlossen werden, dass im heutigen Ortsgebiet von Heroldsberg selbst, wo nach den geologischen Karten an einigen wenigen Punkten der Feuerletten unter der Quartärdecke vorscheint, das *Plateosaurus*-Konglomerat angetroffen wurde. Allerdings liegt der Ort Heroldsberg schon an der Grenze der durch Spaziergänge zur Erholung - wie sie von ENGELHART offenbar regelmäßig unternommen wurden (SCHARRER 1837) - von Nürnberg aus erreichbaren Entfernungen (ca. 12 km einfache Strecke). Wahrscheinlicher als Fundort ist hier doch der im Sebalder Reichswald gelegene, nahe der Verbindungsstraße zwischen Nürnberg und Heroldsberg befindliche Aufschluss am Buchenbühl.

2.2.2 Die Wahl eines Lectotypus für *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837

Das Originalmaterial von *Plateosaurus engelhardti* entstammt dem oberen *Plateosaurus*-Konglomerat, dessen kalkig gebundene Komponenten - mehr oder weniger gerundet - Aufarbeitungsprodukte verschiedener älterer Ablagerungen darstellen. Die Knochen selbst zeigen teilweise stark fortgeschrittene Abrollung und sind möglicherweise ebenfalls aufgearbeitet und jedenfalls allochthon. Es kann mit statistischer Sicherheit angenommen werden, dass keine zwei Knochen zu

einem Individuum gehört haben. Dies zeigt sich auch in den paarweise nicht zueinander passenden Proportionen der Knochen. Darüber hinaus können nur vier Knochen mit Sicherheit *Plateosaurus* zugeschrieben werden. Zwei Knochen stammen definitiv nicht von Prosauropoden und die übrigen Knochen können weder sicher als spezifisch bestimmbare Prosauropoden-Knochen angesehen werden noch von den Prosauropoden oder einer bestimmten Art oder Gattung ausgeschlossen werden. Daraus ergibt sich die taxonomische Notwendigkeit der Wahl eines Lectotypus.

Von den heute vorhandenen 11 Syntypen von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 wurden von HUENE (1907-08) drei ausgegliedert und zu einem „zweiten größeren Tier“ gerechnet. GALTON (2000a) schloss einen weiteren Knochen („dermal scute“) vom Typusmaterial aus und bestimmte den von MEYER (1855: Taf. 68, Fig. 8-10) abgebildeten, inzwischen verschollenen Knochen als zu einem Theropoden gehörig. Um die historische Kontinuität des Gebrauchs des Namens *Plateosaurus engelhardti* zu gewährleisten, verbleiben also nur noch 7 Knochen für die Wahl eines Lectotypus. In Betracht kommen nur das Sacrum, das Caudale 1, das Femur und die Tibia; die übrigen drei (zwei Wirbel und ein Rippenfragment) sind zu unvollständig und merkmalsarm. Von diesen vier Knochen erlangte für taxonomische Vergleichs-Diskussionen das Sacrum (UEN 552) die höchste Aufmerksamkeit, welches deshalb hier zum Lectotypus von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 bestimmt wird.

Indessen ist die Beschreibung des Lectotypus, die Bedeutung seiner Merkmale und die sich daraus ergebenden und zu diskutierenden Implikationen für andere Sauropodomorphen und die Phylogenie der Dinosaurier so umfangreich geworden, dass eine Behandlung der Kreuzbein-Problematik in einem gesonderten Kapitel (3.) sinnvoll erscheint. Es werden also in diesem Kapitel (2.) nur die Paralectotypen und das von *Plateosaurus* ausgeschlossene Material beschrieben und identifiziert.

2.2.3 Beschreibung der Paralectotypen von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837

2.2.3.1 Dorsalwirbel und Rippen

Mittlerer Dorsalwirbel, UEN 561 (Taf. 1, Fig. 2)

Von dem ursprünglich vollständig eingebetteten kleinen Dorsalwirbel (8 cm) ist nur wenig erhalten. Die linke Seite ist verwittert; an dieser Seite ragte das Fossil aus dem Gestein. Vermutlich bei dem Versuch der Bergung wurde auch die rechte Seite - diesmal durch Hammer und Meißel - schwer beschädigt. Vom Corpus vertebrae sind die Randwülste der Artikulationsflächen lateral abgehackt, während die Facies articularis vorn und hinten und die Facies oder Concavitas lateralis noch mit Sediment bedeckt ist. Die Facies ventralis liegt frei und zeigt sich in einer Vertikalschnitt-Betrachtung subquadrangulär, wie es für mittlere Halswirbel von *Plateosaurus* typisch ist, allerdings verhältnismäßig schlanker. Die verschiedenen Fortsätze des Arcus neuralis - mit Ausnahme des Processus spinosus - sind abgehackt. Die Spina (etwa 67 mm lang) dage-

gen ist beinahe vollständig und bei 35-40 mm Höhe niedrig im Verhältnis zur Gesamthöhe des Wirbels von 150 mm. Die beste Übereinstimmung ist etwa mit einem 7. Rückenwirbel von *Plateosaurus* gegeben. Die Form des Corpus und die wenigen verbliebenen Teile der Transversalfortsätze und der Zygapophysen sind aber nicht hinreichend, um die Herkunft von *Plateosaurus* zu belegen. MEYER (1855: 152) vermutete in dem Stück einen Halswirbel, doch HUENE (1907-08: 69, Abb. 51a, b) erkannte es als Rückenwirbel und schloss aus der Form der Facies ventralis auf einen 4. oder 5. Rückenwirbel. Die Spina ist jedoch bei diesen Wirbeln von *Plateosaurus* viel kürzer (vgl. HUENE 1926: Taf. 2, Fig. 2); auch HUENE notierte, der

Dornfortsatz unterscheidet sich bedeutend von *Plateosaurus reinigeri*. GALTON (2000a: 238f, Abb. 7a, b) übernahm die Deutung als 4./5. Dorsale von HUENE.

Mittlerer Dorsalwirbel, UEN 562 (Taf. 1, Fig. 1)

Ein unvollständiges Corpus eines Dorsalwirbels (erhaltene Länge 78 mm) ist aus vier Bruchstücken nicht ganz lückenlos passend zusammengesetzt; die Fehlstellen auf allen Seiten sind frische Bruchkanten, vermutlich von der Bergung. In der Mitte ist das Corpus nur ca. 30 mm schmal, die Facies ventralis ist ein Rundbogen. Auf der rechten Seite oben, etwa am vorde-

Tafel 1

Typusmaterial von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837.

Fig. 1-8: *Plateosaurus engelhardti*, Paralectotypen. Maßstab: 5 cm.

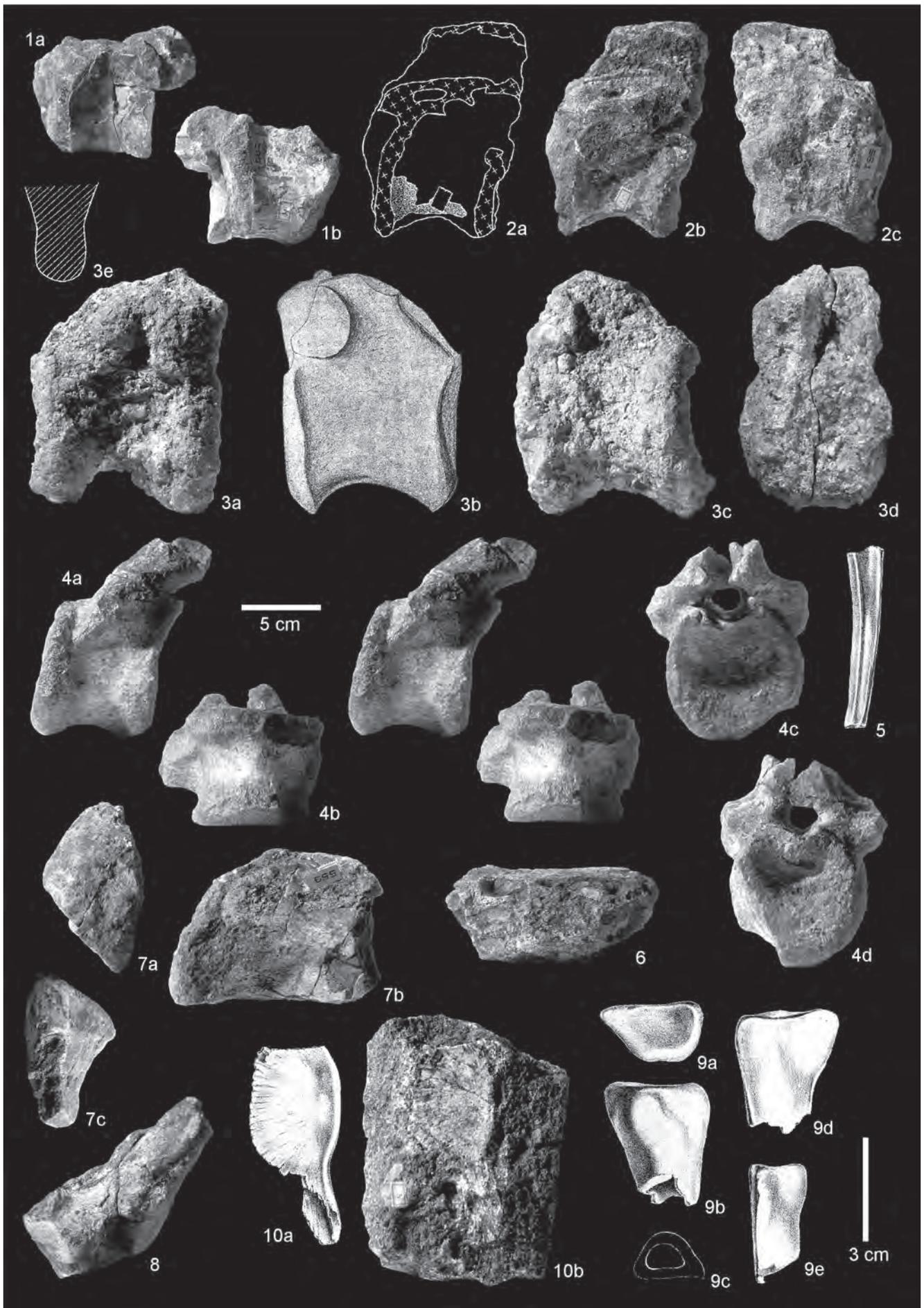
- Fig. 1: Corpus eines mittleren Dorsalwirbels, UEN 562. Ansicht in a: links lateral, b: rechts lateral.
- Fig. 2: Mittleres Dorsale, UEN 561. a: Erklärungsskizze mit Kreuzchen = Knochenbruchflächen, ausgefüllte Fläche = Knochenoberfläche und ungefüllte Flächen = Sediment. Ansicht in b: links lateral, c: rechts lateral.
- Fig. 3: Hinterer Dorsalwirbel in zwei Hälften. a: Rechte Hälfte UEN 557a in rechts lateraler Ansicht. b: Imaginär freipräparierte Darstellung des ganzen Wirbels in links lateraler Ansicht (aus HUENE 1907-08: Abb. 53a). c: Linke Hälfte UEN 557b in links lateraler Ansicht. d: Dorsalwirbel in cranialer Ansicht. e: Transversalschnittfigur (etwas zu schmal) der Mitte des Corpus, unterer Teil (aus HUENE 1907-08: Abb. 53b).
- Fig. 4: Caudale primum (C1) UEN 550. Ansicht in a: links lateral (Stereobild), b: ventral (Stereobild), c: caudal, d: cranial.
- Fig. 5: Mittelteil einer linken mittleren Rückenrippe UEN 563a-c in cranialer Ansicht (aus MEYER 1855: Taf. 68, Fig. 6).
- Fig. 6: Vordere Hämaphyse UEN 551 im Sediment in cranialer Ansicht. Das ventrale Ende ist in der Figur rechts.
- Fig. 7: Proximales Bruchstück eines linken Femur UEN 559. Ansicht in a: proximal, b: caudal, c: distal. Medial ist in den Figuren unten.
- Fig. 8: Neuralbogen eines mittleren Caudalwirbels UEN 558 in links lateraler Ansicht.
- Fig. 9: Proximales Bruchstück eines linken Metatarsale II eines Theropoden (cf. *Liliensternus* sp.; UEN, Verlust). Ansicht in a: proximal, b: medial, c: distal als Transversalschnittfigur, d: lateral, e: caudal (plantar). Aus MEYER (1855: Taf. 68, Fig. 8-10). Maßstab: 3 cm.
- Fig. 10: Hypoplastron und Xiphiplastron einer Schildkröte Proganochelyidae indet. (UEN 549) in ventraler Ansicht. a: Zeichnung (aus MEYER, 1855: Taf. 68, Fig. 7). b: Knochen im Sediment. Maßstab: 5 cm.

Plate 1

Type material of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837.

Figs. 1-8: *Plateosaurus engelhardti*, paralectotypes. Scale: 5 cm.

- Fig. 1: Corpus of a middle dorsal vertebra, UEN 562. View in a: left lateral, b: right lateral.
- Fig. 2: Middle dorsal, UEN 561. a: Sketch with crosshatched = broken bone surface and unfilled area = sediment. View in b: left lateral, c: right lateral.
- Fig. 3: Posterior dorsal vertebra in two halves. a: right half UEN 557a in right lateral view. b: Imaginary representation of whole vertebrae as if prepared in left lateral view (from HUENE 1907-08: fig. 53a). c: left half UEN 557b in left lateral view. d: dorsal vertebra (united) in cranial view. e: cross section figure (somewhat to slender) at mid corpus, ventral part (from HUENE 1907-08: fig. 53b).
- Fig. 4: Caudale primum (C1), UEN 550. View in a: left lateral (stereopair), b: ventral (stereopair), c: caudal, d: cranial.
- Fig. 5: Middle part of a left middle dorsal rib, UEN 563a-c in cranial view (from MEYER 1855: pl. 68, fig. 6).
- Fig. 6: Anterior chevron in sediment, UEN 551 in cranial view. The ventral side is right in the figure.
- Fig. 7: Proximal fragment of a left femur, UEN 559. View in a: proximal, b: caudal, c: distal. Medial is below in the figures.
- Fig. 8: Neural arc of an middle caudal vertebra UEN 558 in left lateral view.
- Fig. 9: Proximal fragment of a left metatarsal II of a theropod (cf. *Liliensternus* sp.; UEN, missing). View in a: proximal, b: medial, c: distal as cross section figure, d: lateral, e: caudal (plantar). From MEYER (1855: pl. 68, figs. 8-10). Scale: 3 cm.
- Fig. 10: Hypoplastron and xiphiplastron of a turtle Proganochelyidae indet. (UEN 549) in ventral view. a: Drawing (from MEYER, 1855: pl. 68, fig. 7). b: bone in sediment. Scale: 5 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

ren Drittel der Länge ist noch ein kleiner Rest der Fovea costalis (für das Capitulum costae) erkennbar. Die Fovea sitzt auf einer sehr flachen Eminentia costolateralis, wie es auch für Dorsalia von Plateosauriden typisch ist. MEYER (1855: 152) erwähnt das Stück als Wirbel, HUENE (1907-08: 69) bezeichnet es als mittleren Rückenwirbel, ebenso GALTON (2000a: Abb. 8c-d). Das Corpus ist im Vergleich zu Rückenwirbeln von *Plateosaurus trossingensis* (vgl. HUENE 1926: Taf. 2, Fig. 2) kürzer im Verhältnis zur Höhe. Die Eminentia costolateralis liegt weiter hinten als bei *P. trossingensis*. Dagegen ist diesbezüglich hohe Ähnlichkeit z. B. zum 3. oder 4. Dorsale von Fund 25 aus Halberstadt gegeben (vgl. HUENE 1932: Taf. 27).

Hinterer Dorsalwirbel, UEN 557a-b (Taf. 1, Fig. 3)

Ein ca. 110-115 mm langer hinterer Rückenwirbel ist etwa in der Bilateralebene in zwei Hälften gebrochen. Der Wirbel wurde nie freipräpariert und ist allseitig von bunten Konglomeratresten bedeckt. Das Corpus ist vollständig, vom Neuralbogen fehlen die Fortsätze und die Zygapophysen. Der unvollständige Wirbel wurde von MEYER (1855: 152) nur kurz erwähnt. HUENE (1907-08: 71, Fig. 53a-b) bildet das Dorsale ab und macht auf die deutlich vorspringende große Eminentia costolateralis aufmerksam, woraus er auf einen 13. oder 14. Rückenwirbel schließt. Die Abbildung von HUENE (kopiert in Taf. 1, Fig. 3b) zeigt den Wirbel imaginär freipräpariert und die Hälften zusammengesetzt. Bei PROBST & WINDOLF (1993: Abb. S. 39) sind die Hälften von schräg links vorne zu sehen. GALTON (2000a: 240, Abb. 8f) bildet die linke Hälfte des Wirbels ab und identifiziert sie mit HUENE's Abb. 53 (1907-08). Die rechte Hälfte des selben Wirbels bildet GALTON (2000a: 240, Abb. 8g) als einen davon verschiedenen Wirbel ab, den HUENE nicht erwähnt haben soll.

Mittlere Dorsalrippe, UEN 563a-c (Taf. 1, Fig. 5)

Von einer kleinen linken Dorsal-Rippe (MEYER 1855: 153, Taf. 68, Fig. 6) sind nur wenige Fragmente vorhanden, die sich zu 115 mm Länge addieren. Das proximale und das distale Ende sind nicht erhalten. Der proximale Querschnitt (21 mm breit) hat etwa die Form eines Dreiviertel-Mondes, hervorgehoben durch zwei Kanten und einer dazwischenliegenden breiten Rinne auf der ansonsten rundlichen Rippe. Die Rinne verschmälert sich und verflacht nach distal. Solche Längsrinnen sind auf der cranialen Seite der Rippen von *Plateosaurus* bekannt (HUENE 1926: 25), aber auch anderweitig bei Archosauriern; die Rippe ist deshalb unbestimmbar. Von HUENE (1907-08: 68) und GALTON (2000a: 240) werden die Rippenfragmente nur erwähnt, PROBST & WINDOLF (1993: Abb. S. 39) bilden die drei Fragmente ab.

2.2.3.2 Sacralwirbel

Sacrum, UEN 552

(Lectotypus! Siehe ausführliche Beschreibung im Kapitel 3.4 dieser Arbeit)

2.2.3.3 Caudalwirbel und Hämapophysen

Caudale 1, UEN 550 (Taf. 1, Fig. 4)

Das Caudale 1 ist allseitig freipräpariert und aus 5 Bruchstücken zusammengesetzt worden. Es fehlen der Processus spinosus, die Processus transversi, die Zygapophysen caudales und die rechte Zygapophys cranialis. Vom Corpus vertebrae fehlt ein größeres caudo-lateroventrales Bruchstück und wenige Teile der Randwülste. Das Stück wurde von MEYER (1855: 152, Taf. 68, Fig. 1-2) als Schwanzwirbel und von HUENE (1907-08: 70, Taf. 25, Fig. 3) und GALTON (2000a: Abb. 7c-f, 8a-b) richtig als erster Schwanzwirbel beschrieben.

Die Zygapophys cranialis gibt die Orientierung des Stückes an. Der intakte caudale Randwulst zeigt keine Facies articularis arcus haemalis, womit sich die Möglichkeiten der topologischen Zuordnung auf ein Caudosacrale oder ein Caudale 1 einschränken. Auch die steile Stellung der Facies articularis der Zygapophys cranialis bestätigt dies. Die Querbrüche der kräftigen Processus transversi sind oval, mit einer leichten caudodorsalen Einbuchtung, und steigen auffällig steil nach vorne an. Schon MEYER (1855: 152, Taf. 68, Fig. 1-2) bemerkt über den Querfortsatz, „er wird theils vom Körper, theils vom Bogen gebildet“. Der Ansatz der Processus transversi ist ventral gabelig geteilt. Diese Merkmale sind bei Schwanzwirbeln von Prosauropoden nur am ersten Schwanzwirbel bekannt, der Ansatz des Processus transversus ist bei den nachfolgenden Caudalia flachelliptisch horizontal ausgebildet. Auch das Corpus von 75 mm Länge und 91 mm cranialer Breite stimmt mit dem ersten Schwanzwirbel eines Prosauropoden überein. Die Facies articularis caudalis ist 92 mm hoch und zeigt bei einem Drittel der Höhe eine stark ausgeprägte kegelförmige Eintiefung von 15 mm Tiefe. Die ebenfalls stark konkave (16 mm) und größere Facies articularis cranialis ist (96 mm hoch) und zeigt in der Mitte einen vorspringenden Zapfen (6 mm hoch). Dies ist möglicherweise eine Pathologie oder durch Verdrückung durch Konglomeratbestandteile bedingt. Normalerweise sind die Caudalia sonst eher schwach bikonkav. Die Facies articularis cranialis ist in der Mitte geknickt und oberhalb nach cranial vorgewölbt. Gegenüber der Standfläche auf den Randwulsten sind beide Facies articulares deutlich nach cranial geneigt, oder anders ausgedrückt, das Corpus steigt nach caudal deutlich ab, wie es beim Caudosacrale und ersten Caudale häufig ist (eigene Beobachtung). Der Canalis vertebralis ist cranial 32 mm breit und verjüngt sich nach hinten auf 18 mm.

Caudalwirbel, UEN o. Nr. (Verlust)

Über diesen Wirbel ist nur folgende kurze Bemerkung von HUENE (1907-08: 70) bekannt: „Ein anderer vorderer oder mittlerer Schwanzwirbel, den H. v. MEYER nicht abgebildet hat, ist so sehr zerquetscht, dass eine Beschreibung nicht lohnt.“

Neuralbogen eines mittleren Caudalwirbels, UEN 558 (Taf. 1, Fig. 8)

Der unverdrückte Neuralbogen eines mittleren Caudalwirbels ist noch größtenteils von rötlich-grauem Sandstein

umgeben. Nur die linke Seite des Processus spinosus mit dem Ansatz für den linken Processus transversus und die Unterseite des proximalen Teils des rechten Processus transversus sind freigelegt. An der Basis des Neuralbogens hängt noch ein kleines Bruchstück des Corpus an. Von der Spina sind noch etwa 100 mm Länge vorhanden, bei einem sich kaum ändernden Sagittaldurchmesser von ca. 25 mm und einem Querdurchmesser von 10-14 mm. Etwa 70 mm unter der erhaltenen Spitze deutet sich am Hinterende der Spina die Lage der Postzygapophysen an. Relativ zur Oberfläche der Transversalfortsätze gemessen steigt die Spina in einem Winkel von 60° nach hinten an. Die Transversalfortsätze steigen gemessen zur Bilateralebene nach lateral in einem Winkel von 20° an. MEYER (1855: 153, Taf. 68, Fig. 5), der eine ausführliche Beschreibung des Neuralbogens liefert, bemerkt: „In den Schwanzwirbeln der Pachypoden kommen wohl Stachelfortsätze [Processus spinosi] von solcher Schlankheit vor, doch scheinen die von mir untersuchten eher von Rückenwirbeln herzuführen.“ – HUENE (1907-08: 71) beschreibt - sicher versehentlich - im Text den Neuralbogen eines „vorderen Rückenwirbels“, in der Tafelerläuterung (HUENE 1907-08: Taf. 25, Fig. 2) heißt es „vorderer Schwanzwirbel“. GALTON (2000a: 244, Abb. 7g) erwähnt das Stück ebenfalls als unvollständigen Neuralbogen eines vorderen Caudalwirbels. In GALTON's zweiter Abbildung (2000a: Abb. 8e) ist der Neuralbogen in ventrocaudaler Ansicht und - hauptsächlich - das umgebende Sediment abgebildet. HUENE (1907-08) schloss das Stück wegen dessen Größe aus dem Typus-Individuum von *Plateosaurus engelhardti* aus. GALTON (2000a) ordnet es als „generically indeterminate plateosaurid“ zu. Für einen vorderen Caudalwirbel (Nr. 1 bis 10) ist der Processus spinosus zu schlank; der Wirbel dürfte eher ein 11. bis 15. gewesen sein und von einem sehr großen Individuum stammen.

Vordere Hämaphyse, UEN 551 (Taf. 1, Fig. 6)

Dem 130 mm langen Bruchstück einer Hämaphyse (Processus haemalis, chevron bone) fehlt nur die proximale Verdickung mit der Artikulationsfläche und das distale Ende. Die Hämaphyse ist größtenteils eingeschlossen von einem bunten Kalkkonglomerat; die linke Seite und im proximalen Bereich teilweise die craniale Seite sind freiliegend. Das Foramen haemalium ist ca. 15 mm breit und ca. 25 mm hoch (HUENE 1907-08: 71: „3,5 cm“). MEYER (1855: 153) interpretierte die Hämaphyse irrtümlich als „Querfortsatz“ [Proc. transversus] und gab die Maße des distalen (= ventralen) Bruchendes mit 22 mm [sagittal] und 14 mm [transversal] an. GALTON (2000a: 244) hat dieses Stück nach seiner Aussage nicht gesehen, unterstellte jedoch fälschlich, dass es identisch sei mit dem von MEYER (1855: 153, Taf. 68, Fig. 6) abgebildeten Rippenbruchstück.

2.2.3.4 Beckengürtel und Hinterbeine

Pubisfragmente, UEN o. Nr. (Verlust)

HUENE (1907-08: 68) listet „Pubisfragmente“ im Heroldsberger Fundgut auf, die aber sonst nirgends erwähnt werden. GALTON (2000a) vermutet in dem „pubis fragment“ [Singular]

das von MEYER (1855: Taf. 68, Fig. 8-10) beschriebene Metatarsale (siehe Kap. 2.2.4.2).

Femur, UEN 554 und 555 (Taf. 2, Fig. 1)

Das Femur besteht aus drei Fragmenten der distalen Hälfte eines Femurs der linken Körperseite. Zwei der Fragmente konnten von MEYER zu einem größeren Stück (UEN 554) zusammengefügt werden, das dritte (UEN 555) hat sich nicht mehr lückenlos anfügen lassen. Das kleinere Fragment umfasst ein kurzes Schaftstück, das größere zusammengefügte Stück etwa das distale Drittel des Femurs. Die Zusammengehörigkeit steht nach der spezifischen Identität einer sogenannten fossilen Wasserwaage im Markhohlraum beider Knochenstücke außer Frage. Vermutlich ging das fehlende Zwischenstück bei der Bergung oder Präparation verloren. MEYER (1855: Taf. 69, Fig. 4-5) bildet das Femur in einem Stück ab, so dass man annehmen möchte, der Bruch und der Verlust des Zwischenstückes sei erst später erfolgt. Doch die genaue Beschreibung aller Mineralien der fossilen Wasserwaage, die sich vollständig nur an den zugewandten Flächen der beiden Bruchstücke zeigen, beweist, dass MEYER - wie zu seiner Zeit üblich - den Makel des Bruches des Knochens in seiner Beschreibung und in seinen Abbildungen unterschlagen hat. In gleicher Weise wurde von ihm auch die Tibia (bestehend aus vier zusammenpassenden Teilen, siehe unten) und eine Rippe (aus drei Teilen) zeichnerisch lückenlos vereinigt (siehe oben).

Die fossile Wasserwaage (Taf. 2, Fig. 1a) wird nach MEYER (1855) von drei Mineralien gebildet: Die Wand des Markhohlraumes ist zunächst rundum von dichtem Kalkspat (so MEYER) ausgekleidet, welcher zugleich auch die untere Hälfte vollständig bis zum Niveau der Schaftachse ausfüllt und die Ebene der fossilen Wasserwaage bildet. Eine röntgenpulverdiffraktrometrische Bestimmung durch Herrn Dr. RUPERT HOCHLEITNER (Mineralogische Staatssammlung, München) zeigte, dass es sich bei der trüben, xenomorphen Phase der Wasserwaage nicht um Calcit, sondern um Baryt (BaSO_4) handelt. Auf der Ebene der Wasserwaage wächst Nadeleisenerz (Goethit = MEYER's Pyrrhosiderit, $\alpha\text{-FeOOH}$) in idiomorphen Kristallen auf. Schließlich wachsen von oben und den Seiten her laut MEYER idiomorpher Bergkristall (SiO_2), röntgendiffraktrometrisch aber Calcit (CaCO_3) (HOCHLEITNER) in den verbleibenden Hohlraum hinein. Das Nadeleisenerz ist nur auf den einander zugewandten Bruchflächen der beiden Fragmente des Femur zu sehen und durchdringt bei Zusammentreffen den „Bergkristall“. Die Reihenfolge der Ausfällung entspricht der Löslichkeit: zunächst der schwerlösliche Baryt, dann Goethit, schließlich Calcit. Die Assoziation dieser drei Mineralien wurde von DEHM (1935) auch in Kalksteinknollen von der Tongrube am Buchenbühl, der wahrscheinlichen Typlokalität, nachgewiesen.

Der glückliche Umstand der fossilen Wasserwaage erlaubt es, die Lagerungsverhältnisse des Knochens zu rekonstruieren bzw. zu beweisen. Demnach wurde das Femurfragment mit der cranialen Fläche nach unten in das *Plateosaurus*-Konglomerat eingebettet. Der Knochen erfuhr durch die Kompaktion des umgebenden Sedimentpaketes lagebedingte Formveränderungen. Einerseits wurde der nicht von Sediment aus-

gefüllte Knochen eingedrückt (siehe Einknickung in Taf. 2, Fig. 1d), andererseits wurden die Condylen etwas auseinander gespreizt (Taf. 2, Fig. 1c, f). Die ursprüngliche craniocaudale Biegung bei Prosauropoden-Femora ging ebenfalls vollständig verloren (Taf. 2, Fig. 1g).

Die Condylen sind recht stark erodiert, doch lässt sich der typische Bau der Prosauropoden-Femora erkennen. Der Condylus medialis ist vom medialen Schafttrand abgesetzt und weist durch die Verdrückung etwas schräg nach mediocaudal in distaler Ansicht. Die Fossa intercondylaris misst knapp die halbe Tiefe der craniocaudalen Erstreckung des Condylus medialis. Vom Condylus lateralis fehlt der größte Teil, der erkennbar den Condylus medialis nach caudal überragt haben muss. Die Crista supracondylaris ist in der Form eines Rundrückens ausgebildet, an dessen Oberende - einer typischen Schwachstelle des Prosauropoden-Femurs - der erste Querbruch des Knochens liegt. Der Epicondylus lateralis (auch Condylus fibularis genannt) ist durch eine flache Rinne ein wenig vom Condylus lateralis abgesetzt. In caudaler Ansicht hebt sich der Epicondylus lateralis kaum vom lateralen Schafttrand ab, das Femur wirkt deshalb distal gerade.

Der Schaft des Femurs ist im Querschnitt etwa kreisförmig, mit einer caudalen Abflachung und einer cranialen Erhöhung, so dass er fast dreieckig zu sein scheint. Nach den genauen Abmessungen des Schaftäußeren, des Markhohlraumes und der Ausprägung der mineralischen Hohlraumfüllung zu schließen, fehlt im Schaft zwischen UEN 554 und 555 ein mindestens 2 cm (aber nicht viel mehr) großes Zwischenstück, etwas mehr als von MEYER (1855) angenommen. Die obere Bruchfläche des kleinen Schaftstückes lag vermutlich direkt unter-

halb des Trochanter quartus, einer weiteren typischen Schwachstelle von Prosauropoden-Femora. Die caudale Wand des kleinen Schaftfragmentes ist unvollständig.

Bruchstück eines Femurkopfes, UEN 559 (Taf. 1, Fig. 7)

MEYER (1855: 153) erwähnt drei Bruchstücke von größeren Knochen, die keine Bestimmung zuließen, wovon vermutlich eines das hier beschriebene ist. HUENE (1907-08: 71) erwähnt es als „ein schlechtes Fragment des Proximalendes eines Femur“. GALTON (2000a: 244, Abb. 7h) bildete dieses Stück als ein „eroded anterior or middle caudal vertebra“ [sic] ab, welches weder von MEYER (1855) noch von HUENE (1907-08) beschrieben worden sei. Andererseits schreibt GALTON (2000a: 244), HUENE habe ein proximales Ende eines Femur erwähnt, das aber [von GALTON] nicht aufgefunden wurde.

Das 130 mm lange proximale Bruchstück eines linken Femurs mit oberstem Schaftteil und Femurkopf ist stark craniocaudal komprimiert: der Schaft weist bei einer Breite von (94) mm nur noch eine Dicke von 21 mm auf und ist oberhalb des Trochanter minor durchgebrochen. Das medial exponierte Stück des Caput femoris ist bis zur Mitte der cranialen Seite des Femurs abgebrochen. Auf der caudalen Seite des Schaftansatzes ist ein wenig auffälliger longitudinaler Rücken, wie er bei *Plateosaurus* und anderen Prosauropoden stets zu finden ist.

Wahrscheinlich gehören das proximale und das distale Femur-Stück (UEN 559 u. 554+555) nicht zusammen, wie der Größenunterschied und die unterschiedliche Färbung (UEN 559 rötlich versus beige-grau bei UEN 554+555) nahe legen.

Tafel 2

Paralectotypen von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837.

Fig. 1: Distale Hälfte eines linken Femur UEN 554 (großes Bruchstück) und UEN 555 (kleines Bruchstück). a: Skizze zur Erläuterung der Mineralisation in Fig. 1b. b: Proximale Ansicht des Bruchstückes UEN 554 mit fossiler Wasserwaage; in der Fig. ist caudal oben. c: caudale Ansicht (Stereopaar). d: craniale Ansicht, zusammen mit Bruchstück UEN 555. e: rekonstruktive Zeichnung in caudaler Ansicht (aus MEYER 1855: Taf. 69, Fig. 4). f: distale Ansicht (Stereopaar). g: rekonstruktive Zeichnung in medialer Ansicht (aus MEYER 1855: Taf. 69, Fig. 5). Maßstab Fig. 1a-b: 2 cm, Maßstab Fig. 1c-h: 5 cm.

Fig. 2: Linke Tibia UEN 556. a: laterale Ansicht. b: distales Fragment in lateraler Ansicht (aus MEYER 1855: Taf. 69, Fig. 2, 180° gedreht). c: mediale Ansicht, mit zugeordneten Transversalschnittfiguren (aus MEYER 1855: Taf. 69, Fig. 1, 180° gedreht). d: mediale Ansicht (Stereopaar). e: caudale Ansicht. f: proximale Ansicht (Stereopaar), auf der linken Seite ist caudal. g: distale Ansicht (Stereopaar), links ist cranial. Maßstab: 5 cm.

Plate 2

Paralectotypes of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837.

Fig. 1: Distal half of a left femur UEN 554 (larger fragment) and UEN 555 (smaller fragment). a: Sketch to explain mineralisation in fig. 1b. b: Proximal view of fragment UEN 554 with geopetal fabric; in the figure caudal is above. c: Caudal view (stereopair). d: Cranial view, together with fragment UEN 555. e: Reconstructive representation in caudal view (from MEYER 1855: pl. 69, fig. 4). f: distal view (stereopair). g: Reconstructive representation in medial view (from MEYER 1855: pl. 69, fig. 5). Scale Figs. 1a-b: 2 cm, scale Figs. 1c-h: 5 cm.

Fig. 2: Left Tibia UEN 556. a: Lateral view. b: Distal fragment in lateral view (from MEYER 1855: pl. 69, fig. 2, 180° turned). c: Medial view, with accompanying cross section figures (from MEYER 1855: pl. 69, fig. 1, 180° turned). d: Medial view (stereopair). e: Caudal view. f: Proximal view (stereopair), caudal is on the left side. g: Distal view (stereopair), cranial is left. Scale: 5 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Tibia, UEN 556 (Taf. 2, Fig. 2)

Auch die linke Tibia wurde in Bruchstücken gefunden und enthielt eine fossile Wasserwaage (MEYER 1855). Die vier Bruchstücke wurden fest zusammengefügt (siehe aber PROBST & WINDOLF 1993: Abb. S. 39: Tibia in zwei Hälften), so dass die Art der Wasserwaage und die Form des Markhohlraumes nur nach der Beschreibung und Abbildung durch MEYER (1855) bekannt ist.

Im Markhohlraum der Tibia, der etwa zwei Drittel der Länge und zwei Drittel des Durchmessers des Knochens einnimmt, fanden sich vier Mineralien in ähnlicher Anordnung wie im Femur. Zunächst kleidet dichter „Kalkspat“ (MEYER, wahrscheinlich aber ist es Baryt, siehe Femur) die Wand der Markhöhle aus, wobei der untere Teil stärker erfüllt ist. Auf dem „Kalkspat“ wachsen unten einzelne Bergkristalle (Quarz, SiO₂), auf den übrigen Flächen hauptsächlich Quarz, daneben auch Goethit und vereinzelt Calcit in idiomorphen Kristallen auf. Alle Mineralien können von Braunspat-Röschen (Ankerit, CaFe(CO₃)₂) überwachsen sein.

Auf der lateralen Außenfläche ist im Bereich von Bruchstrukturen noch etwas Goethit zu bemerken, so dass die laterale Fläche bei der Einbettung obenauf zu liegen kam. Durch die Kompaktion ist folgerichtig die Tibia lateromedial zusammengedrückt worden und der Schaft zeigt einen flacher ovalen Querschnitt als sonst üblich.

Die Tibia ist beinahe vollständig, nur etwa das craniale Drittel der proximalen Fläche und die Vorsprünge der distalen Gelenkung sind verloren gegangen (Taf. 2, Fig. 2f, g). Das Caput tibiae ist etwa spitz-dreieckig, abgeflacht und gliedert sich in die Facies articularis medialis bzw. Facies articularis lateralis für die Gelenkung mit dem Femur und die Tuberositas tibiae, die die Fortsetzung der Crista cnemialis darstellt. Die Facies articularis fibularis ist im proximalen Schaftbereich noch konkav und geht allmählich in den konvexen Schaft über. In diesem Bereich fehlen einige Fragmente des Knochencortex, während andere in den Markhohlraum eingedrückt sind.

Die Crista cnemialis ist unauffällig und fügt sich kontinuierlich in die nur wenig zugeschärfte Rundung des Schaftes ein (Taf. 2, Fig. 2c). Der Schaft ist oval im Querschnitt und zeigt keine auffälligen Grate, Linien oder Rauigkeiten aufgrund Erosion.

Das distale Gelenk besitzt den für Prosauropoden typischen Bau: Das am weitesten nach distal reichende schmale Tuberculum laterocaudale ist durch eine schmale, tiefe Nische von dem doppelt so breiten Tuberculum lateromediale getrennt. Das Tuberculum lateromediale ist lateral weit nach oben zurückgezogen und besitzt eine schräge Distalfläche, die in einem Winkel von ca. 35° gegen die Horizontalebene nach medial und etwas nach cranial geneigt ist und in die Nische zwischen den Tubercula übergeht. Diese Nische bzw. zurückgezogene Gelenkfläche dient zur Aufnahme des Processus ascendens des Astragalus und der Facies articularis tibialis der Fibula, deren beider Beweglichkeit gegenüber der Tibia durch diese Art der Gelenkung stark eingeschränkt wird.

2.2.4 Material, das aus den Syntypen von *Plateosaurus engelhardti* ausgeschlossen wurde

2.2.4.1 Material von Schildkröten

Testudines BATSCH, 1788

Proganochelyidae gen. et sp. indet.

Material: Bruchstück vom Plastron (UEN 549) (Taf. 1, Fig. 10)

Bisherige Beschreibungen: HERMANN VON MEYER (1855: 153) schreibt über dieses Stück, es „könnte von einem platten unpaarigen Knochen herrühren und würde alsdann zunächst an das Brustbein denken lassen. Es ist jedoch zu wenig für eine genaue Bestimmung überliefert. An der einen Seite geht dieser Knochen in einen Fortsatz aus, mit dem er eingefügt gewesen zu seyn scheint; an der entgegengesetzten Seite würde dieser Fortsatz weggebrochen seyn. Der natürlich begrenzte Rand wird in der Mitte etwas convex, und auf der Oberfläche des Knochens wird strahliges Gefüge, das mehr durch Sprünge und Risse veranlasst zu seyn scheint, wahrgenommen“. MEYER (1855: Taf. 68 Fig. 7) bezeichnet letztendlich das Stück nur als „Knochen“ von *Plateosaurus*. HUENE (1907-08: 68-69, Abb. 50) unterstellt MEYER eine Deutung als „Kopfknochen“ und beschreibt das Stück als „linkes Frontale“ von *Plateosaurus*. 1932 ändert HUENE (1932: 139) seine Meinung und deutet das Stück als „Nasale“ von *Plateosaurus*. GALTON (1984b: 139) stellt fest, dass der Knochen zu keinem cranialen oder postcranialen Knochen von *Plateosaurus* gehört und schließt ihn vom Holotyp von *P. engelhardti* aus; es scheine ein Osteoderm („dermal scute“) zu sein und sollte aus der Matrix freipräpariert werden, um es genauer identifizieren zu können. GALTON (2000: 238, Abb. 10a) behauptet, MEYER habe das Stück als „Sternum“ bestimmt und beschreibt es selbst als einen flachen Knochen („a flat bone“) bzw. als Osteoderm in externer Ansicht („dermal scute in external view“), welches er in der Zugehörigkeit von allen Prosauropoden ausschließt.

Bisherige Kenntnis früher Schildkröten: Die erste terrestrische triassische Schildkröte beschreibt MEYER (1863, 1865: Taf. 29, Fig. 2-10) nach einigen Fragmenten (1 Peripherale, 1 Costale, 1 Neurale mit 2 Wirbelfragmenten) aus dem Stubensandstein der Stuttgarter Gegend als *Chelytherium obscurum* MEYER, 1863. Das Originalmaterial (BMNH 38650-38653, einschließlich weiterer unbeschriebener Fragmente, s. LYDEKKER 1889: 222-223) ist verloren und der Name wurde vergessen. Später wurden weitere Schildkrötenreste aus dem unteren und mittleren Stubensandstein Württembergs als *Proterochersis robusta* FRAAS, 1913b (incl. *P. intermedia* FRAAS, 1913b; vermutlich war die erstbeschriebene *Chelytherium obscurum* ein Exemplar von *Proterochersis*, fide GAFFNEY 1986) beschrieben und diese stellen die zur Zeit ältesten Schildkrötenreste der Welt dar. Neuerdings stellen jedoch KARL & TICHY (2001) eine neue gleichaltrige Gattung und Art *Murrhardtia staeschei* aus dem unteren Stubensandstein auf, zu der auch Funde zu rechnen sind, die bisher als *Proterochersis* beschrieben wurden. Eine noch ältere Schildkröte aus dem fränkischen Muschelkalk wird noch beschrieben werden [*Priscochelys* KARL & WILD in press, fide KARL & TICHY 2001]. Eine weitere

obertriassische Art wurde aus dem mittleren und oberen Stubensandstein sowie Knollenmergel von Württemberg als *Proganochelys quenstedti* BAUR, 1887 beschrieben. GAFFNEY (1990) rechnet auch die später im Knollenmergel von Halber-

stadt gefundene *Triassochelys dux* (JAEKEL, 1914) zu dieser Art; die spezifische Identität mit *P. quenstedti* erscheint jedoch nicht gesichert (vgl. Abb. 6f-h mit Abb. 6i). *Proterochersis*, *Murrhardtia*, *Proganochelys* und *Triassochelys* wurden in Schich-

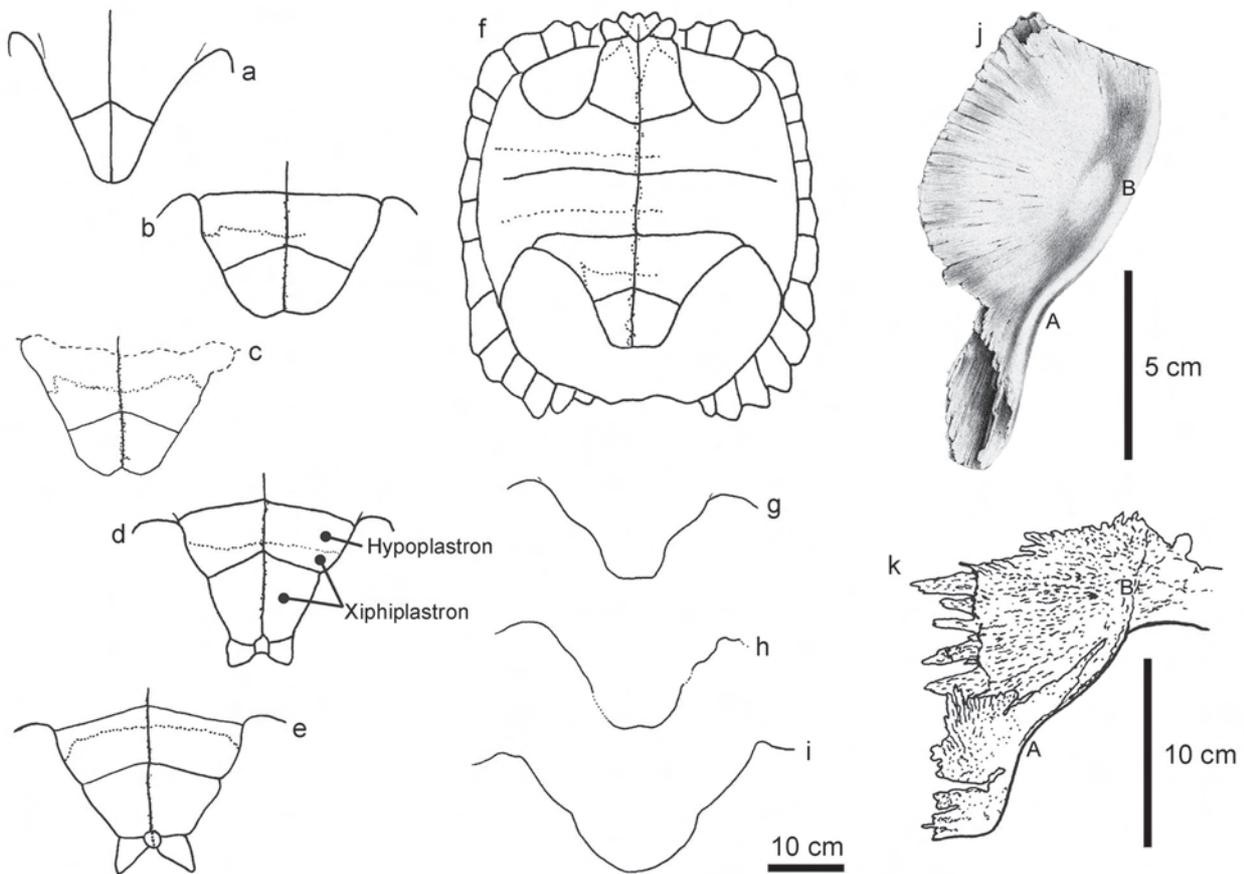


Abb. 6: Plastron von obertriassisch-unterjurassischen terrestrischen Schildkröten.

a-e: Caudaler Teil des Plastrons von obertriassischen und unterjurassischen Schildkröten in ventraler Ansicht. Nicht maßstäblich. a: *Palaeochersis talampayensis* (nach ROUGIER et al. 1995: Abb. 2B). b: *Kayentachelys aprix* (nach GAFFNEY 1990: Abb. 105H). c: *Indochelys spatulata* (nach DATTA et al. 2000: Abb. 5B). d: *Murrhardtia staeschei* (nach KARL & TICHY 2001: Abb. 1b). e: *Proterochersis robusta* (nach JAEKEL 1912b: Abb. 21). f-h: *Proganochelys quenstedti*, kleiner 10 cm-Maßstab. f: Carapax und Plastron von *Proganochelys quenstedti* in ventraler Ansicht (SMNS 16980, nach GAFFNEY 1990: Abb. 105F). g-h: Umriß des caudalen Teils des Plastrons von weiteren Exemplaren von *Proganochelys quenstedti*. g: SMNS 17203 (nach GAFFNEY 1990: Abb. 102). h: SMNS 17204 (nach GAFFNEY 1990: Abb. 88). i: Umriß des caudalen Teils des Plastrons von *Triassochelys dux*, MB 1910.45.2. Kleiner 10 cm Maßstab (nach GAFFNEY 1990: Abb. 90). j: UEN 549, Proganochelyidae indet., Teile des linken Xiphiplastrons und des Hypoplastrons mit angedeuteten radialen Kanälchen in ventraler Ansicht (aus MEYER, 1855: Taf. 68, Fig. 7). Maßstab 5 cm. k: Kanälchen und Poren auf dem Xiphi- und Hypoplastron von *Proganochelys quenstedti*, SMNS 17203 (gezeichnet nach Skizze und Foto in GAFFNEY 1990: Abb. 101-102). Großer 10 cm-Maßstab.

Fig. 6: Plastron of Upper Triassic and Lower Jurassic turtles.

a-e: Caudal part of plastron of Upper Triassic and Lower Jurassic turtles in ventral view. Not to scale. a: *Palaeochersis talampayensis* (after ROUGIER et al. 1995: fig. 2B). b: *Kayentachelys aprix* (after GAFFNEY 1990: fig. 105H). c: *Indochelys spatulata* (after DATTA et al. 2000: fig. 5B). d: *Murrhardtia staeschei* (after KARL & TICHY 2001: fig. 1b). e: *Proterochersis robusta* (after JAEKEL 1912b: fig. 21). f-h: *Proganochelys quenstedti*, small 10 cm scale. f: Carapax and Plastron of *Proganochelys quenstedti* in ventral view (SMNS 16980, after GAFFNEY 1990: fig. 105F). g-h: Outline of the caudal part of the plastron of additional examples of *Proganochelys quenstedti*. g: SMNS 17203 (after GAFFNEY 1990: fig. 102). h: SMNS 17204 (after GAFFNEY 1990: fig. 88). i: Outline of the caudal part of the plastron of *Triassochelys dux*, MB 1910.45.2. Small 10 cm scale (after GAFFNEY 1990: fig. 90). j: UEN 549, Proganochelyidae indet., parts of the left xiphiplastron and of the hypoplastron with small radial canals indicated in ventral view (from MEYER 1855: pl. 68, fig. 7). scale 5 cm. k: small canals and pores on the xiphi- and hypoplastron of *Proganochelys quenstedti*, SMNS 17203 (drawn after sketch and foto in GAFFNEY 1990: figs. 101-102). Large 10 cm scale.

ten gefunden, die oft - wenn auch nicht immer - Prosauropodenreste (*Sellosaurus*, *Plateosaurus*) enthalten. Von allen diesen württembergischen Funden ist das hier zu vergleichende Plastron bekannt.

Die Faunenassoziation von Prosauropoden und Schildkröten oder wenigstens Vorkommen in der gleichen Formation ist auch in anderen Teilen der Welt belegt und kann als typisch für den Zeitraum Obertrias bis Unterjura bezeichnet werden. Dazu zählen *Kayentachelys aprix* GAFFNEY, HUTCHISON, JENKINS & MEEKER, 1987 aus dem Unterjura der USA (Kayenta Formation, Arizona), *Indochelys spatulata* DATTA, MANNA, GHOSH & DAS, 2000 aus dem Unterjura von Indien (Upper Fauna, Kota Formation; „*Kayentachelys*-like cryptodire“ von BANDYOPADHYAY & ROYCHOWDHURY 1996) und *Palaeochersis talampayensis* ROUGIER, DE LA FUENTE & ARCUCCL, 1995 aus der Obertrias von Argentinien (Los Colorados Formation; ROUGIER & DE LA FUENTE 1993, ROUGIER et al. 1995) jeweils mit bekanntem Plastron, sowie folgende Arten, von denen das Plastron (insbesondere Hypoplastron und Xiphiplastron) nur ungenügend oder nicht bekannt ist bzw. noch nicht beschrieben wurde: *Australochelys africanus* GAFFNEY & KITCHING, 1994 (Upper Elliot Formation, Lias, Südafrika; GAFFNEY & KITCHING 1994, 1995), *Proganochelys rucha* DE BROIN, 1984 (Huai Hin Lat Formation, Obertrias, Thailand; DE BROIN et al. 1982, DE BROIN 1984), cf. *Proganochelys* (Fleming Fjord Formation, Obertrias, Grönland; JENKINS et al. 1993, 1994), „?Proganochelyidae indet.“ (Dark Red Beds, Lower Lufeng Formation, Yunnan und Maanshan Member, Ziliujing Formation, Sichuan; Unterjura, China; YEH 1978, 1988, 1996, LUO & WU 1994) und „turtles“ (Isalo Group, Obertrias oder Unterjura, Madagaskar; BURMEISTER et al. 1999). Das Vorkommen einer Schildkröte an der Typlokalität von *Plateosaurus engelhardti* ist also nicht weiter erstaunlich. Während jedoch viele Prosauropoden-Fundstellen noch keine Schildkröten-Reste geliefert haben, gibt es bisher nur selten Reste von Schildkröten in Schichten, in denen keine Prosauropoden vorkommen (Bull Canyon Formation, Obertrias, New Mexico, LUCAS et al. 2000). Die älteste marine Schildkröte stammt aus dem Lias von Japan (HASEGAWA et al. 1998).

Beschreibung (Abb. 6j, Taf. 1, Fig. 10a, b): Von dem Plastron sind nur ein kleiner Teil des Hypoplastrons und des Xiphiplastrons der linken Körperseite vorhanden und nur auf der Ventralseite freigelegt. Eine Suture zwischen beiden Knochen ist nicht erkennbar. Der caudolaterale Rand des Hypoplastrons ist intakt, alle anderen Ränder sind stark erodiert. An der cranialen Bruchkante ist das Hypoplastron 5 mm dick. Das Plastron weist am caudolateralen Rand - und zwar etwa am mutmaßlichen Verzahnungsbereich des Xiphiplastrons mit dem Hypoplastron - eine weitläufige lateromediane Einbuchtung auf, die eine Grenze zwischen zwei Platten des Hornpanzers markiert, nämlich dem Femoralcutum und dem Analscutum. (Diese Einbuchtung war übrigens von HUENE als „Foramen pineale“ im „Frontale“ gedeutet worden). Das Hypoplastron ist ventral schwach konkav mit einem leicht wulstigen caudolateralen Rand. Die ventrale Fläche des Hypoplastrons ist durch sehr feine, radialstrahlige auf einen Ursprungsbereich am Lateralrand zulaufende Kanälchen gekennzeichnet, die im Ursprungsbereich selbst kürzer werden und

in Poren übergehen. Diverse auf der Oberfläche sichtbare, teilweise farbige Grübchen rühren von klastischen Bestandteilen des *Plateosaurus*-Konglomerates her. Die Strecke AB zwischen dem Punkt A der stärksten Biegung der Einbuchtung des caudolateralen Randes und dem Zentrum B des Ursprungsbereiches der Kanälchen am Lateralrand des Hypoplastrons beträgt etwa 35 mm, die große transversale Breite des Stückes (53 mm).

Vergleich (Abb. 6): Zum Vergleich eignen sich wie erwähnt nur *Proganochelys*, *Triassochelys*, *Murrhardtia*, *Proterochersis*, *Kayentachelys*, *Indochelys* und *Palaeochersis*. Eine Einbuchtung am caudolateralen Rand des Plastrons weisen dabei nur Exemplare der ersten sechs Gattungen auf (KARL & TICHY 2001: Abb. 1b, 2b, Taf. 4, Beil. 1; FRAAS 1913b: Abb. 2; GAFFNEY 1985: Abb. 7; 1990: Abb. 87, 101, 105G; GAFFNEY et al. 1987: Abb. 1B; DATTA et al. 2000: Abb. 5B; ROUGIER et al. 1995: Abb. 2B), jedoch ist sie bei den cryptodiren Kayentachelyiden *Kayentachelys* und *Indochelys* kaum bemerkbar; bei den primitiven Rhaptochelyidiern *Proterochersis* und *Murrhardtia* ist sie tief eingekerbt und der Rand des Hypoplastrons wölbt sich deutlich nach lateral hervor. Es gibt auch von *Proganochelys* Exemplare ohne deutliche Einbuchtung (GAFFNEY 1990: Abb. 92). Dieses Merkmal ist aber möglicherweise größenabhängig, denn es ist das kleinste bisher bekannte Exemplar von *Proganochelys* (SMNS 17203, GAFFNEY 1990: Abb. 101), welches die Einbuchtung am deutlichsten zeigt und die größte Ähnlichkeit mit UEN 549 besitzt. Die feinen radialstrahligen Kanälchen von UEN 549 sind im Vergleich mit *Proganochelys*-Material bei SMNS 17203 ebenfalls am besten erkennbar. Die Vergleichsmessung der oben angegebenen Strecke AB ergibt für SMNS 17203 ca. 100 mm, also dreimal so groß, während die transversale Breite des Hypoplastrons (beim Punkt B) bei SMNS 17203 (ca. 85 mm) nicht einmal doppelt so groß ist wie bei UEN 549 (über 50 mm). Diese unterschiedlichen Verhältnisse könnten durch allometrisches Wachstum bedingt sein oder einen taxonomischen Unterschied bedeuten. Das Xiphiplastron ist bei UEN 549 hinter dem Punkt A offenbar länger als bei SMNS 17203. Das Plastron von *Triassochelys* ist stärker lateromedial verbreitert und caudal gerundeter als bei *Proganochelys*. UEN 549 ist im Vergleich ebenfalls relativ schmaler als *Triassochelys* im entsprechenden Bereich. Insgesamt dürfte UEN 549 einer kleineren Schildkröte von etwa 30-40 cm Panzerlänge angehört haben, welche sich als Proganochelyidae gen. et sp. indet. zuordnen lässt.

2.2.4.2 Material von Theropoden

Dinosauria OWEN, 1842

Saurischia SEELEY, 1887

Theropoda MARSH, 1878

Ceratosauria MARSH, 1884 (sensu ROWE, 1989)

Liliensternus WELLES, 1984

cf. *Liliensternus* sp.

Material: Proximalende eines linken Metatarsale II (UEN o. Nr., Verlust; Taf. 1, Fig. 9).

Bisherige Beschreibungen: Bereits H. v. MEYER (1855: 154, Taf. 69, Fig. 8-10) vermutet in dem Knochenbruchstück ein Metapodium (von *Plateosaurus*). Wegen der „geräumigen Höhle im Inneren“ des Knochens schließt er die Herkunft von einer Rippe aus. Die „einfache, schwach vertiefte Gelenkfläche auf dem überlieferten Ende würde eher für einen Mittelhand- oder Mittelfussknochen als für ein Finger- oder Zehenglied sprechen“. Die Maße der Gelenkfläche gibt MEYER mit 33 mm Breite und 19 mm Dicke an. Laut MEYER ist die Markhöhle vollständig mit Kalkspat gefüllt. In der Tafelerläuterung führt MEYER (1855: 167) das Stück als „? Mittelfussknochen“ auf. Bei HUENE (1907-08: 68) wird der Knochen nicht mehr aufgeführt; wahrscheinlich war der Knochen schon damals nicht mehr in der Sammlung vorhanden und ist seither verschollen.

In der Wiederbeschreibung des Heroldsberger Materials durch GALTON (2000: 246) liest man erstaunt: „HUENE (1907-08: 68) listed a fragment of a pubis as part of the holotype but it was not described. This was presumably the bone described by MEYER ... as a middle hand bone (identification in caption to plate), or as a middle foot bone (in text), because neither of this elements was listed by HUENE (1907-08: 68). This bone (not seen) is not the distal end of the pubis (or ischium) of a prosauropod so it is probably the proximal end of a metapodial.“ – Zunächst einmal sind die Angaben über die Bestimmung durch MEYER falsch (siehe oben). Sodann listet HUENE tatsächlich „Pubisfragmente“ auf (Plural, es ist nichts gesagt über ein distales Ende), doch kann man in Anbetracht von HUENE's umfangreichen Kenntnissen von Prosauropodenknochen (HUENE 1902, 1906, 1907-08) mit Sicherheit davon ausgehen, dass HUENE Pubisfragmente von Metapodien unterscheiden konnte. Die „Pubisfragmente“ (nirgends sonst erwähnt) gehören wahrscheinlich zu dem nie beschriebenen Anteil der von BLANCKENHORN (1898) erwähnten insgesamt etwa 45 Knochenteile, welche ENGELHART 1834 geborgen hatte.

Weiterhin führt GALTON aus (2000: 246): „The concave proximal end does not match any metapodial of the referred skeletons of *Plateosaurus* from Trossingen, in which the proximal surface is convex as in other prosauropods. Consequently, this bone is removed from the syntypes of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837. It is probably the proximal end of the left metatarsal IV of a theropod dinosaur such as the ceratosaurian *Liliensternus liliensterni* ..., in which the proximal end is concave (see HUENE 1934: Pl. 15, Fig. 18 as *Halticosaurus liliensterni*).“

Bisherige Kenntnis der Ceratosauria: Als zunächst einziger Vertreter einer neuen Gruppe von Theropoden, den Ceratosauria mit Familie Ceratosauridae, wurde *Ceratosaurus nasicornis* von MARSH (1884a, b, c) aus dem Oberjura von Utah beschrieben. Eine detaillierte Beschreibung des Holotypus gibt GILMORE (1920). Spätere Bearbeiter subsummierten die Ceratosauria wieder bei den Theropoden unter den Carnosauria (HUENE u. a.) oder sogar als Megalosauridae (LYDEKKER 1888 u. a.). Ein Wiederaufleben erfuhr die Gruppenbezeichnung mit den Arbeiten von GAUTHIER (1986), ROWE (1989) und ROWE & GAUTHIER (1990), die zu den Ceratosauria noch 6 weitere Gattungen stellten, die früher bei den Coelurosauriern und Carnosauriern untergebracht worden waren: *Sarcosaurus*,

Segisaurus, *Dilophosaurus*, *Liliensternus*, *Coelophysus* und *Syntarsus*. Alle genannten Gattungen sind obertriassisch oder unterjurassisch. In den letzten 10 Jahren kamen noch weitere, schon bekannte oder neue Arten und Gattungen zu den Ceratosauria dazu: *Procompsognathus*, *Halticosaurus*, *Gojirasaurus* und *Elaphrosaurus* (CARPENTER 1997, SERENO 1999), doch sind einige der Gattungen noch so spärlich belegt, dass diese Zuordnung nur vorläufigen Charakter haben kann. Außerdem wurden die Ceratosauria auch um Vertreter aus der Kreidezeit erweitert, nämlich die Abelisauridae mit Hauptverbreitung in Gondwana. Diese werden zusammen mit *Ceratosaurus* und *Elaphrosaurus* in die Untergruppe der Neoceratosauria oder Ceratosauroida zusammengefasst, während die frühe-mesozoischen Vertreter als Coelophysoidea bezeichnet werden (SERENO 1999, PADIAN et al. 1999). Allerdings ist auch eine alternative Hypothese (BRITT et al. 2000) in Diskussion, der zufolge die Neoceratosauria möglicherweise näher mit den Tetanurae verwandt sind als mit den Coelophysoidea, welche möglicherweise eine paraphyletische Gruppierung an der Basis der Theropoda darstellen. In der Obertrias und dem Unterjura des Südwestens der USA wird mit *Dilophosaurus wetherilli*, *Coelophysus bauri*, *Syntarsus kayentakatae*, *Eucoelophysus baldwini*, *Gojirasaurus quayi* und einer noch unbeschriebenen Art (TYKOSKI 1997) eine erstaunlich hohe Diversität erreicht, die dort auffälligerweise mit der gänzlichen Abwesenheit der Prosauropoden in der Obertrias zusammenfällt. Bisher schien die Verbreitung der frühen Ceratosauria auf Laurasia beschränkt zu sein, doch wurden auch in China (*Dilophosaurus sinensis*) und in Argentinien (ein möglicher Coelophysoide, noch unbeschrieben, ARCUCCI & CORIA 1997) Funde gemacht.

Beschreibung von Vergleichsmaterial und dem Heroldsberger Metatarsale II (UEN, verschollen): Für den Vergleich beschränke ich mich auf die triassisch-jurassischen Ceratosauria. Bei *Syntarsus rhodesiensis* RAATH, *S. kayentakatae* ROWE (COLBERT 1989: Abb. 85, ROWE 1989: Abb. 7, COLBERT 1990, RAATH 1990) und wenigstens einem Exemplar von *Coelophysus bauri* (COPE) (COLBERT 1989: 108-109, Abb. 85, 87) sind die Tarsalia untereinander verschmolzen und bilden mit den Metatarsalia einen Tarsometatarsus. Bei den übrigen Exemplaren von *Coelophysus* sind die Metatarsalia voneinander und von den Tarsalia getrennt; leider ist die genaue Gestalt der einzelnen Metatarsalia nicht in proximaler Ansicht beschrieben oder abgebildet worden. Ein Abguss (BSP) des Exemplares AMNH 7224 von *C. bauri* zeigt in proximaler Ansicht unregelmäßig rundliche Enden der Metatarsalia.

Die Proximalenden der Metatarsalia von *Segisaurus balli* CAMP (CAMP, 1936: Taf. 3) sind leider nicht erhalten. Gleiches gilt für *Eucoelophysus baldwini* SULLIVAN & LUCAS (1999: Abb. 8), von dem nur das proximale Ende des Metatarsale III erhalten ist. Von *Sarcosaurus woodi* ANDREWS, 1921 und *Gojirasaurus quayi* CARPENTER, 1997 sind keine Metatarsalia bekannt.

Die Metatarsalia von *Procompsognathus triassicus* FRAAS, 1913a aus einem Zwischenmergel des Stubensandsteins sind etwas zerquetscht, nur vom Metatarsale III ist das Proximalende bekannt (OSTROM 1981: Abb. 1, Taf. 1 u. 3). OSTROM argumentiert, dass die Metatarsalia aufgrund der fehlenden Dislozierung dieser Knochen im Vergleich zu den übrigen

Fußknochen wahrscheinlich verwachsen waren. SERENO & WILD (1992: Abb. 2) identifizieren in ihrer Abbildung das „proximale Ende“ als ein distales Tarsale 3 verwachsen mit dem Metatarsale 3. Damit ist große Übereinstimmung mit *Coelophysis* gegeben.

Die Variabilität in der Fusion oder Nichtfusion der Tarsalia an den Metatarsus kann auf die noch nicht fortgeschrittene ontogenetische Entwicklung oder Geschlechtsdimorphismus zurückzuführen sein (COLBERT 1990, RAATH 1990). Es ist auffällig, dass die kleinen Coelophysoidea alle - soweit bekannt - eine Tendenz zur Ausbildung eines Tarsometatarsus zeigen.

Von *Halticosaurus longotarsus* HUENE (HUENE 1907-08: Taf. 97, Fig. 9a-c), ebenfalls aus einem Zwischenmergel des Stubensandsteins, ist nur ein sehr schlankes, vollständiges Metatarsale bekannt, das im Vergleich zu den besser bekannten Metatarsalia der unten geschilderten Formen wahrscheinlich ein linkes Metatarsale II darstellt (wie bereits von HUENE vermutet). Dieses Metatarsale von *Halticosaurus* erreicht mit einem längsten proximalen Durchmesser von 16 mm nur die halbe Größe des Heroldsberger Metatarsale mit 34 mm und ist deutlich schlanker.

Von den verbleibenden großen drei Ceratosauria-Gattungen *Ceratosaurus*, *Liliensternus* und *Dilophosaurus* sind die Proximalenden der Metatarsalia sehr gut bekannt, charakteri-

stisch und recht übereinstimmend geformt. Beschreibungen und Abbildungen liegen von *Ceratosaurus nasicornis* MARSH (MARSH 1884b: Abb. 1, GILMORE 1920: Taf. 24-25), *Liliensternus liliensterni* (HUENE) (HUENE 1934: Taf. 15, Fig. 18) und *Dilophosaurus wetherilli* (WELLES) (WELLES 1984: Abb. 36) vor.

Eine Beschreibung des Metatarsale II von Heroldsberg (UEN, verschollen) kann sich leider nur auf die aus den MEYER'schen Abbildungen (MEYER 1855: Taf. 68, Fig. 8-10; diese Arbeit: Taf. 1, Fig. 9) ersichtlichen Merkmale und die bereits zitierte Beschreibung des Stückes durch MEYER (1855) stützen. Es ist aus der Abbildung der Metatarsalia von verschiedenen Theropoden unmittelbar ersichtlich (Abb. 7), dass das Heroldsberger Metatarsale (UEN o. Nr., Taf. 1, Fig. 9a) nur ein linkes Metatarsale II sein kann, nicht aber ein Metatarsale IV, wie GALTON (2000) annahm. Bei allen drei Ceratosauria-Gattungen und dem Heroldsberger Ceratosaurier zeigt das Metatarsale II proximal den Umriss eines Trapezes mit einer langen medialen Seite, einer etwa halb so langen zur ersteren parallelen Seite, und je einer kurzen volaren und palmaren Seite, die jeweils mit der medialen Seite einen spitzen Winkel einschließt. Die palmare Seite ist beim Metatarsale II dabei etwa gleich lang oder kürzer als die mediale Seite und wesentlich kürzer als die laterale Seite, während beim Metatarsale IV die palmare Seite etwa gleich lang oder länger als die laterale Seite und gleich lang oder wenig kürzer als die mediale Seite ist.

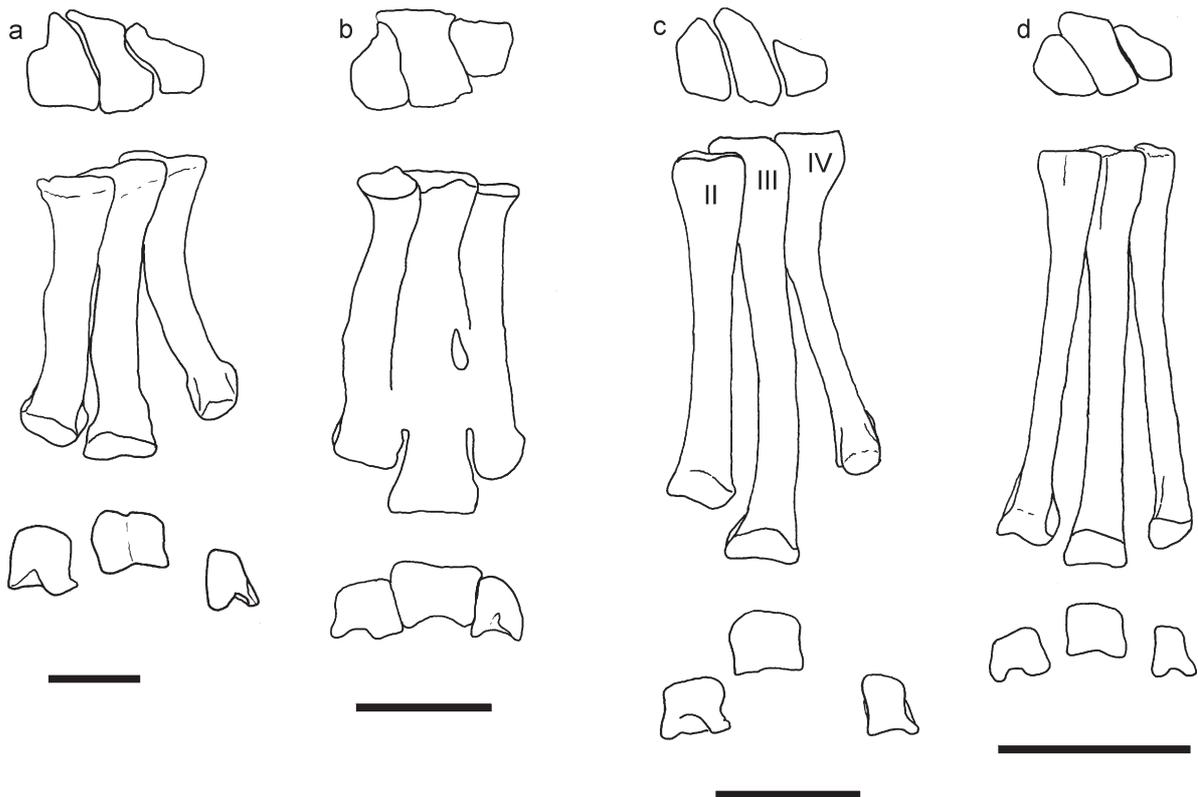


Abb. 7: Linke Metatarsalia II-IV von Theropoden in proximaler, cranialer und distaler Ansicht. a: *Allosaurus fragilis* MARSH (nach MADSEN 1976: Abb. 25A, Taf. 53, 54 kombiniert) zum Vergleich. b: *Ceratosaurus nasicornis* MARSH (nach GILMORE 1920: Taf. 24, 25). c: *Dilophosaurus wetherilli* (WELLES) (nach WELLES 1984: Abb. 36). d: *Liliensternus liliensterni* (HUENE) (nach HUENE 1934: Taf. 15, Fig. 18). Maßstab: 5 cm.

Fig. 7: Left metatarsalia II-IV of theropods in proximal, cranial, and distal view. a: *Allosaurus fragilis* MARSH (after MADSEN 1976: fig. 25A, pl. 53, 54 combined) for comparison. b: *Ceratosaurus nasicornis* MARSH (after GILMORE 1920: pl. 24, 25). c: *Dilophosaurus wetherilli* (WELLES) (after WELLES 1984: fig. 36). d: *Liliensternus liliensterni* (HUENE) (after HUENE 1934: pl. 15, fig. 18). Scale: 5 cm.

Es sei bemerkt, dass in den Abbildungen von HUENE (1934: Taf. 15, Fig. 18b, c) die proximale bzw. distale Ansicht anders dargestellt ist als bei GILMORE und WELLES: HUENE verwendete den Metatarsus sozusagen als Stempel, um zu seiner dann spiegelverkehrten Umrisszeichnung zu gelangen, GILMORE und WELLES zeichnen die proximale bzw. distale Ansicht direkt. Zu WELLES (1984) sei angemerkt, dass in seiner Figur 36 C die Beschriftungen der Distalenden der Metatarsalia II und IV vertauscht sind. Für die Vergleichsabbildungen (Abb. 7) wurde dies berücksichtigt und die ursprünglichen Abbildungen entsprechend modifiziert.

Im Einzelnen ist im Vergleich zum Heroldsberger Metatarsale II der entsprechende Knochen bei *Ceratosaurus* doppelt so groß, medial leicht konkav und lateral gleichermaßen kon-

vex; bei *Dilophosaurus* ebenfalls fast doppelt so groß aber lateromedial deutlich schmaler; schließlich bei *Liliensternus* von gleicher Größe und Form, wenn auch nicht völlig identisch. Das Heroldsberger Material (UEN, verschollen) kann als cf. *Liliensternus* sp. zugeordnet werden. *Liliensternus liliensterni* (HUENE, 1934) ist bislang der einzige bekannte Theropode aus dem Knollenmergel und war mit Skelettresten in Deutschland bisher nur aus Thüringen bekannt. In Frankreich und der Schweiz wurden auch *Liliensternus*-artige Zähne gefunden (SANDER 1992, GODEFROIT & CUNY 1997), in Frankreich auch eine verwandte Art *Liliensternus airelensis*. Weiteres Material liegt aus der *Plateosaurus*-Fundstelle von Ellingen (Bayern) vor, das in dieser Arbeit nicht weiter behandelt werden soll.

3. DAS SACRUM – EIN WICHTIGER MERKMALSTRÄGER FÜR DIE PHYLOGENIE

3.1 EINLEITUNG

Das Kreuzbein (Sacrum) von *Plateosaurus* und anderen Dinosauriern fand und findet ganz außerordentliches Interesse. Als Erster hatte HERMANN VON MEYER schon 1839 in einer kurzen Notiz auf das Sacrum von *Plateosaurus* aufmerksam gemacht, weil es aus drei Wirbeln besteht, eine Tatsache die 1839 für ein Reptil (üblicherweise 2 Kreuzbeinwirbel) „unerhört“ war. Es war wahrscheinlich diese Notiz, die RICHARD OWEN auf die Bedeutung der Zahl der Sacralwirbel hinwies, denn in einer nur wenig später auf der Tagung der British Association for the Advancement of Science im Jahr 1841 vorgestellten Arbeit legt OWEN besonderen Wert auf die Sacralwirbel. Seine Diagnose für eine besondere Gruppe von Echsen, nämlich die Dinosauria (OWEN 1842), verlangt wenigstens 5 Sacralia für deren Mitglieder.

Problem der Homologisierung

In späteren Jahren, als man auch triassische Formen in die Dinosauria einschloss, kristallisierte sich als stabilstes charakterisierendes Merkmal der Dinosaurier die Dreizahl der Sacralia heraus. In jüngster Zeit wurde dies jedoch bezweifelt. Genauer gesagt, die Homologisierung der einzelnen Sacralia bei verschiedenen Dinosauriern wird bezweifelt (SERENO & NOVAS 1992, GALTON 1999, 2000b, 2001a, b, GALTON & UPCHURCH 2000). Gegenüber dem primitiven Sacrum aus 2 Wirbeln bei den ursprünglichen und den meisten späteren Reptilien muss es bei den basalen Dinosauriern zu einer Sacralisierung eines weiteren Wirbels gekommen sein. Dieser zusätzliche Sacralwirbel könnte nun aus einem Dorsale oder aber aus einem Caudale hervorgegangen sein.

Um Verwirrungen in der Nomenklatur der Sacralwirbel zu vermeiden, wurde die traditionelle fortlaufende Numerierung der Sacralia (1, 2, 3) aufgegeben, nur die ursprünglichen Sacralia

1 und 2 behalten ihre Bezeichnung. Die hinzugekommenen Sacralwirbel werden - wenn sie aus Schwanzwirbeln hervorgingen - als Caudosacralia bezeichnet und von vorn nach hinten fortlaufend nummeriert. Im anderen Fall werden sie als Dorsosacralia bezeichnet und von hinten nach vorne fortlaufend nummeriert - in der Reihenfolge der Sacralisation. Diese Sacralwirbel-Nomenklatur ist eindeutig (z. B. DS2, DS1, S1, S2, CS1, CS2) (WELLES 1984). Eine entsprechende Nomenklatur bietet sich für die zugehörigen Sacralrippen an: SR1, SR2, CSR1 etc.

Die Homologisierung des Sacrums bei Prosauropoden wurde traditionell als S1, S2 und CS1 angenommen (HUENE 1907-08, 1932 u. a.). Doch neuerdings wollen SERENO & NOVAS (1992: 1139, Abb. 4) eine Wirbelformel DS1, S1, S2 bei *Plateosaurus* festgestellt haben, und sie verwerfen das Merkmal „drei Sacralia“ als Synapomorphie der Dinosaurier. Vielmehr soll zu den ursprünglichen zwei Sacralia jeweils bei den Ornithischia und Saurischia voneinander unabhängig wenigstens ein Dorsosacrale hinzugekommen sein.

GALTON hat in mehreren Arbeiten ab 1998 die Position der Sacralrippen am jeweiligen Corpus vertebrae zur Unterscheidung der Typusart *Plateosaurus engelhardti* von anderen Plateosauriern herangezogen, die er alle zu einer einzigen Art *Plateosaurus longiceps* oder *P. erlenbergiensis* rechnet (zur Frage der Artenvalidität und Priorität siehe weiter unten). Während bei *P. engelhardti* die SR2 an den hinteren 75% der Länge des S2 ansetzen soll, sollen es bei der anderen Art genau umgekehrt die vorderen 75% der Länge sein, die die Ansatzstelle bilden. Bei den vollständig erhaltenen Sacra der artikulierten Trossinger und Halberstädter Skelette ist dieser Merkmalszustand eindeutig feststellbar; doch bei dem Lectotyp-Sacrum (UEN 552) von *P. engelhardti* ist dies eine Frage der anteroposterioren Orientierung des Sacrums. Diese ist zunächst einmal ungewiss, da das Sacrum sehr unvollständig -

ohne Neuralbögen und den größten Teil der Sacralrippen - erhalten ist und zudem isoliert vorliegt. Das Sacrum UEN 552 besteht eigentlich nur aus einem relativ vollständigen Corpus vertebrae und zwei damit an jedem Ende verwachsenen weiteren Corpora, von denen jedoch nur ein kleines Stück vom Rand des Corpus einerseits und ein fragmentäres Corpus mit einem Teil einer Sacralrippe andererseits vorhanden sind. Nach der von HUENE (1907-08) vorgenommenen Orientierung ist das Sacrum UEN 552 in der Position der Sacralrippen-Ansätze mit der Konfiguration bei den vollständigen Sacra aus Trossingen, Halberstadt u. a. konform. GALTON (2000a) argumentiert jedoch für eine gegenläufige Orientierung des Stückes.

Als weiteres Problem in diesem Zusammenhang wurde bei zwei anderen Prosauropoden, *Melanorosaurus* und *Massospondylus*, ein (?)ontogenetischer Trend gefunden, sogar vier Sacralwirbel auszubilden. Nach den bisherigen Feststellungen (MCINTOSH 1990, WILSON & SERENO 1998, UPCHURCH 1998, SALGADO et al. 1997) haben auch die basalen Sauropoden alle ein vierwirbeliges Sacrum. Es ist also nicht von vornherein auszuschließen, dass das dreiwirbelige Lectotyp-Sacrum von *P. engelhardti* nicht Teil eines vierwirbeligen Sacrums war.

Es bestehen also für das Sacrum UEN 552 des Typusexemplars von *Plateosaurus engelhardti* folgende Möglichkeiten der topologischen Interpretation (in Klammern der kleine Corpusrest, unterstrichen das fragmentäre Corpus mit Sacralrippe):

1. (S1) S2 CS1 (gemäß HUENE 1907-08 u. a.) oder S1 S2 (CS1) (GALTON 1999)
2. (DS1) S1 S2 oder DS1 S1 (S2) (gemäß NOVAS 1993, SERENO & NOVAS 1992)
3. (S2) CS1 CS2 oder S2 CS1 (CS2) (im Falle eines vierwirbeligen Sacrums)

Lösungsansatz

Für die Lösung der genannten Probleme ist die Identifizierung der ursprünglichen reptilischen Sacralwirbel nötig, und es ist zu untersuchen, ob der einzelne Sacralwirbel beziehungsweise sein Corpus vertebrae allein nicht bereits seine topologische Position und Orientierung verrät. Hierzu wurden Vergleichsuntersuchungen an fossilen Skeletten von verschiedenen Archosauriern (darunter basale Archosauromorphen, Krokodile, Dinosaurier und Vögel) durchgeführt.

In den folgenden Kapiteln wird zuerst eine genaue osteologische Charakteristik des Sacrums von *Plateosaurus* nach vollständigen Funden entwickelt und ihre Variabilität dargestellt, anschließend wird die Homologisierung der Sacralia anhand von eindeutigen Merkmalen und Merkmalskombinationen ausgehend vom primitiven zweiwirbeligen Sacrum der Reptilien nachgereicht (dadurch wird vermieden, die osteologischen Begriffe zweimal ausführlich erläutern zu müssen). Im dritten Schritt wird das Lectotyp-Sacrum UEN 552 von *Plateosaurus engelhardti* beschrieben, dann ein Vergleich mit den Sacra anderer Prosauropoden vollzogen, abschließend wird das Sacrum der Sauropoden homologisiert sowie die diesbezügliche Phylogenie diskutiert.

3.2 BESCHREIBUNG DES SACRUMS VON *PLATEOSAURUS*

Die Beschreibung und die Kriterien zur Unterscheidung der Sacralwirbel von *Plateosaurus* wurden nach den vollständigen Sacra der Trossinger und Halberstädter Exemplare (SMNS, GPIT, MB) erarbeitet. Geringfügige Variationen sind in der Beschreibung vermerkt, bedeutende Variationen werden nachfolgend ausführlicher diskutiert. Im Vorgriff auf die im nächsten Kapitel zu begründende Homologisierung werden hier schon die Bezeichnungen S1, S2 und CS1 für das dreiwirbelige Sacrum verwendet.

3.2.1 Allgemeine Beschreibung und Unterscheidungskriterien (dazu Abb. 8, Taf. 3, 5, 6, Fig. 1-3)

Os sacrale primum (S1)

Die Facies articularis cranialis des S1 ist stets größer als die Facies articularis caudalis. Die Facies ventralis des Corpus vertebrae ist cranial und caudal gerundet, in der Mitte ein wenig flacher. Die Sacralrippe SR1 setzt tief lateroventral an, etwas höher als die SR2 und deutlich tiefer als die CSR1. Die SR1 setzt in den vorderen 75% der Länge des S1-Corpus an. Der Hinterrand der SR1 geht kontinuierlich in die Concavitas lateralis des S1 über und beschreibt einen weitläufigen, charakteristischen kreisförmigen Bogen, der einen Halbkreis ausmacht [und deshalb hier Margo semicirculosa benannt wird]. Die meist undeutlichen Suturen zwischen Sacralrippen und dem Corpus verlaufen nach hinten aufeinander zu oder sind parallel zueinander. Im Bereich dieser Suturen biegt die Facies ventralis der SR1 stark nach dorsal um und anschließend wieder nach lateral. Der Processus transversus ist gerade nach lateral oder nach leicht cranio-lateral gerichtet, nach ventral überdacht er die SR1 und verschmilzt nahtlos mit ihr. Die SR1 folgt zunächst dem Verlauf des Processus transversus, expandiert dann jedoch einerseits craniodorsal deutlich über den Vorder- rand des Corpus hinaus und andererseits caudoventral, um sich mit der SR2 zu vereinigen. Zwischen SR1 und SR2, sowie der Concavitas lateralis des S1 wird so eine Aussparung gebildet, eine Fenestra intersacrocostalis (neuer Begriff). Die Facies articularis ilii der SR1 ist cranioventral gewinkelt: Der ventrocraniale Rand steigt zunächst gerade nach ventral und etwas nach caudal ab, biegt etwa auf Höhe der Facies articularis cranialis des Corpus stark nach caudal um und strebt nur noch flach absteigend der Facies articularis ilii der SR2 zu. Der dorso-caudale Rand bildet in rechts-lateraler Ansicht etwa eine schräge S-Form oder Sinus-Welle oder verläuft ± gerade. Der caudale Teil der Facies articularis ilii ist schmaler als der craniale Teil.

Os sacrale secundum (S2)

Die Facies articularis cranialis des S2 ist kleiner als die Facies articularis caudalis. Die Facies ventralis des Corpus ist durch einen niedrigen rundlichen Rücken (Crista ventralis) cranio-caudal symmetrisch geteilt. Der craniale Randwulst des Corpus ist ventral flacher als der caudale Randwulst. Die SR2 setzt sehr tief lateroventral an, nur knapp über der Unterkante der Facies ventralis in der Mitte des Corpus, tiefer noch als die

SR1 und wesentlich tiefer als die CSR1. Die SR2 setzt in den vorderen 75% der Länge des S2-Corpus an. Die SR2 ist in ihrer transversalen Erstreckung etwas medial der Hälfte der Erstreckung stark eingeschnürt. Medial von dieser Einschnürung verläuft der Hinterrand der SR2, oder Margo caudalis costae, gerade auf das Corpus zu und trifft deutlich vor dessen caudalem Randwulst auf die lateral vorgewölbte ventrolaterale Fläche des Corpus, wobei dieser Hinterrand einen Winkel von 20° bis zu 50° mit der Medianlinie des Corpus einschließt. Das S2 ist breiter als das S1. Die meist sehr gut erkennbaren Suturen zwischen den Sacralrippen und dem Corpus verlaufen nach caudal divergierend. Am Hinterende tritt die Sutura häufig etwas aus dem von der SR2 und dem S2 gebildeten laterocaudalen Rand hervor. Zwischen der Sutura und der niedrigen Crista ventralis sowie nach vorne durch den cranialen Randwulst begrenzt, befindet sich - und zwar nur in der cranialen Hälfte des Corpus - eine charakteristische seichte Eintiefung, die hier als Fovea paramediana benannt wird. Die Fovea findet man nur beim S2. Der Processus transversus ist deutlich nach caudolateral gerichtet und mit der SR2 nahtlos verschmolzen. Am lateralen Rand trifft er mit der nach caudal aufsteigenden Facies articularis ilii der SR2 zusammen. Die SR2 ist weniger nach lateral ausgedehnt als die SR1 oder die CSR1, cranial endet sie dichter am Corpus als caudal. Auf der Ventralfläche der SR2 findet sich ein vom cranialen Rand nahe am Corpus entspringendes und nach schräg laterocaudal

verlaufendes vorspringendes Lineament, das hier Crista diagonalis genannt wird (neuer Begriff). Davor (cranial) befindet sich der Teil der SR2, der sich craniolateral der SR1 entgegengdehnt, dahinter der Teil der SR2, der der Ausrichtung des Processus transversus folgt. Die Facies articularis ossis ilii der SR2 hat eine unregelmäßig ovale oder nierenartige Form und ist von der Facies articularis ossis ilii des Processus transversus durch eine kleine Nische getrennt ist.

Os caudosacrale primum (CS1)

Die beiden Facies articulares des Corpus sind oft etwa gleich groß, die Facies articularis cranialis kann aber auch größer oder kleiner als die Facies articularis caudalis sein. Die ventrale Fläche des Corpus ist durch eine Crista ventralis symmetrisch geteilt. Diese Crista kann niedrig bis deutlich vorspringend sein. Der Processus transversus und die CSR1 sind lateral gerichtet. Die CSR1 entspringt aus der Concavitas lateralis in den mittleren Zweidritteln der Länge des Corpus. Die Randwülste des Corpus werden von der CSR1 nur manchmal (adult) erreicht, in diesen Fällen werden aber beide Randwülste zugleich erreicht. Die Margo caudalis der CSR1 verläuft gerade auf das Corpus zu und biegt nicht oder kaum in die Fläche der Concavitas lateralis um. Das Corpus wölbt sich nicht zur CSR1 vor. Die CSR1 setzt oberhalb $\frac{2}{3}$ der Höhe des Corpus an, eine Sutura ist nicht erkennbar. Die CSR1 ist im Querschnitt

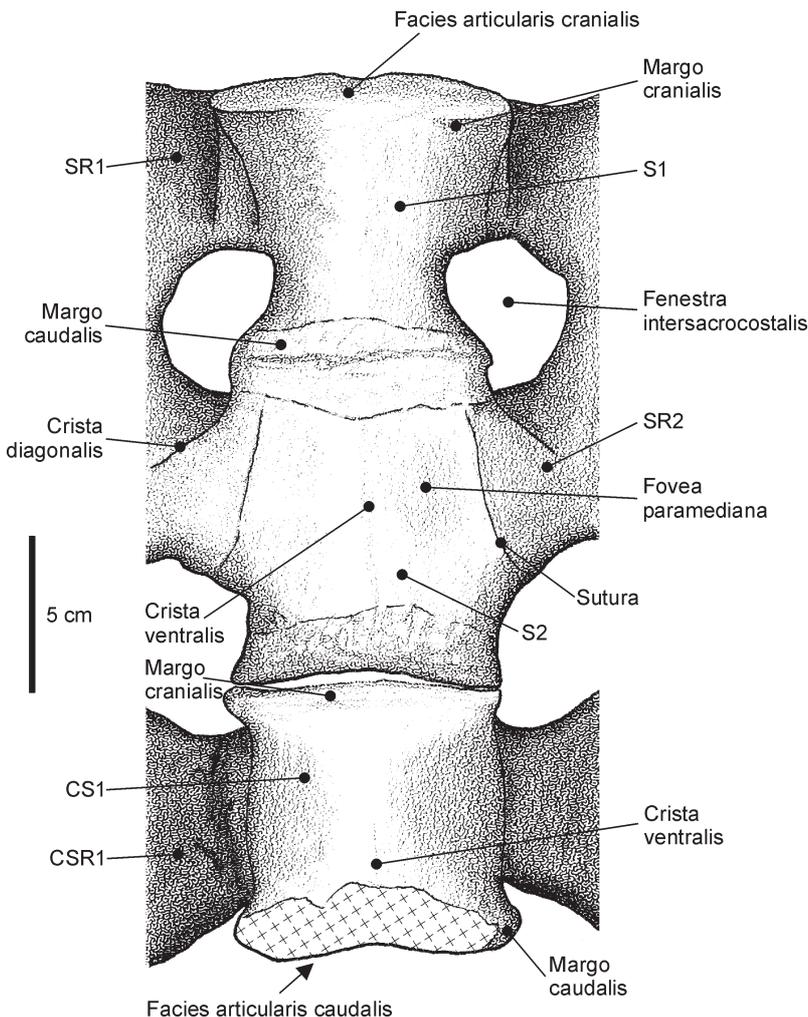


Abb. 8: Sacrum von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 in ventraler Ansicht (MB ohne Nr.). Zeichnung nach dem Original und Taf. 3, Fig. 9c ohne Processus transversus. – S1 = erstes Sacrale, SR1 = erste Sacralrippe, S2 = zweites Sacrale, SR2 = zweite Sacralrippe, CS1 = erstes Caudosacrale, CSR1 = erste Caudosacralrippe. Maßstab: 5 cm.

Fig. 8: Sacrum of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 in ventral view (MB No.?). Drawn after original and pl. 3, fig. 9c without processus transversus. – S1 = first sacral vertebra, SR1 = first sacral rib, S2 = second sacral vertebra, SR2 = second sacral rib, CS1 = first caudosacral vertebra, CSR1 = first caudosacral rib. Scale: 5 cm.

zunächst oval und verbreitert sich nach lateral zu einer subhorizontalen Platte. Die Facies articularis ilii steigt nach caudal etwas an, wo sie dem Verlauf des Processus postacetabularis des Iliums folgt (Taf. 3, Fig. 9d). Die craniocaudale Ausdehnung der CSR1 übertrifft die Länge des Corpus. CSR1 und SR2 können sich distal berühren, verschmelzen jedoch nicht.

3.2.2 Variationen im Sacrum von *Plateosaurus*

Position der Sacralia relativ zum Ilium

Die craniocaudale Positionierung der Sacralia relativ zum Ilium ist variabel. Üblicherweise befindet sich der craniale Rand des Processus articularis ossis ischii des Iliums genau an der Suture des S1 und des S2 (Taf. 3, Fig. 6, 9). Die Suture kann aber bis auf Höhe des Acetabulums (Taf. 3, Fig. 3) vorrücken oder

aber sogar hinter dem Processus articularis ossis ischii liegen (Taf. 3, Fig. 4). Im letzteren Fall hat diese Position Folgen für die Positionierung und Verwachsung der SR2 mit dem S2. Die SR2 ist nämlich so weit vorne (vorderes Drittel) am Corpus des S2 angewachsen, dass sie sogar noch auf die Suture und das Corpus des S1 übergreift.

Verwachsung der Sacralia untereinander

Normalerweise sind S1 und S2 fest miteinander verwachsen mittels einer unauffälligen Suture, die durch einen Saum rauher Oberfläche und durch die Vorwölbung kenntlich ist. S2 und CS1 sind normalerweise nicht miteinander verwachsen und bilden erkennbare Artikulationsflächen aus. Ausnahmsweise jedoch können entweder alle Sacralia voneinander getrennt bleiben (Taf. 6, Fig. 1-3) oder alle Sacralia miteinander verschmelzen (Taf. 3, Fig. 7). Letzterer Fall betrifft auch den Lectotypus von *Plateosaurus engelhardti* (Taf. 5).

Tafel 3

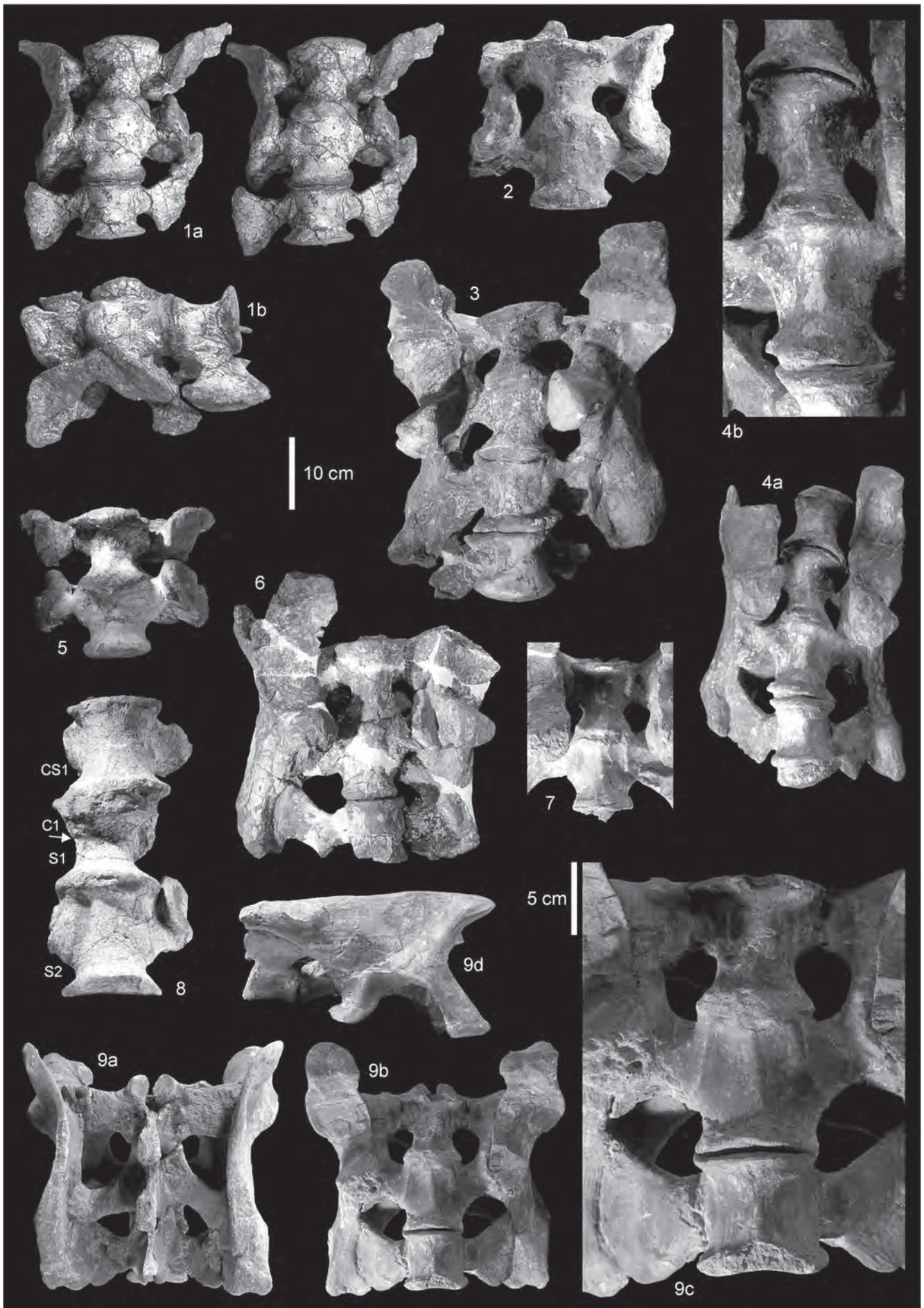
Sacra von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837.

- Fig. 1: Sacralia S1, S2 und CS1 von GPIT Skelett I („*Plateosaurus quenstedti*“ von HUENE 1932). Ansicht in 1a: ventral (Stereopaar), 1b: rechts (caudo)lateral. Hangendmergel des 4. Stubensandsteins von Trossingen.
- Fig. 2: Sacralia S1 und S2 von MB Skelett XXXXII in ventraler Ansicht. Knollenmergel von Halberstadt.
- Fig. 3: Iliä, Sacralia S1, S2, CS1 und Caudale 1 von GPIT Skelett IV („*Plateosaurus plieningeri*“ von HUENE 1932) in ventraler Ansicht. Hangendmergel des 4. Stubensandsteins von Trossingen.
- Fig. 4: Iliä, Dorsale 15 und Sacralia S1, S2 und CS1 von SMNS 13200 (Holotypus von *Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913) in ventraler Ansicht. 4a: Gesamtansicht. 4b: Detailansicht aus anderem Winkel. Hangendmergel des 4. Stubensandsteins von Trossingen.
- Fig. 5: Sacralia S1 und S2 von SMNS Fund 65 (kleines Individuum) in ventraler Ansicht. Hangendmergel des 4. Stubensandsteins von Trossingen.
- Fig. 6: Iliä und Sacralia S1, S2 und CS1 von SMNS Fund 65 (großes Individuum) in ventraler Ansicht. Hangendmergel des 4. Stubensandsteins von Trossingen.
- Fig. 7: Bild-Ausschnitt mit Iliä und Sacralia S1 und S2 von MB Skelett XXXXV in ventraler Ansicht. Knollenmergel von Halberstadt.
- Fig. 8: Sacralia S1, S2 und CS1, sowie Caudale C1 von SMNS 80664 (Holotypus von *Gresslyosaurus plieningeri* HUENE, 1908) in derzeitiger Montage mit Identifizierung. Knollenmergel von Stuttgart-Degerloch.
- Fig. 9: Iliä und Sacralia S1, S2 und CS1 von MB o. Nr. Ansicht in 9a: dorsal, 9b: ventral, 9c: Detailansicht ventral, 9d: rechts lateral. Knollenmergel von Halberstadt.
- Maßstab Fig. 1-3, 4a, 5-8, 9a-b, 9d: 10 cm. Maßstab Fig. 4b, 9c: 5 cm.

Plate 3

Sacra of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837.

- Fig. 1: Sacralia S1, S2, and CS1 of GPIT skeleton I („*Plateosaurus quenstedti*“ of HUENE 1932). View in 1a: ventral (stereopair), 1b: right (caudo)lateral. Hangendmergel of the 4th Stubensandstein from Trossingen.
- Fig. 2: Sacralia S1 and S2 of MB skeleton XXXXII in ventral view. Knollenmergel from Halberstadt.
- Fig. 3: Iliä, Sacralia S1, S2, CS1, and Caudale 1 of GPIT skeleton IV („*Plateosaurus plieningeri*“ of HUENE 1932) in ventral view. Hangendmergel of the 4th Stubensandstein from Trossingen.
- Fig. 4: Iliä, Dorsale 15 and Sacralia S1, S2, and CS1 of SMNS 13200 (holotype of *Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913) in ventral view. 4a: whole view. 4b: detail. Hangendmergel of the 4th Stubensandstein from Trossingen.
- Fig. 5: Sacralia S1 and S2 of SMNS Fund 65 (small individual) in ventral view. Hangendmergel of the 4th Stubensandstein from Trossingen.
- Fig. 6: Iliä and Sacralia S1, S2, and CS1 of SMNS Fund 65 (large individual) in ventral view. Hangendmergel of the 4th Stubensandstein from Trossingen.
- Fig. 7: Detail view of Iliä and Sacralia S1 and S2 of MB skeleton XXXXV in ventral view. Knollenmergel from Halberstadt.
- Fig. 8: Sacralia S1, S2, and CS1, and caudal C1 of SMNS 80664 (holotype of *Gresslyosaurus plieningeri* HUENE, 1908) in present state with identifications. Knollenmergel from Stuttgart-Degerloch.
- Fig. 9: Iliä and Sacralia S1, S2, and CS1 of MB unnumbered. View in 9a: dorsal, 9b: ventral, 9c: detail of ventral, 9d: right lateral. Knollenmergel from Halberstadt.
- Scale figs. 1-3, 4a, 5-8, 9a-b, 9d: 10 cm. Scale figs. 4b, 9c: 5 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Form und Ansatz der Caudosacralrippe CSR1

Der Ansatz der CSR1 ist sehr variabel. Es finden sich im Paramedianschnitt hohe, schräge und flache ovale, nierenförmige und subquadratische Ansätze. Dies ist offenbar ontogenetisch eine Frage der Position des Ossifikationszentrums der CSR1 relativ zum Processus transversus. Die Verschmelzung der beiden Elemente bestimmt die Form der Ansatzstelle. Distal erweitert sich die CSR1 zu einer flügelartigen Platte, die subhorizontal oder aber in einer Wellenform nach caudodorsal ansteigend ausgebildet sein kann.

Präparative Veränderungen

Gelegentlich wurden Sacralia bei der Präparation um ihre Merkmale gebracht oder bereichert oder falsch montiert. Das Typus-Sacrum von *Plateosaurus plieningeri* HUENE, 1908 (PLIENINGER 1857: Taf. 13, Fig. 1-2, s. a. HUENE 1907-08: 121, Abb. 112, GALTON 2000b: Abb. 6a-b) erlitt im Laufe von 150 Jahren Bruch und Reparaturarbeiten. Nach der letzten Reparatur wurde das CS1 mit einem noch verbliebenen anhängenden C1-Rest (vordere Hälfte) an das S1 (von dem nur noch die hintere Hälfte vorhanden ist) angeklebt und fehlende Teile ergänzt. GALTON (mdl. Mitt. 2000) erkannte die verkehrte Montage und ließ die ergänzten Teile wieder entfernen, so dass nun die Merkmale der Sacralia wieder sichtbar sind (Taf. 3, Fig. 8).

3.3 HOMOLOGISIERUNG DER SACRALIA VON ARCHOSAUIOMORPHEN

Für den Fall, dass das Sacrum mit dem Ilium verwachsen ist oder in Artikulation erhalten, gibt WELLES (1984) folgendes Kriterium zur Identifizierung der Sacralia: Der Processus articularis ossis ischii des Iliums befindet sich lateral zur Sutura (oder den Artikulationsflächen) der Corpora der symplesiomorphen Sacralwirbel S1 und S2.

Um die Homologie der Sacralia festzustellen, wurde untersucht, inwieweit die im vorigen Kapitel dargestellten, an *Plateosaurus* beobachteten Merkmale und Unterscheidungskriterien auch bei den Sacralia von anderen Reptilien anwendbar sind. Das Ergebnis ist die Bestätigung, dass die traditionelle Bestimmung der Sacralia von *Plateosaurus* als S1, S2, CS1 auch die richtige ist, denn nur die ersten beiden Sacralia von *Plateosaurus* stimmen in ihren Merkmalen mit denen von zweiwirbeligen Sacra anderer Archosauromorphen überein. Es sei noch bemerkt, aber nicht weiter ausgeführt, dass diese Merkmale sich teilweise auch bei anderen Reptilgruppen (Pareiasauria: *Bradysaurus*, Placodontia: *Placodus*; BSP) feststellen und zur Unterscheidung der einzelnen Wirbel heranziehen lassen.

Tanystropheus conspicuus MEYER, 1855
(basaler Archosauromorphe) (Taf. 4, Fig. 7)

Das Sacrum von *Tanystropheus* ist zweiwirbelig, S1 und S2 sind nicht verwachsen (WILD 1974: 85ff). Für die Beschreibung und Abbildungen des S1 und anderer S2 siehe WILD (1974).

Ein isoliertes S2 eines *Tanystropheus conspicuus* aus dem Muschelkalk von Bayreuth wurde von HUENE (1902: 45, Abb. 50, Taf. 6, Fig. 6) zuerst als ?Plesiosaurier-Sacralwirbel beschrieben und später von WILD (1974: 87) identifiziert und ausführlich beschrieben. Die Facies ventralis besitzt eine longitudinale Crista ventralis (nicht bei S1), eine Sutura zur SR2 ist nicht erkennbar, der vordere und hintere Randwulst des Corpus wird von der SR2 nicht erreicht. Die tief angesetzte SR2 überragt das Corpus nach cranial, die Facies articularis ossis ilii ist nieren- oder tropfenförmig und steigt nach caudodorsal an. Die Facies articularis cranialis ist schmaler als die Facies articularis caudalis.

Stagonosuchus nyassicus HUENE, 1938
(Archosauria: Rauisuchia) (Taf. 4, Fig. 4)

HUENE (1938: 268f, Taf. 10, Fig. 17) beschreibt das Sacrum (GPIT Ka 325) von *Stagonosuchus* aus der Mitteltrias von Tansania. Die Angaben von HUENE sind hier auf wesentliche Merkmale gefiltert und ergänzt durch eigene Beobachtung. Das Sacrum ist zweiwirbelig, S1 und S2 sind miteinander verschmolzen, S1 länger als S2. Die Sacralrippen setzen auf halber Höhe des Corpus an. **S1:** Die Facies ventralis ist rundlich, das Corpus in der caudalen Hälfte stark eingeeignet und in der cranialen Hälfte nach lateral expandiert, dort liegt eine undeutliche Sutura für die SR1. Die SR1 ragt deutlich über die craniale Kante des S1 hinaus nach vorne und ist hinten mit der SR2 verwachsen. Die SR1 fällt nach caudoventral ab. **S2:** Eine Crista ventralis ist vorhanden, die SR2 setzt tiefer an der Concavitas lateralis des S2 an als die SR1 am S1. Die SR2 setzt in der Mitte des S2 an und erreicht am Ansatz den cranialen Randwulst nicht, sie überragt ihn aber distal nach vorne mit der Facies articularis ilii. Die Sutura zwischen der SR2 und dem S2 ist bogenförmig (\pm parallel zur Fläche der Concavitas lateralis). Die SR2 steigt caudodorsal an und überragt die Corpus-Länge nach caudal deutlich.

Platysuchus multiscrobiculatus (BERCKHEMER, 1929)
(Crocodylia: Teleosauridae) (Abb. 9)

Das Skelett von *Platysuchus multiscrobiculatus* aus dem Lias ϵ von Banz (S Coburg, Bayern; LMC 10268) ist beim Trennen der Gesteinsplatten so zerteilt worden, dass der Bauchpanzer entfernt ist und die Wirbelsäule mit dem zweiwirbeligen Sacrum in ventraler Ansicht freiliegt. S1 und S2 sind nicht verwachsen (ein Merkmal, das bei Anpassung an marine Lebensweise auch adult üblich ist). **S1:** Die Facies articularis cranialis ist deutlich größer als die Facies articularis caudalis. Die Facies ventralis ist rundlich, die SR1 setzt in der cranialen Hälfte des Corpus an, die caudale Hälfte des Corpus ist stark eingezogen, der caudale Rand der SR1 bildet mit der Concavitas lateralis einen Bogen von ca. 180°. Die Sutura zwischen SR1 und S1 ist nur caudal erkennbar und nicht vorspringend. **S2:** Die Facies ventralis ist abgeflacht, die SR2 setzt in der Mitte der Länge des Corpus an, eine deutlich vorspringende Sutura grenzt die SR2 vom Corpus ab. Entlang der gesamten Medialseite der Sutura findet sich eine flache Eintiefung, die Fovea paramediana. Die Suturen divergieren nach caudal.

Spondylosoma absconditum HUENE, 1942
(Archosauria incertae sedis) (Taf. 4, Fig. 1-3)

Die systematische Stellung von *Spondylosoma* ist nicht geklärt, es wurden Zugehörigkeit zu den Saurischia (Theropoda: Staurikosauridae oder Prosauropoda: Thecodontosauridae), Dinosauriformes incertae sedis bis hin zu Rauisuchia (?Rauisuchidae) diskutiert (vgl. GALTON 2000b). Das Typmaterial aus der Santa Maria-Formation von Brasilien wurde von HUENE (1942: 247-256, 325-326, Taf. 30, Fig. 1-13) als Saurischier beschrieben. Es handelt sich um isolierte Reste von einer Grabungsstelle, die nach den Größenunterschieden der Stücke zu mehr als einem Individuum gehören (HUENE 1942: 247). Über die Sacralia schreibt HUENE (1942: 250): „Es sind 3 Sacralwirbel aus Grabung 44 da, aber keiner ist ganz vollständig. Zwei sind verschieden, sie sind der I. und II. Der III. ist dem zweiten ähnlich. Während die beiden erstgenannten von gleicher Größe und Erhaltung sind und sicher vom gleichen Individuum stammen, ist der dritte kleiner und zierlicher. Es ist möglich, dass dies auch ein II. Sakralwirbel und nur von einem jüngeren Individuum ist. Da aber kleine Unterschiede bestehen, ist es fast wahrscheinlicher, dass es doch ein III. Sakralwirbel ist.“ - Über den dritten Wirbel findet sich in der ausführlichen Beschreibung noch folgende Bemerkung von HUENE (1942: 252): „Der zarter gebaute event. III. Sacralwirbel ... , der dem II. ähnlich ist, stammt von einem kleineren Individuum“.

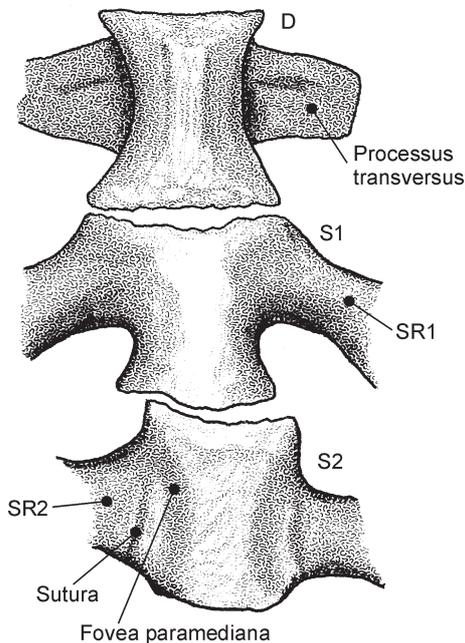


Abb. 9: Sacrum von *Platysuchus multiscrobiculatus* (BERCKHEMER) (LMC 10268) aus dem Lias ϵ von Banz in ventraler Ansicht. Die Sacralrippen sind distal verwachsen. Zeichnung nach Foto, Wirbel-länge ca. 5 cm.

Fig. 9: Sacrum of the crocodile *Platysuchus multiscrobiculatus* (BERCKHEMER) (LMC 10268) from the Lias ϵ of Banz in ventral view. The sacral ribs join distally. Drawn after foto, length of vertebra ca. 5 cm.

In einer Diskussion der systematischen Stellung von *Spondylosoma* gibt GALTON (2000b: 403) dies falsch wieder: „However, because of the differences in form, it [Wirbel III] is not another second sacral vertebra as suggested by von HUENE (1942), and it is obviously a caudosacral vertebra“. GALTON (2000b: 404) rechnet die ersten beiden Wirbel zu einem Individuum, dem Lectotypus, den dritten zu den Paralectotypen, aber in den Tafelabbildungen sind die drei Sacralia zusammengesetzt. Nach HUENE (1942) und eigener Feststellung fügen sich Wirbel I und II gut aneinander, so dass angenommen werden kann, dass es sich um Wirbel eines Individuums handelt. Die folgende kurze Beschreibung ist nach eigener Beobachtung und den Angaben von HUENE (1942: 250-253) erstellt.

Wirbel I (GPIT 479/30/6, Taf. 4, Fig. 1): Facies articularis cranialis deutlich größer als Facies articularis caudalis. Facies ventralis gerundet. Craniale Hälfte des Corpus verbreitert mit wulstartiger Sutura zur Sacralrippe, caudale Hälfte stark eingeschnürt, SR und Concavitas lateralis bilden einen laterocaudalen Rand, der einen Halbkreis misst. Die SR steigt nach caudoventral ab. Der Processus transversus ist nach cranio-lateral gerichtet. Folgerung: Wirbel I ist ein S1.

Wirbel II (GPIT 479/30/7, Taf. 4, Fig. 2): Die beiden Facies articulares sind etwa gleich groß, die Facies ventralis ist rundlich aber flacher als bei Wirbel I. Die SR setzt beginnend am cranialen Randwulst in den vorderen 75% der Länge des Corpus an und tiefer (ventraler) als beim Wirbel I. Die stark - geradezu kammartig - hervortretenden Suturen zur SR sind bogenförmig und divergieren nach laterocaudal. Medial von der Sutura liegt eine tiefe Fovea paramediana, die im Wesentlichen nicht das Corpus vertebrae, sondern dessen nach lateral vorspringenden Teil aber nur im caudalen Bereich aushöhlt. Die SR ragt cranial über die Facies articularis cranialis des Corpus hinaus und steigt von cranioventral nach dorsocaudal an. Der Processus transversus ist nach caudolateral gerichtet. Folgerung: Wirbel II ist ein S2.

Wirbel III (GPIT 479/30/8, Taf. 4, Fig. 3): Das für Wirbel II gesagte muss hier wiederholt werden: Die beiden Facies articulares sind etwa gleich groß, die Facies ventralis ist rundlich aber flacher als bei Wirbel I. Die SR setzt beginnend am cranialen Randwulst in den vorderen 75% der Länge des Corpus an und tiefer (ventraler) als beim Wirbel I. Die stark hervortretenden Suturen zur SR sind bogenförmig und divergieren nach laterocaudal. Medial von der Sutura liegt eine Fovea paramediana, die im Wesentlichen nicht das Corpus vertebrae, sondern dessen nach lateral vorspringenden Teil aber nur im caudalen Bereich aushöhlt. Folgerung: Auch Wirbel III ist ein S2.

Unterschiede von Wirbel II und III: Außer der Größe ist der beim Wirbel II stärker kammartig hervortretende Sutura-wulst auffällig, der hier als individuelles Merkmal interpretiert wird. Die übrigen von HUENE (1942: 252) diskutierten Unterschiede beruhen auf Überlieferungsunterschieden, da von den beiden Wirbeln unterschiedliche Teile vorhanden sind.

Von *Spondylosoma absconditum* HUENE, 1942 sind also bisher nur 2 Sacralia bekannt. Die Schlussfolgerung von GALTON (2000b), welche *Spondylosoma* mit einem dreiwirbeligen Sacrum annimmt, ist damit hinfällig.

3.4 DAS SACRUM UEN 552, LECTOTYPUS VON
PLATEOSAURUS ENGELHARDTI MEYER, 1837
(Taf. 5)

MEYER (1839) erwähnt das unvollständige Sacrum UEN 552 zum ersten Mal, weil es durch seine Dreiwirbeligkeit vom üblichen Bauplan der Reptilien abweicht. MEYER (1855: 153, Taf. 68, Fig. 3-4) gibt eine kurze, treffende Beschreibung des Stückes und schlussfolgert aus ihm die systematische Zugehörigkeit zu den Pachypoden [i. e. Dinosauria OWEN]. MEYER konnte dem Stück aus Mangel an Indizien keine Orientierung geben. HUENE (1907-08: Taf. 25, Fig. 1) ließ das Stück noch im Originalzustand zeichnen und einen Abguss fertigen (GPIT, Taf. 5, Fig. 1) und gab ihm eine Orientierung. Bereits das ursprüngliche MEYERSche Stück ist aus einem Hauptfragment und einem kleineren Nebenfragment zusammengesetzt. Das Nebenfragment wurde jedoch von MEYER leicht verdreht angeklebt, so dass die Knochenoberfläche ventral an der Klebekante einen kleinen Sprung macht. HUENE fand nachträglich

im MEYERSchen Fundgut noch ein weiteres Stück, welches an das bestehende Sacrum angefügt werden konnte (HUENE 1907-08: 69-70, Abb. 52a-b), leider aber durch das verdrehte Nebenfragment ebenfalls eine leicht unrichtige Orientierung erhielt. Der Canalis dorsalis macht deshalb einen Knick von etwa 5°. Auf die Interpretation des Stückes, insbesondere die Feststellung der Dreiwirbeligkeit des Sacrums, hat dies keinen Einfluss, an der Zusammengehörigkeit der Fragmente gibt es keinen Zweifel.

In einer Wiederbeschreibung des Stückes kommt GALTON (2000a: 240-242: Abb. 3i-m, 4) zu einer um 180° gedrehten, gegenläufigen Orientierung, die Argumente dafür sind jedoch nicht stichhaltig (siehe unten).

S1

Vom ersten Sacralwirbel ist nur noch ein maximal 30 mm langes caudales Fragment des Corpus vorhanden, der davorliegende Teil ist abgebrochen und fehlt. An der Bruchkante

Tafel 4

Sacralia von verschiedenen Archosauromorphen.

Fig. 1-3: Sacralia von *Spondylosoma absconditum* HUENE, 1942 (Typusmaterial). Maßstab: 3 cm (bei Fig. 2c).

Fig. 1: Sacrale 1, Teil des Lectotypus (GPIT 479/30/6). Ansicht in 1a: dorsal, 1b: rechts lateral, 1c: caudal, 1d: ventral.

Fig. 2: Sacrale 2, Teil des Lectotypus (GPIT 479/30/7). Ansicht in 2a: dorsal, 2b: rechts lateral, 2c: caudal, 2d: ventral.

Fig. 3: Sacrale 2, Paralectotypus (GPIT 479/30/8). Ansicht in 3a: caudal, 3b: dorsal, 3c: ventral.

Fig. 4: Sacrum (S1, S2) von *Stagonosuchus nyassicus* HUENE, 1938 (Teil des Holotypus, GPIT Ka 325) in ventraler Ansicht. Maßstab: 3 cm (bei Fig. 4).

Fig. 5-6: Sacrum von „*Sellosaurus gracilis* HUENE, 1908“ (von HUENE 1908 zu *Teratosaurus suevicus* MEYER, 1861 gestellt). (GPIT „Aixheim“). Maßstab: 4 cm (bei Fig. 6a).

Fig. 5: Sacralia S1, S2 und rechte SR2. Ansicht in 5a: caudal, 5b: links lateral, 5c: ventral.

Fig. 6: Caudosacrale 1. Ansicht in 6a: ventral (mit abgebrochener rechter CSR1), 6b: links lateral, 6c: caudal.

Fig. 7: Sacrale 2 von *Tanystropheus conspicuus* MEYER, 1855 (zugeordnetes Material von HUENE 1902, GPIT o. Nr.). Ansicht in 7a: dorsal, 7b: links lateral, 7c: ventral. Maßstab: 3 cm (bei Fig. 7a).

Fig. 8: Sacrale 2 von „*Massospondylus carinatus* OWEN, 1854“ (Typusmaterial von *Pachyspondylus orpenii* OWEN, 1854; Abguß BMNH R3035) in ventraler Ansicht (Stereopaar). Maßstab: 5 cm (bei Fig. 8).

Plate 4

Sacralia of several archosauromorphs.

Figs. 1-3: Sacralia of *Spondylosoma absconditum* HUENE, 1942 (type material). Scale: 3 cm (near fig. 2c).

Fig. 1: Sacrale 1, part of lectotype (GPIT 479/30/6). View in 1a: dorsal, 1b: right lateral, 1c: caudal, 1d: ventral.

Fig. 2: Sacrale 2, part of lectotype (GPIT 479/30/7). View in 2a: dorsal, 2b: right lateral, 2c: caudal, 2d: ventral.

Fig. 3: Sacrale 2, paralectotype (GPIT 479/30/8). View in 3a: caudal, 3b: dorsal, 3c: ventral.

Fig. 4: Sacrum (S1, S2) of *Stagonosuchus nyassicus* HUENE, 1938 (part of holotype, GPIT Ka 325) in ventral view. Scale: 3 cm (near fig. 4).

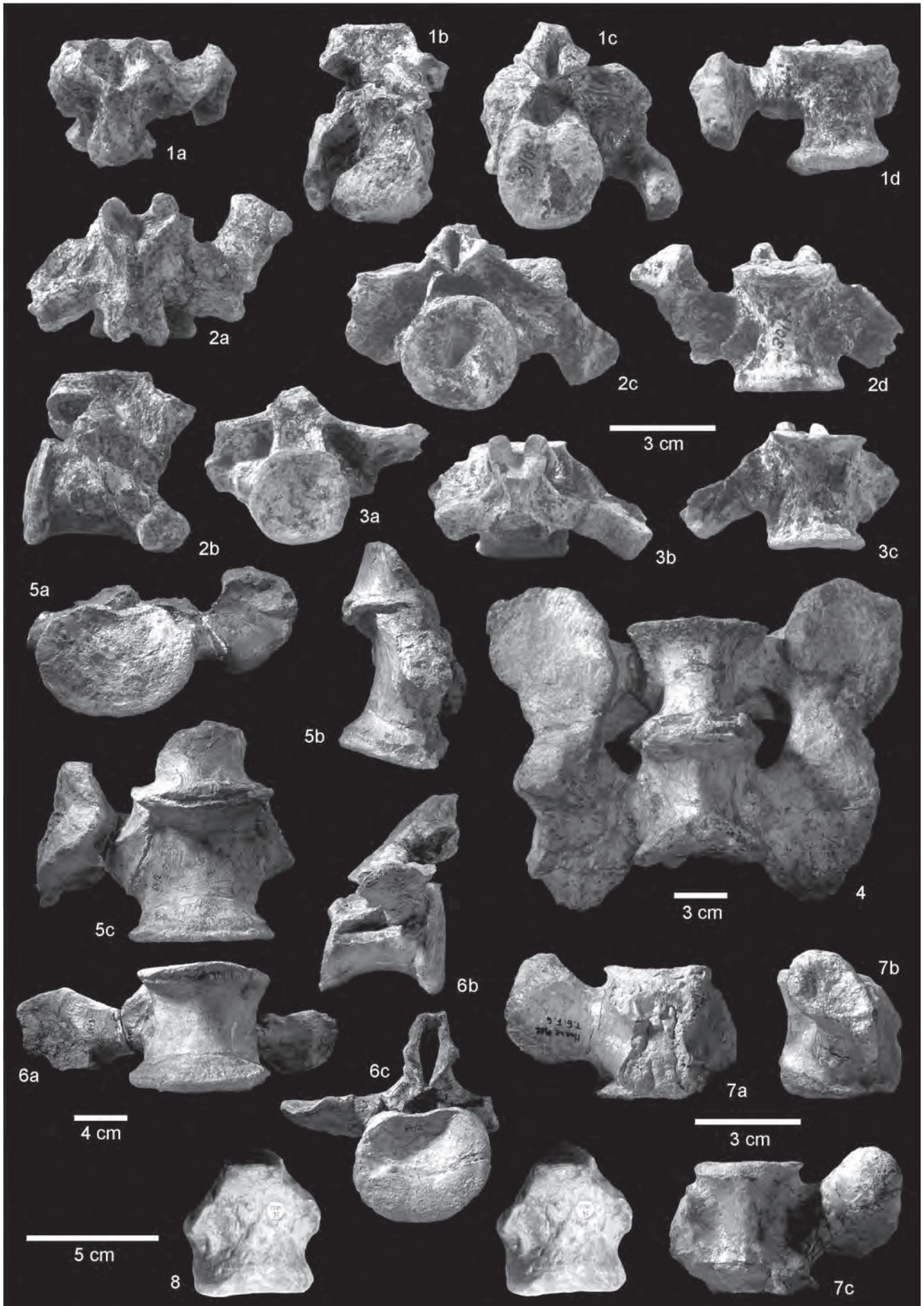
Figs. 5-6: Sacrum of „*Sellosaurus gracilis* HUENE, 1908“ (by HUENE 1908 referred to *Teratosaurus suevicus* MEYER, 1861). (GPIT „Aixheim“). Scale: 4 cm (near fig. 6a).

Fig. 5: Sacralia S1, S2 and right SR2. View in 5a: caudal, 5b: left lateral, 5c: ventral.

Fig. 6: Caudosacrale 1. View in 6a: ventral (with broken right CSR1), 6b: left lateral, 6c: caudal.

Fig. 7: Sacrale 2 of *Tanystropheus conspicuus* MEYER, 1855 (referred material by HUENE 1902, GPIT unnumbered). View in 7a: dorsal, 7b: left lateral, 7c: ventral. Scale: 3 cm (near fig. 7a).

Fig. 8: Sacrale 2 of „*Massospondylus carinatus* OWEN, 1854“ (type material of *Pachyspondylus orpenii* OWEN, 1854; cast BMNH R3035) in ventral view (stereopair). Scale: 5 cm (near fig. 8).



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

hat das Corpus eine Breite von nur 50 mm gegenüber der Breite an der Sutura zum S2 von 78 mm. Die Facies ventralis ist transversal rundlich.

S2

Vom zweiten Sacralwirbel ist im MEYERSchen Hauptfragment der größte Teil des Corpus erhalten, nur die rechte laterocaudale Ecke ist ausgebrochen. Das Corpus ist 91 mm lang, die beiden Artikulationsflächen dürften etwa gleich groß gewesen sein. Die Facies ventralis ist transversal stark abgeflacht und durch eine gerundete Crista ventralis symmetrisch gegliedert. Die Crista ventralis ist bogenförmig eingezogen und liegt an der höchsten Stelle 12 mm über den Sutura-wulsten. In der cranialen Hälfte der Facies ventralis findet sich je eine 4 mm tiefe Fovea paramediana. Die Sutura zur SR2 ist durch eine deutlich entwickelte Sutura-wulst kenntlich. Die beiden Sutura-ren divergieren nach laterocaudal. Die SR2 setzt in den cranialen 65 mm des Corpus (71 %) und nur wenig höher als dessen Facies ventralis an. Der caudale Rand der SR2 läuft in einem Winkel von ca. 45° auf die Längsachse des S2 zu. Von der linken SR2 ist nur der lateromedial 20 mm breite Ansatzbereich vorhanden, die craniale Seite ist unvollständig. Von der rechten SR2 sind 27 mm Breite des Ansatzes da, jedoch nur die craniale und ventrale Seite sind erhalten. Die Crista diagonalis teilt die rechte SR2 in einen cranialen, rasch aufsteigenden Teil in Kontinuität zur Concavitas lateralis des S1 und einen caudalen, flachen Teil in Kontinuität zur Facies ventralis des Corpus des S2. Im MEYERSchen Nebenfragment findet sich nur ein Stück Spongiosa vom Corpus und ein Teil des caudalen Sutura-bereiches. Im HUENESchen Teilstück ist außer spongiösen Corpusteilen noch ein kleiner Bereich der caudalen Concavitas lateralis des S2 zu finden. Der Arcus neuralis ist vollkommen weggebrochen; es finden sich auf der Facies

dorsalis keine Reste einer suturalen Verbindung zum Arcus. Der Canalis neuralis ist durch eine ca. 20 mm breite Rinne von 7 mm Tiefe repräsentiert.

CS1

Vom Caudosacrale 1 sind 3 Fragmente überliefert: Das Corpus besteht aus dem cranialen Ende, welches im MEYERSchen Hauptfragment und dem Nebenfragment sutural mit dem Corpus des S2 verschmolzen ist und die Facies ventralis zeigt, und im HUENESchen Teilfragment, das aus etwa den cranialen zwei Drittel der Länge des CS1 besteht und einen Teil der rechten Concavitas lateralis und einen größeren spongösen Bereich des CS1 zeigt. Außerdem sind der Ansatzbereich der rechten CSR1 und ein kleiner, hauptsächlich spongöser basaler Teil des Arcus neuralis vorhanden. Im Arcus neuralis findet sich noch eine vollständige cranial 28 mm breite Hohlformausfüllung durch ein rötlichbeiges sandiges Konglomerat. Die CSR1 setzt über die gesamte erhaltene Länge des CS1 an der Concavitas lateralis an und überdeckt auch noch den Sutura-bereich des S2. Von cranioventral ausgehend steigt der Ansatz der CSR1 steil nach caudodorsal - beinahe vertikal - an.

Postmortale Stauchung und die Orientierung von UEN 552

Das Sacrum wurde postmortal stark komprimiert; bei einer cranialen Breite des Corpus des S2 von 78 mm ist die Höhe nur 66 mm, in der Mitte des Corpus liegt die Basis des Canalis neuralis nur 40 mm über der Crista ventralis. Die rechte Concavitas lateralis des CS1 weist eine einwärts geknickte 8 mm tiefe Bruchstruktur auf (Taf. 5, Fig. 2f,g), die direkt unter dem Ansatz der CSR1 liegt. Die CSR1 findet sich am CS1 deshalb in lateraler Ansicht nur wenig höher als die SR2 am S2 (Taf. 5, Fig. 2d).

Tafel 5

Sacrum von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (Lectotypus, UEN 552) aus dem (?) oberen *Plateosaurus*-Konglomerat des Feuerletten vom (?) Buchenbühl, S Heroldsberg b. Nürnberg.

Fig. 1 Abguß des Sacrums vor der Ergänzung durch HUENE, hergestellt ca. 1905 (GPIT o. Nr.). in der Fig. links unten das MEYERSche Nebenfragment.

Fig. 2 Stereoaufnahmen vom Original des Sacrums, einschließlich HUENES Ergänzung (UEN 552). Ansicht in 2a: dorsal, 2b: caudal, 2c: cranial, 2d: rechts lateral, 2e: links lateral, 2f: ventral, 2g: erläuternde Zeichnung. Kreuzchen: Bruchflächen.

Maßstab Fig. 1, 2a-e: 5 cm. Maßstab Fig. 2f-g: 25 mm.

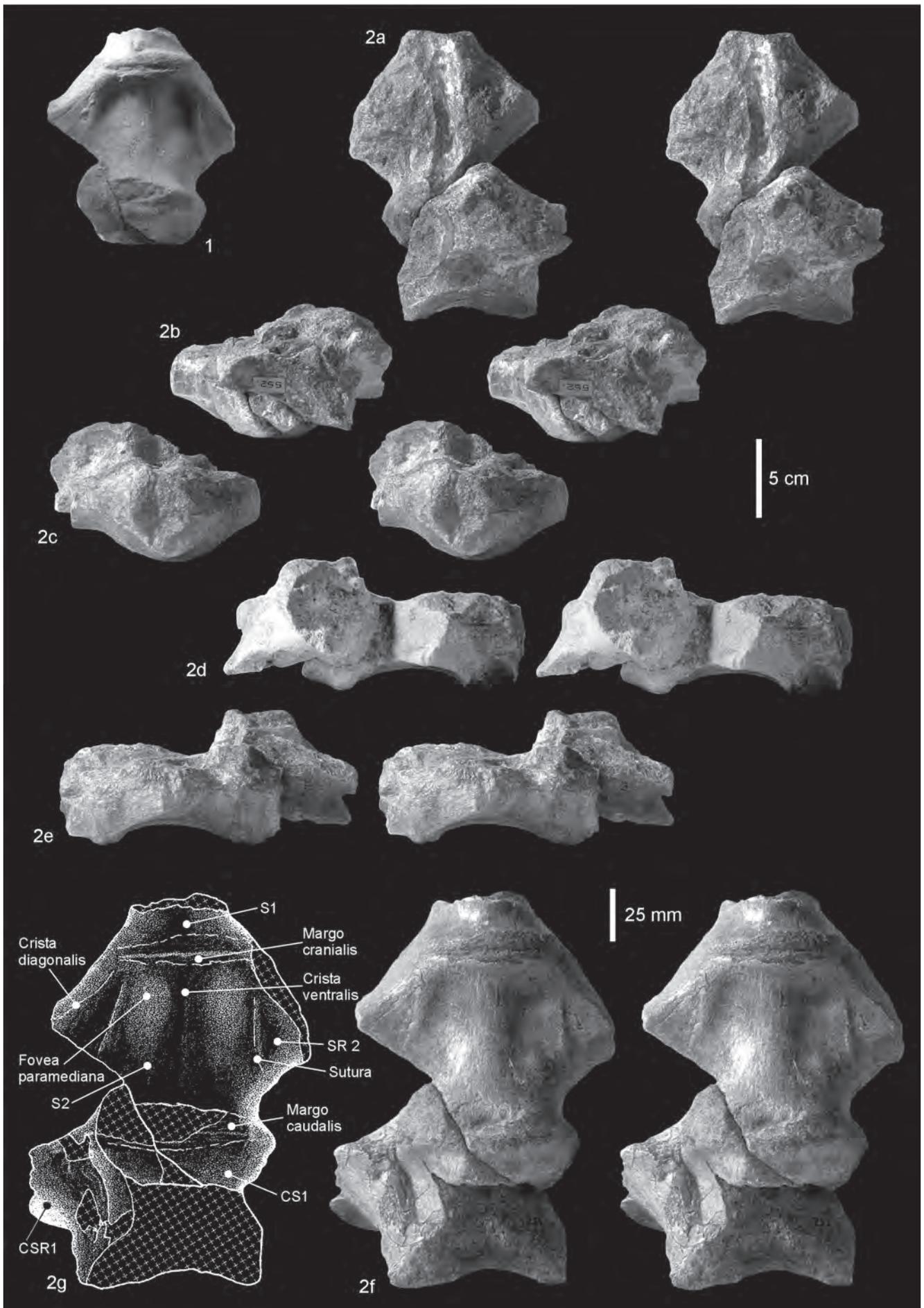
Plate 5

Sacrum of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (lectotype, UEN 552) from the (?) Upper *Plateosaurus*-Konglomerat of the Feuerletten from (?) Buchenbühl, S Heroldsberg near Nürnberg.

Fig. 1 Cast of sacrum before completion by HUENE, produced ca. 1905 (GPIT unnumbered). The small fragment attached by MEYER is in the figure left below.

Fig. 2 Stereopairs from the original sacrum as completed by HUENE (UEN 552). View in 2a: dorsal, 2b: caudal, 2c: cranial, 2d: right lateral, 2e: left lateral, 2f: ventral, 2g: drawing with explanations. cross hatched: broken bone.

Scale fig. 1, 2a-e: 5 cm. Scale fig. 2f-g: 25 mm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Dieser geringe Höhenunterschied brachte GALTON (2000a) wohl dazu, in dem CS1 ein S1 zu vermuten, denn bei den bekannten vollständigen Sacra von *Plateosaurus* aus Trossingen, Halberstadt u. a. setzt (wie oben ausgeführt) die CSR1 deutlich über dem Niveau der Ansatzstellen der SR1 und SR2 an. Etwa gleichhohe Ansatzstellen für zwei aufeinander folgende Sacralrippen sprechen für eine Identifizierung als SR1 und SR2. Die Einknickung infolge einer sedimentären Stauchung des CS1 ist GALTON (2000a: 242) zwar aufgefallen, deren Bedeutung ist ihm jedoch offenbar entgangen, ebenso wie die geringfügige Verdrehung der geklebten Bruchstücke, die den Senkungs-Effekt der CSR1 noch vergrößert haben. Seine Abbildung (GALTON 2000a: Abb. 4b) zeigt den Knick nicht, da die Aufnahme mit Frontalbeleuchtung gemacht wurde und nicht mit Streiflicht (vgl. Taf. 5, Fig. 2f). GALTON (2000a) kommt deshalb zu einer osteologischen Misinterpretation, indem er das Sacrum invers orientiert und die daraus abgeleiteten Merkmale anderen Plateosaurier-Funden entgegenhält. Daher schlussfolgert GALTON, dass *Plateosaurus engelhardti* eine von allen anderen Prosauropoden verschiedene Art mit einmaligen autapomorphen Sacralmerkmalen darstellt.

Die Argumentation von GALTON (2000a: 240-242) für eine gegenläufige Orientierung des Sacrum UEN 552 umfasst folgende Punkte basierend auf den von ihm am Stück festgestellten Merkmalen (es wird durchweg für die Sacralia die Nomenklatur und Identifizierung der vorliegenden Arbeit verwendet):

1) „... the posterior part of the first centrum [S1] is transversely narrow (rather than broad), whereas the anterior part of the third centrum [CS1] is transversely broad (rather than narrow) ...“

Das Plateosauriden-S1 ist caudal stets eingengt (s. o.), das CS1 ist cranial nicht eingengt. Es ist unverständlich, wie GALTON zu seiner Ansicht über den allgemeinen Bau des *Plateosaurus*-Sacrum kommt; jedenfalls spricht genau sein Argument gegen eine gegenläufige Orientierung.

2) „... the third sacral rib [CSR1] is extremely massive, being very deep in posterior view ..., rather than low ..., so in lateral view ... the rib is block-like, rather than a subhorizontal sheet.“

Der Ansatz der CSR1 bei *Plateosaurus* kann oval, nierenförmig oder subrectangular mit dorsaler oder ventraler Eintiefung oder mit einem „Dach“ (Processus transversus) ausgebildet sein und zieht im Allgemeinen tatsächlich ± horizontal am Corpus entlang, doch der Ansatz ist außerordentlich variabel und vertikal orientierte Ansatzstellen findet man nicht nur bei *Plateosaurus* (z. B. Sacrum von „*Dimodosaurus poligniensis*“, HUENE 1907-08: Abb. 58), sondern z. B. auch bei *Sellosaurus*. Der Ansatz der SR1 liegt in der vorderen Hälfte des Corpus des S1 und sehr tief; beides ist für UEN 552 nicht gegeben.

3) „... HUENE (1932: 139) independently came to the same conclusion because, although there is no comment on the reidentification, he gave the lengths of the centra of sacra I and II as 9 and 7.5 cm, respectively.“

HUENE (1932: 139) zählt übersichtshalber noch einmal das von ihm (1907-08: 68ff) schon früher beschriebene Typusmaterial von *Plateosaurus engelhardti* auf, wobei er sich auf

die Angabe von wenigen Merkmalen beschränkt. Aus dem Vergleich der Textstellen der früheren Arbeit mit der von 1932 ergibt sich zwingend, dass HUENE (1932) seine frühere Beschreibung nur überflogen hat und falsch abschrieb. HUENE (1907-08: 69) schreibt nämlich: „Der 2. Sacralwirbelkörper ist 9 cm lang, der 3. ca. 7,5 cm. ... Der 3. Sacralwirbelkörper ist breit und scheint nach unten etwas keilförmig zugeschräfft zu sein, jedoch nicht sehr stark. Der 2. Sacralwirbelkörper ist unten beinahe flach, hat aber in der Mitte eine Längserhöhung. Vom 1. Sacralwirbel ist zwar nur sehr wenig vorhanden, aber doch scheint er sich auch nach unten keilförmig zuzuschärfen ...“. Daraus macht HUENE (1932: 139): „Sacralwirbel I ist 9, II 7,5 cm lang; unten sind sie leicht zugeschräfft“. – Das S2 ist keinesfalls unten zugeschräfft, sondern flach; die Maßangaben beziehen sich richtig auf Sacralwirbel II und III in dieser Reihenfolge. Die von GALTON (2000a: 242) angenommene Meinungsänderung von HUENE stellt sich also als schlichte Unaufmerksamkeit von HUENE dar.

3.5 DAS SACRUM VON ANDEREN PROSAUPODEN

3.5.1 Sacrum von *Sellosaurus*

In einer Serie von neueren Arbeiten hat GALTON (GALTON 1999, 2000b, 2001b, GALTON & UPCHURCH 2000) das Sacrum von den aus dem Stubensandstein von Württemberg stammenden Prosauropoden interpretiert, welche er alle zur Art *Sellosaurus gracilis* HUENE, 1908 rechnet (GALTON 1990). Auf die breit angelegte Synonymisierung soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden, es wird hier dem Gebrauch von GALTON (1990) gefolgt. GALTON stellt fest, dass bei *Sellosaurus* zwei verschiedene Typen von Sacra auftreten, wobei er im Lauf der Zeit seine Interpretation etwas verändert hat. In der früheren Arbeit (GALTON 1999) wird ein Typ I: zweiwirbeliges Sacrum (S1, S2) und ein Typ II: dreiwirbeliges Sacrum (S1, S2, CS1) unterschieden, in der neueren Arbeit (GALTON 2001b) wird der Typ I uminterpretiert zu einem dreiwirbeligen Sacrum mit Dorsosacrale (DS1, S1, S2) und Typ II gleichbleibend als dreiwirbeliges Sacrum mit Caudosacrale (S1, S2, CS1). Die Unterschiede werden entweder als Sexualdimorphismus (GALTON 1999, 2000b) oder als genetisch bedingte individuelle Variabilität der Lokalisierung der Sacralisation („homeotic transformation“ / „frame shift“, GALTON & UPCHURCH 2000, GALTON 2001b) gedeutet. Es soll hier nicht auf alle Sacra von *Sellosaurus* eingegangen werden, es genügt, exemplarisch einige Beispiele herauszugreifen.

Sacrum von GPIT „Aixheim“ (Taf. 4, Fig. 5-6)

Das Teilskelett aus dem Mittleren Stubensandstein von Aixheim b. Spaichingen wurde von HUENE (1907-08: 157-168, Abb. 162-175, Taf. 64, Fig. 2-5, Taf. 65, 66, Fig. 1-4, Taf. 67, 68, Fig. 1) unter dem Namen (?) *Teratosaurus suevicus* H. v. MEYER ausführlich beschrieben und abgebildet.

Vom Sacrum sind ein Fragment einer linken SR1 (HUENE 1907-08: Abb. 162), das Corpus des S2 mit anhängender

caudaler Hälfte des Corpus des S1 und anhängender SR2, und das isolierte vollständige CS1 mit beiden CSR1 vorhanden. S1 und S2 sind verschmolzen, die Trennlinie der beiden Randwulste ist aber noch recht deutlich. Das Corpus des S1 ist genau an seiner engsten Stelle, nämlich in der hinten gelegenen Einbuchtung der Concavitas lateralis abgebrochen. Das S2 zeigt alle auch bei *Plateosaurus* festgestellten Merkmale: Flache Facies ventralis, deutlich vorstehende, nach hinten divergierende Suturen zur SR2, Hinterrand der SR2 im Winkel

von ca. 45° auf das Corpus zulaufend, SR2 mit Crista diagonalis, Facies articularis ossis ilii der SR2 nach caudolateral ansteigend. Das Corpus des CS1 ist links etwas eingeknickt, ansonsten vollständig und gut erhalten. Der Ansatz der CSR liegt bei etwa $\frac{2}{3}$ der Höhe des Corpus, erreicht weder den vorderen noch den hinteren Randwulst des Corpus und ist schräg oval, nach caudodorsal ansteigend - wie auch die laterale plattenartige Erweiterung der CSR1. Am distalen Ende der CSR1 befindet sich an der Unterseite eine Facies articularis

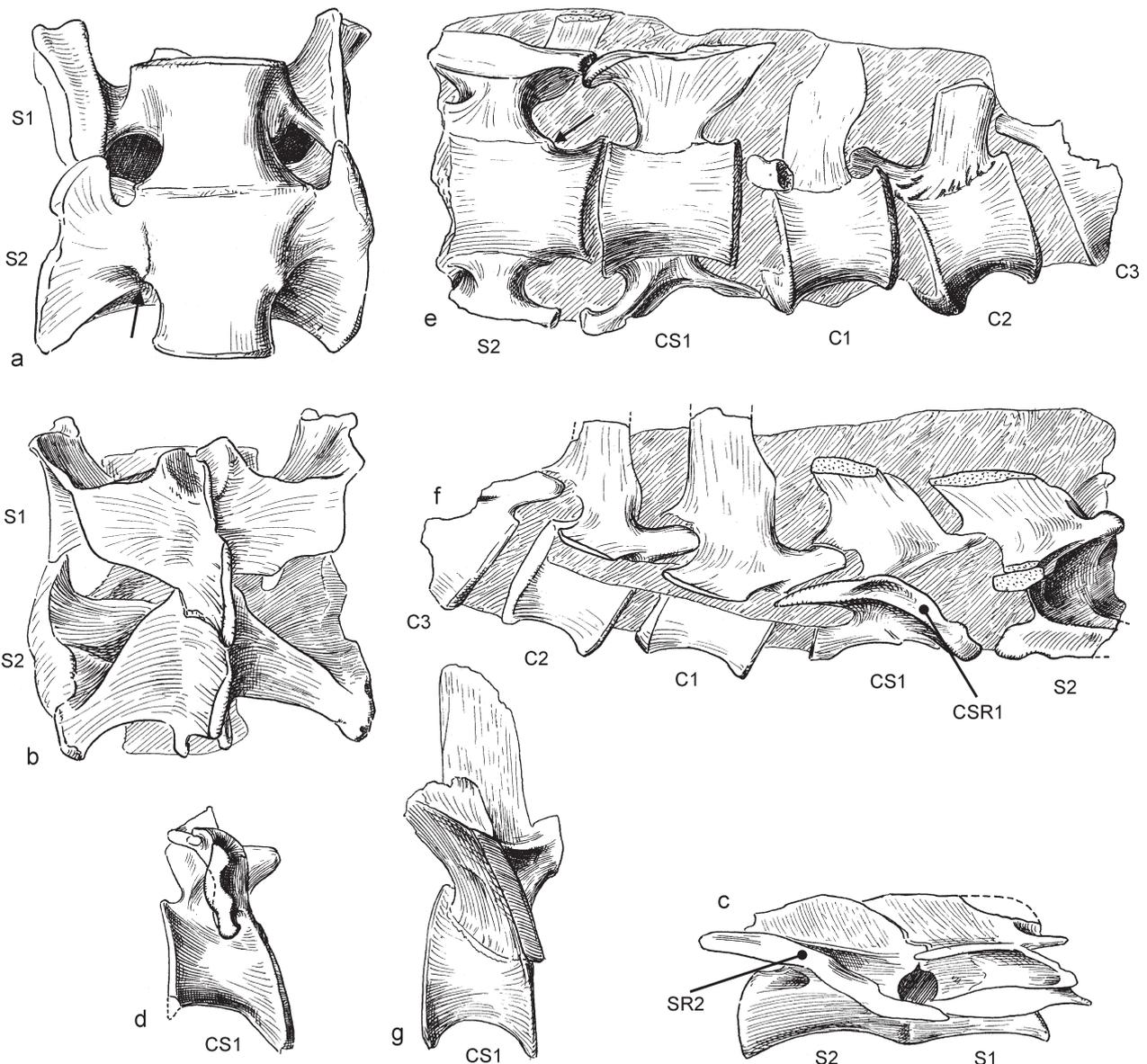


Abb. 10: Sacra von *Sellosaurus gracilis* aus dem Mittleren Stubensandstein von Pfaffenhofen (Württemberg). a-d: Sacrum von SMNS 12684 (aus HUENE 1932: Taf. 16, Fig. 8a-c, 9b). a-c: Sacrale 1 und 2 a: ventral, b: dorsal, c: rechts lateral. - d: Caudosacrale 1 von rechts lateral. - e-f: Sacrale 2, Caudosacrale 1 und Caudalia 1-3 von SMNS 12685 (aus HUENE 1932: Taf. 22, Fig. 8a-b). e: ventral. f: rechts lateral. - g: Caudosacrale 1 von SMNS 12354 (aus HUENE 1932: Taf. 19, Fig. 8c). - Die Pfeile verweisen auf die hervorstehende Suture am Sacrale 2. Ca. $\frac{1}{3}$ natürliche Größe. Fig. 10: Sacra of *Sellosaurus gracilis* from the Middle Stubensandstein of Pfaffenhofen (Württemberg). a-d: Sacrum of SMNS 12684 (from HUENE 1932: pl. 16, figs. 8a-c, 9b). a-c: Sacral 1 and 2 in a: ventral, b: dorsal, c: right lateral view. - d: Caudosacral 1 in right lateral view. - e-f: Sacral 2, caudosacral 1, and caudalia 1-3 of SMNS 12685 (from HUENE 1932: pl. 22, figs. 8a-b) in e: ventral, f: right lateral view. - g: Caudosacral 1 of SMNS 12354 (from HUENE 1932: pl. 19, fig. 8c). - Arrows point to the protruding suture between sacral 2 and its sacral rib. About $\frac{1}{3}$ natural size.

ossis ilii (Taf. 4, Fig. 6a, vgl. HUENE 1907-08: Abb. 163). Es sei bemerkt, dass mit ca. 120 mm Länge das S2 von einem deutlich größeren Tier stammt als der Lectotypus von *Plateosaurus engelhardti*.

Sacrum von SMNS 12685 (Abb. 10e-f)

Das Sacrum von SMNS 12685 wurde von HUENE (1932: 129, 132f, Taf. 22, Fig. 8a-b) beschrieben und abgebildet. HUENE interpretierte die beiden vorhandenen Sacralia als II. und III. Sacrale, d.h. als S2 und CS1. GALTON (1999: Abb. 1P-R, 3A-B als SMNS 12684) interpretiert die beiden Sacralia jedoch als S1 und S2, ebenso in einer weiteren Arbeit (GALTON 2000b: 414 als SMNS 12685, Abb. 14H-I als SMNS 12684), wobei die Gegenwart eines Dorsosacrale nicht ausgeschlossen werden könne, da die mehr anterioren Wirbel fehlen. In der neuesten Arbeit fordert GALTON (2001b: 693, Abb. 2D als SMNS 12685) sogar ein Dorsosacrale, da die linke SR1 noch eine Artikulationsfläche für eine mehr anterior gelegene Sacralrippe, eben die des Dorsosacrale aufweise.

Das vordere Sacrale zeigt die typischen Merkmale eines S2: Facies ventralis flach, ohne Crista ventralis, Ansatz der SR in

den vorderen ca. 75% der Wirbellänge, Suture deutlich entwickelt, nach hinten divergierend. SR tief ansetzend, nach caudo-dorsal ansteigend und caudodorsal mittels einer Lamelle mit dem Processus transversus verbunden, Crista diagonalis vorhanden.

Das hintere Sacrale zeigt die typischen Merkmale eines CS1: Facies ventralis rundlicher als voriger Wirbel, SR in der Mitte des Corpus ansetzend - ohne die Randwülste zu erreichen, SR mit flachovalem Ansatz und lateraler Erweiterung zu einer flügelartigen Platte, die von cranioventral nach caudodorsal ansteigt.

Sacrum von SMNS 12684 (Abb. 10a-d)

Das Sacrum von SMNS 12684 wurde von HUENE (1932: 129, 132f, Taf. 16, Fig. 8-9) beschrieben und abgebildet. HUENE interpretierte die drei vorhandenen Sacralia als I + II (miteinander verwachsen) und III (isoliert), d. h. als S1, S2 und CS1. GALTON (1999: 21, Abb. 2 als SMNS 12669; 2000b: 413, Abb. 14C-E) interpretiert die Sacralia ebenfalls als S1, S2 und CS1. In der neuesten Arbeit erklärt GALTON (2001b: 692f, Abb. 3) jedoch den isolierten Wirbel (CS1) als ein Dorsosacrale! Seine

Tafel 6

Sacrum von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 und *Gresslyosaurus ingens* RÜTIMEYER, 1856.

Fig. 1-3: Isolierte Sacralia von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (MB Skelett I) aus dem Knollenmergel von Halberstadt. Durch Gips ergänzte Teile sind dunkler.

Fig. 1: Dorsoventral komprimiertes Caudosacrale 1. 1a: cranial, 1b: lateral (Stereopaar), 1c: ventral.

Fig. 2: Transversal komprimiertes Sacrale 2. 2a: ventral, 2b: caudal, 2c: rechts lateral.

Fig. 3: Transversal komprimiertes Sacrale 1. 3a: ventral (Stereopaar), 3b: caudal (Stereopaar), 3c: rechts lateral, 3d: cranial.

Fig. 4-5: Bruchstücke des Sacrums von *Gresslyosaurus ingens* RÜTIMEYER, 1856 aus dem (?)Rhät von Niederschönthal b. Basel.

Fig. 4: Caudosacrale 1 mit einem Teil des Corpus von Sacrale 2 (NMB N. B. 1584). 4a: dorsal, 4b: ventral, 4c: Zeichnung zu Fig. 4b (aus HUENE 1907-08: Taf. 40, Fig. 2b) mit Bezeichnungen, 4d: links lateral, 4e: Zeichnung zu Fig. 4d (aus HUENE 1907-08: Taf. 40, Fig. 2a) mit Bezeichnungen.

Fig. 5: Sacrale 2 mit anhängendem Teil des Corpus des Sacrale 1 und der linken Sacralrippe 2 (NMB N. B. 1585). 5a: links lateral, 5b: cranial, 5c: Zeichnung zu Fig. 5b (aus HUENE 1907-08: Taf. 40, Fig. 1a) mit Bezeichnungen, 5d: ventral, 5e: Zeichnung zu Fig. 5d (aus HUENE 1907-08: Taf. 40, Fig. 1b) mit Bezeichnungen.

Maßstab für alle Figuren: 5 cm.

Plate 6

Sacrum of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 and *Gresslyosaurus ingens* RÜTIMEYER, 1856.

Figs. 1-3: Isolated Sacralia of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (MB Skelett I) from the Knollenmergel from Halberstadt. Parts molded of plaster are darker.

Fig. 1: Dorsoventrally compressed Caudosacrale 1. 1a: Cranial, 1b: lateral (stereopair), 1c: ventral.

Fig. 2: Transversally compressed Sacrale 2. 2a: Ventral, 2b: caudal, 2c: right lateral.

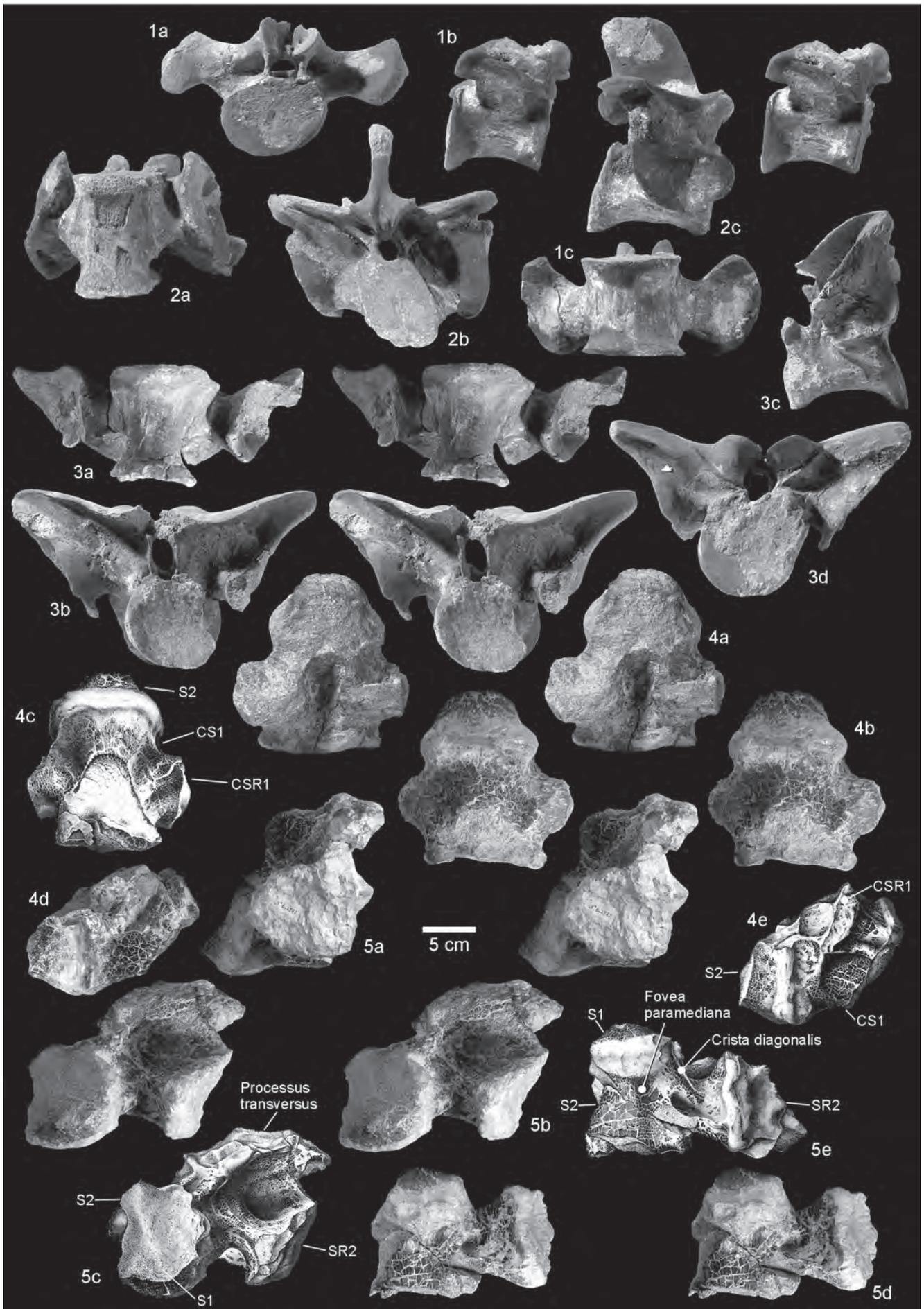
Fig. 3: Transversally compressed Sacrale 1. 3a: Ventral (stereopair), 3b: caudal (stereopair), 3c: right lateral, 3d: cranial.

Figs. 4-5: Fragments of the sacrum of *Gresslyosaurus ingens* RÜTIMEYER, 1856 from the (?)Rhaetian of Niederschönthal near Basel.

Fig. 4: Caudosacrale 1 with a piece of the corpus of Sacrale 2 (NMB N. B. 1584). 4a: Dorsal, 4b: ventral, 4c: explaining sketch to Fig. 4b (from HUENE 1907-08: pl. 40, fig. 2b), 4d: left lateral, 4e: explaining sketch to Fig. 4d (from HUENE 1907-08: pl. 40, fig. 2a).

Fig. 5: Sacrale 2 with attached part of corpus of Sacrale 1 and left sacral rib 2 (NMB N. B. 1585). 5a: left lateral, 5b: cranial, 5c: explaining sketch to fig. 5b (from HUENE 1907-08: pl. 40, fig. 1a), 5d: ventral, 5e: explaining sketch to fig. 5d (from HUENE 1907-08: pl. 40, fig. 1b).

Scale for all figures: 5 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Argumente zielen auf 1) die vertikale Orientierung der Sacralrippe, die nicht der horizontalen Orientierung der Sacralrippen bei *Sellosaurus* und *Plateosaurus* entspreche, 2) das Vorhandensein eines deutlichen [eigenständigen] Processus transversus, der bei Caudosacralia nicht vorkomme und 3) das Vorhandensein einer Facies articularis an der Hinterseite der Dorso-sacralrippe für die Artikulation mit der SR1.

Zur Widerlegung genügt es darauf zu verweisen, dass eine am Vorderrand des mutmaßlichen Dorsosacrale befindliche vertikal orientierte Sacralrippe am Ilium nicht mit dem Processus praecetabularis oder einer anderen Fläche artikulieren könnte. Weiterhin ist die angesprochene Facies articularis identisch mit der von HUENE am Exemplar GPIT „Aixheim“ beschriebenen Facies articularis ossis ilii an der Unterseite der CSR1 (siehe oben). Durch die craniocaudale Kompression wurde also die eigentlich \pm horizontale Sacralrippe in eine vertikale Lage verdrückt.

Caudosacrale von SMNS 12354 (Abb. 10g)

HUENE (1932: Taf. 19, Fig. 8) bildet den Wirbel als den dritten Sacralwirbel ab. GALTON (1999: 21, diskutiert im Vergleich mit SMNS 12684 = SMNS 12669) reidentifiziert das Stück als Sacrale 2. Dieser Wirbel ist fast identisch zu dem CS1 (GALTON's DS) von SMNS 12684 (Abb. 10d).

Diskussion

GALTON (2001b) kann für seinen zweiten Typ eines dreiwirbeligen Sacrums mit Dorsosacrale, der bei *Sellosaurus* in 5 Fällen vorkommen soll, keinen einzigen direkten Beleg eines existierenden artikulierten DS erbringen. In allen Fällen beruht die Annahme eines Dorsosacrale auf Indizien, nämlich: eine Artikulationsfläche an der SR1 für eine weitere anterior gelegene DSR; oder: eine nicht besetzte Artikulationsfläche am Ilium für eine DSR; oder: der Uminterpretation des isolierten Caudosacrale als ein Dorsosacrale. Es zeigt sich im Vergleich der oben dokumentierten vier Beispiele, dass eine oberflächliche Betrachtung der lateralen Ansicht des Sacrums zu Trugschlüssen führt: Das CS1 kann bei dorsoventraler Kompression einem S2 durchaus ähnlich sehen in der Art der nach caudodorsal aufsteigenden Sacralrippe (Abb. 10c, f. Man beachte bei den jeweils davor liegenden Wirbeln die Position der zum Processus transversus aufsteigenden Lamelle der Sacralrippe: beim S2 liegt sie im caudalen Bereich des S2, während sie beim S1 cranial liegt). Bei craniocaudaler Kompression erhält dagegen die CSR1 eine eher vertikale Ausrichtung und stimmt deshalb nicht mehr mit der „typischen“ \pm horizontalen Orientierung überein (Abb. 10d, g).

3.5.2 Sacrum von *Gresslyosaurus* (Taf. 6, Fig. 4-5)

Von *Gresslyosaurus ingens* RÜTIMEYER, 1856 (NMB) aus dem Oberkeuper von Niederschönthal b. Basel wurden mehrere isolierte Knochen beschrieben (RÜTIMEYER 1856a, b, 1857, HUENE 1907-08: 105-111, Abb. 97-100, Taf. 40-41), die zu mehreren Individuen und auch zu mehreren Taxa (HUENE 1907-08; pers. Beob.) zu rechnen sind. Dies gilt auch für das

später an der gleichen Lokalität gefundene Material von STRÜBIN (1901a, b). Das Sacrum ist in zwei nicht mehr zusammenpassenden Bruchstücken überliefert. Bruchstück I besteht aus dem caudalen Teil des Corpus des S1, dem Corpus des S2 mit der linken SR2 und dem linken Processus transversus. Bruchstück II besteht aus dem caudalen Teil des Corpus des S2 und dem größten Teil des Corpus des CS1 mit den Ansätzen der CSR1. S1 mit S2 und S2 mit CS1 sind fest miteinander verwachsen, eine Trennlinie der verschmolzenen Randwulste ist nicht mehr feststellbar. Vom S1 ist zu wenig erhalten für Aussagen. Das S2 entspricht dem Bau des plateosauriden-S2 mit abgeflachter Facies ventralis, Crista ventralis, Fovea paramediana, Crista diagonalis, Ansatz der SR2 in den vorderen ca. 75% der Länge des Corpus, SR2 am caudalen Ende aufsteigend zum Processus transversus, welcher die SR2 überdacht. Auf der Unterseite der linken SR2 befindet sich eine tiefe Grube, die bis auf das Corpus übergreift und caudal durch eine kräftige Lamelle begrenzt wird (Taf. 6, Fig. 5b-e). Ob diese Grube auch auf der rechten Seite ausgebildet war, läßt sich nicht mehr feststellen, der entsprechende Bereich fehlt. Dieses Merkmal stimmt nicht mit dem Bauplan des S2 von *Plateosaurus* und *Sellosaurus* überein, daher wird es sich um ein mindestens gattungsspezifisches Merkmal handeln, das die Eigenständigkeit von *Gresslyosaurus ingens* aus dem Rhät begründet. Am CS1 setzen die CSR1 oberhalb der halben Höhe des Corpus an. Der Ansatz ist flachoval, steigt aber beinahe vertikal nach caudodorsal an.

3.5.3 Sacrum von *Massospondylus*

Typusmaterial (Taf. 4, Fig. 8)

COOPER (1981) schließt 13 Arten aus 8 Gattungen in die Synonymie von *Massospondylus carinatus* OWEN, 1854 ein. OWEN (1854) unterschied im ihm vorliegenden Material der Typuslokalität NW Beuchaerf Abbey, District Harrismith in Südafrika drei Gattungen und Arten (*Massospondylus carinatus*, *Pachyspondylus orpenii*, *Leptospondylus capensis*) aufgrund von Wirbeln und ordnete diesen auch nicht kongruentes Material zu. Die Zugehörigkeit des gesamten OWENSchen Materials zu einem Prosauropoden ist jedoch bestreitbar und eine Revision dringend erforderlich. In diesem Material befindet sich auch ein Corpus vertebrae (RCS 346 , Gipsabgüsse BMNH R3035, GPIT o. Nr., SAM 944), welches OWEN (1854: 100) als „anscheinend von einem hinteren Sacralwirbel des *Pachyspondylus orpenii*“ stammend beschrieb. SEELEY (1895: 106, Abb. 2) bildet den Wirbel erstmals ab und ordnet ihn *Massospondylus carinatus* zu, den Namen *Pachyspondylus orpenii* verwerfend. SEELEY bemerkt aufgrund der vorderen Artikulationsfläche, die lateral von den [jetzt fehlenden] nach vorn übergreifenden Sacralrippen gebildet wurde, dass sich vor diesem Sacrale noch ein weiteres Sacrale befunden haben muss. HUENE (1906: 133, Taf. 21, Fig. 1a-b) gibt eine kurze Beschreibung und bemerkt, dass das Stück zu einem kleineren Individuum gehört haben müsse, als das übrige OWENSche Material von *Massospondylus*. HUENE hält den Wirbel für ein S2. COOPER (1981: 799) identifiziert das Stück als „3rd sacral centrum“.

Das Stück (Taf. 4, Fig. 8) ist das dorsoventral etwas komprimierte Corpus eines S2. Die Facies ventralis ist flach, mit nur einer sehr schwachen longitudinalen Erhebung. Die SR2 sind beidseitig an der Basis abgebrochen, etwa an der Suture. Eine seichte Fovea paramediana ist vorhanden. Die Ansätze der SR befinden sich in den vorderen ca. 60% der Corpuslänge. Es ist noch erkennbar, dass der Hinterrand der SR schräg auf die Concavitas lateralis zulieft. Die genannten Merkmale stimmen mit einer Zuordnung des Stückes zu den Prosauropoden überein.

Zugeordnetes Material (Abb. 11)

COOPER (1981: 714, Abb. 12-14) beschreibt die artikulierte hintere Rücken-, Kreuzbein- und vordere Schwanz-Wirbelsäule des Skelettes QVMS 1159. Er findet drei Sacralia (S1, S2, S3) und ein davor stehendes Dorsale, das er als „incipient fourth sacral in the process of being absorbed from the dorsal series“ („S1a“) bezeichnet. GALTON (1999: 32, Abb. 6) identifiziert die Sacralia 2 und 3 von COOPER als S1 und S2, das nachfolgende Caudale sei unmodifiziert, das Sacrale 1 von COOPER

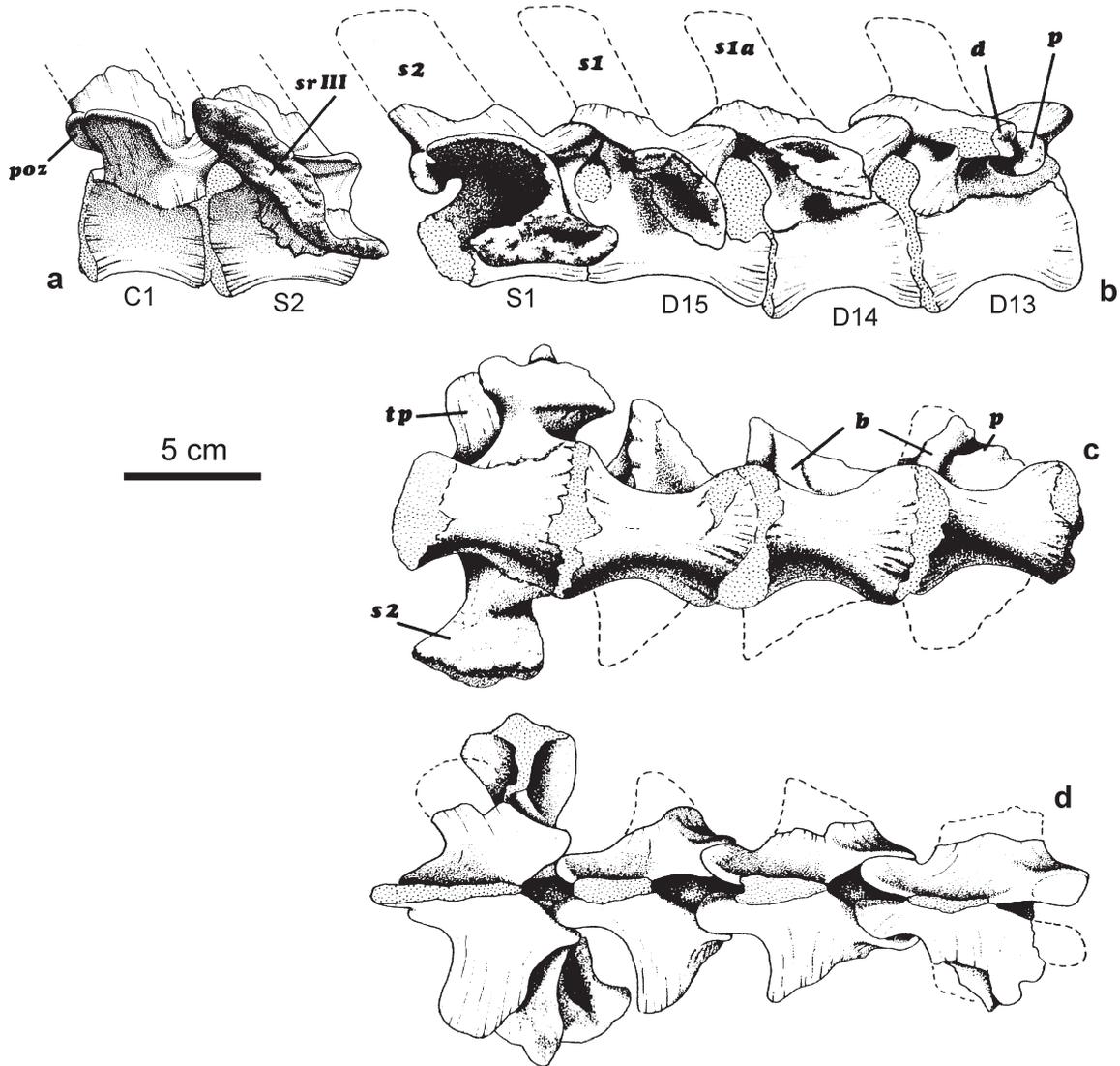


Abb. 11: Sacrum von *Massospondylus carinatus* OWEN, 1854. Zugeordnetes Material von COOPER mit Reidentifizierung (QVMS 1159; aus COOPER 1981: Abb. 12, um 90° gedreht, Abb. 13 spiegelbildlich; originale Beschriftung eingefügt: poz: postzygapophysis, srIII: third true sacral rib, s2: second true sacral vertebra, s1: first true sacral vertebra, s1a: incipient fourth sacral vertebra, d: diapophysis, p: parapophysis, tp: transverse process, b: supporting buttres). – a: Caudale 1 und Sacrale 2 in rechts lateraler Ansicht (spiegelbildlich aus COOPER 1981: Abb. 13). – b-d: Dorsalia 13-15 und Sacrale 1. b: rechts lateral. c: ventral. d: dorsal (aus COOPER 1981: Abb. 12). Maßstab: 5 cm.

Fig. 11: Sacrum of *Massospondylus carinatus* OWEN, 1854. Referred material of COOPER with reidentifications (QVMS 1159; from COOPER 1981: fig. 12 turned 90°, fig. 13 mirrored; original inscription included: poz: postzygapophysis, srIII: third true sacral rib, s2: second true sacral vertebra, s1: first true sacral vertebra, s1a: incipient fourth sacral vertebra, d: diapophysis, p: parapophysis, tp: transverse process, b: supporting buttres). – a: caudal 1 and sacral 2 in right lateral view (mirrored, from COOPER 1981: fig. 13). – b-d: Dorsals 13-15 and sacral 1. b: Right lateral view, c: ventral view, d: dorsal view (from COOPER 1981: fig. 12). Scale: 5 cm.

sei ein Dorsosacrale und das „incipient fourth sacral“ sei zu weit vorne, um noch mit dem Ilium in Kontakt treten zu können. GALTON rekonstruiert daher das Sacrum als DS1, S1 und S2.

Ein Vergleich des Sacrum von *Massospondylus* (Abb. 11) mit den Sacra von *Sellosaurus* (Abb. 10) zeigt, dass die Identifizierung der Sacralia S1 und S2 durch GALTON korrekt ist. Der auf das S2 folgende Wirbel erscheint ein weitgehend unmodifiziertes Caudale zu sein, der Processus transversus hat keine Facies articularis ossis ilii.

Die beiden dem S1 vorangehenden Wirbel haben eine extrem verbreiterte Facies articularis, die durch Verschmelzung aus der Fovea costalis des Processus transversus (Diapophyse) und der Fovea costalis der nach lateral expandierten Eminentia costolateralis (Parapophyse) hervorgegangen ist. Die Verschmelzung der beiden Elemente deutet sich schon bei dem drittletzten praesacralen Wirbel (vermutlich D13) an (Abb. 11). Das Vorhandensein dieser verbreiterten Facies articularis auf den beiden letzten praesacralen Dorsalia (vermutlich D15, D14) und die Beinahebildung auf dem drittletzten Dorsale ist ein klares Indiz, dass diese Facies auf dem letzten Dorsale (GALTON's DS, COOPER's S1) wenigstens ursprünglich nicht für die Artikulation mit dem Ilium gedient haben kann. Darüber hinaus sind die Processus transversus zu kurz, um das Ilium zu erreichen (Abb. 11c). Daher sollten die Dorsalia als nicht sakralisiert angesehen werden und das Sacrum von *Massospondylus* ist demnach zweiwirbelig mit den ancestralen Sacralia S1 und S2. Abschließend sei bemerkt, dass die Sacralia nicht miteinander verwachsen sind.

3.5.4 Weitere Prosauropoden mit angeblichem Dorsosacrale

GALTON (1999) führt eine Reihe von weiteren Prosauropoden mit einem „Dorsosacrale“ an, die hier kurz diskutiert werden sollen.

Riojasaurus

Das Sacrum von *Riojasaurus* besteht nach BONAPARTE (1971: 136, Abb. 57) aus drei Wirbeln, den verwachsenen ersten beiden und einem isolierten dritten Sacrale. Im Unterschied zu *Plateosaurus* und *Sellosaurus* sind wenigstens distal alle Sacralrippen jeweils nicht mit dem Processus transversus verbunden, welcher jeweils eine eigenständige Artikulationsfläche für das Ilium ausbildet. SR1 und SR2 bilden ventral dagegen eine zusammenhängende girlandenartige Artikulationsfläche für das Ilium. GALTON (1999: 32, Abb. 5A) nimmt das Sacrale 3 von hinten nach vorne und erklärt es als ein Dorsosacrale. Als Beleg hierfür wird die Arbeit von NOVAS (1996: Abb. 7G-H) zitiert, worin eine gleiche Anordnung vorgenommen wird. NOVAS (1996: 731) führt aus, die Platzierung der ursprünglichen Sacralia 1 und 2 relativ zum Ilium sei bei verschiedenen Nicht-Dinosauriern unter den Archosauromorphen und frühen Theropoden (*Herrerasaurus*) [mit zweiwirbeligem Sacrum] identisch mit der Positionierung der Sacralia 2 und 3 bei Sauropodomorphen. Weiterhin sei die letzte Sacralrippe bei den genannten Gruppen von ähnlicher fächerförmiger Morphologie und artikuliere entlang der medialen Oberfläche des hinteren Iliumblattes.

Über die Verwechselbarkeit der fächerförmigen Sacralrippe am CS1 mit dem des S2 wurde schon oben bei *Sellosaurus* Ausführliches gesagt. NOVAS homologisierte aufgrund dieser Verwechslung das Caudosacrale mit dem ancestralen S2. Ein weiteres Indiz für die Fehlerhaftigkeit der Interpretation des dritten Sacralwirbels als ein Dorsosacrale ist die craniocaudale Länge des Processus spinosus, der bei den Dorsalia und Sacralia 1 und 2 beinahe die Länge des Corpus erreicht, während bei dem „Dorsosacrale“ der Processus transversus nur halb so lang ist, wie es für die Caudalia von *Riojasaurus* typisch ist. Das Sacrum von *Riojasaurus* besteht also aus S1, S2 und CS1.

Lufengosaurus

Das Dorsosacrale vom Typusmaterial von *Lufengosaurus huenei* YOUNG, 1941 (YOUNG 1941a: Fig. 7, GALTON 1999: Abb. 7A-B) ist das S1 eines zweiten Exemplares, das beigelegt wurde. Dies zeigt sich deutlich in der am unteren Rand des Wirbels befindlichen dicken Sacralrippe, die über eine craniale Lamelle mit dem Processus transversus verbunden ist; eine Bauweise wie sie auch der in der Rekonstruktion nachfolgende Wirbel zeigt. Die Sacralrippe des zweiten S1 stößt so mit der Sacralrippe des ersten S1 zusammen, dass die Artikulationsflächen der Corpora von S1(1) und S1(2) bei engster Anordnung noch etwa 2 cm voneinander entfernt sind, also nicht so zusammengehören können.

Gyposaurus

Die Gattung wurde von ROZHDESTVENSKIJ (1964) und GALTON (1990) mit *Lufengosaurus* synonymisiert. Das Sacrum von *Gyposaurus sinensis* YOUNG, 1941 (YOUNG 1941b: 212, Taf. 1, Fig. 6) besteht nach YOUNG aus drei isoliert gefundenen Sacralia, „so that we are not absolutely sure that they represent a single individual“. Der erste der drei Wirbel ist schlanker als die übrigen und der Sacralrippenansatz ungewöhnlich hoch und am vorderen Randwulst; dieser Bauplan trifft eher auf ein S1 eines Theropoden zu, allerdings ist die Facies ventralis bei Theropoden nicht gekielt (Crista ventralis). Die beiden folgenden Wirbel sind (wahrscheinlich) ein S2 und ein CS1. Ein zugeordnetes weiteres, vollständiges und artikuliertes Wirbelsäulenstück mit anhängenden Ilia umfasst nach YOUNG (1948: Taf. 2, kopiert in GALTON 1999: Abb. 7F) die Sacralia 1-3. GALTON (1999: 36) interpretiert die in der zeichnerischen Darstellung von rechts hinten und unten sichtbare nach caudodorsal aufsteigende CSR1 als SR2. Zur Verwechselbarkeit dieser Sacralrippen siehe Diskussion von *Sellosaurus*.

Yunnanosaurus

Das Holotyp-Sacrum von *Yunnanosaurus huangi* wurde von YOUNG (1942: 77-78, Abb. 6) beschrieben. Alle drei Sacralia sind voneinander getrennt. Das erste ist ein craniocaudal verkehrt orientiertes S1, dessen Sacralrippen seitlich deutlich die der anderen beiden Sacralia überragen und dessen Corpus deutlich höher ist. Das zweite Sacrale ist ein S1, das dritte ein S2, die beide zueinander passen und wohl zum gleichen Individuum gehört haben. GALTON (1999: Abb. 7G-I) kehrt das erste S1 um und belässt es an der gleichen Stelle als ein „Dorsosacrale“.

Die weiteren chinesischen Prosauropoden-Funde mit zugeordnetem Material von *Lufengosaurus*, *Gyposaurus*, *Yunnanosaurus* und „*Sinosaurus*“ wurden von YOUNG (div. Arbeiten 1941-1951) und späteren Bearbeitern offenbar nach dem Vorbild von *Lufengosaurus huenei* zusammengesetzt. Auf diese weiteren Funde wird hier nicht eingegangen, sie lassen sich nach obigem Muster erklären.

Ein kürzlich in München zum Verkauf angebotenes Sacrum mit beiden Iliä von *Lufengosaurus* zeigte ebenfalls einen umgebauten Bauplan, nämlich mit einem nach vorne gezogenen Caudosacrale als S1, dem Sacrale 1 als S2 und dem Sacrale 2 als S3. Keiner der Wirbel war in Verbindung zu den dazu montierten Iliä.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass es bei Prosauropoden keine Dorsosacralia mit einer großen, ventral ansetzenden Dorsosacralrippe gibt.

3.5.5 Sacrum von *Melanorosaurus* mit einem echten Dorsosacrale (DS1, S1, S2, CS1)

Ein *Melanorosaurus* zugeordnetes artikuliertes Sacrum aus vier Sacralia wurde von HEERDEN & GALTON (1997: 42-44, Abb. 2A-D) und GALTON (1999: Abb. 5D) beschrieben. Es besteht aus dem typischen Prosauropoden-Sacrum mit S1, S2 und CS1 und einem zu einem DS1 modifizierten letzten Dorsale. Der Processus transversus des Dorsalwirbels artikuliert mit dem Ilium und der zum Processus transversus ventral befindlichen SR1. GALTON (1999: 32) beschreibt das DS1 als „incipient dorsosacral that, because it has only a small contact with the ilium, is in the process of being incorporated into the sacrum“. Die Corpora von DS1 und CS1 sind getrennt von den eng (auch am Processus spinosus und den Sacralrippen) verwachsenen S1 und S2. Im Unterschied zu den angeblichen Dorsosacralia besitzt die echte DSR1 nur eine kleine Artikulationsfläche mit dem Ilium, die sich zudem dorsal und nicht cranial von der Artikulationsfläche der SR1 befindet.

3.6 DAS SACRUM DER SAUROPODEN

3.6.1 Einleitung

Als basale Synapomorphie der Sauropoden wird ein Zustand von wenigstens 4 Wirbeln im Sacrum angesehen (MCINTOSH 1990, WILSON & SERENO 1998, UPCHURCH 1998). Diese vier Wirbel sind nach allgemeiner Überzeugung als DS1, S1, S2 und CS1 anzusprechen. Doch WILSON & SERENO (1998: 58, Abb. 47) nehmen an, dass diese Synapomorphie durch die Sacralisation des ersten Caudalwirbels zustande kam, während UPCHURCH (1998: 61) angibt, es sei das 4-wirbelige Sacrum durch die Hinzunahme eines Dorsales entstanden. Im weiteren Verlauf der Evolution sollen nach WILSON & SERENO (1998) noch 1-2 weitere Dorsalia in das Sacrum eingebaut worden sein, so dass in der 6-wirbeligen Endstufe bei einigen Titanosauriern der Kreide ein Sacrum mit der Wirbelformel DS3, DS2, DS1, S1, S2, CS1 gebildet wurde. Dies steht in Kontrast zu der begründeten Angabe von BORSUK-BIALYNICKA (1977: 13-

15) für *Opisthocoelicaudia* (ein wahrscheinlicher Titanosaurier), wonach zu dem klassischen Prosauropoden-Sacrum mit drei Wirbeln nur noch ein Dorsosacrale, aber 2 Caudosacralia hinzutreten, also DS1, S1, S2, CS1, CS2, CS3. MCINTOSH (1990: 362) wiederum bezeichnet die bei Titanosauriden und gelegentlich bei sehr alten Individuen anderer Familien auftretenden 6 Sacralia als DS2, DS1, S1, S2, CS1, CS2. MCINTOSH et al. (1996: 81ff) bestätigten dies für eine ontogenetische Reihe von über einem Dutzend Sacra von *Camarasaurus*. UPCHURCH (1998: 63) nimmt deshalb eine konvergente Entwicklung des Zustandes „6 Sacralwirbel“ innerhalb der Titanosaurier (incl. *Opisthocoelicaudia*) an, merkt jedoch an, dass sich die Homologisierung der Sacralia nicht durch unabhängige Merkmale bestätigen oder widerlegen lasse (UPCHURCH 1998: 63, Tab. 1). Im folgenden soll nur auf zwei Gattungen eingegangen werden: auf *Apatosaurus*, um zu zeigen, inwieweit die für die Prosauropoden erarbeiteten Merkmale und Unterscheidungskriterien für Sacralia sich auch bei den fortgeschrittenen Sauropoden finden lassen; auf *Vulcanodon*, um dessen basale Stellung zwischen den Prosauropoden und den Sauropoden zu klären.

3.6.2 Sacrum von *Apatosaurus* (Abb. 12)

Von *Apatosaurus* sind mehrere Skelette mit Sacrum bekannt. Zwei Sacra seien stellvertretend für die Variabilität der Sacra von *Apatosaurus* und auch für den mehr oder weniger allgemein gültigen Bau (MCINTOSH 1990) der Sacra von jurassischen und postjurassischen Sauropoden besprochen.

Sacrum von YPM 1860 (Abb. 12a)

Das Sacrum YPM 1860 ist als Teil des Holotypus von *Apatosaurus ajax* MARSH, 1877 beschrieben worden (republiziert in MARSH 1896: 166-167, Taf. 17, Fig. 2, vgl. auch OSTROM & MCINTOSH 1966, Taf. 29 für eine größere Darstellung). Es besteht aus drei verwachsenen Sacralia. Merkmale: **S1**: Facies articularis cranialis breiter als Facies articularis caudalis. SR1 setzt etwas mehr cranial am Corpus an und erreicht den hinteren Randwulst nicht. Sutura deutlich erkennbar, im Gesamtverlauf in die Concavitas lateralis einmündend. SR1 nach wenig caudal weisend. **S2**: Facies articularis cranialis schmaler als Facies articularis caudalis. SR2 über die gesamte Länge des Corpus ansetzend und lateral weisend. Die kräftige Crista diagonalis reicht vom cranialen Randwulst zur caudalen Fenestra intersacrocostalis. **CS1**: Facies articularis cranialis breiter als Facies articularis caudalis. Der Ansatz der CSR1 erstreckt sich über die gesamte Länge des Corpus. CSR1 weist nach craniallateral.

Sacrum von YPM 1980 (Abb. 12b)

Das Sacrum aus fünf Sacralia und einem damit verwachsenen Dorsale gehört zum Holotyp von *Brontosaurus excelsus* MARSH, 1879. MARSH (1896: 170-171, Taf. 23, s. a. OSTROM & MCINTOSH 1966, Taf. 27) gibt nur eine kurze Beschreibung des Sacrums, die auf die starke, bis in die Sacralrippen reichende Aushöhlung der Sacralia und die verwachsenen Processus spinosi eingeht. Merkmale der einzelnen Wirbel in ventraler

Ansicht sind nach MARSH's Abbildung: **D**: Das Corpus des letzten praesacralen Dorsalwirbels ist mit dem Corpus des DS1 verwachsen. **DS1**: Facies articularis cranialis größer als Facies articularis caudalis, DSR1 besteht aus einem starken vom cranialen Randwulst ansetzenden Hauptstrang, der nach caudolateral in die synsacrale Facies articularis ossis ilii einmündet. Caudal geht der Hauptstrang am Ansatz in eine flachere Lamelle über. **S1**: Kürzer und schmaler als DS1, SR1 ventral flach, kräftiger und nach lateral weisend. Hinterrand der SR1 nähert sich dem Corpus asymptotisch in einem Viertelkreisbogen. SR1 mit cranial gelegener Crista diagonalis. **S2**: Kürzester Wirbel des Sacrums, SR2 nach lateral und wenig craniolateral weisend. Kräftige Crista diagonalis, die vom cranialen Randwulst bis zur caudalen Fenestra intersacrocostalis reicht. Am geraden laterocaudalen Rand der SR2 zeigt ein winziger Vorsprung die Lage der Suture der SR2 mit dem Corpus an. **CS1**: Längster Wirbel des Sacrums. CSR1 weist nach craniolateral. **CS2**: Corpus breiter als lang. CSR2 zweigeteilt in eine lange craniale Apophyse, die nach craniolateral weisend zur synsacralen Facies articularis ossis ilii gerade noch beiträgt, und eine kurze, nach lateral weisende, blind endende Apophyse.

Diskussion der Merkmale

Die Verhältnisse der Länge und Breite der Wirbel untereinander ist der Variabilität unterworfen; tendenziell ist das S2 das kürzeste Sacrale, das S1 ist vorne breiter als hinten. Der beim DS1 erwähnte Hauptstrang lässt sich als modifizierte Eminentia costolateralis (Parapophyse) interpretieren, deren Ursprung am Vorderrand des Dorsale lag. Die Crista diagonalis und die eventuell feststellbare Suture am S2 sind das sicherste Kennzeichen für die Homologisierung der Sacralia. Auch bei der SR1 ist eine kurze diagonal verlaufende Kante (Crista diagonalis minor) bemerkbar, die jedoch weder dem Corpus noch dem Hinterrand der SR1 nahe kommt.

Die Bildung der Crista diagonalis lässt sich phylogenetisch interpretieren: Die ursprüngliche (reptilische) SR2 folgte dem Verlauf des nach caudal weisenden Processus transversus, die Vorderwand der SR2 verlief also vom vorderen Teil Corpus Richtung caudolateral. Mit der distalen (lateralen) Erweiterung der SR2 nach cranial zur SR1 und anschließender Verschmelzung der jeweiligen Facies articularis ossis ilii miteinander expandierte die Vorderwand der SR2 stark nach cranial und ventral. Der ausgebildete ursprüngliche ventrale Rand der

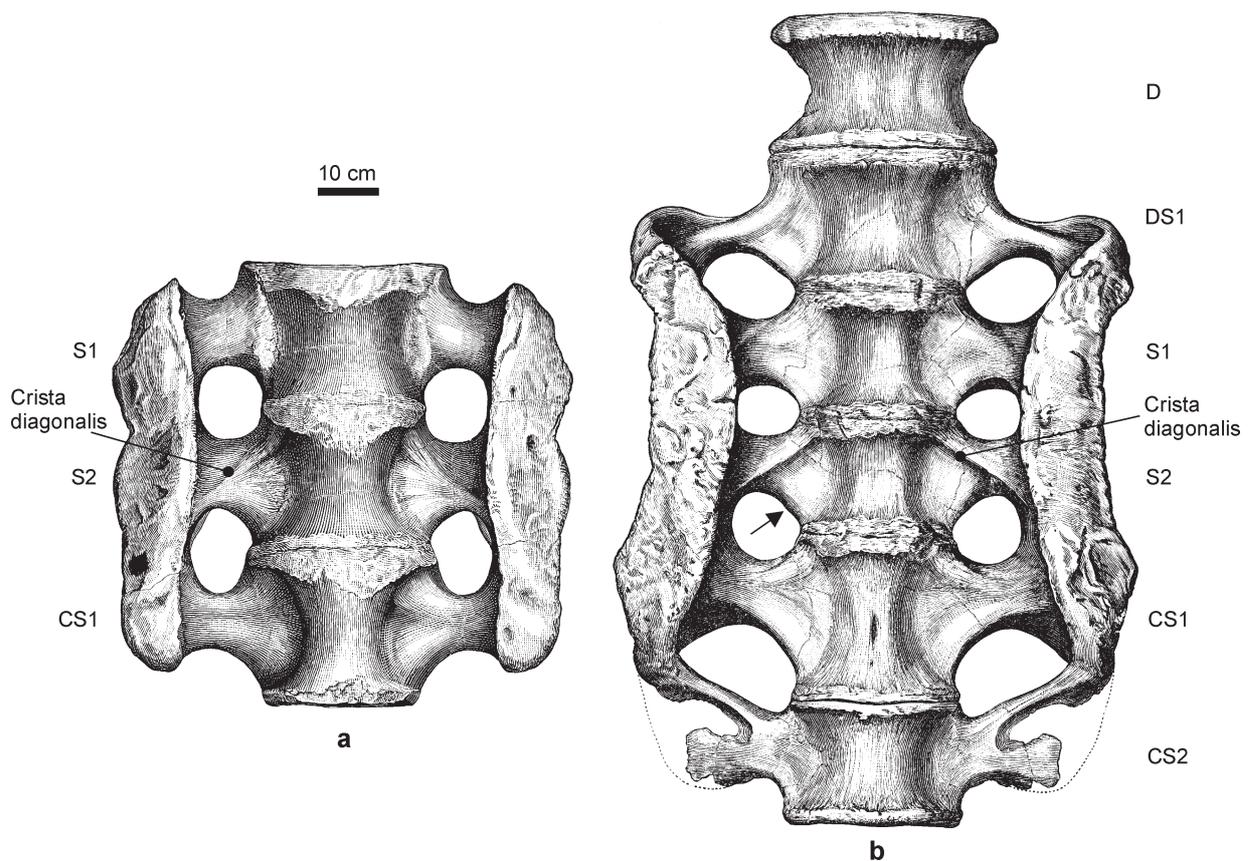


Abb. 12: Homologisierung des Sacrums von *Apatosaurus*. a: Teil des Holotypus von *Apatosaurus ajax* MARSH, 1877 (aus MARSH 1896: Taf. 17, Fig. 2). b: Teil des Holotypus von *Brontosaurus excelsus* MARSH, 1879 (aus MARSH 1896: Taf. 23). Maßstab: 10 cm.

Fig. 12: Homology of the sacrum of *Apatosaurus*. a: part of the holotype of *Apatosaurus ajax* MARSH, 1877 (from MARSH 1896: pl. 17, fig. 2). b: part of the holotype of *Brontosaurus excelsus* MARSH, 1879 (from MARSH 1896: pl. 23). Scale: 10 cm.

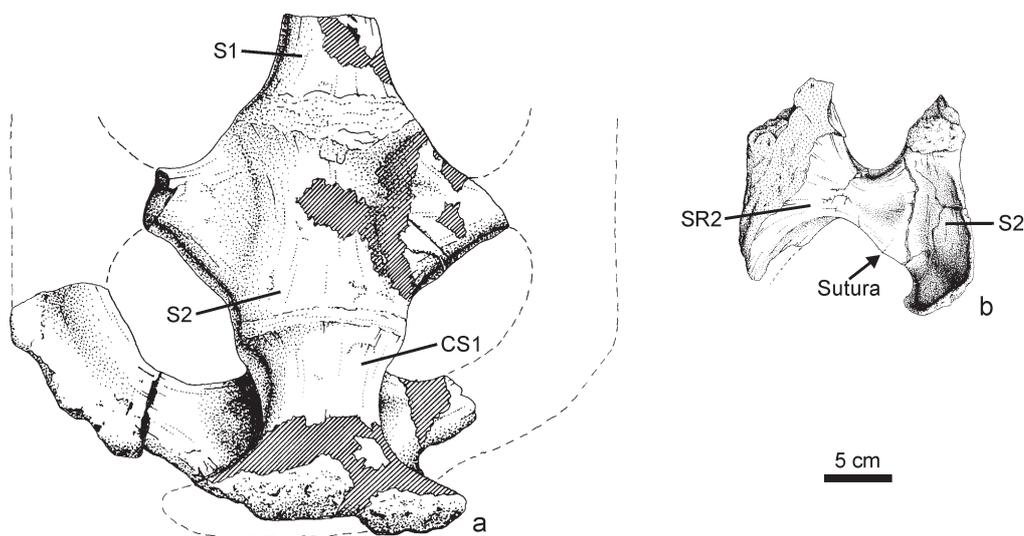


Abb. 13: Homologisierung des Sacrums von *Vulcanodon karibaensis* RAATH, 1972. a: Holotyp-Sacrum in ventraler Ansicht (aus COOPER 1984: Abb. 12a; mit neuer Beschriftung). b: Topotyp-Sacralrippe SR2 in ventraler Ansicht (aus COOPER 1984: Abb. 12b, reorientiert, mit neuer Beschriftung). Maßstab: 5 cm.

Fig. 13: Homology of the sacrum of *Vulcanodon karibaensis* RAATH, 1972. a: holotype sacrum in ventral view (from COOPER 1984: fig. 12a; with new labelling). b: topotype sacral rib SR2 in ventral view (from COOPER 1984: fig. 12b, reoriented, with new labelling). Scale: 5 cm.

Vorderwand blieb ventral als Crista diagonalis bestehen. Dies ist der Prosauropoden-Status. Bei Sauropoden ist die Crista diagonalis noch ausgeprägter durch die Verbreiterung der SR2. Beim S1 der Sauropoden kann man eine ähnliche Entwicklung nachvollziehen wie beim S2, wobei die ehemalige Vorderwand nach cranial zur DSR1 expandiert und mit dieser verschmilzt.

Außer der Zahl der Sacralia könnte man auch die Zahl der miteinander verschmolzenen Sacralia in der Diskussion der Phylogenie der Sauropodomorphen in Betracht ziehen. Das Beispiel von *Apatosaurus* zeigt, dass - wie auch schon bei *Plateosaurus* - der Verschmelzungsgrad der Sacralia untereinander einer weiten individuellen Variation unterworfen ist. Bei den hier besprochenen beinahe gleich großen Individuen liegen in einem Fall (YPM 1860) drei verschmolzene und im anderen Fall (YPM 1980) sechs verschmolzene Wirbel (5 Sacralia, 1 Dorsale) vor.

3.6.3 Sacrum von *Vulcanodon* (Abb. 13)

Vulcanodon karibaensis RAATH, 1972 aus dem basalen Unterjura von Zimbabwe ist der älteste Vertreter der Sauropoden, von dem ein Sacrum bekannt ist. RAATH (1972: 4-7, Abb. 3e, Taf. 1) beschreibt die Reste eines dreiwirbeligen, dorsoventral komprimierten Sacrums, von dem nur die ventrale Oberfläche erhalten ist. RAATH vermutet, dass noch ein viertes Sacrale vor dem cranial unvollständigen ersten gelegen haben müsse, weil das vorhandene erste Sacrale zu flach sei, um mit einem normalen Dorsalwirbel direkt zu artikulieren. Zwar räumt er ein, dass eine gewisse Deformation durch Bruch eingetreten sei, dies könne aber die Eigenartigkeit des Wirbels nicht erklären. Das auf der Unterseite des Sacrums flache Relief erinnere

stärker an das der Sauropoden als das der Prosauropoden. Er schätzt das rekonstruierte vierwirbelige Sacrum auf eine Länge von 550 mm bei einer Breite von 400 mm.

Eine besser illustrierte Wiederbeschreibung - aber mit denselben Schlussfolgerungen - gibt COOPER (1984: 211-212, Abb. 12A). COOPER begründet die Forderung eines vierten Sacralwirbels mit der vermuteten Artikulation der vorhandenen letzten beiden Sacralia im Bereich des Processus articularis ossis ischii am Ilium: Für ein 4. Sacrale wäre am Ilium genügend Platz vorhanden. Leider beruht dies wiederum auf der Annahme, dass das erhaltene acetabulare Bruchstück des Iliums nach Sauropodenart mit einem langen und kräftigen Processus praeacetabularis ausgestattet ist, von dem jedoch jede Spur fehlt. Nimmt man dagegen einen prosauropodenartig kurzen Processus praeacetabularis an, so bleibt für das vermutete 4. Sacrale kein Raum für eine Artikulation mit dem Ilium.

Nach der Abbildung von COOPER (1984: Abb. 12A) erfolgt die angeschlossene Beschreibung des Sacrums (Abb. 13a).

S1

Etwa die craniale Hälfte des Corpus ist abgebrochen, die caudale Hälfte verengt sich nach cranial bis auf 50% der Breite des caudalen Randwulstes, der mit dem des S2 verschmolzen ist.

S2

Das Corpus ist vollständig, die Facies ventralis flach, die SR2 entspringt ab dem cranialen Randwulst etwa in den vorderen 90% der Länge des Corpus, erreicht aber den caudalen Randwulst nicht. Von der Medianlinie des Corpus auf die Mitte des auf fast gleichem Niveau befindlichen SR-Ansatzes überge-

hend, befindet sich eine seichte Eintiefung. Von einer Sutura zwischen SR und Corpus ist nichts als eine leichte caudale Vorwölbung des caudalen Randes der SR zu bemerken. Der caudale Rand läuft in gerader Linie in einem Winkel von ca. 45° auf die Concavitas lateralis zu. Die SR verengen sich nach lateral bis zur Bruchstelle am vermutlich geringsten Durchmesser.

CS1

Das Corpus ist fast vollständig, ebenso die rechte CSR1, von der linken CSR1 ist nur der Ansatz erhalten. Die CSR1 setzt deutlich über der Hälfte der Höhe des Corpus (soweit erhalten) an (RAATH 1972: Abb. 3f) und erreicht weder den vorderen noch den hinteren Randwulst.

Eine später gefundene Topotyp-Sacralrippe mit anhängenden Teilen des Corpus (Abb. 13b) wurde von COOPER (1984: 212, Abb. 12B) richtig als SR2 erkannt (allerdings ist die Abbildung craniocaudal um 180° verdreht und die als „su“ - für Sutura - bezeichnete Stelle ist ein Riss durch das Corpus, während die mit einem Pfeil bezeichnete Stelle die caudal vorgewölbte Sutura darstellt). Es ist eine rechte SR2 von einem kleineren Individuum als der Holotypus von *Vulcanodon karibensis*. Vom Corpus ist nur noch weniger als die Hälfte der rechten Seite vorhanden, doch ist der craniale Verschmelzungswulst mit dem S1 sowie die Facies articularis caudalis für ein getrenntes CS1 erkennbar. Die SR2 setzt in den vorderen 75 % der Länge des Corpus an, der Hinterrand läuft gerade (nur unterbrochen von der vorspringenden Sutura) in einem Win-

kel von ca. 45° auf die Concavitas lateralis zu. Die Sutura ist deutlich bogenförmig und das bilateral symmetrische Sutura-paar würde nach caudolateral divergieren. Die distale Verbreiterung und Verdickung der SR2 ist unvollständig, doch ist erkennbar, dass der craniale Rand der SR2 einen engeren Bogen bildet, als von COOPER für das Holotyp-Sacrum rekonstruiert.

Diskussion

Ein Vergleich des Sacrums von *Vulcanodon* mit den Sacra von Prosauropoden zeigt eine vollständige Übereinstimmung. Insbesondere die für Prosauropoden typische Einengung der caudalen Hälfte des Corpus des S1, welche eine häufige Bruchstelle darstellt (vgl. *Plateosaurus* Taf. 5, 3, Fig. 8; *Sellosaurus*: Taf. 4, Fig. 5) und bei Sauropoden nicht vorkommt, aber auch das Fehlen eines Sacralrippenansatzes in der caudalen Hälfte des S1 (ein Sauropodenmerkmal), die Sutura am Ansatz des SR2 und der gerade laterocaudale Rand (bei Prosauropoden und Sauropoden) und die hoch und in der Mitte des Corpus des CS1 ansetzende CSR1 (nur Prosauropoden) sind Belege für eine nächste Verwandtschaft von *Vulcanodon* mit den bekannten Prosauropoden. Es lässt sich am Sacrum kein ausschließliches Sauropodenmerkmal feststellen. Sollte aufgrund anderer Skelettmerkmale die Zuordnung von *Vulcanodon* zu den Sauropoden mehr Gewicht bekommen, so ist zumindest der Merkmalszustand eines vierwirbeligen Sacrums (DS1, S1, S2, CS1) keine Synapomorphie der Sauropoden, denn bei *Vulcanodon* lassen sich nur drei Sacralia (S1, S2, CS1) nachweisen. Für ein Dorsosacrale gibt es keinen Beleg.

4. DIE FUNDSTELLE ELLINGEN – GRABUNG, GEOLOGIE, TAPHONOMIE, DIAGENESE UND ALTER

Die Fundstelle ist aufgrund der Überbauung und des Zeitpunktes der Grabung - sie fand 1962 statt - dem Autor dieser Arbeit nicht persönlich bekannt. Die folgende Darstellung beruht daher z. T. auf einem unveröffentlichten Manuskript von Dr. WELLNHOFER, das die geologischen Gegebenheiten und den allgemeinen Verlauf der Grabung betrifft. Dr. WELLNHOFER stützte sich seinerseits auf die Feldbuchnotizen von Prof. RICHARD DEHM und schriftliche Mitteilungen von Dr. MAX URLICHS.

Wertvolle Hinweise boten auch die von Prof. FAHLBUSCH gesammelten Ausschnitte aus dem Weißenburger Tagblatt. Weiterhin einbezogen sind freundlich mitgeteilte Erinnerungen der noch lebenden Grabungsteilnehmer und schließlich Unterlagen und Archivalien der Bayerischen Staatssammlung (BSP) einschließlich des Feldbuches von Prof. DEHM. Kurze allgemeinere Darstellungen über die Fundstelle und die Grabung finden sich auch bei WELLNHOFER (1982, 1994, 1999).

4.1 ENTDECKUNG UND VERLAUF DER GRABUNG IN ELLINGEN 1962

Entdeckung

Im Jahr 1962 wurde am östlichen Ortsrand des mittelalterlich entstandenen Städtchens Ellingen ein Neubaugebiet auf Schichten des Feuerletzens und des Lias erschlossen (Abb. 14). Das Neubaugebiet liegt dabei etwas oberhalb des natürlichen Ausstrichs des Feuerletzens. Bei Kanalaushubarbeiten für ein Wohnhaus stieß man Anfang August 1962 auf erste Knochen im Feuerletten, knapp unterhalb der Lias-Ablagerungen. Einer der Grundstückseigentümer, WILHELM PÖSCHL, teilte die Entdeckung von Knochen dem Kreisheimatpfleger von Ellingen MAX FRANK mit, der sich seinerseits am 14. August 1962 an Prof. Dr. FRANZ XAVER MAYR wandte (damals an der Philosophisch-Theologischen Hochschule in Eichstätt). Unverzüglich meldete Prof. MAYR die Funde dem zuständigen

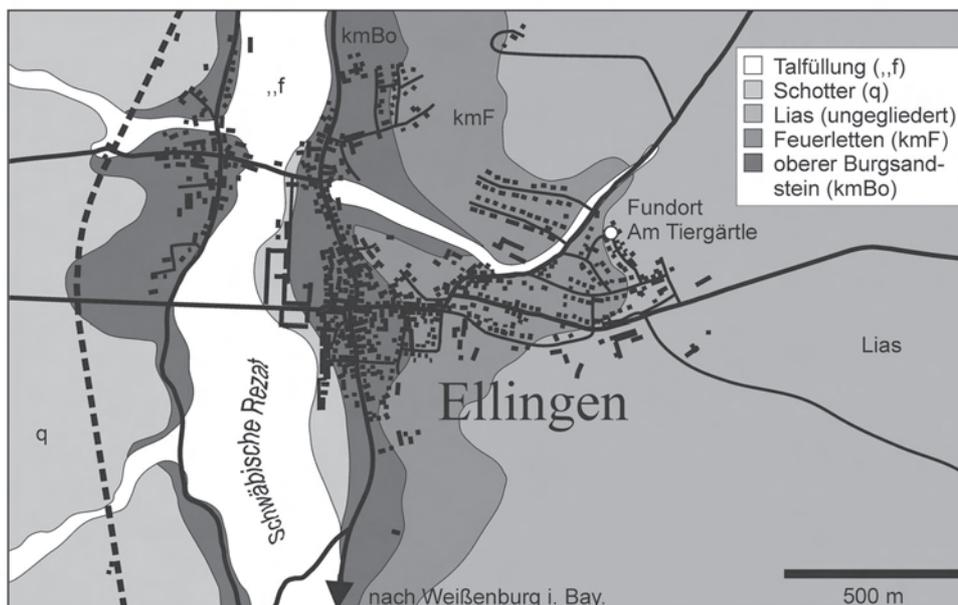


Abb. 14: Lage der Fundstelle „Am Tiergärtle“ in Ellingen. Vereinfachte geologische Karte nach BERGER (1982).
 Fig. 14: Position of the locality 'Am Tiergärtle' in Ellingen. Simplified geological map after BERGER (1982).

Wissenschaftler, Prof. Dr. RICHARD DEHM (6.7.1907- 20.3.1996), dem damaligen Direktor der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München (WELLENHOFER, unveröff. Manuskript).

Ausführlichere Darstellungen kann man den Zeitungsberichten entnehmen, wonach WILHELM PÖSCHL die Knochen zunächst KURAT SCHNEID sowie dem Apotheker RUDOLF SCHUB aus Ellingen zeigte, welcher die Knochen als Schwanzwirbel erkannte und die Meldung an Prof. MAYR vornahm (Weißenburger Tagblatt, pers. Archiv FAHLBUSCH). Bereits zu diesem frühen Zeitpunkt muß Prof. DEHM die Zugehörigkeit der Knochen zu *Plateosaurus* erkannt haben, wie aus seinem Feldbucheintrag beim ersten Besuch der Fundstelle hervorgeht.

Verlauf der Grabung

Dank der einsichtigen und bereitwilligen Zustimmung durch die Grundstückseigentümer WILHELM PÖSCHL und WALTER MÜHLING konnte die Bayerische Staatssammlung, beginnend am 28. August 1962, eine wissenschaftliche Ausgrabung durchführen, die nach 38 Tagen, am 4. Oktober 1962, für die weiteren Bauarbeiten eingestellt werden musste. Im Verlauf der Grabung wurde auf über 40 m² die Fundschicht nach Planquadraten abgebaut und dabei über 1000 Knochen geborgen. Die Fundstelle ist das Privatgrundstück mit Wohnhaus von WALTER MÜHLING (†) am Lerchenweg 12 (Topographische Karte von Bayern 1:25000, Blatt 6931, Weißenburg in Bayern, R 25400 H 36660).

Die wissenschaftliche Grabung begann zunächst mit der Durchsicht des bei den Kanalarbeiten ausgebagerten Abbaus, wobei zahlreiche Knochen geborgen werden konnten. Für diese Knochen liegen somit leider keine Daten über Hori-

zont und Orientierung vor. Ein Bagger räumte sodann die Hangendschichten (etwa 30 cm Arietensandstein) ab und legte die Fundschicht, den Feuerletten, frei. Um eine spätere Zuordnung der Knochen nach ihrer Fundlage zu ermöglichen, wurde die Fundstelle in Planquadrate eingeteilt, die in der Reihenfolge des Abbaues durchnummeriert wurden (siehe Fundplan, Abb. 16). Die Hauptfundschicht mit Knochen wurde in ein höheres und ein tieferes Niveau unterteilt, mangels lithologisch unterscheidbarer Merkmale geschah dies willkürlich. Schließlich kam ein drittes, noch tieferes Niveau mit Knochenfunden hinzu. Die Lage der einzelnen Funde konnte in der gebotenen Eile einer Notgrabung nur nach den drei Niveaus getrennt auf Transparentpapier skizziert werden, genaue Einmessungen mussten unterbleiben. Jeder Knochen erhielt zur Identifikation die Nummer seines Planquadrates (oberes Niveau: römische Zahl, tieferes Niveau: arabische Zahl, tiefstes Niveau: zugleich römische und arabische Zahlen) und einen Buchstaben, mit dem das Stück auf dem Fundplan wiedergefunden werden konnte. Viele Knochen und Knochenhaufen mussten eingepipst werden, um den Zusammenhalt zu gewährleisten.

Grabungsteilnehmer (Taf. 7-8)

Die Grabung wurde anfangs und in der 5. Woche von Dr. THERESE M. J. G. N. PRINZESSIN ZU OETTINGEN-OETTINGEN UND OETTINGEN-SPIELBERG (24.3.1909 – 21.10.1991), der zuständigen Konservatorin an der Bayerischen Staatssammlung, geleitet. Weiterhin waren zeitweilig als Grabungsleiter beteiligt Dr. HERBERT HAGN (damals Assistent, inzwischen Professor i. R. für Mikropaläontologie an der Universität München) und Dr. KARL WERNER BARTHEL (15.9.1928 – 13.10.1981, damals Konservator an der Bayerischen Staatssammlung). Für

die Grabung wurden außerdem die Präparatoren und Laboranten der Bayerischen Staatssammlung ALOIS SCHÖBERL, ERNST SCHMIEJA und HEINZ MERTEL und zeitweilig die Geologie-Studenten der Universität München RUDOLF FISCHER, HERBERT DRIESSLE, CHRISTOPH KLÖREN, HEINER STRIEBEL, MAX URLICHS und WOLFGANG WITT eingesetzt. Der gesamte Zeitraum der Grabung wurde aber nur von Dipl.-Geol. VOLKER FAHLBUSCH (heute Prof. i. R. für Wirbeltierpaläontologie an der Universität München) miterlebt, der auch für die Kontinuität des Grabungsablaufes sorgte und teilweise die Fundpläne erstellte. Als wertvoller freiwilliger Helfer war auch der Hobby-Archäologe WILHELM PÖSCHL beteiligt.

Öffentliches Interesse

Die ersten Funde durch Herrn PÖSCHL erregten großes Interesse, aber auch Befürchtungen bei den Ortsansässigen. Das Weißenburger Tagblatt vom 23.8.1962 berichtet, dass der Landrat Dr. HOFMANN alles in die Wege setzen wolle, damit der Saurier für den Landkreis ausgegraben und im Ellinger Schloß ausgestellt und nicht etwa von den Münchnern mitgenommen werde. Aber der Erhaltungszustand der Knochen, die „sehr oft mit Steinen derart zusammengewachsen sind, dass die Unterscheidung schwer ist“ (so das Weißenburger Tagblatt am 1.9.1962), ließen den Landrat bald vor den zu erwartenden Kosten der aufwändigen Präparation zurückschrecken (Weißenburger Tagblatt 31.8.1962, pers. Archiv FAHLBUSCH).

Die Grabung fand auch außerordentliche Aufmerksamkeit in der überregionalen Berichterstattung. So berichtet schon am ersten Tag (28.8.1962) das Erste Deutsche Fernsehen (ARD)

in der Tagesschau mit einem Filmbeitrag über den Beginn der Grabungen. An fast allen Tagen fanden sich Zuschauer aus Nah und Fern in großer Zahl ein und die lokale Presse schickte laufend Fotografen und Reporter. Anfangs war die Fundstelle so von Neugierigen überlaufen, dass die Polizei gelegentlich Abspernungen durchführen musste und eine Bitte veröffentlicht wurde, die Fundstelle zu meiden. Im altehrwürdigen Gasthof „Römischer Kaiser“ in Ellingen servierte man sogar „Ellinger Dinosaurier Schwanzsuppe“ und „Ellinger Dinosaurierplatte“ (laut Speisekarte, pers. Archiv FAHLBUSCH).

Am 4.9.1962, am sechsten Tag der Grabung, äußert Prinzessin Dr. OETTINGEN-SPIELBERG auch gegenüber der Presse die Vermutung, dass es sich bei den Knochen um einen Plateosaurier handle. Hoffte man in diesen ersten Wochen noch, man hätte es mit dem vollständigen Skelett eines einzigen Individuums zu tun, so war die Enttäuschung der Grabenden schließlich groß, als ein dritter Oberschenkel geborgen wurde. Die Enttäuschung legte sich aber mit den Funden größerer und gut erhaltener Knochenansammlungen - einer der Gipse mit einer großen Ansammlung soll gar 6 Zentner (300 kg) gewogen haben (Weißenburger Tagblatt 14.9.1962).

Erst zum Ende der Grabung hin wurden die für die wissenschaftliche Bearbeitung besonders wertvollen teilassozierten Skelettreste in und um das Planquadrat 40 gefunden. Nach dem Abschluss der offiziellen Grabung am 5. Oktober setzte PÖSCHL in den verbliebenen Resten der Fundschicht die Suche fort und konnte noch einige schöne Funde machen, die er schließlich nach München sandte (Weißenburger Tagblatt 21.-22.11.1962).

Tafel 7

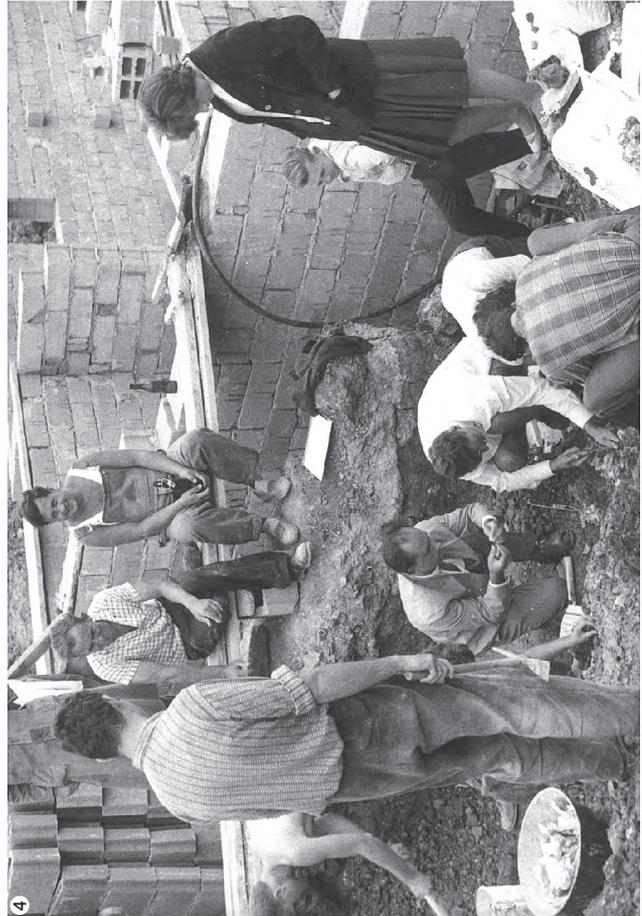
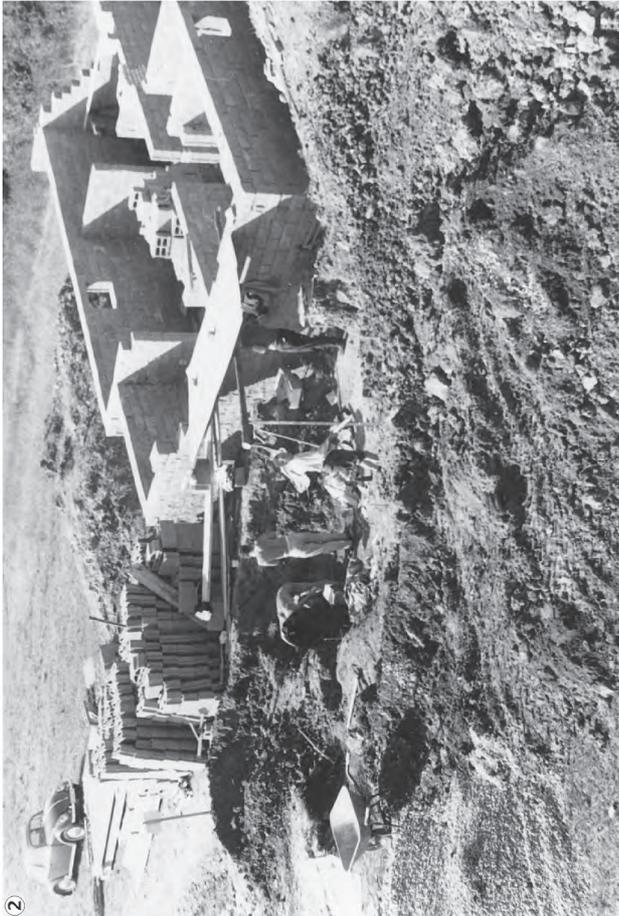
Fotos (Privat-Archiv Prof. FAHLBUSCH) von der Grabung in Ellingen 1962.

- Fig. 1: Durchsuchen des Abraums. Links HERBERT DRIESSLE (mit Schaufel), Grabungsleiterin Prinzessin Dr. THERESE OETTINGEN-SPIELBERG (gebückt), dahinter WILHELM PÖSCHL (Grundstückseigentümer), VOLKER FAHLBUSCH (gebückt). 28.8.1962.
 Fig. 2: Überblick über die Grabungsstelle. Im Bild rechts das Haus Lerchenweg 12 im Rohbau. 12.9.1962.
 Fig. 3: Filmaufnahmen für die ARD. Prinzessin Dr. THERESE OETTINGEN-SPIELBERG zeigt Funde, rechts daneben Landrat Dr. HOFMANN. 28.8.1962.
 Fig. 4: Beginn der Grabung. Auf den Brettern sitzen die beiden Grundstückseigentümer WILHELM PÖSCHL und WALTER MÜHLING. Die Grabenden von links: H. DRIESSLE, Unbekannter, HEINER STRIEBEL, V. FAHLBUSCH, TH. OETTINGEN-SPIELBERG (verdeckt). 30.8.1962.

Plate 7

Fotos (Private archive Prof. FAHLBUSCH) of the excavation in Ellingen 1962.

- Fig. 1: Searching in debris. From left HERBERT DRIESSLE (with shovel), Princess Dr. THERESE OETTINGEN-SPIELBERG (stooped), WILHELM PÖSCHL (land owner, behind), VOLKER FAHLBUSCH (stooped). 28.8.1962.
 Fig. 2: Overview on the locality. In foto right is the foundation for house Lerchenweg 12. 12.9.1962.
 Fig. 3: Film shooting for the First German Television (ARD). Princess Dr. THERESE OETTINGEN-SPIELBERG shows finds, together with Dr. HOFMANN. 28.8.1962.
 Fig. 4: Start of excavation. On the plank sitting land owners WILHELM PÖSCHL and WALTER MÜHLING. Excavationees from left: H. DRIESSLE, unknown, HEINER STRIEBEL, V. FAHLBUSCH, TH. OETTINGEN-SPIELBERG (covered). 30.8.1962.



4.2 GEOLOGIE DER FUNDSTELLE ELLINGEN

4.2.1 Geologischer Überblick

Die Fundstelle am Tiergärtle in Ellingen lieferte Ablagerungen des obersten Teils des Feuerletten. Dieser von GÜMBEL (1894: 587) nur beiläufig eingeführte Begriff umfasst in erster Linie die lettigen Tonmergel, die den Abschluss des Mittelkeupers ausmachen und die zuvor auch unter dem irreführenden Begriff *Zanclodon* (z. B. THÜRACH 1889, GÜMBEL 1891) bekannt waren (nach der früher verwendeten Bezeichnung *Zanclodon* für Prosauropodenfunde; das Typmaterial von *Zanclodon* entstammt jedoch dem Unterkeuper und stammt nicht von einem Dinosaurier, vgl. HUENE 1905, WILD 1975, GALTON im Druck). Der Feuerletten ist meist rot (daher der Name) oder durch chemische Verwitterung ausgebleicht und dann graugrünlich. In diese Ablagerungen sind zahlreiche, meist nicht großräumig aushaltende, mehr oder weniger mürbe Sandsteine, Konglomerate und Breccien eingeschaltet, häufig in Linsen. Daneben treten auch z. T. regional bedeutende Karbonatbänke auf, die teilweise sekundär durch pedogene Karbonatisierung oder durch primäre Karbonatfällung in Gewässern entstanden sind. Das bildbestimmende Auftreten von pedogenen Karbonatknollen war im württembergischen Raum Taufpate für die Bezeichnung Knollenmergel. THÜRACH (1889: 75-76) gibt Auskunft über die Mächtigkeitsverteilung des Feuerletten von Thüringen bis in die Schweiz. Während in der Umgebung Nürnbergs noch eine Mächtigkeit um und über 50 m erreicht wird, sinkt sie von dort nach SW über 20-30 m bei Gunzenhausen bis auf nur 10 m bei Wassertrüdingen und Oettingen ab, bevor sie nach W in Württemberg wieder auf die ursprüngliche Höhe ansteigt (THÜRACH 1889).

Der Feuerletten (Mittelkeuper) ist im Gebiet des Kartenblattes Weissenburg nur 25 m mächtig und enthält zahlreiche Sandsteinlinsen. Er liegt - wie üblich - dem Oberen Burgsandstein auf, der hier Mächtigkeiten von 30 bis 35 m erreicht und seinerseits durch sogenannten Zwischenletten unterteilt wird. Über dem Feuerletten lagern Arietenkalksandsteine des Lias $\alpha 3$ (unteres Sinemur) und im weiteren Hangenden eine lückenlose Jura-Abfolge. Man hat es also mit einem beträchtlichen Hiatus zwischen dem Feuerletten (Nor) und dem Lias $\alpha 3$ (Sinemur) zu tun. Der Feuerletten streicht am Fundort Ellingen in den unteren Hanglagen des Tales der Schwäbischen Rezat aus.

4.2.2. Das Profil der Grabungsstelle

Bei der ersten Begehung der Fundstelle am 17.8.1962 nahm DEHM folgendes Profil auf (unveröff. Feldbucheintragung):

10-30 cm	bröseliger, bräunlicher Lehm mit Kalksandsteinplatten (Lias β - γ) = Gehängegekriecher
60 cm	graugrüne, violette Mergel mit Sandschmitzen: etwas oberhalb der Mitte dieser bunten Mergel liegen die Dinosaurierknochen
18 cm	feinkörniger Sandstein, braungrau, in unregelmäßig wechselnden Lagen
bis 35 cm	aufgeschlossen: Liegendes rotvioletter Ton (typischer Feuerletten).

Im Verlauf der Grabung hat auch URLICHS das Profil der Fundstelle aufgenommen (Abb. 15), hier ein Auszug seiner Beschreibung nach schriftlicher Mitteilung an WELLNHOFER (unveröff. Manuskript):

Tafel 8

Fotos (Privat-Archiv Prof. FAHLBUSCH, Prof. HAGN, Archiv BSP) von der Grabung Ellingen 1962.

- Fig. 1: Von vorne: Prinzessin Dr. TH. OETTINGEN-SPIELBERG, H. STRIEBEL, eine Ellinger Lehrerin, W. PÖSCHL. 30.8.1962.
 Fig. 2: ALOIS SCHÖBERL beim Eingipsen. 12.9.1962.
 Fig. 3: MAX URLICHS mit einer größeren Knochenansammlung. 13.9.1962.
 Fig. 4: Von links: V. FAHLBUSCH, Grabungsleiter Dr. KARL WERNER BARTHEL, HEINZ MERTEL. [14.9.1962.]
 Fig. 5: Grabungsleiter Dr. HERBERT HAGN bei Regen. 6.9.1962.
 Fig. 6: Große Gipse sammeln sich unter dem Zeltdach. 21.9.1962.
 Fig. 7: VOLKER FAHLBUSCH. 3.9.1962.

Plate 8

Fotos (Private archive Prof. FAHLBUSCH, Prof. HAGN, archive BSP) of the excavation Ellingen 1962.

- Fig. 1: From front: Princess Dr. TH. OETTINGEN-SPIELBERG, H. STRIEBEL, a teacher from Ellingen, W. PÖSCHL. 30.8.1962.
 Fig. 2: ALOIS SCHÖBERL plastering. 12.9.1962.
 Fig. 3: MAX URLICHS with larger bone assemblage. 13.9.1962.
 Fig. 4: from left: V. FAHLBUSCH, Dr. KARL WERNER BARTHEL, HEINZ MERTEL. [14.9.1962.]
 Fig. 5: Dr. HERBERT HAGN in rain. 6.9.1962.
 Fig. 6: Large jackets under shelter. 21.9.1962.
 Fig. 7: VOLKER FAHLBUSCH. 3.9.1962.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

„Die Fundschichten liegen im oberen Feuerletten, 0,5 - 1,6 m unter dem Schwarzjura. Es konnten zwei Horizonte unterschieden werden: In einem oberen, 0,5 - 1,2 m unter dem Schwarzjura, waren nur wenige, kleine und häufig abgerollte Knochen vorhanden. Das Hauptfundniveau befand sich 1,2 - 1,6 m unter dem Schwarzjura. Hier wurden auf den ersten Blick regellos durcheinander liegend, und an zwei Stellen konzen-

triert, Knochenanhäufungen gefunden. Im Gelände konnte selten ein Zusammenhang der einzelnen Knochen festgestellt werden, da sie recht ungünstig, meist in Steinmergeln erhalten oder mit Steinmergel umkrustet sind. ... Die Hauptfundschicht geht in östlicher Richtung in einen 0,30 m mächtigen Feinsandstein mit kalkigem Bindemittel über. Dieser Sandstein spaltet in drei Bänke und keilt nach einigen Metern völlig aus.“

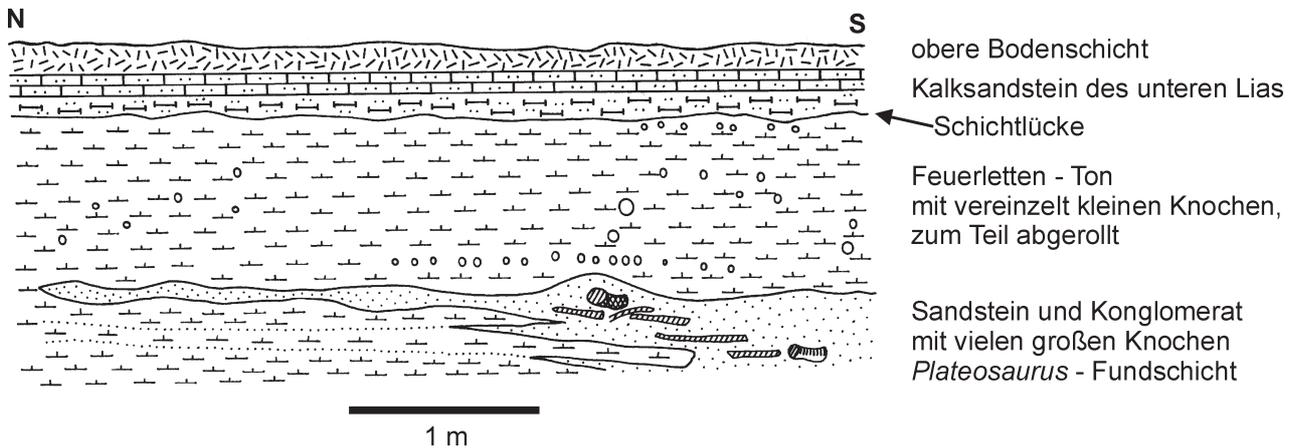


Abb. 15: Profil der Lokalität „Am Tiergärtle“ in Ellingen entlang der östlichen Grubenwand, aufgenommen von URLICHS gegen Ende der Grabung.
Fig. 15: Profile of the locality 'Am Tiergärtle' in Ellingen along the easterly pit side, measured by URLICHS towards the end of the field campaign.

Tafel 9

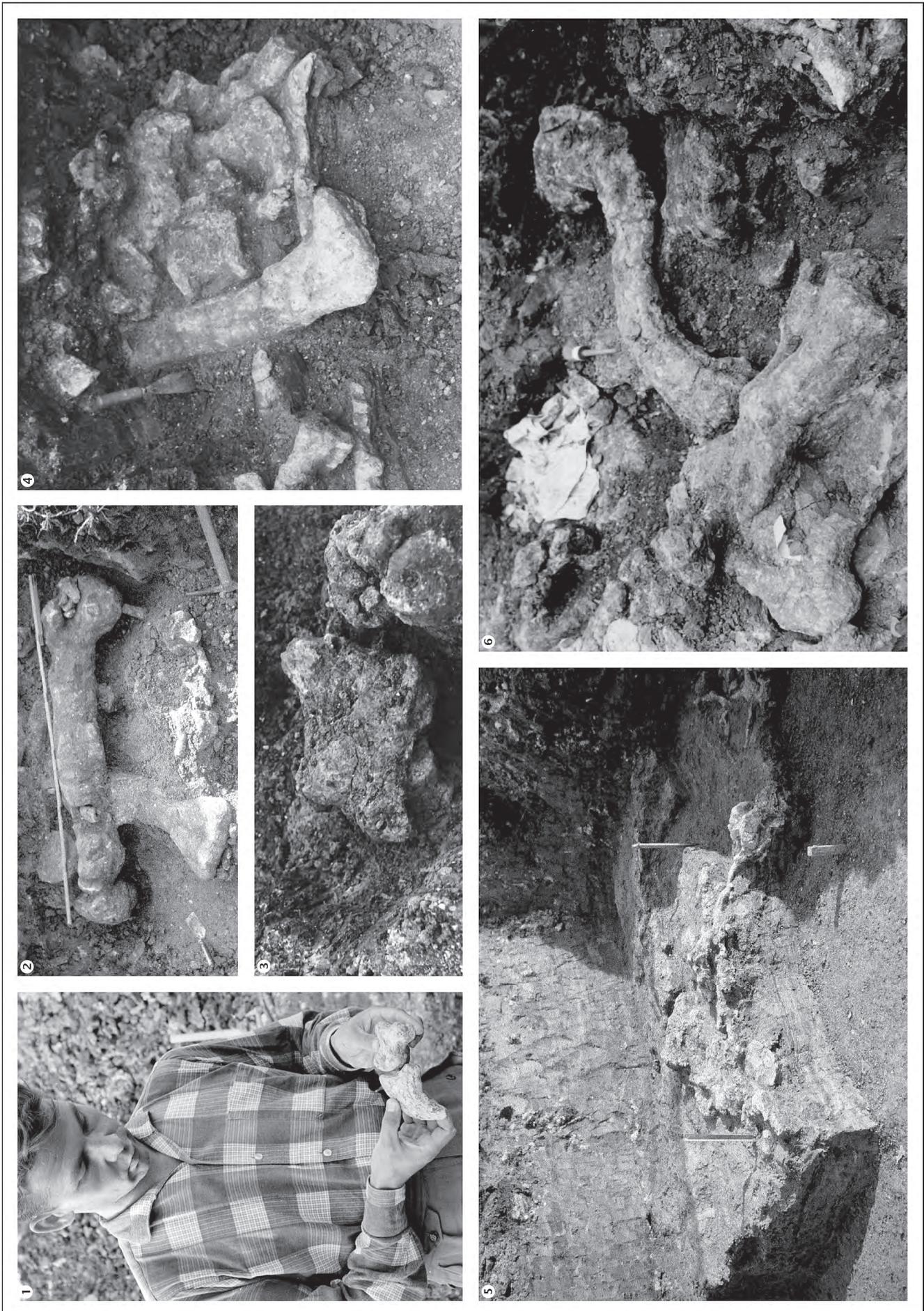
Fotos (Privat-Archiv Prof. FAHLBUSCH, Archiv BSP) von der Grabung Ellingen 1962.

- Fig. 1: VOLKER FAHLBUSCH mit einer artikuliert gefundenen Krallen mit letzter Phalange (vgl. Taf. 39, Fig. 1 u. 12).
Fig. 2: Femur und Tibia im Planquadrat 40, Originale zur Skelettrekonstruktion BSP 1962 I 37. (vgl. Taf. 33; 37, Fig. 1). 27.9.1962.
Fig. 3: Das für Prosauropoden typische Metacarpale I (vgl. Taf. 38, Fig. 1). 29.9.1962.
Fig. 4: Größere Knochenansammlung, vermutlich im Strömungsschatten der großen Tibia zusammengespielt. 13.9.1962.
Fig. 5: Schichtprofil mit durch Farbwechsel gekennzeichnete Schichtung des Mergeltons. 4.10.1962.
Fig. 6: Stark mit „Steinmergel“ überkrustete Knochen. 12.9.1962.

Plate 9

Fotos (Private archive Prof. FAHLBUSCH, archive BSP) of excavation Ellingen 1962.

- Fig. 1: VOLKER FAHLBUSCH with ungual and phalange found articulated (cf. pl. 39, fig. 1 and 12).
Fig. 2: Femur and tibia in PQ 40, originals to skeletal arrangement BSP 1962 I 37. (cf. pl. 33; 37, fig. 1). 27.9.1962.
Fig. 3: Metacarpale I, typical for prosauropods (cf. pl. 38, fig. 1). 29.9.1962.
Fig. 4: Larger bone assemblage, presumably assembled in streaming shadow of the large tibia. 13.9.1962.
Fig. 5: Profile with stratification of marl marked by color changes. 4.10.1962.
Fig. 6: Bones, heavily encrusted by „stonemarl“. 12.9.1962.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

4.3 TAPHONOMIE DER FUNDSTELLE ELLINGEN

4.3.1 Überblick über den sedimentologischen Rahmen

Im obersten Mittelkeuper bildet sich im Germanischen Becken ein abflussloser Endsee, eine sogenannte Playa heraus, deren fluviatile Zuflüsse in einem semiariden Klima mit wechselfeuchten Jahreszeiten für wechselnde Wasserstände sorgen. Ellingen liegt im breiten Hinterlandstreifen mit Zuflusssystemen der Playa: Die Flusssysteme sind nach den beobachteten „Kreuzschichtungen“ der Sandsteinlinsen und -partien im Feuerletten im Bereich mäandrierender Flüsse, deren abgeschnürte Altwasserbereiche und angrenzenden Senken bei stehendem Wasser und lokalen Überschwemmungsereignissen mit tonigen und mergeligen Sedimenten und bei katastrophalen Überflutungen mit Konglomeraten und Aufarbeitungsbrekzien gefüllt wurden (BEUTLER et al. 1999).

4.3.2 Taphonomische Befunde und Interpretation der Fundstelle

In der Lokalität „Am Tiergärtle“ liegt wahrscheinlich ein Altwasserbereich vor, in dem sich bei Überschwemmungen Sediment, Kadaverteile und verwitterte bzw. abgenagte Knochen aus der näheren Umgebung sammelten. Gegen Ende der Grabung notiert DEHM in seinem Geländebuch (27.9.1962): „Die Fundstelle stellt sich allmählich als eine flache Vertiefung dar, in der die Knochen dichter liegen; gegen den ansteigenden Rand werden sie weniger. ... Die Unterlage bildet mehr oder weniger zusammenhängend eine Sandsteinbank“.

Aus dem Farbwechsel des mergeligen Sedimentes (Taf. 9, Fig. 5) und einer eingelagerten Sandsteinlinse (DEHM, Geländebuch, 17.8.1962, wie zitiert) lässt sich eine ursprünglich vorhandene Schichtung ableiten, die darauf hinweist, dass die kleine Senke über einen größeren Zeitraum existierte und befüllt wurde. Für die Knochenansammlungen bedeutet dies, dass die vorhandenen Knochen nicht gleichzeitig sedimentiert wurden. Daraus folgt, dass es sich um deutlich größere Individuenzahlen gehandelt haben muss, als aus der nach den Knochelementen ermittelten MNI (minimum number of individuals) von 12 *Plateosaurus*-Individuen (zuzüglich anderer Faunenelemente) zu beweisen ist. Die überwiegende Menge der Funde besteht aus isolierten Knochen. Viele davon sind unvollständig eingebettet worden, so dass ein Transport mit Abrollung und Bruch, in einigen Fällen vielleicht auch Abkautung und Verschleppung durch Räuber vermutet werden kann.

Nur gelegentlich konnten im Gelände (Taf. 9, Fig. 1) oder bei der Auswertung der Knochen und Fundpläne zusammengehörige Elemente identifiziert werden, die den Schluss nahe legen, dass hier auch noch teilartikulierte Reste eingeschwemmt wurden. Die gefundenen „Knochenester“, d. h. punktuellen Ansammlungen in größerer Konzentration von teilweise dicht aufeinander liegenden Knochen, sind nicht auf individuelle Zusammengehörigkeit zurückzuführen, sondern vorwiegend auf Zusammenschwemmung. URLICHS (pers. Mitt. an WELLNHOFER, unveröff. MS) beobachtete während seines Geländeaufenthaltes an den Langknochen ein Streichen von 10°–45° [W] und rekonstruierte eine Schüttung aus ESE bis SE, teil-

weise beobachtete er aber auch ein dazu senkrechtes Streichen von 110° [W]. Nach dem Fundplan der Gesamtfundstelle lässt sich jedoch eine vorherrschende Einregelung nicht feststellen (Abb. 16), vielmehr ist die Anordnung regellos.

Eine Ausnahme hinsichtlich der Zusammengehörigkeit der Knochen bildet das assoziierte Teilskelett in und um das Planquadrat 40 (bzw. XL), das für eine vorläufige Skelett-rekonstruktion durch WELLNHOFER (1994) den Kern bildete. Dieses Tier könnte in nächster Nähe gestorben sein, da die Größe des Tieres (ca. 8 m) und die beinahe artikulierte Erhaltung einen größeren fluviatilen Transport unwahrscheinlich macht.

4.3.3 Vergleich mit anderen Fundstellen

Es bietet sich an, das Massenvorkommen in Ellingen mit den Massenvorkommen von *Plateosaurus* in anderen Fundstellen zu vergleichen. Die bedeutendsten dieser Massenvorkommen mit zahlreichen artikulierten z. T. vollständigen Skeletten sind die von Trossingen (Baden-Württemberg), Halberstadt (Sachsen-Anhalt) und Frick (Kanton Aargau, Schweiz) (vgl. Abb. 2). An den genannten Fundstellen haben die früheren Bearbeiter jeweils eigene Vorstellungen über die taphonomischen Prozesse, die zu merkwürdigen Gemeinsamkeiten in der Erhaltung geführt haben könnten. So wurden jeweils artikulierte vollständige Skelette gefunden, daneben aber auch nur Hinterhälften von Skeletten. Viele wurden in bestimmter lebensnaher Stellung eingebettet, wiederum andere waren in ihre Einzelteile zerlegt und über eine größere Fläche verteilt. Schließlich wurden auch viele isolierte Elemente gefunden. Für eine ausführliche Wiedergabe der historischen Vorstellungen zur Taphonomie sei auf die Arbeit von SANDER (1992) verwiesen. Es seien hier nur einige Punkte aufgegriffen.

FRAAS (1913) vermutete, dass das von ihm beschriebene Exemplar (SMNS 13200) aus Trossingen in Lebendstellung vor Ort gestorben sein müsse, es wurde in vollständiger Artikulation und quadrupeder Haltung gefunden (und zuerst auch so montiert, siehe BERCKHEMER in FRAAS & BERCKHEMER 1926). Als Todesursache vermutete er Versinken im Schlamm. JAEKEL (1913–14) schließt sich für Halberstadt dieser Meinung an; für die unvollständigen Reste nahm er Transport durch Wasserströmungen an, teilweise mit Umlagerung.

HUENE (1928 u. a.) nahm für den Knollenmergel dagegen eine äolische Entstehung an und rekonstruierte deshalb *Plateosaurus*-Herden, die jahreszeitlich durch die Keuperwüste wanderten. Austrocknende Tümpel erwiesen sich als Todesfalle für die erschöpften und jungen Tiere. Als Belege für diese These wurde das Vorhandensein von „Sanddünen“ und die durch Austrocknung der Bänder zurückgebogenen Hälse angeführt. Unvollständige Reste sollen durch Zertrampeln und Verwitterung zustande gekommen sein. Die Rekonstruktion von HUENE beeinflusste das allgemeine Bild von den Dinosauriern in späteren Jahren wesentlich.

SEEMANN (1933) konnte den äolischen Ursprung der „Keuperwüste“ jedoch widerlegen und zeigte, dass die Ablagerungen aquatischen Ursprungs und die vermuteten „Dünen“ durch synsedimentäre oder tektonische Deformation entstan-

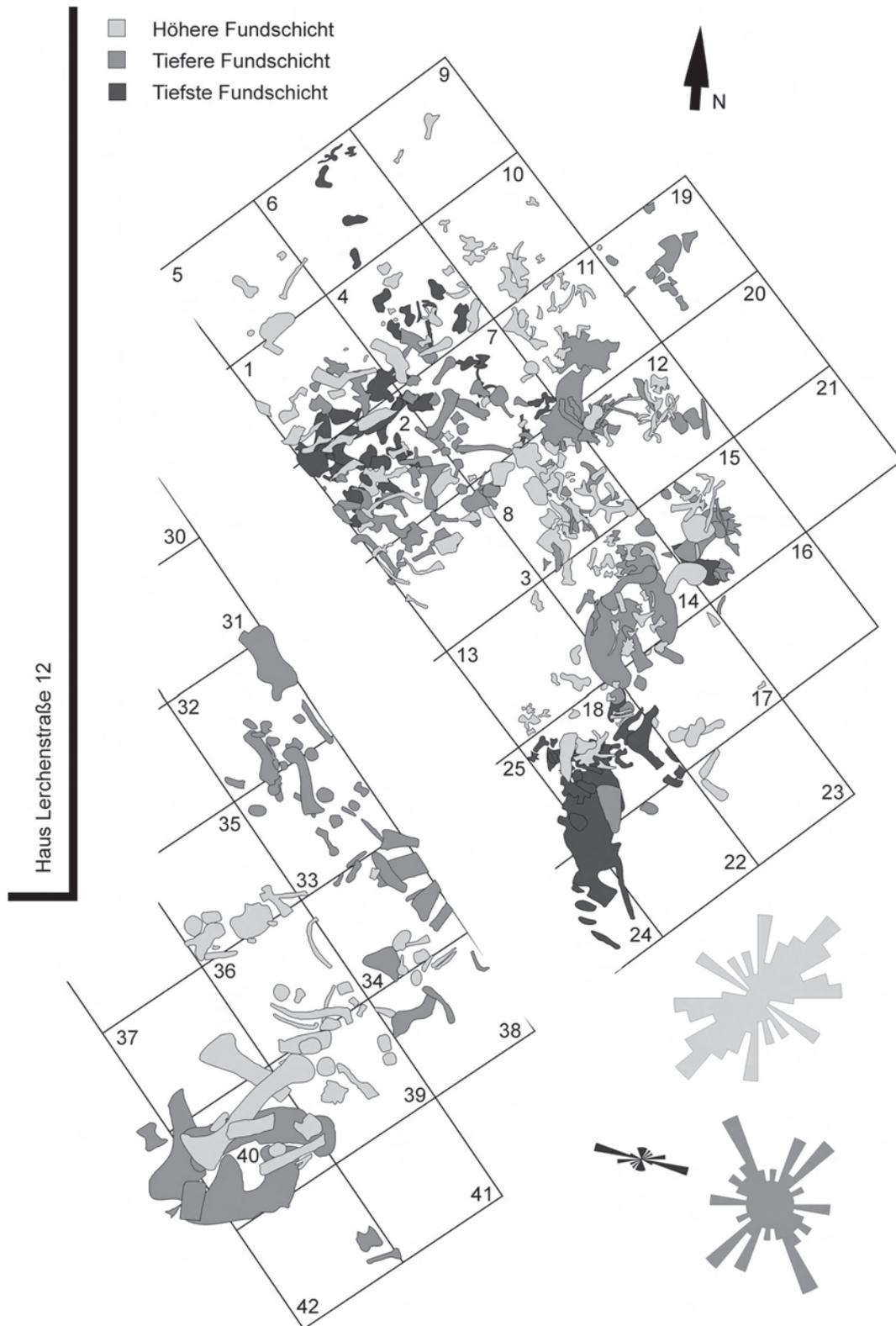


Abb. 16: Fundplan der Fundstelle in Ellingen, zusammengestellt nach den Originalunterlagen. Es wurde auf etwa 40 Quadratmetern abgegraben, nur im Bereich der Grundmauern des Hauses und in dem für die Kanalisierung angelegten Graben war die Fundschicht schon entfernt. Bei der Grabung wurden drei Niveaus unterschieden, die hier in unterschiedlichen Grautönen dargestellt sind. Die Richtungsrosen geben die Einregelung länglicher Knochen in den drei Niveaus wieder.

Fig. 16: Map of the fossil site in Ellingen, compiled after original digging documents. Digging in undisturbed layers was performed on ca. 40 square meters, only around the foundation of the building and in the channel for the sewerage system the fossiliferous layer had been removed previously. Three levels were distinguished, which are represented here in different grey tones. The orientation frequency of elongated bones is indicated in direction schemes for all three levels.

den waren. (Vermutlich gehen diese Deformationen auf die Quellung der Tone im Knollenmergel zurück, siehe Kapitel 4.4.3). SEEMANN bemerkte als Erster, dass die artikulierten Exemplare und Teil-exemplare dreidimensional eingebettet wurden und dass bei den unvollständigen Exemplaren vor allem die vordere Skeletthälfte mit Kopf und Hals fehlt, während die hintere Hälfte artikuliert ist. Die Beine sind meistens seitlich gespreizt, der Hals (wenn vorhanden) zurückgebogen. SEEMANN erklärt die Fundstelle Trossingen ebenfalls als Schlammfalle. Darüber hinaus wird die taphonomische Bevorzugung einer bestimmten Individual-Altersklasse dadurch erklärt, dass die leichteren Jungtiere sich aus dem Schlamm noch freikämpfen konnten, während die älteren schwereren und schwächeren Tiere zu tief einsanken und stecken blieben, wobei häufig die leichteren Vorderkörper noch aus dem Schlamm ragten.

WEISHAMPEL (1984) bemerkte Unterschiede in der unteren und oberen Knochenschicht der Trossinger Fundstelle; die untere Knochenschicht zeigte Funde der gleichen Größe und Vollständigkeit, die obere Schicht war darin diverser, obwohl auch hier Jungtiere fehlten. WEISHAMPEL nahm deshalb ein katastrophales Schlammflutereignis für die Entstehung der unteren Knochenschicht an, während die obere Schicht das normale „Hintergrundsterben“ repräsentiere (vgl. SANDER 1992: Abb. 4). In der unteren Knochenschicht sei eine Herde von Plateosauriern gleichen Alters (die Jungtiere lebten demnach getrennt davon) repräsentiert und bei dem katastrophalen Ereignis umgekommen.

SANDER (1992, 1999) schließt sich im Wesentlichen der Meinung von FRAAS (1913) an, der zuerst die Hypothese der Schlammfalle entwickelte. Er widerspricht WEISHAMPEL (1984), denn dessen Hypothese könne die distinkte Alters- oder Größenklasse der Individuen nur unter Zuhilfenahme der Hypothese, die Jungtiere lebten getrennt von der Herde, erklären. Die Schlammfalle würde es aber den Jungtieren wegen ihres geringeren Gewichtes erlauben zu entkommen.

SANDER (1992: 255) kreierte für die genannten drei Massenvorkommen von *Plateosaurus* in Trossingen, Halberstadt und Frick den Begriff „*Plateosaurus* bonebed“ und definierte ihn wie folgt: „A *Plateosaurus* bonebed is a monospecific mass accumulation of articulated remains of this dinosaur, including complete skeletons. Skeletons of the turtle *Proganochelys* may be present as the only other articulated vertebrate remains, and shed theropod teeth can always be found. The areal extent of the *Plateosaurus* bonebeds is considerable, on the order of hectares.“

Mit dieser Definition kann die Fundstelle Ellingen nicht als „*Plateosaurus*-bonebed“ bezeichnet werden. Im Einzelnen ist die Fundstelle nämlich nicht monospezifisch (etwa 30% Fremdanteil: *Rauisuchia*, mehrere Theropoden), es liegen keine artikulierten Überreste vor, es gibt keine vollständigen Skelette von *Plateosaurus*, die Schildkröte *Proganochelys* ist nicht nachgewiesen und es wurde nur ein einziger isolierter Zahn eines Fleischfressers gefunden. Die Ausdehnung der Fundstelle geht wegen Auskeilung der Fundschicht kaum über den ausgebeuteten Teil von etwa 40 Quadratmetern hinaus.

Es sei im Zusammenhang mit der distinkten Größenklasse der Trossinger Plateosaurier auf die Effekte der Diagenese im Kapitel 4.4 verwiesen. Die in der oberen Knochenschicht gefundenen Exemplare zeigen z. T. starke durch Tonquellung bedingte Aufblähung ihrer Größe. Es ist daher die größere Spannweite der Körpergrößen in der oberen Knochenschicht von Trossingen ein Artefakt der Diagenese. Es handelt sich vielmehr um die gleiche zu erklärende distinkte Größenklasse wie in der unteren Knochenschicht.

Auch in Ellingen ist das Fehlen von kleineren Tieren auffällig. Die von WELLNHOFER (1994) erwähnten angeblichen juvenilen Reste von *Plateosaurus* u. a. mit einer Femurlänge von 24 cm stellten sich als Überreste von Theropoden heraus. Allerdings existieren eine Reihe von sehr kleinen Resten - 2 cm lange Wirbel, ein Humerus von 8 cm Länge -, deren taxonomische Zugehörigkeit noch nicht geklärt werden konnte.

Nach diesen Feststellungen muss man die Hypothese gelten lassen, dass die Jungtiere (unter ca. 4,5 m Körperlänge) von *Plateosaurus* sich offenbar nicht im Einzugsgebiet der Sedimentation der bisherigen *Plateosaurus*-Fundstellen in Mitteleuropa aufgehalten haben. Andererseits spricht das gemeinsame Vorkommen gleichgroßer Tiere in den Fundstellen nicht für ein Herdenleben, denn die Fundstellen sind alle nicht durch einmalige Ereignisse, sondern über einen längeren Zeitraum hin (mindestens Jahrzehnte) gebildet worden. Das scheinbare Fehlen von zeitanzeigenden Sedimentationswechsellagen (Schichtung) im Knollenmergel geht auf die durch die Paläopedogenese verwischten Spuren zurück (BEUTLER et al. 1999).

4.4 DIAGENESE DER FOSSILEN KNOCHEN VON ELLINGEN

In diesem Kapitel wird am Beispiel der Plateosauriden des Mittelkeupers und insbesondere aus der Fundstelle Ellingen erklärt, weshalb die Diagenese für die taxonomische Bewertung von Wirbeltier-Fossilien berücksichtigt werden muss, welche Prozesse der Diagenese daran beteiligt sind und welche taxonomischen Konsequenzen sich daraus ergeben. Zuletzt wird noch einmal (vgl. Kap. 2) ausführlich auf die Ursache der Schwarzfärbung der Knochen eingegangen.

4.4.1 Die taxonomische Bedeutung der Diagenese

Nach gängiger paläontologischer Praxis werden morphologische Unterschiede von verschiedenen Individuen einer Art als Ausdruck biologischer Variabilität interpretiert. Dabei werden verschiedene Ursachen berücksichtigt: die individuelle genetisch bedingte Variabilität, ggf. Sexualdimorphismus, ontogenetisch bedingte Allometrie sowie Pathologien (Abb. 17). Einen fast immer unterschätzten, größeren Anteil am Erscheinungsbild von Fossilien haben aber auch verschiedene Vorgänge der Diagenese (Abb. 17). Diese Vorgänge beginnen mit chemischen Bedingungen bei Verwesungsprozessen, eventuell Verwitterung, Bodenbildung (Paläopedogenese, Neopedogenese), Kompaktion und Zementation und reichen bis zu spät-diagenetischen chemischen Austauschprozessen, Tektonik,

Verwitterung und Erosion. Die Veränderungsprozesse umfassen nicht nur die Farbe und chemische Zusammensetzung der Versteinerung, sondern auch deren Morphologie, wie hier gezeigt werden soll; denn die taxonomische Interpretation sämtlicher Prosauropoden-Funde ist davon abhängig.

Taphonomie. Wesentliche morphologische Informationen gehen durch Fraß, Transportabrollung, Verwitterung und Erosion vor der endgültigen Einbettung verloren.

Postsedimentäre Erosion, Verwitterung und rezente Bodenbildung. Tiefgründige Verwitterung (chemische Lösung), Durchwurzelung, bakterielle Tätigkeit oder Erosion an der Oberfläche sorgen für unvollständige Erhaltung. Besonders delikate Einzelheiten gehen schneller verloren als die Grobmorphologie.

Kompression und Tektonik. Mehr oder weniger leicht erkennbare morphologische Veränderungen liegen bei tektonischer Zerklüftung oder „Verquetschungen“ infolge von auflastendem Gebirgsdruck vor. Auf kompressive Deformationen bei *Plateosaurus*-Material wird weiter unten genauer eingegangen (4.4.2).

Paläopedogenese. Eine wesentliche Rolle hinsichtlich unterschätzter und übersehbarer Morphologie-Veränderungen kann die Paläopedogenese spielen. Es werden in den nachfolgenden Kapiteln (4.4.3 und 4.4.4) zwei Prozesse der Bodenbildung vorgestellt, die eine morphologische Veränderung der Fossilien bewirken.

4.4.2 Auswirkungen der Kompaktion in Abhängigkeit von der Art des Sedimentes

Weiter gehende Vergleiche mit Material aus dem Steinmergelkeuper von Halberstadt und dem württembergischen Stubensandstein (nur geringfügige paläopedogenetische Effekte) zeigen, wie sich die Kompaktion des Sedimentes auf die fossilen Knochen auswirkt.

Im Steinmergelkeuper (Knollenmergel-Äquivalent) von Halberstadt zeigen die Knochen Zerklüftung in Bruch-Scharen, die parallel zur Längsachse der Knochen und senkrecht dazu ausgerichtet sind und häufig geradezu regelmäßige Abstände einhalten (Taf. 11, Fig. 1). Insgesamt behalten die Knochen weitgehend ihre dreidimensionale Form und werden wenig verdückt. Dies ist das typische Ergebnis einer Kompaktion - eventuell auch Mikrotektonik -, wenn das umgebende Sediment weicher und fließfähiger (geologisch gesprochen: weniger kompetent) ist, als die eingeschlossenen Knochen.

Im Stubensandstein dagegen werden die Knochen sehr stark deformiert. Viele Knochen sind platt gedrückt - jedoch ohne dass die Knochenoberfläche makroskopisch erkennbare Strukturveränderungen wie Risse oder Knicke aufweist, vielmehr wirkt der Knochen vollkommen heil oder allenfalls krisselig. Die Plättung wirkt sich auch nicht dahin gehend aus, dass der Knochen anschließend ausgewalzt wäre. Länge und Breite der Knochen bleiben gleich, nur die Höhe verringert sich erheblich. Man sollte daher wohl weniger von einer Plättung als von

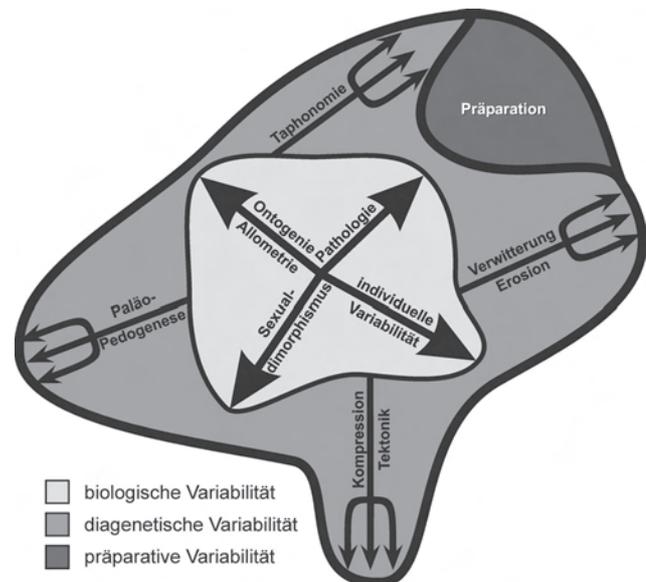


Abb. 17: Schematische Darstellung der Vorgänge, die die Morphologie eines Fossils beeinflussen. Während des Lebens hängt die Gestalt der Lebewesen von kleinen genetischen Unterschieden, evtl. vom Geschlecht, von Krankheiten und dem Individualalter zum Zeitpunkt des Todes ab. Nach dem Tod beginnen physikalische Prozesse diese Gestalt zu verändern. Verwitterung und Erosion, destruktive Tätigkeit von Mikroorganismen und Bodenbildung, schließlich Kompression und spätdiagenetische Vorgänge. Bei der Bergung und Konservierung nimmt dann auch der Präparator Einfluss auf die Morphologie, indem er Risse verfüllt und fehlende Teile ergänzt.

Fig. 17: Schematical representation of processes influencing the morphology of fossils. During the live the details of the build of a living being depends on small genetical differences, possibly on sex, pathologies, and individual age at the time of death. After death physical processes begin to change the original build (weathering and erosion, destructive activity of microorganisms and pedogenesis, finally compression and late diagenetic events). During rescue and conservational work the preparator influences the morphology, e.g. by filling of cracks and remodelling of missing parts.

einer Stauchung sprechen. Erklärt werden kann dieses merkwürdig plastische Verhalten der Knochen durch das in seiner Nachgiebigkeit dem Knochen ähnliche Sediment, dem Sandstein, der dem Knochen nicht ausweicht wie der weichere (Knollen-)Mergel. Die Kompaktion des Sandsteines führt dazu, dass sich die vorher reichlich vorhandenen Porenräume schließen. Außerdem wurde auch ein Teil des Sedimentes (Feldspäte, Glimmer) chemisch gelöst. Der Knochen, äußerlich scheinbar intakt, verliert durch die hohe, unnachgiebige Auflast seine strukturelle Integrität, d. h. das Maschengewebe des Knochens bricht im mikroskopischen Maßstab und die größeren Hohlräume werden nach und nach von Knochenmaterial ausgefüllt. Der Effekt der Kompaktion lässt sich bei den „zweidimensionalen“ Knochen von „*Sellosaurus*“ beobachten. Insbesondere eignen sich die (theoretisch) bilateral symmetrischen Wirbel gut für eine Abschätzung des Effektes; nämlich davon abhängig, ob der Wirbel vertikal, schräg oder lateral liegend eingebettet wurde (Taf. 19, Fig. 1-2).

4.4.3 Paläopedogenese mit Karbonatisierung und ihre Effekte

4.4.3.1 Aufblähung von Knochen durch Konkretionsbildung

Erst in jüngster Zeit wurde die Paläopedogenese überhaupt als Faktor der morphologischen Variabilität erkannt und daraus auch taxonomische Konsequenzen gezogen. HOLZ & SCHULTZ (1998) stellten bei einigen Exemplaren von Rhynchosauriern (Archosauria), Dicyodontiern (Therapsida) und anderen Reptilien aus der Mitteltrias von Brasilien (Santa Maria Formation) Aufblähungen der Knochen fest, die sie auf die Bildung von Karbonatkonkretionen in den Gewebeporen des Knochens zurückführen konnten. Das Wachstum der Karbonatkonkretionen sprengte das Knochengewebe und führte zu einer unregelmäßigen, aber beträchtlichen Volumenvergrößerung des Knochens. Selbst das dichtere Zahngewebe wird oft von diesem Prozess nicht verschont. Zuvor waren die genannten Reptilien durch HUENE in mehreren Arbeiten (zuletzt 1935-1942) als unterschiedliche Arten und sogar Gattungen aufgefasst worden. HOLZ & SCHULTZ (1998) zeigen nun, dass es sich um Exemplare (je) einer Art mit unterschiedlicher diagenetischer Geschichte handelt.

4.4.3.2 Der Begriff Taphotaxon

Die enorme taxonomische Bedeutung der Studie von HOLZ & SCHULTZ (1998) vor Augen veranlasste LUCAS (2001) für ein Taxon, dessen Typusmaterial durch Diagenese morphologisch verfälscht wurde, den Begriff „Taphotaxon“ einzuführen, um es so als taxonomisch wertlos oder invalides Taxon zu kennzeichnen. (Im englischen Sprachraum ist die Frühdiagenese Bestandteil der Taphonomie). Dieser Vorschlag muss zurückgewiesen werden, denn es sind - wie weiter unten gezeigt wird - alle Fossilien von graduell mehr oder weniger starken Gestaltänderungen durch unterschiedliche diagenetische Prozesse betroffen. Es sind also potentiell alle fossilen Taxa als Taphotaxa anzusprechen bzw. als invalid anzusehen. Entgegen der Meinung von LUCAS (2001) schließt die morphometrische Verfälschung nicht aus, dass diagnostisch verwertbare morphologische Merkmale erkannt werden können.

4.4.3.3 Karbonatpedogenese bei anderen Fossilien

Die diagenetische Aufblähung durch Karbonatkonkretionsbildung ist dem Autor dieser Arbeit schon früher bei Grabungen (1994-2001) in der jungtertiären Fossilagerstätte Sandelzhausen (Untermiozän, Niederbayern) begegnet. Hier wurden die Gehäuse von Schnecken aufgebläht (vgl. GALL 1971). Die Übereinstimmung der Bruchstückhaftigkeit der aufgeplatzten Schneckengehäuse mit der mosaikartigen bruchstückhaften Erhaltung der Knochen der Dinosaurier von Ellingen führte zur unabhängigen Entdeckung des diagenetischen Aufblähungs-Effektes infolge der Karbonatisierung.

Die Bildung von Karbonatkonkretionen im terrestrischen Milieu ist nicht mit der Bildung von Karbonatkonkretionen im marinen Milieu gleichzusetzen. Bei letzterer sorgt die durch Verwesung bedingte Erniedrigung des pH-Wertes für die Aus-

fällung von Karbonat und zwar im Fossil und in einem charakteristischen Saum darum herum. Diese Konkretionsbildung (Geode) sorgt für eine erhöhte Widerstandskraft gegenüber Kompression oder spätdiagenetischer Auflösung des Fossils. Die Karbonatisierung schreitet jedoch nicht soweit fort, dass eine Sprengung oder Aufblähung des Fossils erfolgt.

4.4.3.4 Bedingungen der Karbonatisierung in Red Beds

Der Prozess der Karbonatkonkretionsbildung ist auf Paläopedogenese zurückzuführen, d.h. Bodenbildungsprozesse, die während oder bald nach der Entstehung der Ablagerung stattfinden. Karbonatausfällung in bestimmten Horizonten und in verschiedenen Ausbildungen ist ein typisches Phänomen von Bodenbildungen bei bestimmten geochemischen und klimatischen Voraussetzungen. RETALLACK (1997) weist auf den Zusammenhang von Knochenhaltung und Karbonatausfällung in terrestrischen Sedimenten hin. Beide sind an alkalische Paläoböden und semiaride bis aride, allenfalls subhumide Verhältnisse mit Niederschlägen von 300-900 (maximal 1200) mm/a gebunden. Weiterhin typisch für diese Böden ist die Bildung von quellfähigen Tonen (Smectit, später oft zu Illit umgewandelt). Karbonatkonkretionen sind ein häufiger und charakteristischer Bestandteil der terrestrischen Red-Beds weltweit (z. B. Chinle Formation, Carn, USA, RETALLACK 1997; Knollenmergel, Nor von Württemberg, BEUTLER et al. 1999; Hasandong Formation, Unterkreide von Korea, PAIK et al. 2001).

Auf die Bedeutung der Karbonatpedogenese für die Erhaltung des Knochenapatits weisen PAIK et al. (2001) hin. Die koreanischen Forscher berichten außerdem von knollenbildenden mikritischen Karbonatinkrustierungen auf Knochenfragmenten, ganz ähnlich den in Ellingen festgestellten Befunden. Die Mikritkrusten enthalten überdies als pedogene Merkmale peloidales Gefüge, circumgranulare oder semi-circumnodulare Risse und laminare Tubuli mit Mikritwandung. Die Knochenoberflächen selbst sind fleckig, zerbrochen und teilweise brekziiert, ein Umstand, der nach RETALLACK (1997) und PAIK et al. (2001) auf vorherige Verwitterung auf der Bodenoberfläche zurückgeht.

4.4.3.5 Karbonatbildungen in der Fazies des höheren Mittelkeupers

Nach BEUTLER et al. (1999), RICHTER (1985) und SEEGIS & GOERIGK (1992) ist der Knollenmergel bzw. Feuerletten als Ablagerung in einer trockenen Playa zu verstehen. Die tonig-siltigen Böden der Playa wurden nur gelegentlich überflutet. Der rote Knollenmergelton bzw. der Feuerletten wird als terrestrische Bodenbildung gedeutet. Von SE her, entlang des Beckenrandes, werden Sande in die Playa-Ebene eingeschwemmt. Innerhalb der Playa-Ebene treten stellenweise temporäre (nicht evaporisierende) Seen auf, mit lakustrinen Karbonaten, die z.B. im Mainhardter Wald (N-Württemberg) noch vor Ablagerung der Rhätsandsteine wieder aufgelöst worden sind. Ihr ehemaliges Vorhandensein kann dann nur noch festgestellt werden, wenn die Karbonate frühdiagenetisch verkieselt wurden und in Form von Feuersteinknollen noch erhalten sind (SEEGIS & GOERIGK 1992). Verschiedengradige Ver-

kieselungen (Silcretes) in Karbonaten unterschiedlicher Herkunft sind im Knollenmergel und Feuerletten häufig anzutreffen (RICHTER 1985, SEEGIS & GOERIGK 1992).

Außer lakustrinen primären Karbonaten treten verbreitet pedogene sekundäre (FINCKH 1912) Karbonate auf (Calcrete - Dolcrete; Knollen, Konkretionen, Krusten), wie auch schon im Burgsandstein (RICHTER 1985). Diese Karbonate sind im württembergischen Raum kalkig, während sie in Franken etwas Magnesium-haltiger (dolomitisch) sind (FINCKH 1912, RICHTER 1985). RICHTER (1985) unterschied zwei Formen pedogener Karbonate: „dolcrete nodules“ (Knollen) und „hard pan dolcretes“. Bei letzterer Form findet sich eine Abfolge von Knollen, die nach oben hin zu Orgeln und Pfeifen verschweißen und schließlich in eine in sich geschlossene Karbonatbank übergehen, die laminiert und brekziiert sein kann. Diese pedogenen Karbonate können zu polymikten Karbonat-Konglomeraten (bzw. -Brekzien) umgelagert werden. Im Feuerletten wurden dabei als Zemente Mg-calcitische und dolomitische Sparite und Mikrite festgestellt. RICHTER (1985) berichtet von vadosen dolomikritischen und dolosparitischen Karbonatzementen (Meniskuszement oder Haftwasserzement) im Porenraum eines unbestimmten Knochens aus dem Feuerletten (Fundort: ca. 6 km S Königshofen, Unterfranken).

Von besonderem Interesse für die Diagenese der Ellinger Knochen sind auch die von RICHTER (1985) abgebildeten und gedeuteten „gesprengten Sandpartikel“ aus dem Bursandstein. In breiten Rissen in Quarzkörnern sowie in Feldspäten und Glimmern, die entlang der Spaltbarkeit mehrfach aufgefächert sind, befindet sich Dolosparit, dessen Sprengkraft beim Kristall-Wachstum infolge von Austrocknung einer karbonat-gesättigten Lösung für die Rissbildung verantwortlich gemacht wird (sogenanntes displazives Kristallwachstum).

4.4.3.6 Beschreibung der Karbonatisierungseffekte in der Fundstelle Ellingen

Die Knochen aus dem Feuerletten von Ellingen entstammen teils mergeligem Ton und teils mergeligen Sandsteinen. Das Sediment zeigt sich - wie ausgeführt (Kapitel 4.1) - intensiv karbonatisiert, insbesondere die Knochen sind stark inkrustiert. Bei der Grabung war es oft schwierig, Knochen von Konkretionen zu unterscheiden (FAHLBUSCH, pers. Mitt.) und einer der Präparatoren notierte später gelegentlich zur Feldbuchnummer ein „Mist“ in sein Arbeits-Notizbuch, wenn sich eine Konkretionsmasse als „leer“ erwies. Ein Kollege (er möchte nicht genannt werden) stellte beim ersten Anblick der Ellinger Knochen provokativ die Frage: „Was sind das denn für Lösskindl?“ – Wenn man diese Aussagen beispielsweise mit den in Taf. 19, 20, 22 abgebildeten Stücken vergleicht, wird man sie verstehen.

Die pedogene Karbonatisierung ist ein von zufälligen Inhomogenitäten des Bodens beeinflusster, aber im Wesentlichen horizontgebundener Vorgang, der von klimatischen Gegebenheiten und Grundwassereigenschaften gesteuert wird. Im Verlauf von Jahrzehnten und Jahrhunderten entstehen so diffuser Karbonatstaub, flockenhafte Inkrustierungen, irregulär geformte knollenartige Gebilde bis hin zu massigen Karbonatkörpern mit dm-Durchmesser (HINTERMAIER-ERHARD & ZECH 1997).

Die Morphologie und Erhaltung der Ellinger Knochen ist daher je nach Karbonatisierungsgrad unterschiedlich. Es lassen sich vier Erhaltungstypen festhalten (Abb. 18), die von der Karbonatisierung abhängen. Die nachfolgende Übersicht gibt die wichtigsten Charakteristika der vier Erhaltungstypen an. Die Erhaltungstypen treten selbstverständlich nicht nur in Reinform auf, es gibt vielfältige Übergänge (z. B. Taf. 10, Fig. 4, 5).

Erhaltungstyp I

Die Knochenoberfläche ist strukturell in kleine, aneinander liegende Krümel zerlegt, die ihrerseits angelöst und gerundet sind. Die Zerlegung ist teilweise auf Zermalmung durch die Kompression des Sedimentes und teilweise vermutlich auf mikrobielle Zersetzung (evtl. Durchwurzelung) oder chemische Lösung zurückzuführen. Im Inneren sind die Knochen durch Kompression zerlegt, viele Knochenstücke geraten so ins Innere des Markhohlraumes (Taf. 10, Fig. 1). An Karbonatbildungen sind stellenweise flockenartige Karbonatkörperchen auf der Oberfläche zu beobachten sowie die meist nicht vollständige Ausfüllung der Hohlräume (Taf. 14, Abb. 4, 5).

Erhaltungstyp II

Diese Knochen sind gut erhalten. Die Oberflächen-Struktur ist meist nur von vielen kleineren Rissen durchzogen und ansonsten intakt. Poren und andere kleinere Hohlräume sind mit Karbonat verfüllt. Die Oberfläche ist größtenteils mit einer dünnen flockenartigen Karbonat-Kruste überzogen. (Beispiele Taf. 10, Fig. 4, 5 stellenweise mit Erhaltungstyp III).

Erhaltungstyp III

Die Knochen sind strukturell in ein Mosaik von kleinen Knochenbruchstückchen zerlegt, deren Zwischenräume durch Karbonatmassen eingenommen werden. Die Bruchstückchen sind teilweise erheblich gegeneinander verschoben oder verdreht. Die Oberfläche ist durch einzelne starke unregelmäßig verlaufende Risse gekennzeichnet (Taf. 10, Fig. 2, 6), die durch die Sprengkraft der im Inneren (besonders im Markhohlraum) wachsenden Konkretionen hervorgerufen wird. An einigen Stellen wuchern die Konkretionen aus der Form der Knochen nach außen vor, unter Mitnahme von Knochenpartikeln (Taf. 10, Fig. 2).

Erhaltungstyp IV

Die Knochensubstanz ist hier teilweise chemisch angelöst oder sogar ganz aufgelöst worden. Die verbliebenen Knochenpartikel schwimmen in einer Karbonatmatrix (Taf. 10, Fig. 8), in der sie als zahlreiche dunkle Pünktchen und weiträumig ausgestreute, nicht aufgelöste Bruchstückchen (Puzzle) erkennbar sind. Die Oberfläche ist meist durch „pathologische“ Protuberanzen und große Risse gekennzeichnet (Taf. 10, Fig. 7). Darüber hinaus können einander benachbarte Knochen durch Konkretionsbildungen so „zusammenwachsen“, dass sie nicht mehr voneinander getrennt werden können und unidentifizierbar sind.

Es stellt sich heraus, dass bei geringer Karbonatisierung (Erhaltungstyp I) die Knochen besonders durch kompressive Deformation geprägt sind, während bei starker Karbonatisierung (Erhaltungstyp III und IV) die Form durch die Auswucherung der Konkretionsmassen extrem aufgebläht werden kann und unkenntlich wird. In beiden Fällen (Typ I und III) wird die Internstruktur der Knochen massiv gestört und sie können sich im Anschlag sehr ähnlich sein; der Typ III ist jedoch durch externe Karbonatwucherungen gekennzeichnet. Der ideale Erhaltungs-Zustand, eine porenfüllende, aber nicht darüber hinaus gehende Karbonatisierung, die der Kompression mehr Widerstand leistet, ist im Erhaltungstyp II verwirklicht.

In manchen Fällen, deren detaillierte Beschreibung im 5. Kapitel zu finden ist, mag es äußerst unglaublich erscheinen, wenn beispielsweise die Wirbel aus Taf. 20, Fig. 1b und 2b oder 3a und 8a als Wirbel der (vermutlich) gleichen Position und der gleichen Art, nämlich *Plateosaurus engelhardti*, bestimmt werden. Die morphologischen Unterschiede sind aber tatsächlich beinahe ausschließlich erhaltungsbedingt, nämlich in diesem Fall durch Kompression der in unterschiedlicher Orientierung eingebetteten Wirbel bzw. schräge Kompression und unregelmäßige Aufblähung.

Als weiterer formbeeinflussender diagenetischer Prozess kommt noch die Ausheilung von Klüften mit Sparit hinzu (Taf. 10, Fig. 2).

Erhaltungstyp	I	II	III	IV
Knochen-substanz	stellenweise angelöst	intakt	intakt	teilweise bis ganz aufgelöst
Knochen-oberfläche	krümelig	weitgehend intakt, kleinere Risse	Mosaik viele, große Risse	Mosaik bis punktuell Restsubstanz
Karbonat-bildungen	wenige Bildungen, offene Hohlräume	inkrustierte Oberfläche, Hohlräume gefüllt	stark inkrustiert, Knochen gesprengt, stellenweise Auswucherung	stark auswuchernde und verwachsende Konkretionsmassen

Deformationen	kompressive Deformation
	pedogenetische Deformation

Abb. 18: Schematischer Überblick über die verschiedenen Erhaltungstypen infolge der Karbonat-Paläopedogenese in Ellingen. Je stärker die Karbonatisierung, desto geringer ist im Allgemeinen die Verformung durch Auflast, dafür wird der Knochen durch konkretionäres Wachstum entstellt.

Fig. 18: Scheme showing the different types of preservation influenced by carbonate palaeopedogenesis in Ellingen. The more carbonatization the less deformation due to load is observed in general, but then the bone is disfigured by concretionary growth.

Tafel 10

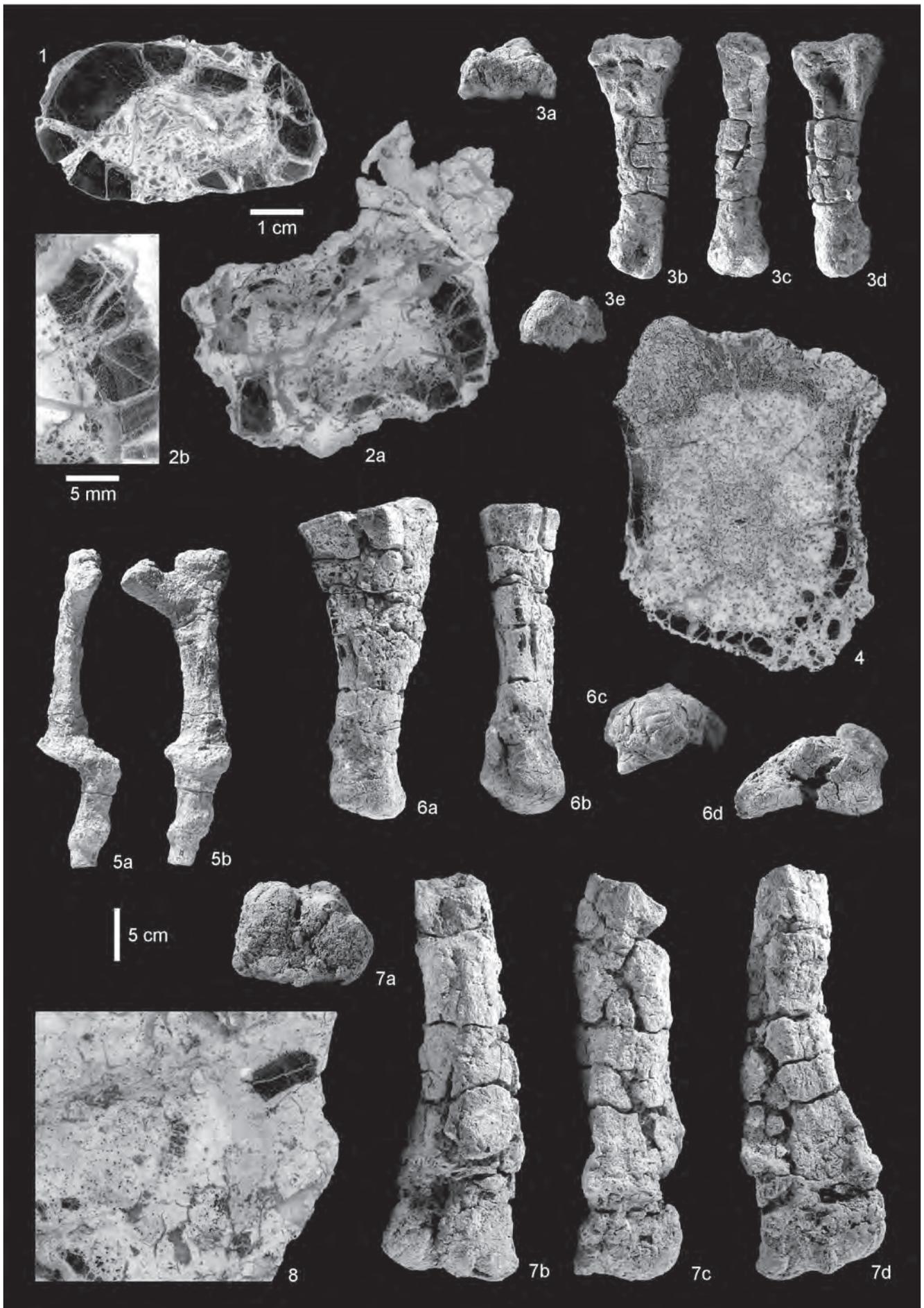
Typische Erhaltung an der Fundstelle Ellingen.

- Fig. 1: Distales Bruchstück eines rechtes Metatarsale II (BSP 1962 XLVI 138, PQ A). Erhaltungstyp I.
 Fig. 2: Unbestimmbares Bruchstück eines Metatarsale (BSP 1962 XLVI 139, PQ 7 K). Erhaltungstyp III.
 Fig. 3: Rechtes Metatarsale II (BSP 1962 XLVI 87, PQ A). Erhaltungstyp II + III (Schaft). a: proximal, b: lateral, c: cranial, d: medial.
 Fig. 4: Corpus eines Dorsalwirbels eines Theropoden (BSP 1962 XLVI 142).
 Fig. 5: Brustrippe (BSP 1962 XLVI 32, PQ XII G). Erhaltungstyp II, mit Konkretionswachstum in der Mitte. a: medial, b: caudal.
 Fig. 6: Ulna dextra (BSP 1962 XLVI 71, PQ XXXI A9). Erhaltungstyp III. a: lateral, b: cranial, c: distal, d: proximal.
 Fig. 7: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 140, PQ XXIII B) eines Theropoden. Erhaltungstyp IV. a: distal, b: caudal, c: medial, d: cranial.
 Fig. 8: Unbestimmbarer „Knochen“ (?Tibia) (BSP 1962 XLVI 141, PQ A). Erhaltungstyp IV.
 Maßstab für Fig. 1, 2a, 4, 8: 1 cm; Maßstab für Fig. 2b: 5 mm; Maßstab für Fig. 3, 5, 6, 7: 5 cm.

Plate 10

Typical preservation at the locality Ellingen.

- Fig. 1: Distal fragment of a right metatarsale II (BSP 1962 XLVI 138, PQ A). Preservation type I.
 Fig. 2: Undeterminable fragment of a metatarsale (BSP 1962 XLVI 139, PQ 7 K). Preservation type III.
 Fig. 3: Right metatarsale II (BSP 1962 XLVI 87, PQ A). Preservation type II + III (shaft). a: proximal, b: lateral, c: cranial, d: medial.
 Fig. 4: Corpus of dorsal vertebra of a theropod (BSP 1962 XLVI 142).
 Fig. 5: Pectoral rib (BSP 1962 XLVI 32, PQ XII G). Preservation type II, with concretionary growth in the mid. a: medial, b: caudal.
 Fig. 6: Ulna dextra (BSP 1962 XLVI 71, PQ XXXI A9). Preservation type III. a: lateral, b: cranial, c: distal, d: proximal.
 Fig. 7: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 140, PQ XXIII B) of a theropod. Preservation type IV. a: distal, b: caudal, c: medial, d: cranial.
 Fig. 8: Undeterminable „bone“ (?tibia) (BSP 1962 XLVI 141, PQ A). Preservation type IV.
 Scale for figs. 1, 2a, 4, 8: 1 cm; scale for fig. 2b: 5 mm; scale for figs. 3, 5, 6, 7: 5 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

4.4.3.7 Karbonat-Paläopedogenese bei *Vulcanodon*?

Der Holotypus von *Vulcanodon karibaensis* RAATH, 1972 wurde am Lake Kariba in Zimbabwe in einer Sandsteinlinse gefunden. Die Fundumstände (RAATH 1972, COOPER 1984) gleichen denen der Ellinger Fundstelle auffällig. Der zum Holotyp gerechnete Teil der Funde war größtenteils artikuliert (RAATH 1972: 1-2). Gleichzeitig und bei einer späteren Grabung entdeckte dislozierte weitere Knochen gehören nach COOPER (1984) zu anderen Individuen, teilweise vielleicht auch zum gleichen Individuum. RAATH (1972: 2) bemerkt zum nur vereinzelt schlechten Erhaltungszustand, es sei „most of the observed damage ... attributable to recent weathering and erosion of the hill slope in which it was exposed, to crushing, and to the notoriously destructive activity of growing plant roots.“ COOPER (1984) bildet zeichnerisch die ergänzten Stellen und die Oberflächenstruktur der Knochen mit Rissen und Unebenheiten ab. Noch mehr zeigt sich in einigen von COOPERS Fotoabbildungen (COOPER 1984: Abb. 8, 13, 19) der Erhaltungszustand. Dieser ist höchstwahrscheinlich das Ergebnis einer Karbonat-Paläopedogenese wie in Ellingen. Besonders das Beispiel der Ischia macht dies deutlich (vgl. COOPER 1984: 215, Abb. 18 B): „The long slender ischia ... are reminiscent of the prosauropod condition, but unique in being considerably longer than the pubes ... Distally they are very irregular and perhaps pathologically malformed.“ In der genannten Abbildung ist die abnorme Länge als konkretionäre Wucherung am distalen Ende erkennbar. Das unvollständige Ilium von *Vulcanodon* (COOPER 1984: Abb. 16) ist - abgesehen von der bedeutenderen Größe - dem in Taf. 29, Fig. 6 abgebildeten aus Ellingen praktisch gleich in der Erhaltung; es gibt keinen Grund, es nach Sauropodenart mit einem weit aus-

ladenden Processus praeacetabularis zu rekonstruieren, an dem ein Dorsosacrals ansetzen könnte (s. Kapitel 3). Eine Untersuchung der Originale von *Vulcanodon* ist allerdings zur Bestätigung dieser Vermutung erforderlich.

4.4.3.8 Karbonatpedogenese bei *Plateosaurus* im Knollenmergel?

HUENE (1907-08) bildete mosaikartig „zerhackte“ Knochenoberflächen von Dinosauriern aus dem Knollenmergel (mit seinen namengebenden Karbonatknollen) von Württemberg ab. Diese unregelmäßigen Rissysteme in den Knochen waren in der Vergangenheit als Trockenrisse gedeutet worden (z. B. GALTON 1990: 341 „sun-cracked“). Dies ist unmöglich, da die Knochen allseitig betroffen sind und durch Austrocknung nur wenige radial bzw. longitudinal angeordnete große Risse entstehen würden.

Viele Dinosaurierskelette des Knollenmergels erhielten von HUENE (1907-08, 1932) eigene Art- und sogar Gattungsnamen, von denen einige recht auffällig auf eine Aufblähung à la Karbonatknollenbildung hinzuweisen scheinen: Die Gattung *Pachysaurus* („Dickechse“) mit den Arten *P. magnus* und *P. giganteus*, sowie *Gresslyosaurus robustus*. Es wäre daher naheliegend, im württembergischen Knollenmergel ebenfalls eine karbonatpedogenetische Aufblähung zu vermuten. Die Untersuchung von umfangreichem Vergleichsmaterial (SMNS, GPIT) ergab jedoch, dass die Fossilien des Knollenmergels in keinem einzigen Fall durch Karbonatkonkretionen überkrustet oder durchsetzt waren. Vielmehr ist hier ein anderer, bisher unerkannter Prozess für die Strukturveränderung maßgeblich, nämlich die Tonquellung (siehe unten). Die Frage,

Tafel 11

Plateosaurus engelhardti, Tibiae aus Halberstadt (Fig. 1) und Ellingen (Fig. 2-5).

Fig. 1: Tibia dextra (MB Skelett I). Mit longitudinalen und radialen Rissen. a: caudal, b: lateral, c: distal, d: cranial, e: proximal, f: medial, g: Detail von medial.

Fig. 2: Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 108, PQ A). a: cranial, b: distal.

Fig. 3: Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 106, PQ A) in zwei Bruchstücken. a: lateral, b: proximal, c: distal, d: proximale Ansicht des distalen Bruchstücks.

Fig. 4: Tibia sinistra (BSP 1962 XLVI 107, PQ VII Aa: lateral, b: cranial, c: proximal.

Fig. 5: Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 109, PQ XVIII 18 J). a: lateral, b: proximal, c: distal.

Maßstab für Fig. 1a-f, 2, 3a-c, 4, 5: 10 cm; Maßstab für Fig. 1g, 3d: 2 cm.

Plate 11

Plateosaurus engelhardti, tibiae from Halberstadt (Fig. 1) and Ellingen (Fig. 2-5).

Fig. 1: Tibia dextra (MB Skelett I). With longitudinal and radial cracks. a: caudal, b: lateral, c: distal, d: cranial, e: proximal, f: medial, g: detail from medial.

Fig. 2: Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 108, PQ A). a: cranial, b: distal.

Fig. 3: Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 106, PQ A) in two fragments. a: lateral, b: proximal, c: distal, d: proximal view of distal fragment.

Fig. 4: Tibia sinistra (BSP 1962 XLVI 107, PQ VII Aa: lateral, b: cranial, c: proximal.

Fig. 5: Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 109, PQ XVIII 18 J). a: lateral, b: proximal, c: distal.

Scale for figs. 1a-f, 2, 3a-c, 4, 5: 10 cm; scale for figs. 1g, 3d: 2 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

weshalb die Karbonatisierung des Knollenmergels nicht auch zur Aufblähung von Knochen beigetragen hat, lässt sich vielleicht durch eine geringere Reife der Paläoböden infolge höherer Sedimentationsraten erklären.

4.4.4 Paläopedogenese mit Ton-Neubildung und ihre Effekte

Die Fazies des Knollenmergels einschließlich seiner Paläobodenbildungen wurde ausführlich zuletzt von BEUTLER, HAUSCHKE & NITSCH (1999) behandelt. Bei der paläopedogenetischen Verwitterung von Feldspäten und Glimmern entstanden durch Neubildung aus vorhandenen Ionen Illite und quellfähige Tonminerale, die diffusiv jeden vorhandenen Raum einnehmen. So sind bei den Knochen des Knollenmergels alle Hohlräume bis zu den feinsten Poren mit Ton gefüllt (Taf. 12, Fig. 2b).

Die Quellfähigkeit der Tone ist auch heute noch vorhanden und der Knollenmergel - wie auch der Feuerletten in Bayern - ist deshalb ein gefürchteter Baugrund: Bei wechselnder Durchfeuchtung des Bodens reicht die Kraft der eintretenden Volumenänderung der Tone aus, um Bäume umstürzen und in Häusern Risse entstehen zu lassen. Wie Dipl. Ing. FINCKH (1912) bemerkt, ist der Knollenmergel „die schlüpfrigste und am meisten zu Verrutschungen geneigte Bodenart unseres Landes“.

Diese Quellfähigkeit muss auch bei Reinigungs- und Präparationsarbeiten an Fossil-Material aus dem Knollenmergel berücksichtigt werden: Es darf kein Wasser verwendet werden. Andererseits führt zu starke Austrocknung zur Verminderung des Zusammenhaltes des Knochen-Ton-Verbundes, so dass das Fossil in der Hand zerbröckelt (eigene, leidvolle Erfahrung).

Die Kraft der bei der Paläopedogenese quellenden Tone sprengt die Knochenstruktur und es entstehen unregelmäßige polygonale Mosaikstückchen. Die kleinsten Stückchen (< 1mm) - häufig in den Zwickeln zwischen größeren Stücken (>5 mm) - werden durch den Quellvorgang ausgetrieben und gehen meist bei der Präparation der Knochen verloren. Es entstehen so Fehlstellen im Puzzle der Knochenmosaikstücke (Taf. 12, Fig. 1a, Taf. 13, Fig. 3c).

Die Knochen sind recht unterschiedlich von der Tonquellung betroffen. Knochen mit großen primären Hohlräumen (Markhohlraum der Langknochen von Dinosauriern) sind meist etwas stärker aufgesprengt als Knochen ohne große Hohlräume. Insgesamt verläuft der Prozess der Aufblähung durch Tonquellung jedoch im Vergleich zur Aufblähung durch Karbonatbildung viel regelmäßiger, weil die diffusive Platznahme der neugebildeten Tonminerale weniger punktuell akzentuiert ist, sondern schichteinheitlicher verläuft. Nur ausnahmsweise sind Knochen an einigen Stellen stärker betroffen. In einem solchen Fall, dem rechten Humerus von *Gresslyo-*

Tafel 12

Plateosaurus engelhardti, zugeordnetes Material aus dem Knollenmergel von Württemberg.

Fig. 1: Tibia dextra (GPIT). Teil des Holotypus von *Gresslyosaurus robustus* HUENE, 1908 aus dem Knollenmergel von Bebenhausen. a: Detailansicht mit bemalten Füllmassen und Knochen (Mitte), b: proximal, c: lateral, d: Kopie aus HUENE (1907-08: Taf. 53, Fig. 3), e: lateral, f: distal.

Fig. 2: Scapula (GPIT). Teil des Holotypus von „*Pachysaurus*“ *magnus* HUENE, 1908 aus der Jäcklinge bei Pfrondorf. a: lateral. Die dunklen Bereiche sind Klebstoffmassen., b: Detail einer Bruchfläche. Die Spongiosa und die feinen Risse sind tongefüllt.

Fig. 3-4: Teil des Holotypus von „*Pachysaurus*“ *wetzelianus* HUENE, 1932 aus Trossingen (GPIT).

Fig. 3: Tibia sinistra. a: lateral, b: medial, c: Detail der lateralen Fläche im oberen Drittel.

Fig. 4: Femur sinistrum. a: cranial, b: caudal.

Maßstab für Fig. 1a, 3c: 2 cm; Maßstab für Fig. 1b-f, 2a, 3a-b, 4: 10 cm; Maßstab für Fig. 2b: 1 cm.

Plate 12

Plateosaurus engelhardti, referred material from the Knollenmergel of Württemberg.

Fig. 1: Tibia dextra (GPIT). Part of holotype of *Gresslyosaurus robustus* HUENE, 1908 from the Knollenmergel of Bebenhausen. a: detailed view of colored artificially healed surface and bone (mid), b: proximal, c: lateral, d: drawing from HUENE (1907-08: pl. 53, fig. 3), e: lateral, f: distal.

Fig. 2: Scapula (GPIT). Part of holotype of „*Pachysaurus*“ *magnus* HUENE, 1908 from the Jäcklinge near Pfrondorf. a: lateral. Dark areas artificial surface and glue, b: detail of broken bone surface. Spongiosa and fine cracks filled with mud.

Fig. 3-4: Part of holotype of „*Pachysaurus*“ *wetzelianus* HUENE, 1932 from Trossingen (GPIT).

Fig. 3: Tibia sinistra. a: lateral, b: medial, c: detail of lateral surface in upper third.

Fig. 4: Femur sinistrum. a: cranial, b: caudal.

Scale for figs. 1a, 3c: 2 cm; scale for figs. 1b-f, 2a, 3a-b, 4: 10 cm; scale for fig. 2b: 1 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

saurus plieningeri HUENE, 1908, wurde das Stück (Taf. 28, Fig. 6) von PLIENINGER (1857: 498f., Taf. 10 Fig. 3) und HUENE (1907-08: Fig. 114) deshalb als krankhafte Abnormität (Pathologie) eingestuft.

Für das Erscheinungsbild des aufgequollenen Knochens ist die Farbe des Tones bedeutsam. Während in Roterhaltung die Knochenstückchen sich hell aus dem dunkleren roten Ton der Risse hervorheben und dadurch der Prozess der Tonquellung leicht erkennbar ist (Taf. 12), sind bei Entfärbung (spätdiagenetische Reduktion des Fe^{3+} zu Fe^{2+}) Knochen und Ton gleichfarbig und am Stück und insbesondere in Abbildungen kaum mehr zu unterscheiden (Taf. 31).

Das Ergebnis der Tonpedogenese allein ist eine recht regelmäßige Volumenzunahme des Knochens. Aus der Breite der Risse zwischen den Mosaikstückchen der Knochenoberflächen kann man grob abschätzen, wie stark der Effekt ist. Der größte Femur eines *Plateosaurus* aus dem Knollenmergel ist der 98 cm lange linke Femur von *Pachysaurus wetzelianus* HUENE, 1932 aus Trossingen (Taf. 12, Fig. 4). Die Risse von mm-Größe zeigen, dass der Knochen um ca. 25-30% seiner ursprünglichen Länge aufgebläht wurde. Anhand dieses Femurs und weiterer stark aufgeblähter Knochen (Taf. 12, 13) wurde von Bearbeitern eine Gesamtlänge der Tiere von bis zu 10 m errechnet (BERCKHEMER in FRAAS & BERCKHEMER 1926, SANDER 1992). Dies muss nach unten korrigiert werden.

4.4.5. Schwarzfärbung der Knochen im Feuerletten

Schwarzfärbung von Knochenmaterial ist im Feuerletten Bayerns die Regel, sowohl in den mergeligen und sandigen Partien als auch in den Konglomeraten. Ausnahmen hiervon

sind beinahe nur die Knochen des Typusmaterials von *Plateosaurus engelhardti* (siehe Diskussion dieser Art im 2. Kapitel). Die ersten schwarz gefärbten Plateosaurier-Knochen wurden in der Gegend von Lauf (E Nürnberg) gefunden (GÜMBEL 1865). BLANCKENHORN (1898: 81) geht auf mineralogische Details des umschließenden Konglomerates ein; das Kalkkonglomerat (?Muschelkalkgerölle) weist demnach hohen Erzgehalt auf: „Abgesehen von schwarzen Manganoxydhydrat oder Psilomelanflecken erscheint Malachit, Kupferlasur und Markasit ... Das Gestein umschließt fossiles Holz, das teils verkohlt, teils von Schwerspath, Schwefelkies und Kupferkies durchschwärmt ist, ferner glänzend schwarze Knochen“. Auch THÜRACH (1889: 73) erwähnt diese Assoziation.

Eine erzmikroskopische Studie an den schwarz gefärbten Knochen aus dem *Plateosaurus*-Konglomerat von Lauf nahm KURT VON GEHLEN (1959) vor. Neben dem Knochen-Apatit sowie Calcit in den Markhohlräumen fand er eine Reihe von Cu- und Fe-Sulfidzerzen in den Knochengefäßen, -hohlräumen und Rissen mit einer beobachtbaren Kristallisationsfolge, beginnend mit idiomorphem Pyrit (FeS_2) und anschließend weiteren nicht-idiomorphen Ausfüllungen durch Pyrit, Kupferkies ($CuFeS_2$), Bornit (Cu_3FeS_4), Kupferglanz (Cu_2S , evtl. auch Neodigenit Cu_3S_5) und Covellin (CuS).

In der eigentlichen Knochensubstanz fand GEHLEN ebenfalls Sulfid-Erzausscheidungen in feiner Verteilung (meist 1-10µm). Infolge von rezenter Oxidierung entstanden sekundäre Minerale wie Malachit und Kupferlasur. Die Gründe der Schwarzfärbung der Knochen wusste GEHLEN (1959: 35) nicht exakt zu klären, da nach seinen Beobachtungen sowohl submikroskopische Sulfidzerzkörner als auch „verkohlte“ Reste organischer Substanz (Bitumen) in feinsten Verteilung beteiligt sein könnten.

Tafel 13

Plateosaurus engelhardti, zugeordnetes Material aus dem Knollenmergel von Stuttgart und dem Feuerletten von Lauf.

Fig. 1: Femur dextrum (SMNS). Teil des Holotypus von *Plateosaurus reinigeri* HUENE, 1908 aus dem Knollenmergel von Stuttgart. a: cranial, b: caudal, c: lateral, d: medial, e: proximal (Stereopaar), f: distal (Stereopaar).

Fig. 2: Femur dextrum (Abguß in GPIT, o. Nr., von NHGN 5766 ● proximales Ende und 5767 ● distales Ende) aus dem unteren *Plateosaurus*-Konglomerat vom Eisenbahneinschnitt zwischen Lauf und Röthenbach. a: caudal, b: proximal, c: caudal, d: distal.

Fig. 3: Distalende des linken Femur (SMNS 6014) von *Plateosaurus erlenbergiensis* HUENE, 1907 aus dem Eisenbahneinschnitt am Erlenberg b. Stuttgart. a: distal, b: caudal, c: Detail von lateral.

Maßstab für Fig. 1, 2, 3a-b: 10 cm; Maßstab für Fig. 3c: 1 cm.

Plate 13

Plateosaurus engelhardti, referred material from the Knollenmergel of Stuttgart and the Feuerletten of Lauf.

Fig. 1: Femur dextrum (SMNS). Part of holotype of *Plateosaurus reinigeri* HUENE, 1908 from the Knollenmergel of Stuttgart. a: cranial, b: caudal, c: lateral, d: medial, e: proximal (stereopair), f: distal (stereopair).

Fig. 2: Femur dextrum (cast in GPIT, unnumbered, of NHGN 5766 ● proximal end, and 5767 ● distal end) from the Lower *Plateosaurus*-Konglomerat at the railway cut between Lauf and Röthenbach. a: caudal, b: proximal, c: caudal, d: distal.

Fig. 3: Distal end of left femur (SMNS 6014) of *Plateosaurus erlenbergiensis* HUENE, 1907 from the railway cut at the Erlenberg near Stuttgart. a: distal, b: caudal, c: detail of lateral.

Scale for figs. 1, 2, 3a-b: 10 cm; scale for fig. 3c: 1 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Eine moderne Untersuchung der Schwarzfärbung von fossilen Knochen unternahm PFRETZSCHNER (2001) am Beispiel von pleistozänen und tertiären Säugerknochen aus marinen und terrestrischen Ablagerungen und den Dinosauriern *Diplodocus* aus der Morrison Formation (USA) und *Iguanodon* aus dem Wealden (England). Die Knochen von *Diplodocus* sind in ihrer vollkommenen Schwarzfärbung denen aus dem Feuerletten der Gegend von Lauf und Günthersbühl, teilweise auch Ellingen gleich (eigene Beobachtung, BSP, SMF).

PFRETZSCHNER konnte experimentell die Bildung von Pyrit in fossilen Knochen nachvollziehen und eine frühdiagenetische und eine spätdiagenetische Bildung unterscheiden. In beiden Fällen wird Eisen und Sulfid aus Porenwässern aufgrund spezieller chemischer Bedingungen (erhöhter pH-Wert) im fossilisierenden Knochen ausgefällt. Die frühdiagenetische Bildung wird durch den bei der Verwesung organischer Substanz (Knochen-Kollagen) erhöhten pH-Wert und erhöhten Sulfid-Gehalt verursacht. Die spätdiagenetische, wesentlich langsamere Pyrit-Bildung ist durch eine Erhöhung des pH-Wertes relativ zur Umgebung infolge der Pufferwirkung von Knochenphosphat verursacht.

Auch die Knochen von Ellingen sind eigentlich schwarzgefärbt, allerdings wird die tiefschwarze Färbung der von Lauf b. Nürnberg (s. Kap. 8) bekannten Stücke optisch nicht erreicht, denn durch die pedogene Karbonatisierung sind die Knochen hellgrau, beige oder schmutzigweiß. Die Färbung zeigt sich nur bei unbedeckten Oberflächen und im Schliffbild (Taf. 10, Fig. 1, 2, 4, 8). Im Schliff oder Querbruch ist außerdem zu erkennen, dass auch die konzentrische Anlage der Wachstumslinien der Compacta des Knochens erhalten geblieben ist. Oft ist der Knochen an diesen Linien konzentrisch abgeplatzt (Taf. 11, Fig. 3).

4.4.6 Der morphologische Einfluss der Präparation

Die diagenetische Zerstörung der Knochenstruktur führte zu großer Zerbrechlichkeit der fossilen Knochen aus dem Knollenmergel. Schon bei der Bergung und ursprünglichen Präparation mussten deshalb verloren gegangene Teile ergänzt und der Knochen vielfach wieder aus Bruchstücken zusammengefügt werden. Auch bei den späteren Bearbeitungen gingen viele Stücke mehrfach zu Bruch und mussten konservatorisch nachbehandelt bzw. ergänzt werden. So kommt es, dass einige Knochen mehrere Generationen von Kunststoff-Füllmassen und Klebern unterschiedlichster Färbung enthalten und in ihrer Form weiter entstellt sind (Taf. 12, Fig. 1). Bei der Präparation wurde üblicherweise - mit mehr oder weniger Geschick - versucht, die Ergänzungen möglichst unsichtbar zu gestalten. So hat man als wissenschaftlicher Bearbeiter oft Mühe, Kunststoff von Knochen zu unterscheiden (Taf. 32). Die Einfärbung der Ergänzungsstellen ist überflüssig und wissenschaftlich nicht entschuldbar; für Ausstellungszwecke könnte man auch einen kompletten Abguss verwenden und einfärben. So aber muss man für die taxonomische Bewertung nicht nur die biologische und diagenetische Variabilität, sondern auch noch eine „präparative Variabilität“ in Betracht ziehen (Abb. 17).

4.5 ALTER DER SCHICHTEN VON ELLINGEN

4.5.1 Die Begleitfauna und Begleitflora im Feuerletten von Ellingen

Fauna und Flora des Feuerletten sind - außer den paucispezifischen Wirbeltierresten - arm. Sie geben kaum Hinweise auf die Altersstellung des Feuerletten in Korrelation zur tethyalen (alpinen) Gliederung der Trias.

Pflanzen

Der Feuerletten und äquivalente Ablagerungen sind aufgrund ihrer hochgradigen Oxidation generell sehr arm an verwertbaren pflanzlichen Fossilien. Üblich sind „Kohle“-Flinschen. Selbst die widerstandsfähigen Sporen sind durch die ungünstigen chemischen Bedingungen aufgelöst und selten gefunden worden. Aus dem Abschnitt zwischen dem Schilfsandstein und dem Rhät sind deshalb fast keine paläobotanischen Daten vorhanden. Eine Ausnahme von der Regel stellt auch das hier behandelte Vorkommen am Tiergärtle in Ellingen dar. URLICHS (1966: 13f) erwähnt aus seiner Beprobung der Lokalität zwei Megasporenarten; nach vorläufiger Bestimmung durch JUNG als *Banksisporites pinguis* (HARRIS) DETTMANN und *Hughesisporites cf. ionthus* (HARRIS) R. POTONIE angegeben. Nach weiteren Vorkommen im Feuerletten im Nürnberger Raum führt URLICHS (1966: 13f) insgesamt 6 Arten von Megasporen auf. Eine Nachbestimmung des URLICHS' schen Materials durch WIERER (in Vorb., frdl. Mitt. Jan. 2002) ergab in diesem Material insgesamt 9-10 Arten, die der sog. *Banksisporites pinguis*-Assoziation, einer assemblage zone, zuzuordnen sind. Die *Banksisporites pinguis*-Assemblage Zone umfasst das gesamte Rhät und wenigstens einen Teil des Nor, doch ist die Untergrenze bisher unbekannt in Ermangelung erhaltungsfähiger Ablagerungen. Untersuchungen der Mikrosporen-Flora des Feuerletten wurden bisher nicht publiziert.

Ostracoden

URLICHS (1966: 13) erwähnt aus dem Feuerletten von Ellingen nur unbestimmbare Ostracoden. Später fand URLICHS (briefl. Mitt. an WELLNHOFER vom 10.6.92) an der Grabungsstelle die Gattung *Darwinula*. Auch in der nahe gelegenen Lokalität Sommerkeller, 1,5 km NE Ellingen, fanden sich bestimmbare Gehäuse und Einzelklappen von drei Arten der Gattungen *Darwinula* und *Cytherissimella* (URLICHS 1966: 13-16). Die Ostracoden - auch von anderen Feuerlettenvorkommen - liefern nach URLICHS keine Anhaltspunkte für die Altersstellung, sind aber Belege für die Entstehung des Feuerletten im Süßwassermilieu.

Muscheln

Schalen von Bivalven wurden an der Lokalität „Am Tiergärtle“ nicht gefunden. Vom Sommerkeller b. Ellingen stammen aus dem *Plateosaurus*-Konglomerat, welches 10 m unter dem Niveau der Fundschicht am Tiergärtle liegt, eine doppelklappig erhaltene Schale und 29 Bruchstücke einer Süßwasser-Perlmuschel „*Unio*“ *franconicus* DEHM (URLICHS 1966: 12;

briefl. Mitt. vom 10.6.92 an WELLNHOFER), die auch sonst im Feuerletten häufig gefunden wird (vgl. Kapitel 2, Heroldsberg, die Typokaltät von *Plateosaurus engelhardti*).

4.5.2 Lithostratigraphische Korrelation des Feuerletten

Die lithofazielle Gliederung des Keupers war stets die Grundlage für die Korrelation der Ablagerungen innerhalb des Germanischen Beckens. An dessen südlichem und östlichem Rand, der von der Schweiz bis nach Thüringen reicht, ist eine mehr oder weniger einheitliche Abfolge von klastischen Einheiten vorhanden, die jeweils von den regionalen Bearbeitern unterschiedlich benannt wurden. Die stratigraphische Gliederung des Keupers geht im württembergischen Raum immer noch wesentlich auf VON ALBERTI (1834, 1864) zurück, doch die umfassendste fazielle Gliederung und zyklustratigraphische Interpretation stammt von AIGNER & BACHMANN (1992).

In anderen Teilen des Germanischen Beckens und seiner Randbereiche in Skandinavien, Polen, Nord- und Ostdeutschland, Bayern, Schweiz, Luxemburg und Frankreich, die prinzipiell ähnliche Ablagerungen und Abfolgen aufweisen, wurden eigene stratigraphische Gliederungen mit unterschiedlichen Bezeichnungen entwickelt. Die auftretenden Verständigungsschwierigkeiten wurden mit der Schaffung einheitlicher Formationsnamen wenigstens für den deutschen Sprachraum durch die Arbeitsgruppe deutscher Mitglieder der Subkommission der Perm-Trias Grenzziehung der IUGS (BEUTLER 1998) wesentlich verbessert.

Nach der neuesten zusammenfassenden Darstellung von BEUTLER et al. (1999) gehört der Feuerletten nun der Trossingen Formation an, die über eine Reihe von Indizien sequenzstratigraphisch mit der tethyalen Triasgliederung korreliert werden kann. Der Feuerletten wurde demnach in der Zeit des Oberen (zu diesem Begriff siehe unten) abgelagert. Das Problem der Diachronie von klastischen Sedimenten im terrestrischen Bereich ist jedoch nach wie vor ungelöst.

4.5.3 Biostratigraphische Eingrenzung des Alters des Feuerletten

Der Feuerletten (bzw. sein Äquivalent, der Knollenmergel) liegt dem Burgsandstein (bzw. Stubensandstein) auf und wird seinerseits vom Rhätsandstein überlagert, die jeweils durch spärliche Hinweise direkt mit der tethyalen Trias verglichen werden können.

4.5.3.1 Korrelation des unteren Stubensandsteins mit Hilfe von *Aetosaurus ferratus*

Ein Ankerpunkt für die Einordnung des Oberen Keupers in die tethyale Gliederung der Trias ist das gemeinsame Vorkommen des bis 90 cm großen Stagonolepididen (Archosauria, Aetosauria) *Aetosaurus ferratus* O. FRAAS, 1877 im Unteren Stubensandstein (Württemberg) und im Calcare di Zorzino (N-Italien: Cene b. Bergamo) (WILD 1989). Der Untere Stubensandstein ist durch die sichere spezifische Übereinstimmung

von *Aetosaurus ferratus* als zeitgleich mit dem Calcare di Zorzino zu datieren (WILD 1989). Nach LUCAS (1998) ist dieser Calcare di Zorzino dem jüngeren Teil der *Himavatites columbianus* Zone [Ober-Alaun, Mittelnor, Obertrias] nahe der Alaun-Sevat-Grenze zuzurechnen.

Das Vorkommen der Prosauropoden der sogenannten Ochsenbach-Schichten (unterer Stubensandstein) ist damit biostratigraphisch recht gut eingengt, wenn auch nicht fixiert, denn es handelt sich um einen Einzelfund, der datiert werden konnte. Für die Obertrias ist es übrigens das einzige Mal, dass durch eine gemeinsam vorkommende Tetrapodenart terrestrische Ablagerungen direkt mit datierten marinen Ablagerungen korreliert werden können.

Weitere Vorkommen von *Aetosaurus*

Auch aus dem Mittleren Stubensandstein ist eine Art von *Aetosaurus* beschrieben worden, *Aetosaurus crassicauda* E. FRAAS (ca. 150 cm), die sich nach WILD (1989) nicht nur in ihrem lithostratigraphischen Alter und distinkte Adult-Größen-Variabilität, sondern auch morphologisch bei den vergleichbaren Skelettelementen von *Aetosaurus ferratus* unterscheidet. PARRISH (1994) schließt sich dieser Meinung nicht an: Er sieht keine überzeugenden morphologischen Gründe für eine spezifische Trennung und er vereinigt ohne weitere Begründung die beiden Arten. Funde von *Aetosaurus* wurden außerdem in weiteren Regionen gemacht und auch zur Korrelation herangezogen.

JENKINS et al. (1994) beschreiben aus der Fleming Fjord Formation von Grönland Skelette als *Aetosaurus ferratus* (und einige Knochenschuppen des großen Stagonolepididen *Paratypothorax andressorum* LONG & BALLEW, 1985, der zuerst ebenfalls aus dem Unteren Stubensandstein bekannt gemacht wurde), die aber zusammen mit *Plateosaurus* (Knollenmergel!) auftreten. Die Zuordnung der grönländischen Funde zu Arten mit einem derartig zeitlich differierenden Auftreten (Unterer Stubensandstein, Knollenmergel) weckt Zweifel an der korrekten lokal-stratigraphischen Einordnung als gleichzeitig oder aber der systematischen Zuordnung der Funde.

Aus einer Spaltenfüllung in England stammt ein weiterer kleiner Stagonolepidide, belegt durch eine einzelne Paramedian-Knochenschuppe (FRASER 1988, 1994, LUCAS et al. 1999). WILD (1989) ordnete die Schuppe *Aetosaurus* sp. zu, doch LUCAS et al. (1999) sogar *Aetosaurus ferratus*. Als *Aetosaurus* sp. beschreibt SMALL (1998) isolierte Reste aus der Chinle Formation in Colorado. Als eine weitere, eigene Art von *Aetosaurus* fassen LUCAS et al. (1998) schließlich die Skelettreste von *Stegomus arcuatus* MARSH, 1896 aus Connecticut, New Jersey und North Carolina auf.

Die aufgezählten Funde nehmen LUCAS et al. (1998, 1999 etc.) alle zu *Aetosaurus* und setzen ihre Vorkommen zeitlich gleich. Es darf daran erinnert werden, dass es sich um bruchstückhafte Einzelfunde handelt, die von den jeweiligen Erstautoren als von *Aetosaurus ferratus* verschieden oder als nicht näher bestimmbar angesehen wurden.

4.5.3.2 Korrelation des Rhätsandsteins mit Hilfe von *Rhaetavicula contorta*

Das germanische und alpine (tethyale) Rhät sind schon seit ALBERTI (1834) durch das gemeinsame Vorkommen der Muschel *Rhaetavicula contorta* korreliert. Eine gewisse Schwierigkeit besteht darin, dass in der Germanischen Trias die marine Fazies sicher nicht zeitgleich mit dem geochronologischen Erstaufreten von *R. contorta* erscheint, sondern (geringfügig) diachron, denn die marine Fazies musste erst in das Germanische Becken transgredieren und es ist sicher nicht als gegeben anzunehmen, dass die Transgression mit dem Erstaufreten von *Rhaetavicula contorta* zeitlich zusammenfällt. Zudem tritt die Art in der Germanischen Trias auch nicht an der Basis des Rhätsandsteins, sondern erst im Germanischen Mittelrät auf (*contorta*-Schichten). Die Zweifel hierüber und aufgrund des Mangels an Indizien drücken sich auch in der Streitfrage nach der Gliederung der Obertrias in Stufen aus.

Die Gliederung der tethyalen Ober-Trias in Stufen war nämlich zeitweise umstritten aufgrund stratigraphisch überschneidender Vorkommen von marinen Leitfossilien, die einmal die Stufen des Nor und Rhät charakterisiert hatten (s. WIEDMANN et al. 1979). Sollte in dieser Situation das Rhät als eigenständige Stufe bestehen bleiben und dafür das Sevat (bisher Obenor) enthalten oder sollte das Rhät als oberste Unterstufe zum Nor hinzugezogen werden, oder schließlich sollten die bisherigen Unterstufen des Nor im gleichen Sinn weiterverwendet und unter Einbeziehung des „Rhät“-Anteils vergrößert und verschoben werden? Als Folge dieser von vielen Autoren gemachten und leider angewendeten Vorschläge gab es hinsichtlich der zeitlichen Einstufung vieler auch terrestrischer Faunen reichlich Verwirrung: So wurden als rhätisch bekannte (Leit-) Formen nun obernorisch, die mittelnorischen umfassten nun auch die bisherigen obernorischen Formen, usw. Aus dieser Zeit der Wirrnis heraus wurde dem Knollenmergel und seinen Äquivalenten ein rhätisches (incl. „Sevat“) oder ein obernorisches (incl. „Rhät“) Alter zugesprochen (vgl. BUFFETAUT & WOUTERS 1986, CUNY & RAMBOER 1991, BENTON 1993b). Der Stubensandstein wurde je nach Korrelation und Definition der Stufen als unter- bis mittelnorisch, mittelnorisch oder obernorisch eingestuft.

Die zeitliche Spanne des Vorkommens von *Plateosaurus* in Mitteleuropa wurde infolge der Wirrnis um den Begriff Rhät - aber auch aufgrund von anderweitigen Datierungsschwierigkeiten z. B. in Frankreich - als das Mittel- und Ober-Nor und Rhät umfassend angesehen. Nach Revision der Datierungen und Fossilbestimmungen ist *Plateosaurus* in Mitteleuropa in artikulierten Resten nur aus Schichten mit obernorischem Alter bekannt, in isolierten Fundstücken (?Umlagerung) auch aus dem Rhät (CUNY 1995b, 1996, GODEFROIT & CUNY 1997).

Nach Beschluss der Internationalen Subkommission für Trias-Stratigraphie bleibt das Rhät als eigene Stufe bestehen (VISSCHER 1992), doch sind immer noch viele Probleme der Gliederung ungelöst geblieben. Eine Gesamtzusammenstellung magnetostratigraphischer, sequenzstratigraphischer und biostratigraphischer Ergebnisse (mit Leitfossilien u. Leitassoziationen) wurde jüngst von HARDENBOL et al. (1998: Chart 8) in einer Übersicht für die gesamte Trias gegeben.

Insgesamt gilt zur Zeit die auf *Rhaetavicula contorta* basierende Korrelation des Erstauftretens im Germanischen Mittelrät mit dem Erstaufreten an der Basis des tethyalen (alpinen) Rhäts.

4.5.3.3 Numerische Datierung des Feuerletzens

In der Trias fehlt es fast gänzlich an datierbaren Sedimenten. Bisherige numerische Altersangaben für die Trias-Stufen wurden deshalb nach geologischen (Sequenzstratigraphie, Magnetostratigraphie), mathematischen und paläontologischen (Zahl der Leitfossil-Zonen, kontinuierliche Evolution) Erwägungen - quasi von Hand - extrapoliert, unter Verwendung weniger datierter Stützpunkte (MENNING 1995, HARLAND et al. 1990, GRADSTEIN et al. 1995). Für den Zeitraum der Obertrias stehen nach neuesten Arbeiten zwei datierte Stützpunkte zur Verfügung:

Die Trias-Jura-Grenze ist nun erstmals mit Spaltspuren datiert (199,6 ± 0,3 Ma, PÁLFY et al. 2000a) und deutlich jünger als vorher angenommen. Die bisherigen Daten waren nur extrapoliert: 208 Ma in HARLAND et al. (1990), 208 Ma bei MENNING (1995), 205,7 Ma von GRADSTEIN et al. (1995) und 203 Ma durch ODIN (1994).

Die Anis-Ladin-Grenze liegt nach neuesten Datierungen bei 240,7 bis 241,3 Ma (MUNDIL et al. 1996 s. BRACK et al. 1999) bzw. 241,2 + 0,8 - 0,6 Ma (BRACK et al. 1999) und ist damit deutlich älter als die bisherige Datierung bei 234 Ma (vgl. MENNING 1995, GRADSTEIN et al. 1995: 118).

Damit stehen für die Stufen des Ladin, Carn, Nor und Rhät insgesamt etwa 41 Ma Zeitspanne zur Verfügung, über 10 Ma mehr als zuvor angenommen. Für die Stufengrenzen der Trias ist bisher noch keine neue Extrapolation für die Altersangaben erfolgt (im Gegensatz zum Jura: PÁLFY et al. 2000b). Für diese Arbeit sei eine Abschätzung gegeben. Legt man die von GRADSTEIN et al. (1995) bzw. MENNING (1995) angegebenen Intervall-Längen zugrunde, erhält man durch lineare proportionale Vergrößerung folgende geschätzte Zeitangaben (ganzzahlig gerundet, eine Angabe der mathematischen Fehler erübrigt sich, da die zugrundeliegenden Stützdaten von verschiedenen Labors ermittelt wurden):

Grenze ... umgerechnet nach	GRADSTEIN et al. bzw.	MENNING
Trias/Jura	200 Ma	200 Ma
Nor/Rhät	205 Ma	206 Ma
Carn/Nor	221 Ma	222 Ma
Ladin/Carn	231 Ma	233 Ma
Anis/Ladin	241 Ma	241 Ma

Nach der sequenzstratigraphischen, also lithofaziell begründeten Korrelation der Germanischen Trias mit der tethyalen Trias erhält man für den unteren Stubensandstein eine Einstufung als Ober-Lacium; der Knollenmergel liegt im Bereich der Grenze des Alaun und Sevat (GIANOLLA & JACQUIN 1998). Dies entspricht einem Zeitraum von ca. 7-8 Millionen Jahren (neue Datierung).

Nach den obigen Ausführungen zur biostratigraphischen Korrelation des Germanischen Keupers mit der tethyalen Gliederung bliebe für die gesamte Spanne der Ablagerungen vom

Unteren Stubensandstein bis zum Ende der Ablagerung des Knollenmergels nur der Zeitraum des ober(st)en Alaun bis zum Sevat (nicht bis zu dessen Ende) zur Verfügung. Dies wären auch nach neuerer Datierung nur etwa 2 Millionen Jahre (vgl. HARDENBOL et al. 1998, Chart 8). Es zeigt sich hier wiederum, dass die auf Einzelfundglück beruhende Korrelation mit *Aetosaurus ferratus* keinen fixierenden Charakter haben kann, sondern lediglich ein Indiz ist unter vielen.

Welcher Korrelation man auch trauen mag, der Knollenmergel und seine Äquivalente sind als sicher obernorisch (Sevat) einzustufen und dürften ein Alter von ca. 207 bis 208 Ma haben.

4.5.3.4 Weiter gehende Korrelationen mit Hilfe von Prosauropoden

Die weltweite geochronologische Korrelation von terrestrischen obertriassischen Sedimenten mit Wirbeltierresten erscheint an die im Germanischen Becken zuerst bearbeitete Fauna (MEYER, PLEININGER, QUENSTEDT und später HUENE in zahlreichen Arbeiten) geradezu gebunden zu sein. Gleiche oder auch nur ähnliche Faunenvergesellschaftungen und Lithologien in aller Welt wurden bio- bzw. lithostratigraphisch als zeitgleich eingestuft. Dies liegt hauptsächlich daran, dass in der Mehrzahl in den Sedimentbecken keine biostratigraphisch verwertbaren marinen Einschaltungen vorkommen (z. B. Südchina, Südafrika). Auch vulkanoklastische Ablagerungen, die mittels radiometrischer Altersbestimmung eine Einhängung in die Geochronologie erlauben würden, sind zu selten (z. B. Brasilien). Für die Korrelation dienten früher deswegen vor allem Funde von Landwirbeltieren, insbesondere die in der Obertrias dominierenden Prosauropoden.

Prosauropoden sind im Germanischen Becken aber nur aus dem mittleren Keuper bekannt, daher wurden Vorkommen von Prosauropoden in aller Welt zeitlich stets als obertriassisch (Nor-Rhät) angesehen (z. B. KUTTY & ROY-CHOWDHURY 1972, YOUNG 1940). Diese These wurde lithofaziell unterstützt durch die gleichartigen Rotsedimente, aus denen die Prosauropoden stammen.

Inzwischen sind weitere Daten und Indizien aus den Gebieten der Paläobotanik, Sequenzstratigraphie, Magnetostratigraphie und selten auch Spaltspuren-Altersbestimmungen hinzugekommen. Dennoch geschieht die geochronologische Einstufung der obertriassisch-unterjurassischen Sedimente weiterhin vorwiegend nach Tetrapodenfunden (vgl. HECKERT & LUCAS, LUCAS et al. in mehreren Arbeiten). Den Prosauropoden wird nun eine größere zeitliche Existenzspanne (Carn bis Pliensbach) eingeräumt.

Welche Unsicherheiten hierbei involviert sind, mag ein Beispiel zeigen: Für die Elliot Formation und Äquivalente im südlichen Afrika (Südafrika, Lesotho, Zimbabwe) war stets ein obertriassisches Alter angenommen worden (seit HUXLEY 1866; u. a. HUENE 1932). Für die Upper Elliot Formation wird nun ein liassisches Alter (OLSEN & GALTON 1984: Hettang bis ?Pliensbach) angenommen. Für die Lower Elliot Formation aber geben OLSEN & GALTON (1984) ein obercarnisches oder unternorisches Alter an, GAUFFRE (1993b) ein untercarnisches,

schließlich COOPER (1982), LUCAS (1998), HANCOX (2000) und LUCAS & HANCOX (2001) ein norisches Alter. Die Begründungen hierfür sind jeweils Wirbeltier-biostratigraphische Korrelationen zu Faunen in Nordamerika und Europa. Die Stichhaltigkeit aber beruht darauf, dass die vorgenommenen systematischen Einordnungen richtig sind, z. B. dass ein Cynodontier *Scalenodontoides* in Nordamerika und Südafrika tatsächlich identisch vorkommt (was laut HANCOX bestreitbar ist). Weiterhin ist zu debattieren, ob identische Gattungen oder weitläufig verwandte Gattungen (*Plateosaurus* und *Euskelosaurus*) als Vertreter der mutmaßlich gleichen ökologischen Nische (LUCAS & HANCOX 2001) auch ein genau gleiches Alter bedeuten müssen; schließlich, ob die zur Korrelation herangezogenen Formen ihrerseits richtig datiert worden sind. Bei den vielfältigen interkontinentalen Korrelationsversuchen ist die Gefahr von Zirkelschlüssen gegeben.

Eine besondere Gefahr der biostratigraphischen Methode mit Hilfe von Prosauropoden birgt auch das sogenannte „lumping“, d. h. die Zuordnung aller Reste aus einer Formation und Region (und sogar darüber hinaus) zu oft nur einer einzigen Art (HEERDEN 1979, COOPER 1981, GALTON 1990). So werden vorschnell unbestimmbare, aber leider auch differenzierbare Reste unter einem Artnamen subsummiert. Erst jüngste Arbeiten weisen nachdrücklich darauf hin oder erinnern daran, dass Prosauropodenfaunen mehr als nur eine Art umfassen können (BONAPARTE 1999, ZHANG & YANG 1995) oder diesbezüglich revisionsbedürftig sind (WELMAN 1998) und außerdem zeitliche Korrelationen auf dem Gattungsniveau fragwürdig sind (GAUFFRE 1993a: *Melanorosaurus* kommt in der Lower Elliot Formation und in der Upper Elliot Formation vor).

An dieser Stelle muss kurz auf die Grundlagen der Biostratigraphie eingegangen werden. Die zeitliche Korrelation terrestrischer Sedimente mit Hilfe von Fossilien kann nach zwei Methoden geschehen: Bei der zuerst gefundenen, allgemein verwendbaren Methode werden identische Arten oder besser identische Artvergesellschaftungen und deren stratigraphische Abfolge zur zeitlichen Korrelation herangezogen. Außer dieser Möglichkeit gibt es noch eine zweite, erweiterte, speziell für die an kontinuierlicher Sedimentation armen terrestrischen Ablagerungsräume passende Methode, bei der einzelne Arten (Populationen) in eine schon bekannte Evolutionsreihe von Arten (Populationen) eingehängt werden, die anderweitig an einzelnen Punkten der Reihe zuverlässig datiert ist. So kann auch das Alter von stratigraphisch nicht genau erfassbaren Ablagerungen wie z. B. Spaltenfüllungen oder lithologisch ungliederbare Sedimente mit einer Präzision bestimmt werden, wie es selbst im vollmarinen Milieu mit der allgemeinen biostratigraphischen Methode nur in günstigen Fällen gelingt. Beispiele hierfür bieten die Säugetiere des Tertiärs mit ihren rasch evoluiierenden Zahnmorphologien, bei denen Zeiträume von 50-100 ka erfasst werden. Zuerst in Nordamerika, gleich darauf in Europa, später auch in anderen Kontinenten wurden dabei durch Leitassoziationen definierte zeitliche Begriffe, sogenannte „Land Mammal Ages“, eingeführt (vgl. LINDSAY et al. 1989). Dieses zeitliche Gerüst, eine reine Biochronologie, wird erfolgreich verwendet und laufend verfeinert.

Im frühen Mesozoikum fehlt es an einigen Voraussetzungen, die die Erarbeitung eines solchen zeitlichen Gerüsts erlauben würden. Landwirbeltierreste sind im Vergleich zum Tertiär sehr selten, das Artenspektrum ist viel geringer, von kaum einer Form sind evolutive Reihen mit Übergängen oder auch nur nah verwandte Arten bekannt (die meisten Gattungen sind monospezifisch, auch ohne „lumping“) und die meisten Gattungen zeigen regional und faziell stark begrenztes Auftreten. (Ganz zu schweigen von den taxonomischen Schwierigkeiten, die erhaltungsbedingt sind).

Dennoch haben verschiedene Autoren für die Trias zunächst regionale Zeitgliederungen mit eigenen Stufen-Namen geprägt und schließlich haben LUCAS und Mitarbeiter in zahlreichen Publikationen ein System von sogenannten „land-vertebrate faunachrons“ (LVF) geschaffen, mit dem Anspruch einer weltweiten Anwendbarkeit (LUCAS 1998, 1999). Der Beginn eines solchen „faunachron“ wird definiert durch das Erstauftreten (first appearance datum FAD) einer Wirbeltier-Indexart, das Ende durch den Beginn des nächsten „faunachron“. Der Name eines „faunachrons“ leitet sich von einer Ortsbezeichnung aus dem Fundgebiet der „type vertebrate fossil assemblage“ ab.

Ein Beispiel: Das „Revueltian“ ist definiert (LUCAS 1998) als „*Pseudopalatus* Assemblage Zone“ durch das FAD des Phytosauriers *Pseudopalatus*. Als Index-Fossilien werden *Typhothorax*, *Aetosaurus* und „*Pseudopalatus*-grade phytosaurs“ bezeichnet. Mit Ausnahme der Gattung *Aetosaurus*, die auch von anderen Stellen der Welt bekannt ist (siehe Diskussion oben), kommt keines der sog. Index-Fossilien oder auch nur eine der aufgelisteten Arten der „type vertebrate fossil assemblage“ außerhalb von Nordamerika vor. Die „type assemblage“ enthält z. B. keinen einzigen Prosauropodenrest, aber die gesamten von Prosauropoden dominierten Vorkom-

men Mitteleuropas (Unterer Stubensandstein bis Knollenmergel) werden in das Revueltian gestellt.

Ja, sogar Formationen, die keinerlei faunistische Übereinstimmung zeigen, werden aufgrund sekundärer Informationen (anderweitig ermittelter Korrelation) ein „LVF“ als Alter übergestülpt: Bei der Definition des „Apachean“ gibt LUCAS (1998) als Index-Fossil den Prosauropoden *Riojasaurus* an, obwohl diese Gattung gar nicht außerhalb von Südamerika und schon gar nicht in der „type vertebrate assemblage“ im SW Nordamerikas vorkommt. Die Faunen der Los Colorado, El Tranquilo und Quebrada del Barro Formationen sind vollkommen südamerika-endemisch und die Zuordnung dieser Faunen zum Apachean wird auf die „Häufigkeit von Prosauropoden“ gegründet, von denen es aber in der „type vertebrate assemblage“ keinen einzigen Rest gibt!

Die Berechtigung, ein parachronologisches System zu unterhalten, ergibt sich dann, wenn gut belegte, überregional auftretende, gleich-artige (also untereinander korrelierbare) Faunenvergesellschaftungen nicht direkt in das biostratigraphisch definierte orthochronologische System einzuhängen sind und die Korrelation mit der Orthochronologie wechselnden Interpretationen unterworfen ist, also z. B. eine Fauna mal der einen und mal anderen Stufen zugeordnet wird, was zu Verwirrungen führen kann. Die frühmesozoischen Faunen erfüllen diese Bedingungen nicht: die Faunenvergesellschaftungen zeigen auf Art- und Gattungsniveau deutlich regional-endemischen Charakter und sind vergleichsweise schlecht belegt. Tatsächlich ist die Korrelation der Faunen mit der jeweiligen „type vertebrate assemblage“ mindestens so schwierig wie die Korrelation mit der Orthochronologie - und oft nur über den Umweg der Orthochronologie zu erreichen. Das Konzept von weltweiten frühmesozoischen „land vertebrate faunachrons“ ist damit überflüssig.

5. *PLATEOSAURUS ENGELHARDTI* H. v. MEYER, 1837 – ZUGEORDNETES MATERIAL AUS ELLINGEN

In diesem Kapitel wird das 1962 in der Lokalität „Am Tiergärtle“ in Ellingen b. Weißenburg i. Bay. geborgene Material von Prosauropoden beschrieben. Die Gliederung folgt der Skelettanatomie. Zwei Bereiche des Skelettes werden in den anschließenden Kapiteln noch einmal eingehend behandelt, nämlich die Schwanzwirbel (Caudalia) in einer Diskussion der Skelettrekonstruktionen und die Oberschenkel (Femora) in einer Diskussion der Taxonomie von *Plateosaurus*.

Ein Teil des Materials wurde von WELLNHOFER (1994) zusammengestellt, um zu einer vorläufigen Skelettrekonstruktion zu gelangen. Dieses Material wird im Weiteren als „Skelettzusammenstellung“ bezeichnet, es umfasst etwa 40% der Elemente eines vollständigen Skelettes (WELLNHOFER 1994). Fehlende Teile wurden durch vergrößerte Nachbildungen nach den vollständigen Skeletten aus Trossingen ergänzt. Die Skelettzusammenstellung ist inventarisiert unter der Nr. BSP

1962 I 153. Wie sich bei der ausführlichen Bearbeitung herausgestellt hat, stammen einige der verwendeten Skeletteile nicht von Prosauropoden, sondern von Theropoden. Das Theropodenmaterial wird hier nicht behandelt, aber an entsprechender Stelle erwähnt. Von der Skelettzusammenstellung wurden Abgüsse hergestellt und für eine Skelettmontage verwendet. Für diese Skelettmontage wurde das Theropodenmaterial und auch die Sacralia aus der Skelettzusammenstellung nicht verwendet. In der nachfolgenden Beschreibung wird das Material der Skelettzusammenstellung gesondert behandelt, da es einerseits die Basis für die publizierte WELLNHOFERSche Skelettrekonstruktion bildet und andererseits außer der Präparation auch noch Ergänzungen durch Kunststofffüllmasse erfuhr, um so vollständige Skelettelemente zu erhalten. Diese Skeletteile sind deshalb von den Spuren der Paläopedogenese „geheilt“.

Der größte Teil des Ellinger Fundgutes (insgesamt etwa 1000 Stücke) blieb in der vorläufigen Bearbeitung durch WELLNHOFER (1994) unberücksichtigt; er sichtete es aber zur Ermittlung der Mindestanzahl von erhaltenen Individuen und Taxa. Dieses weitere Material ist unter der Sammelnummer BSP 1962 XLVI mit separaten Nummern für jedes Stück inventarisiert. Es zeigte sich, dass es sich nicht beinahe ausschließlich um Prosauropodenmaterial handelt, es ist etwa 30% „Fremdmaterial“ dabei. WELLNHOFER (1994) hatte bereits anhand von Kieferelementen und Zähnen sowie kleinen Wirbeln zwei weitere Faunenelemente, nämlich Rausuchier und Theropoden (cf. *Liliensternus*) bestimmt. Die weiter gehende Untersuchung des postcranialen Materials erbrachte noch Überreste von mindestens zwei Theropoden-Taxa, wobei eines davon eine geschätzte Körperlänge von über 7 m erreichte. Das Theropodenmaterial wird hier nicht weiter behandelt.

Methodik: Ein Handbuch der lateinischen anatomischen Fachbegriffe für Dinosaurier gibt es derzeit nicht. Die bekannte „Osteology of Reptiles“ von ROMER (1956) ist in vielen Fällen zu allgemein gehalten, gleiches gilt für andere, allgemeinere Werke (z. B. STARCK 1979). Für einige Skelettbereiche und spezielle Gruppen von Reptilien gibt es Beschreibungen unter ausschließlicher Verwendung lateinischer osteologischer Fachbegriffe (z. B. FREY 1988 für das Stammskelett von Krokodilen). Für Dinosaurier üblich ist eine Beschreibung mit umgangssprachlichen und ungenauen Umschreibungen, anglierten lateinischen Ausdrücken und dazwischen einigen lateinischen Wörtern. Eine ausschließliche Verwendung lateinischer anatomischer Fachbegriffe wäre aber nur wünschenswert, da die Genauigkeit und die Unverwechselbarkeit des Ausdrucks dabei gewinnen. Für die rezente Ornithologie wurde von BAUMEL et al. (1993) ein „Nomina Anatomica Avium“ vorgelegt, das - aufgrund der engen Verwandtschaft der Dinosaurier mit den Vögeln - sich teilweise auch für Dinosaurier eignet. Die meisten hier verwendeten osteologischen Termini sind durch erläuternde Abbildungen erklärt, ansonsten wird die Terminologie von BAUMEL et al. (1993) angewendet. Eine Ausnahme hiervon ist die Auslassung des Os (Singular, Plural: Ossa) vor einigen Knochenamen (Os frontale, Os femoris etc.) und die gelegentlich eingedeutschte Verwendung oder deutsche Übersetzung eines Begriffes, wenn der lateinische Begriff gerade schon benutzt wurde und eine sprachliche Abwechslung dem Verständnis nicht schadet.

Messungen wurden bis 150 mm mit einer handelsüblichen Schublehre (± 0.5 mm), ab 150 mm mit einem Tasterzirkel bzw. mit einem Maßband (beide ± 2.5 mm) durchgeführt. Maßangaben in runden Klammern bedeuten Mindestwerte bei unvollständiger Erhaltung des Knochens an der zu messenden Strecke. Einige Winkelmaße wurden mit Geometrie-Dreiecken auf $\pm 5^\circ$ bestimmt. Die Winkelmaße für den Winkel zwischen den vorderen und hinteren Artikulationsflächen der Wirbel wurden wie folgt bestimmt: Der Wirbel wird mit der einen Artikulationsfläche auf der Tischfläche so platziert, dass der Neuralbogen frei über die Tischkante in die Luft ragt. Anschließend wird auf der anderen Artikulationsfläche eine ebene Platte aufgelegt, deren Kante an ein vertikal positioniertes, auf der Tischfläche anstehendes Papier angelegt wird. An der Kante entlang wird eine Linie auf dem Papier gezo-

gen, deren auf 1° genau gemessenen Winkel zur Unterkante des Papiers den Winkel zwischen den Artikulationsflächen des Wirbels angibt.

5.1 CRANIUM (SCHÄDEL)

Schädelmaterial ist selten bei Prosauropoden und bei vielen Archosauriern ganz allgemein, denn der Schädel ist das am leichtesten gebaute Skelettelement, das postcraniale Skelett ist wesentlich massiver und daher besser erhaltungsfähig. Der aus dünnen, zerbrechlichen Knochenspannen aufgebaute Schädel zerfällt offenbar rasch und die Einzelteile können leicht bei taphonomischen Prozessen verloren gehen oder bei der Bergung übersehen werden. Am besten erhaltungsfähig sind das relativ kompakte Basicranium und häufiger Kieferfragmente (Maxilla, Dentale), oft mit Zähnen. Vollständige Schädel sind bei *Plateosaurus* nur im Zusammenhang mit vollständigen, artikulierten Skeletten bekannt (GALTON 1984, 1985d, SANDER 1992). Im Ellinger Fundgut ist ein Basicranium von *Plateosaurus* vorhanden. Für die Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153) wurde jedoch eine vergrößerte Nachbildung des Schädels von SMNS 13200 aus Trossingen verwendet.

Basicranium (BSP 1962 XLVI 1, PQ XXXVI)

Beschreibung: Das dreidimensional unverdrückt erhaltene Basicranium mit mittelmäßiger pedogener Überprägung der Knochensubstanz (Erhaltungstyp II) besteht aus Basoccipitale, erodiertem Condylus occipitalis, Exoccipitale, vollständigem Processus paroccipitalis, Prooticum, Basisphenoideale, Tubera basisphenoidea, Sella turcica, Parasphenoideale, etwas erodiertem Processus basiptygoideus, erodiertem Laterosphenoideale und erodiertem Supraoccipitale, jeweils gleichartig in beiden Körperhälften. Das Foramen magnum und diverse kleinere Foramina für Nerven und Gefäße sind nicht mehr kenntlich durch den nahtlosen Übergang von Konkretion mit Knochenstückchen zu Füllkonkretionsmasse. Gleiches gilt für die Nähte zwischen den einzelnen Knochen. Der Condylus occipitalis weist an der dorsalen Kante eine Breite von (40 mm) auf, die Enden der Processus paroccipitalium liegen (166 mm) auseinander. Die Tubera basisphenoidea überspannen eine transversale Ausdehnung von 65 mm.

Vergleich: Das Basicranium wurde bei Prosauropoden ausführlich von *Coloradisaurus* (BONAPARTE 1979), *Thecodontosaurus* (BENTON et al. 2000), *Massospondylus* (GOW et al. 1990), *Sellosaurus* und *Plateosaurus* (HUENE 1926, 1932, GALTON & BAKKER 1985, GALTON 1984, 1985d, e), *Lufengosaurus* (YOUNG 1941, 1951), *Riojasaurus* (BONAPARTE & PUMARES 1995) und einem unbestimmten Prosauropoden aus der *Euskelosaurus*-Zone von Südafrika (WELMAN 1999) beschrieben. Zum Vergleich wurden die Abbildungen der genannten Arbeiten herangezogen.

Der Condylus occipitalis von BSP 1962 XLVI 1 ist wie bei *Plateosaurus* subquadratisch und dorsal eingekerbt (Incisura mediana condyli). Bei *Thecodontosaurus* ist der Condylus ventral rund mit flacher Dorsalfläche, bei dem südafrikanischen Prosauropoden subquadratisch und ebenfalls mit flacher

Dorsalfläche, bei *Lufengosaurus* ventral rund und dorsal eingekerbt. In ventraler Ansicht teilen die Tubera basisphenoidea, die eine markante transversale Crista bilden, die Strecke zwischen dem Hinterrand des Condylus und den Basipterygoid-Fortsätzen ungefähr in gleiche Hälften - wie bei *Plateosaurus* (AMNH 6810, SMNS 12949, 13200). Dagegen befinden sie sich bei *Thecodontosaurus* und dem Prosauropoden aus Südafrika (WELMAN 1999) weiter vorne, bei *Coloradisaurus*, *Lufengosaurus* und *Sellosaurus* deutlich weiter hinten.

Die Paroccipital-Fortsätze schließen bei BSP 1962 XLVI 1 und *Sellosaurus* (SMNS 12667, GALTON & BAKKER 1985: Abb. 4B) einen Winkel von etwa 125° ein, bei *Thecodontosaurus* (YPM 2192, BENTON et al. 2000: Abb. 6D) etwa 90°, bei *Plateosaurus* unterschiedlich einen Winkel von nur ca. 50° (AMNH 6810, GALTON 1984: Abb. 4C), bei zwei anderen Exemplaren (GPIT I, GALTON 1985d: Taf. 4, Fig. 6), SMNS 12949, HUENE (1932: Taf. 35, Fig. 3) jedoch etwa 85° bzw. 115°; dies scheint eine Frage der Einbettung und Kompression zu sein.

Die abgebrochenen Basipterygoid-Fortsätze sind, soweit erkennbar, etwas mehr nach vorne weisend und relativ kräftig, bei *Plateosaurus* teils dünn und etwas nach hinten weisend (AMNH 6810), oder kräftiger und neutral nach lateral weisend (SMNS 12949), oder kräftig und etwas nach vorne weisend (SMNS 13200), wie auch bei dem Südafrikaner (WELMAN 1999). Bei *Thecodontosaurus* ist der Processus basipterygoideus geringfügig nach hinten weisend, bei *Coloradisaurus* sehr stark nach hinten weisend und bei *Sellosaurus* deutlich nach vorne weisend.

Zuordnung: Die gesamte Ausprägung des Basicraniums stimmt mit *Plateosaurus* überein.

5.2 MANDIBULA (UNTERKIEFER)

Unterkieferreste sind ähnlich wie Schädelreste wenig robust, meistens sind nur Bruchstücke erhalten. Aus Ellingen liegen einige Kiefer-Fragmente von *Plateosaurus* mit ausgefallenen oder erodierten Zähnen sowie mit Zahnkeimen vor. Der Unterkiefer für die Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153) ist ergänzt.

Dentale dextrum (BSP 1962 XLVI 2, PQ XXXVI)

Beschreibung: Ein 11 cm langes vorderes Stück einschließlich Symphyse eines rechten Dentale mit 12 Alveolen und Resten von 4 Zähnen ist hinten und auf der Außenseite gut erhalten, die vordere Innenseite und die Zähne sind mittelmäßig pedogen beeinflusst (Erhaltungstyp I-II). Von den drei in den Alveolen 2 bis 4 sitzenden Zähnen ist jeweils nur ein etwa 10 mm aus dem Kiefer ragender Stumpf übrig, der überdies pedogen in einzelne dislozierte Späne zerlegt ist. Von einem vierten Zahn in der 5. Alveole ragt gerade die Spitze mit nach oben weisender Zähnelung heraus. An der Externseite sind etwa 10 mm unter der Kieferoberkante eine Reihe von Foramina neurovascularia erkennbar. Das Dentale ist an der Symphyse 33 mm hoch.

Zuordnung: Die Art der Zähnelung und der gesamte Kieferbau stimmt mit *Plateosaurus* überein. Da das Stück im selben Planquadrat und Horizont wie das Basicranium gefunden wurde, gehören beide Reste vielleicht zum selben Individuum.

Dentale sinistrum (BSP 1962 XLVI 3, PQ 7 K)

Beschreibung: Von einem sehr gut erhaltenen linken Dentale ist nur ein 51 mm langer Symphysealteil mit 5 Alveolen vorhanden. Vor der zweiten Alveole ist das Dentale 26 mm hoch und 15 mm dick. In der dritten Alveole sitzt ein gerade eruptierender völlig unversehrter Zahn. Der lanzettförmige, distomesial maximal 8 mm lange und 19 mm hohe Zahn wurde auf der Kieferinnenseite präparativ freigelegt. Die Facies medialis des Zahnes ist distomesial stark gewölbt und geht apikal kontinuierlich, weiter basalwärts abrupter in die Carinae über. Beide Carinae sind gleichartig gezähnt, mit nach oben weisenden Spitzen, die apikal ein wenig kleiner sind, etwa 7-8 Denticuli pro 5 mm. Von einem zweiten, in der 5. Alveole sitzenden, eruptierten Zahn ist nur noch ein abgebrochener Stumpf übrig. Die innere Oberkante des Dentale liegt an der 5. Alveole etwa 9 mm tiefer als die äußere Oberkante. Am Hinterrand der 5. Alveole befindet sich eine rostrocaudal 6 mm lange dreieckige Interdentalplatte, die 3 mm herausragt. Eine weitere herausgebrochene Interdentalplatte bedeckt einen Teil der ersten Alveole. Auf der Externseite des Dentales

Tafel 14 / Plate 14

Schädelmaterial und Kieferreste von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Die Zähne in Fig. 2-5 sind präparativ freigelegt. Maßstab für Fig. 1, 2a-c, 3a, 4a-b, 5a-b, 6: 2 cm, Maßstab für Fig. 2d-e: 5 mm, Maßstab für Fig. 3b, 4c, 5c: 1 cm.

Skull and jaw material of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Teeth in figs. 2-5 prepared free. Scale for figs. 1, 2a-c, 3a, 4a-b, 5a-b, 6: 2 cm, scale for fig. 2d-e: 5 mm, scale for fig. 3b, 4c, 5c: 1 cm.

Fig. 1: Basicranium (BSP 1962 XLVI 1, PQ XXXVI). a: caudal, b: rechts lateral, c: rostral, d: ventral.

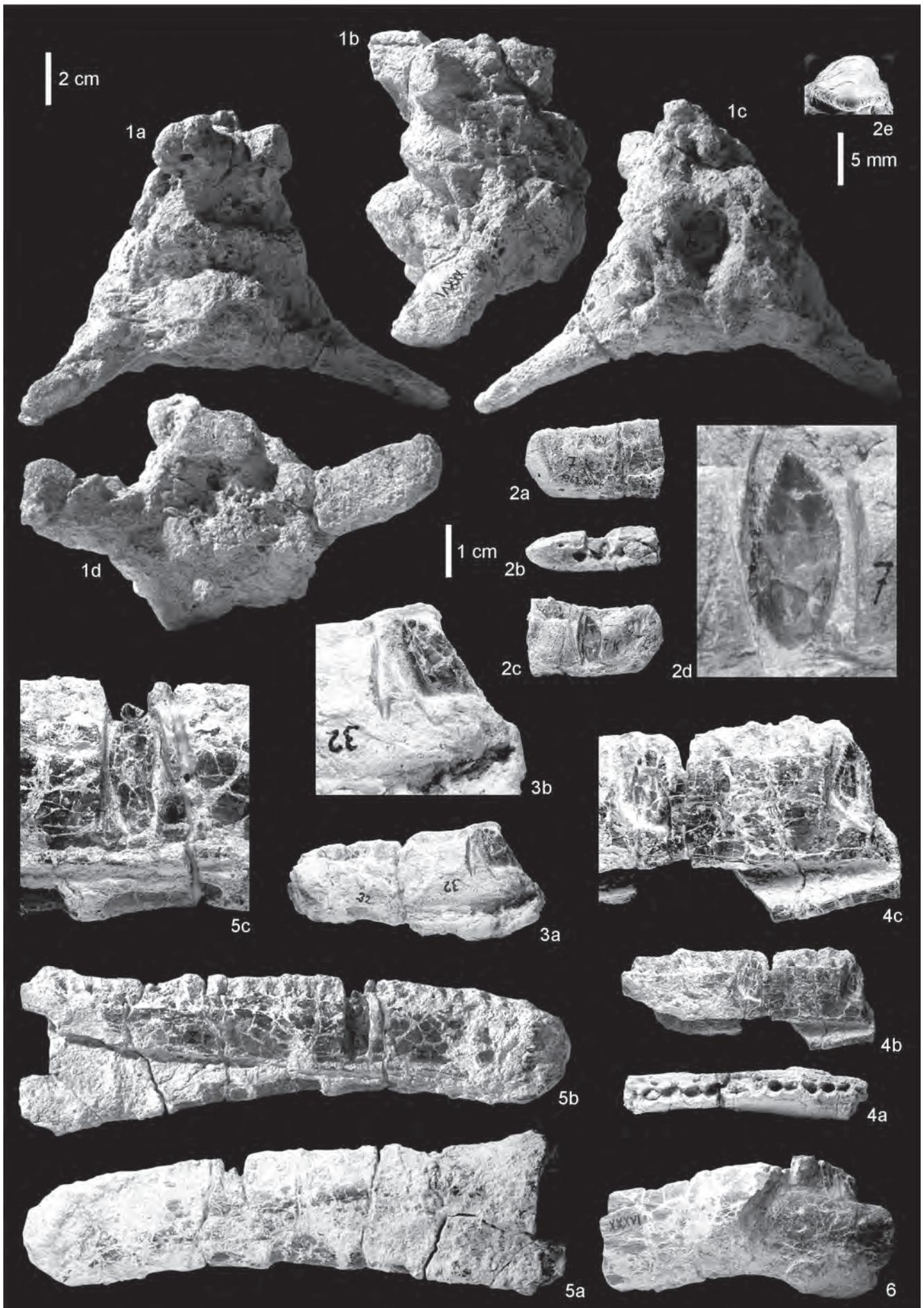
Fig. 2: Dentale sinistrum (BSP 1962 XLVI 3, PQ 7 K). a: buccal, b: dorsal, c: mesial, d: Zahn im Detail von mesial, e: derselbe von dorsal (REM-Aufnahme von R. LIEBREICH).

Fig. 3: Dentale dextrum (BSP 1962 XLVI 6, PQ 32). a: mesial, b: Detail mit Zahn.

Fig. 4: Dentale sinistrum (BSP 1962 XLVI 5, PQ VII 7). a: dorsal, b: mesial, c: Detail mit zwei Zähnen.

Fig. 5: Mandibula sinistra (BSP 1962 XLVI 4, PQ X F). a: buccal, b: mesial, c: Detail mit Zahn.

Fig. 6: Dentale dextrum (BSP 1962 XLVI 2, PQ XXXVI) buccal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

finden sich 8-10 mm unterhalb der Dentaloberkante eine Reihe von Foramina neurovascularia etwa im Zahnabstand voneinander.

Zuordnung: *Plateosaurus* sp., kleineres Individuum als BSP 1962 XLVI 2.

Mandibula sinistra (BSP 1962 XLVI 4, PQ X F)

Beschreibung: Ein fast vollständiges, (207) mm langes linkes Dentale in teilweise guter Erhaltung (Erhaltungstyp I, z. T. II) zeigt (mindestens) 23 Alveolen; nur der hinterste, nicht mehr zahntragende Teil ist abgebrochen. An der 2. Alveole ist das Dentale 40 mm hoch, an der 19. Alveole 45 mm hoch und 18 mm breit. In der 6. Alveole befindet sich noch ein abgebrochener Zahnstumpf, in der 9., 14. und 19. Alveole sitzt jeweils ein gerade eruptierender Zahn. Der Zahn in der 9. Alveole wurde präparativ auf der Kieferinnenseite frei gelegt, ist aber schlecht erhalten. Am Hinterende des Dentales ist noch etwa die Hälfte des Coronoid vorhanden. Lingual zur Alveolarreihe sind noch Reste eines etwa 6 mm über den Dentalinnenrand hinausragenden girlandenartigen Knochenspanns vorhanden, welcher offenbar aus miteinander verwachsenen Interdentalia besteht und mindestens von der 10. Alveole bis zum Coronoid reicht und nicht über den zahntragenden Teil des Dentales hinausgeht. Der Meckelsche Kanal, der sonst von dem hier fehlenden Spleniale bzw. Präartikulare verdeckt ist, zieht sich auf der Innenseite des Dentales, von welchem das Dach und die Wände des Kanals gebildet werden, diagonal vom unteren Rand der Symphyse bis zum Coronoid. Der Symphysenbereich und die Außenseite lassen aufgrund schlechterer Erhaltung keine Details erkennen.

Vergleich: Größe und Morphologie des Unterkieferfragmentes stimmen genau mit *Plateosaurus* von Trossingen überein. Die Zahl von 23 Alveolen liegt im Mittelfeld der bekannten Variation von 21 bis 28 (GALTON 1985d). Möglicherweise ist das Interoronoid, welches BROWN & SCHLAIKJER (1940) bei AMNH 6810 und GALTON (1984, 1985d) bei MB Skelett XXIV beobachtet haben, identisch mit dem oben beschriebenen girlandenartigen Knochenspann, welcher von den Interdentalia aufgebaut ist.

Dentale sinistrum (BSP 1962 XLVI 5, PQ VII 7)

Beschreibung: Ein Fragment eines gut erhaltenen linken Dentales mit 12 Alveolen entspricht dem hinteren zahntragenden Teil des Dentales. Wenn die letzte Alveole die 23. ist, dann befindet sich in der 12. und 17. Alveole je ein eruptierender Zahn. Die Ventralseite des Dentales ist nur im vorderen Viertel unbeschädigt (sonst abgebrochen) und zeigt sich im Vergleich zum vorigen Stück als zu einem kleineren Individuum gehörig: Die Höhe des Dentales an der 12. Alveole beträgt dort 45 mm, hier 37 mm. Der gut frei liegende Meckelsche Kanal ist 4 mm breit. Die Zahnmorphologie ist wie oben beschrieben, mit einer maximalen distomesialen Länge von (7) mm und 7 Denticuli pro 5 mm.

Dentale dextrum (BSP 1962 XLVI 6, PQ 32)

Beschreibung: Das stark pedogen überkrustete (Erhaltungstyp II), in sich fragmentierte Bruchstück eines rechten Dentales entstammt der vorderen Hälfte gleich nach der Symphyse und umfasst die ersten 10 Alveolen. An der 2. Alveole ist das Dentale 31 mm hoch. In der 4. Alveole ist noch

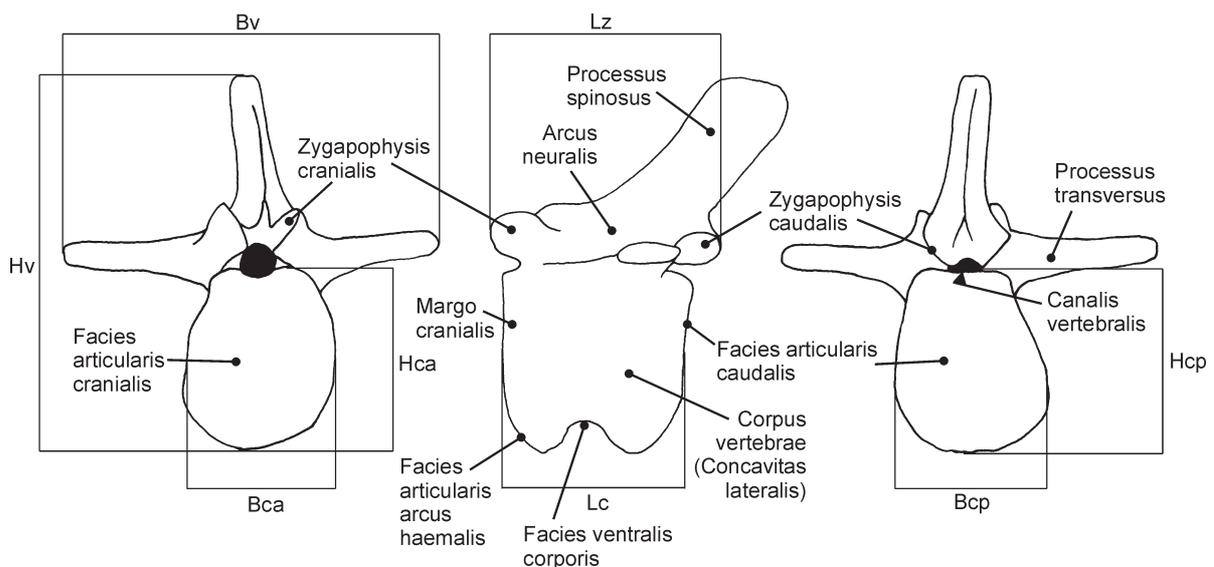


Abb. 19: Darstellung der wichtigsten Messstrecken an Wirbeln und der verwendeten anatomischen Terminologie am Beispiel eines Schwanzwirbels (vgl. Taf. 24, Fig. 1). Die Abkürzungen der Messstrecken sind im Text erläutert.

Fig. 19: Most common measurements on vertebrae and applied anatomical terms shown on a caudal vertebra (cf. pl. 24, fig. 1). Abbreviations are explained in the text.

ein abgebrochener Zahnstumpf und in der 10. Alveole ein eruptierender Zahn mit einer maximalen distomesialen Länge von 8 mm und 7 Denticuli pro 5 mm an der anterioren Carina.

5.3 COLUMNA VERTEBRALIS (WIRBELSÄULE)

Die Wirbelsäule gliedert sich in drei Abschnitte: die praesacrale Wirbelsäule mit Hals- und Rückenwirbeln (worum hier auch die Brust- oder Pectoralwirbel verstanden werden), die Sacralwirbel (Kreuzbeinwirbel) und die Caudalwirbel (Schwanzwirbel). Auf die kontinuierliche Modifikation von Merkmalen in der Reihe der praesacralen Wirbel haben HUENE (1907-08, 1926, 1932 u. a.) und zuletzt BONAPARTE (1999) besonders aufmerksam gemacht. Diese wird zur genauen topologischen Zuordnung isolierter Wirbel benutzt. Auf die morphologische Bestimmbarkeit und Bedeutung der Sacralwirbel wurde schon eingegangen. Die Caudalwirbel sind bei weitem ärmer an Merkmalen und ihre Position lässt sich häufig nur bis auf einen Schwanzabschnitt von mehreren Wirbeln genau eingrenzen. Vergleiche wurden in erster Linie nach den vollständigen Skeletten SMNS 13200, GPIT I (s. Taf. 15) und MB Skelett XXV (HUENE 1932: Taf. 27) vorgenommen.

Eine Übersicht über die verwendeten Begriffe und die Maße gibt Abb. 19. Die verwendeten Abkürzungen in den Messwert-Tabellen (Tab. 1-3) sind in nachfolgender Aufstellung erklärt.

Messstrecken bei Wirbeln

- Bca = Craniale (anteriore) Breite des Corpus, gemessen auf halber Höhe der Facies articularis cranialis
- Bcm = minimale Breite des Corpus, gemessen in der Mitte der Länge und der halben Höhe des Corpus vertebralis
- Bcp = Caudale (posteriore) Breite des Corpus, gemessen auf halber Höhe der Facies articularis caudalis
- Bnm = Breite des Arcus neuralis in der Mitte der Länge des Wirbels (bei Cervicalia)
- Bv = Breite des Wirbels (Arcus neuralis) einschließlich der Processus transversi (bei Dorsalia und Caudalia)
- Hca = Anteriore (craniale) Höhe des Corpus, gemessen am Randwulst der Facies articularis cranialis, etwas lateral von der Mitte der Facies, da diese im Bereich des Canalis vertebralis nach unten eingebuchtet ist
- Hcp = Posteriore Höhe des Corpus, gemessen wie Hca
- Hps = Höhe des Processus spinosus über der Ebene des Ansatzes des Processus transversus (Dorsalia, Caudalia)
- Hv = Gesamthöhe des Wirbels einschließlich Processus spinosus
- Lc = Länge des Corpus, gemessen auf halber Höhe des Corpus am Randwulst
- Lps = Horizontale craniocaudale Länge des Ansatzes des Processus spinosus (Cervicalia und Dorsalia), bzw. horizontale craniocaudale Ausdehnung des Processus spinosus direkt oberhalb der Zygopophys caudalis (Caudalia)
- Lz = Länge des Wirbels, gemessen an den cranialen bzw. caudalen Zygopophysen-Extrempunkten

- Ta = Tiefe der Konkavität der Facies articularis cranialis, gemessen zwischen der durch die Randwulste definierten Auflageebene und einem Punkt nahe der Mitte der Facies, welcher eine maximale Entfernung ergibt
- Tp = Tiefe der Konkavität der Facies articularis caudalis, gemessen wie Ta
- W = Winkel zwischen der Auflageebene der Facies articularis caudalis und der Auflageebene der F. art. cranialis, in Grad (auf 1° genau). Positive Werte: nach unten konvergierende Ebenen; negative Werte: nach oben konvergierende Ebenen.

5.3.1 Cervicalia

5.3.1.1 Cervicalia der Skelettzusammenstellung

BSP 1962 I 153

Atlas und Axis

Für den zweiten Halswirbel wurde ein unbestimmbares Bruchstück eines Cervical-Corpus verwendet.

Cervicale 3 (PQ XXXVI R) (Taf. 16, Fig. 1)

Vom „dritten“ Halswirbel sind die linke Zygopophys caudalis, die beiden Zygopophys craniales und der Processus spinosus ergänzt, die Artikulationsflächen leicht ergänzt. Die Oberfläche des Knochens ist präparativ geglättet, etwaige Reste der Eminentia costolateralis und des Processus transversus sind somit entfernt. Das Corpus besitzt eine Crista ventralis, die beinahe die gesamte Länge des Corpus entlangzieht.

Topologische Zuordnung: Die Crista ventralis ist für die hinteren Halswirbel von *Plateosaurus* typisch (HUENE 1907-08, 1926, 1932). Der Wirbel ist mit 160 mm Länge etwa so lang wie die längsten Halswirbel von Trossinger und Halberstädter *Plateosaurus*-Exemplaren (das längste Cervicale ist bei SMNS 13200 das achte Cervicale mit 130 mm Länge, bei GPIT das 5. Cervicale mit 105 mm, bei „*Pachysaurus ajax*“ ist der 7. Halswirbel 140 mm lang, bei Skelett LIV aus Halberstadt sind es 160 mm beim 5. und 6. Halswirbel). Der Wirbel ist aber länglicher in der Gestalt als jene (das Verhältnis von Länge zu Höhe des Corpus ist vorne 2,8 hinten 2,4). Nach der ausgeprägten elongaten Form des Corpus zu schließen, könnte es ein 3. oder 4. Halswirbel sein, doch nach der Crista ventralis würde es ein hinterer Halswirbel gewesen sein. Die Elongation ist vermutlich allometrisch bedingt: In der Phylogenie ist die Verlängerung der Halswirbel sogar ein diagnostisches Merkmal der Sauropodomorphen (GAUTHIER 1986). Dies sollte sich auch in der Ontogenie der Prosauropoden bemerkbar machen, so dass ältere und größere Tiere auch proportional längere Halswirbel besitzen. Andererseits könnte auch die Ausbildung einer Crista ventralis im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung zunehmen. Dies ist jedoch nach den vorliegenden Funden aus Ellingen nicht der Fall; es gibt noch größere ungekielte Halswirbel (s. u.). Die bisher bekannte Variabilität von *Plateosaurus*-Exemplaren reicht von unvollständiger (angedeuterter) Ausbildung bis zur Nicht-Ausbildung von ventralen Kielen bei den vorderen Halswirbeln. Ein ventraler Kiel über

Nr.	Best.	Bca	Bcm	Bcp	Bnm	Hca	Hcp	Lc	Lz	Ta	Tp	W	Hv	Lps	Hps
Skelettzusammenstellung BSP 1962 I															
153	3	(69)	31	73	(51)	56	66	160	(200)	(10)	15	8	-	-	-
	4	74	30	69	42	65	65	170	215	14	12	12	-	-	-
	6	94	38	95	49	77	86	185	(270)	11	13	21	-	-	-
	7	83	33	100	47	77	109	170	(240)	11	15	8	-	-	-
	8	103	48	121	55	103	120	185	(245)	18	17	-9	-	-	-
BSP 1962 XLVI															
7	3	40	19	36	30	40	45	106	149	3	7	20	104	68	7
8	5	40	28	41	25	56	56	125	190	5	7	10	123	72	27
9	6	-	-	-	-	-	-	(120)	-	-	-	-	(130)	-	-
10	9	73	25	66	-	82	86	127	160	5	5	5	-	60	-
Nr.	Best.	Bca	Bcm	Bcp	Bnm	Hca	Hcp	Lc	Lz	Ta	Tp	W	Hv	Lps	Hps

Tab. 1: Messungen an Halswirbeln (Cervicalia). Alle Maße in mm. Maße in Klammern betreffen Messstrecken, an denen der Wirbel unvollständig ist. Erhaltungsbedingt oder präparationsbedingt konnten nicht alle Messungen durchgeführt werden. Die Messstrecken sind im Text erläutert. – Nr. = Inventarnummer. Best. = topologische Bestimmung nach WELLNHOFER (für BSP 1962 I 153) und dieser Arbeit (für BSP 1962 XLVI).

Tab. 1: Measurements of cervical vertebrae (Cervicalia) in mm. Numbers in brackets indicate minimum measurements in case of incomplete preservation. Some measurements could not be taken due to ill preservation or preparation. For explanation of distances see text and fig. 19. – Nr. = collection number. Best. = topological determination after WELLNHOFER (for BSP 1962 I 153) and in this work (for BSP 1962 XLVI).

die gesamte Länge des Corpus ist bei vorderen Halswirbeln nicht bekannt. Als weitere Möglichkeit käme eine artliche Verschiedenheit von den Trossinger und Halberstädter *Plateosaurus*-Exemplaren in Betracht.

Cervicale 4 (PQ 40 A) (Taf. 16, Fig. 2)

Beim „vierten“ Halswirbel sind nur die rechte Zygapophysis cranialis und der Processus spinosus ergänzt. Die Oberfläche des Knochens ist präparativ geglättet. Bei ca. 170 mm Länge und nur 65 mm Höhe ist das Corpus ähnlich elongat wie das oben beschriebene. Auch dieser Wirbel zeigt eine Crista ventralis über die gesamte Länge des Corpus. Die Facies ventralis ist nach oben stark eingezogen, die Concavitas lateralis besitzt vorne eine Längsfurche, oben begrenzt durch den unvollständigen Ansatz des Processus transversus, unten begrenzt durch die Eminentia costolateralis. Die Facies articularis ist cranial wie caudal beinahe kreisrund, nur oben abgeplattet. Das über die topologische Zuordnung für den vorigen Wirbel Gesagte gilt auch hier. Die Nähe und passende Größe des Wirbels zu den assoziierten Becken- und Hinterbein-Knochen des PQ 40/XL spricht für eine mögliche Zuordnung zum selben Individuum.

Cervicale 5

ist ergänzt.

Cervicale 6 (PQ XXXIX R) (Taf. 16, Fig. 6)

Am 185 mm langen Wirbel sind die Zygapophysen craniales, die linke Zygapophysis caudalis und der Processus spinosus ergänzt. Mit einer hinteren Corpus-Höhe von 86 mm entspricht der Halswirbel in seinem Längen-Höhen-Verhältnis dem des 6. oder 7. Halswirbels von *Plateosaurus trossingensis* (HUENE 1926: 158). Die Facies ventralis erscheint extrem nach oben eingezogen, bedingt durch Knickung. Unterhalb der diagonal von der Mitte des Corpus nach craniocaudal absteigenden Processus transversus liegt eine tiefe Einbuchtung der Concavitas lateralis. Die modellierte Eminentia costolateralis liegt zu weit vorne auf dem Randwulst.

Cervicale 7 (PQ A) (Taf. 16, Fig. 4)

Das „siebte“ Cervicale hat bei 170 mm Länge und 109 mm hinterer Höhe ein Verhältnis von 1,6, wie der 10. Halswirbel von *P. trossingensis*. Das Corpus ist ventral stark nach oben und an den Seiten extrem eingezogen. Hierbei spielt verstärk-

Tafel 15 / Plate 15

Wirbelsäule von *Plateosaurus engelhardti* aus Trossingen zum Vergleich. Maßstab: 10 cm.

1 ... 10, D1

Cervicalia 1-10 und Dorsale 1 von GPIT I (*Plateosaurus quenstedti* von HUENE 1932).

D1 ... D15, S1, S2, CS1, C5 ... C21, C29, C30, C33, C35 ... C39, C41 ... C43

Dorsalia, Sacralia und verschiedene Caudalia von SMNS 13200 (*Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913).



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

te karbonatische Aufblähung an den Wirbelenden eine Rolle (Erhaltungstyp III). Die Facies ventralis ist rundlich. Der Processus transversus bildet kurz vor der Mitte der Länge des Corpus im oberen Drittel einen Überhang und die Fovea costalis (Taf. 16, Fig. 4c). Die Eminentia costolateralis ist etwas zu weit vorne modelliert worden (Taf. 16, Fig. 4a). Die Zygapophysen craniales sind ergänzt. Die Länge des leicht ergänzten Processus spinosus entspricht der des 7. oder 8. Halswirbels von *P. trossingensis*. Nach der Gesamtausbildung der Merkmale - insbesondere nach der Lage des Processus transversus zu schließen - sollte es ein ca. 7. oder 8. Halswirbel sein.

Cervicale 8 (PQ XXXIX A) (Taf. 16, Fig. 7)

Von diesem Wirbel ist der größte Teil des Arcus neuralis ergänzt, darunter die Zygapophysen und die Spina. Die Ansätze für die Halsrippen sind ebenfalls modelliert. Das 185 mm lange Corpus zeigt deutliche Spuren einer starken konkretionären Aufblähung (Erhaltungstyp III). Eine mittige, wenig entwickelte Crista ventralis teilt die nach oben eingezogene Facies ventralis. Die Concavitas lateralis ist tief ausgehöhlt. Das Längen/Höhen-Verhältnis des Corpus ist 1,5 (vgl. *P. trossingensis* Cervicale 10: 1,6, HUENE 1926: 158). Nach der Gesamtform könnte es am ehesten ein 8. oder 9. Halswirbel sein.

Cervicalia 9 und 10

sind ergänzt.

5.3.1.2 Weitere Cervicalia aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)

Cervicale 3 (BSP 1962 XLVI 7, PQ X H) (Taf. 16, Fig. 3)

Ein dritter Halswirbel von 149 mm Gesamtlänge und 104 mm Gesamthöhe ist beinahe vollständig und nicht pedogen beeinflusst, sondern nur überkrustet (Erhaltungstyp II). Lediglich die rechte Zygapophysis caudalis ist abgebrochen. Der Knochen ist von Kluftscharen durchsetzt. Das Corpus ist 106 mm lang, schlank, seitlich wenig eingebuchtet und steigt nach hinten deutlich ab. Die Facies ventralis ist bogenförmig mit der stärksten Biegung im vorderen Drittel, nach hinten gerade

werdend. Die Facies articularis cranialis ist gerundet subquadratisch und so breit wie hoch (40 mm). Die Facies articularis caudalis ist hochoval (36 x 45 mm). Der Winkel zwischen beiden Facies ist 20°, nach ventral konvergierend, beide Facies sind relativ zur Achse des Corpus nach cranial überkippt. Knapp hinter der Margo cranialis finden sich beidseitig je eine ventral gelegene winzige Eminentia costolateralis (= Parapophysis). Die wenig ausgeprägte Concavitas lateralis geht kontinuierlich in den Arcus neuralis ohne erkennbare Abstufung über. Der Canalis vertebralis ist cranial 12 mm breit - caudal schmaler - und an beiden Enden des Corpus abrupt eingesenkt. Die Zygapophysen craniales sind zusammen 47 mm breit und jeweils um etwa 30° gegen die Horizontale geneigt. An der linken, vollständigen Zygapophysis caudalis ist eine eigens abgehobene Facies articularis zygapophysialis erkennbar, die eine Länge von 26 mm besitzt. Dorsal sind die Zygapophysen caudales durch eine breite, nach cranial zusammenlaufende Nische getrennt, ventral laufen die Zygapophysen in einer niedrigen keilförmigen Scheidewand zusammen. Der Processus spinosus ist max. 7 mm hoch und hat bei 68 mm Länge etwa 2/3 der Corpus-Länge. Im Vergleich zu dem gleich großen dritten Cervicale von SMNS 13200 (HUENE 1926: 158, Taf. 2) ergibt sich kaum Abweichung; Länge und Höhe des Corpus stehen bei BSP 1962 XLVI 7 im Verhältnis von 2,4 (hinten) und 2,6 (vorne), beim Cervicale 3 von SMNS 13200 ist das Verhältnis 2,5.

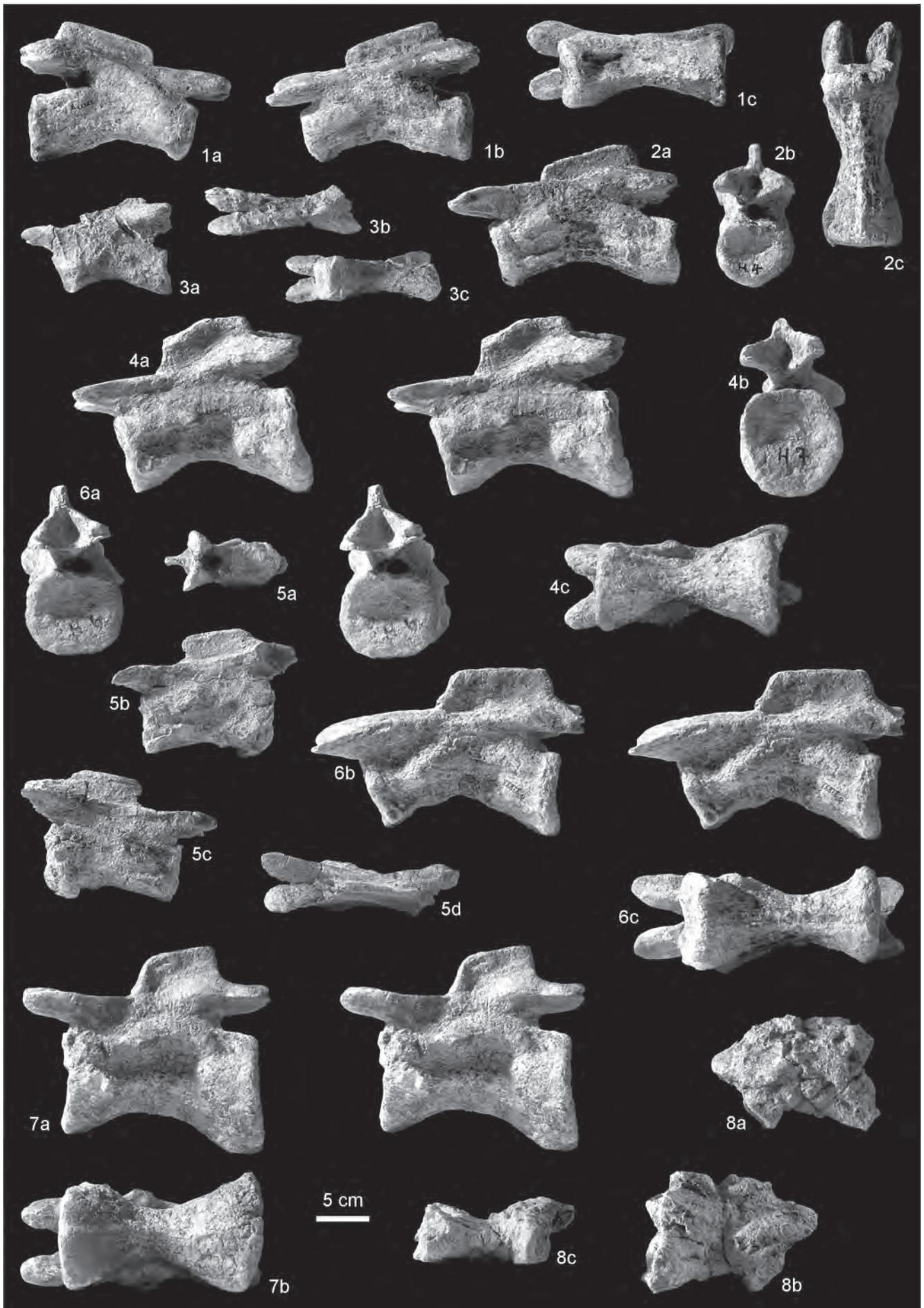
Cervicale 5 (BSP 1962 XLVI 8, PQ IV F) (Taf. 16, Fig. 5)

Ein ca. 5. Halswirbel mit ca. 190 mm Gesamtlänge und 123 mm Gesamthöhe ist schwach pedogen beeinflusst (Erhaltungstyp II), unverdrückt und beinahe vollständig. Es fehlt die linke Zygapophysis caudalis. Die Knochenoberfläche des Corpus ist stellenweise zerrüttet und überkrustet, die Margo caudalis ist pedogenetisch durch Wucherung entstellt (Erhaltungstyp III), die Margo cranialis etwas erodiert. Das Corpus mit 125 mm Länge ist sehr schlank, die Facies ventralis nur schwach bogenförmig. Die Facies ventralis hat im cranialen Bereich eine angedeutete Crista ventralis. Die beiden Facies articularis sind mit 10° gegeneinander geneigt und stehen fast senkrecht zur Längsachse des Corpus. Der angepresste und zerrüttete Processus transversus (Diapophysis) hebt sich zwischen 50% und 25% der Länge des Corpus aus der kaum

Tafel 16 / Plate 16

Halswirbel von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Fig. 1, 2, 4, 6, 7: Cervicalia in der Skelettzusammenstellung BSP 1962 I 153. Maßstab: 5 cm.
Neck vertebrae of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Fig. 1, 2, 4, 6, 7: Cervicalia of the skeletal arrangement BSP 1962 I 153. Scale: 5 cm.

- Fig. 1: Cervicale 3 (PQ XXXVI R). a: rechts lateral, b: links lateral, c: ventral.
Fig. 2: Cervicale 4 (PQ 40 A). a: links lateral, b: caudal, c: ventral.
Fig. 3: Cervicale 3 (BSP 1962 XLVI 7, PQ X H). a: links lateral, b: dorsal, c: ventral.
Fig. 4: Cervicale 7 (PQ A). a: links lateral (Stereopaar), b: caudal, c: ventral.
Fig. 5: Cervicale 5 (BSP 1962 XLVI 8, PQ IV F). a: caudal, b: links lateral, c: rechts lateral, d: dorsal.
Fig. 6: Cervicale 6 (PQ XXXIX R). a: links lateral (Stereopaar), b: ventral.
Fig. 7: Cervicale 8 (PQ XXXIX A). a: links lateral (Stereopaar), b: ventral.
Fig. 8: Cervicale 6 (BSP 1962 XLVI 9, PQ 18 XVIII F). a: links lateral, b: rechts lateral, c: ventral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

eingetieften *Concavitas lateralis* hervor. Der *Processus transversus* steigt von nahe der Oberkante des *Corpus* bis zur halben Höhe schräg nach *craniocaudal* ab und bildet dort die *Facies articularis* (für die Halsrippe), welche durch eine schmale Rinne getrennt ist von einem kleinen ventralen Vorsprung, der *Eminentia costolateralis*. Der *Canalis vertebralis* ist in die *Facies dorsalis* des *Corpus* eingesenkt, die laterale Wand geht kontinuierlich aus der *Concavitas lateralis* in den *Arcus neuralis* über. Die *Zygapophysis cranialis* ist etwa 25° gegen die Horizontale geneigt. Die Breite an den cranialen *Zygapophysen* ist 57 mm. Zwischen den *Zygapophysen caudales* liegt eine Nische, die bis unter den *Processus spinosus* reicht. Der *Processus spinosus* ist 27 mm hoch und 72 mm lang.

Cervicale 6 (BSP 1962 XLVI 9, PQ 18 XVIII F)
(Taf. 16, Fig. 8)

Ein sehr stark pedogen entstellter Wirbel (Erhaltungstyp IV) war wahrscheinlich ein 6. oder 7. Halswirbel. Er ist stark überkrustet, aufgebläht und zeigt unregelmäßige Risse; die Knochensubstanz ist teilweise angelöst. Einige Risse und pedogen entstandene Hohlräume sind mit Kalkspat geheilt. Das *Corpus* ist etwa 120 mm lang, jedoch vorne nach unten eingeknickt. Die Gesamthöhe dürfte etwa (130) mm gewesen sein. Die *Facies ventralis* ist mittig gekielt (*Crista ventralis*) und nach oben eingezogen. Die *Concavitas lateralis* ist rechts ausgeprägt eingebuchtet, links stark konkretionär ausgewachsen; das *Corpus* war wohl in der Mitte nur halb so breit wie an der *Margo cranialis*. Der *Canalis vertebralis* und die *Zygapophysen* sind durch Konkretionsmasse unkenntlich. Der *Processus spinosus* hatte wohl etwa $\frac{2}{3}$ der Länge des *Corpus*.

Cervicale 9 (BSP 1962 XLVI 10, PQ 12 H)

Ein relativ gut erhaltener (Erhaltungstyp II), nur etwas verquetschter Wirbel ist nach den Maßen ein 9. Halswirbel von einem etwas größeren Individuum als SMNS 13200. Das *Corpus* ist ca. 127 mm lang und unten mäßig stark eingezogen. Die *Facies articulares* sind jeweils höher als breit (cranial 82 zu 73 mm, caudal 86 zu 66 mm). Die *Concavitas lateralis* ist sehr stark ausgeprägt, so dass die transversale Breite des Wirbels in der Mitte des *Corpus* nur 25 mm beträgt. Vom Neuralbogen fehlen die *Processus transversi*, der *Processus spinosus* (Ansatz ca. 60 mm lang) und die rechte *Zygapophysis caudalis*.

Die *Zygapophysen* überragen das *Corpus* nach allen Seiten nur wenig. Die *Zygapophysis caudalis* steht steiler (ca. 60°) als die *Zygapophysis cranialis* (ca. 45°).

Weitere *Cervicalia* sind in unbestimmbaren Bruchstücken von Neuralbögen und *Corpora* belegt, ihre Zuordnung zu *Plateosaurus* ist unsicher.

5.3.2 Dorsalia

5.3.2.1 Dorsalia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153)

Dorsale 1 (PQ XXXVI R) (Taf. 17, Fig. 1)

Vom ersten Dorsalwirbel sind nur das *Corpus* von 155 mm Länge und 118 mm caudaler Höhe und die inneren Teile des *Arcus neuralis* erhalten. Teile der Oberfläche des *Corpus* - besonders vorne - sind ergänzt und geglättet. Die *Facies ventralis* besitzt die für die ersten beiden Dorsalia typische hohe *Crista ventralis*. Die *Facies articulares* sind beinahe kreisrund, nur dorsal für den *Canalis vertebralis* eingesenkt. Das *Corpus* ist amphicoel. Die *Eminentia costolateralis* ist ergänzt und für einen der ersten Dorsalwirbel an der falschen Stelle angebracht. Der modellierte *Arcus neuralis* mit langem *Processus spinosus* entspricht nicht der Form eines vorderen Dorsalwirbels von *Plateosaurus*.

Dorsale 2 (PQ XXXVI S) (Taf. 17, Fig. 2)

Der zweite Dorsalwirbel besteht nur aus dem *Corpus* von 134 mm Länge und 124 mm caudaler Höhe. Er ist etwas schlanker und kürzer als der vorige und gehört wahrscheinlich einem jüngeren Tier an. Die *Crista ventralis* ist stark entwickelt. Die *Eminentia costolateralis* ist ergänzt und an der falschen Stelle.

Dorsale 3 (PQ XXXIX H) (Taf. 17, Fig. 3)

Der als „drittes“ Dorsale verwendete Wirbel ist nur wenig an der *Facies articularis cranialis*, am rechten *Processus transversus* und der *Zygapophysis caudalis*, sowie der linken *Zygapophysis cranialis* vervollständigt worden. Pedogen be-

Tafel 17 / Plate 17

Rückenwirbel von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Dorsalia in der Skelettzusammenstellung BSP 1962 I 153. Schraffierte Flächen sind ergänzt.

Dorsals of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Dorsalia of the skeletal arrangement BSP 1962 I 153. Cross-hatched areas molded.

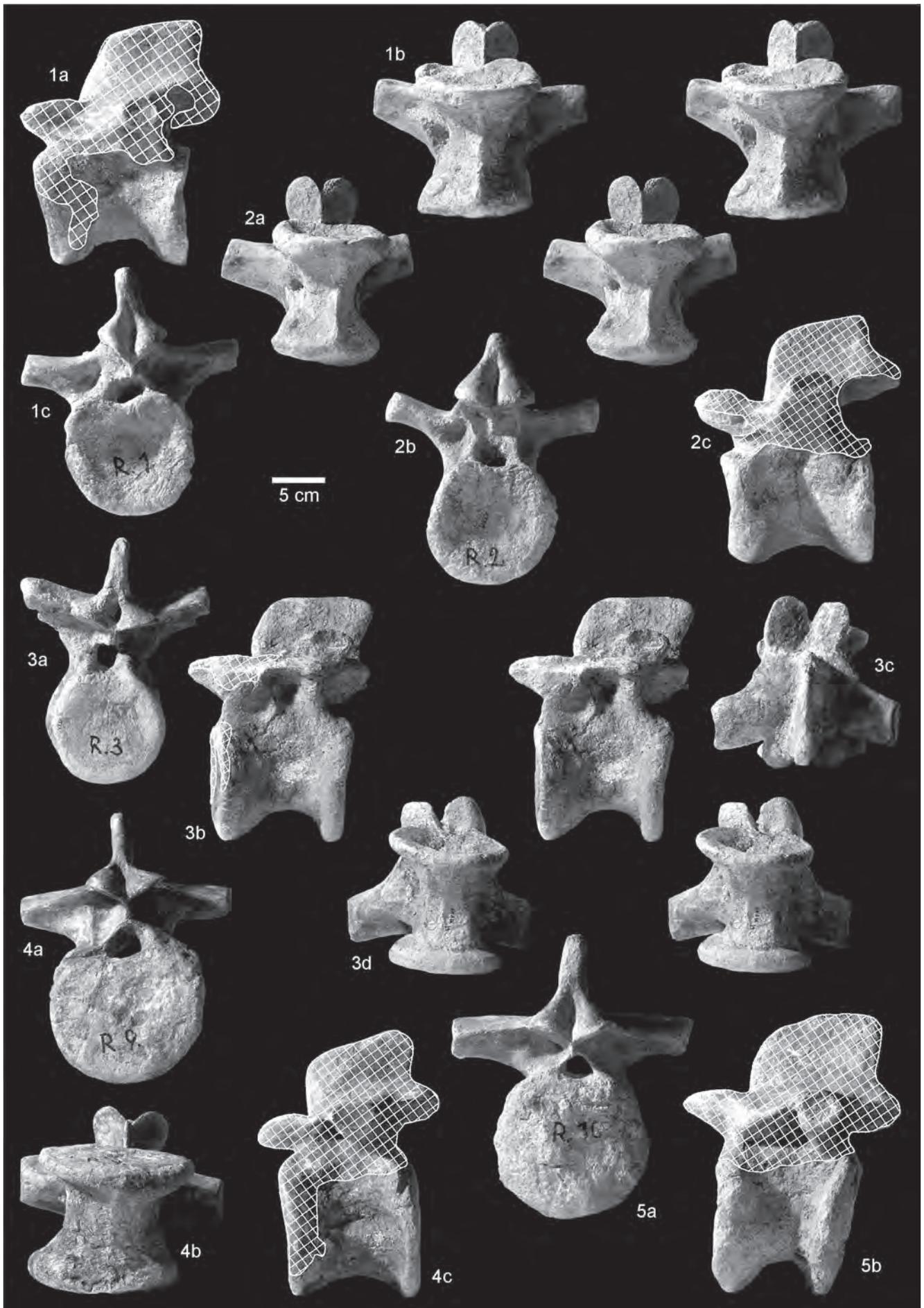
Fig. 1: Dorsale 1 (PQ XXXVI R). a: links lateral, b: ventral (Stereopaar), c: caudal.

Fig. 2: Dorsale 2 (PQ XXXVI S). a: ventral (Stereopaar), b: caudal, c: links lateral.

Fig. 3: Dorsale 3 (PQ XXXIX H) ist ein ca. 7./8. Dorsale. a: caudal, b: links lateral (Stereopaar), c: dorsal, d: ventral (Stereopaar).

Fig. 4: Dorsale 9 (PQ A) ist ein ca. 14. Dorsale. a: caudal, b: ventral, c: links lateral.

Fig. 5: Dorsale 10 (PQ XXXIV L) ist ein ca. 10.-12. Dorsale. a: caudal, b: links lateral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

dingte Risse sind verkleistert. Die Facies ventralis ist hinten deutlicher eingezogen als vorne und besitzt zwei schwache Längskanten (wie es auch bei 3. und 4. Dorsalia von *P. trossingensis* beschrieben wurde). Eine sehr große napfartige Fovea costalis sitzt – ohne anders als durch eine Kante und geringe Erhebung abgegrenzt zu sein – direkt der Facies lateralis des Arcus neuralis auf. An die Fovea schließt sich nach caudal der 1. Chonos an. Die Zygapophysen sind groß und breit. Der Processus spinosus ist niedrig, aber etwa $\frac{2}{3}$ der Länge des Corpus lang und etwas nach caudodorsal gerichtet. Die Processus transversi sind kurz und etwas nach dorsolateral gerichtet. Die genannten Merkmale sprechen im Vergleich zu *P. trossingensis* (Taf. 15, HUENE 1926: Taf. 2) für die topologische Zuordnung als ein 7. oder 8. Dorsale.

Dorsalia 4 bis 8

sind ergänzt.

Dorsale 9 (PQ A) (Taf. 17, Fig. 4)

Vom „neunten“ Dorsalwirbel ist nur ein Teil des Corpus erhalten, die vordere Hälfte ist ergänzt. Die Facies articularis caudalis ist breiter (154 mm) als hoch (131 mm) und schwach konvex. Die Concavitas lateralis zeigt eine longitudinale rinnenartige schwache Einbuchtung auf halber Höhe. Die genannten Merkmale sind typisch für die letzten Dorsalwirbel von *Plateosaurus*, es wird daher ein etwa 14. Dorsalwirbel sein.

Dorsale 10 (PQ XXXIV L) (Taf. 17, Fig. 5)

Vom „zehnten“ Dorsalwirbel ist das Corpus vorhanden, der Neuralbogen ist modelliert. Das Corpus ist stark konkretionär entstellt (Erhaltungstyp III), die zahlreichen Risse sind verfüllt worden. Die Höhe des Corpus (148 mm) übertrifft dessen Länge (128 mm), dies entspricht den Verhältnissen von hinteren Dorsalia bei *Plateosaurus*. Es dürfte wohl ein 10. bis 12. Rückenwirbel gewesen sein.

Dorsale 11 (PQ XXXIV A) (Taf. 18, Fig. 1)

Dieser 30 cm hohe Wirbel ist beinahe ganz vollständig und wenig pedogen beeinflusst (Erhaltungstyp II); nur der linke Processus transversus ist ergänzt. Das Corpus ist kürzer (134

mm) als hoch (155 mm) und unten stark eingezogen. Die Facies ventralis ist im weiten Bogen gerundet, die Facies articularis cranialis ist noch schwach eingetieft, die Facies articularis caudalis dagegen plan oder leicht konvex. Die Concavitas lateralis ist eine glatte Einbuchtung des Corpus ohne auffällige Strukturen. Der Processus spinosus ist fast so lang wie das Corpus, seine Höhe und Form mit einem kleinen vorderen Knick im Umriss erinnern an den 13. Dorsalwirbel von *P. trossingensis*. Eine fehlende longitudinale Lateralrinne in der Concavitas lateralis und die hohe Spina lassen eine Deutung als ca. 11./12. Dorsalwirbel zu.

Dorsale 12 (PQ XXXIX J) (Taf. 18, Fig. 2)

Dies ist der vollständigste Wirbel (nur an den Zygapophysen craniales wurde ergänzt) im Ellinger Fundgut und dem vorigen sehr ähnlich. Bei einer Höhe von 300 mm ist das Corpus nur 120 mm lang, aber 149 mm hoch und 155 mm breit. Die Facies ventralis ist unten sehr stark konkav, die Facies articularis ist jeweils etwas dorsal abgeflacht, sonst rundlich. Die gerundete Concavitas lateralis schnürt den Wirbel in seiner Mitte auf die Hälfte der Breite der Artikulationsflächen ein, eine Längsrinne auf halber Höhe lässt sich gerade noch erkennen. Der Processus transversus ist kurz, außerordentlich kräftig und besitzt an der Unterseite eine Stützlamelle. Der Processus spinosus hat die Länge des Corpus und ist etwa so lang wie hoch. An der Hinterseite ist der Processus durch eine vertikale Rinne gekennzeichnet, die aus der Nische zwischen den beiden Zygapophysen caudales hervorgeht. Dieser Wirbel dürfte aufgrund seiner Größe und Fundposition in unmittelbarer Nähe zu dem assoziierten Teilskelett aus dem PQ 40/XL zu diesem gehört haben und dessen 12. Dorsale darstellen.

Dorsale 13 (PQ 37) (Taf. 18, Fig. 3)

Vom 13. Dorsalwirbel sind das Corpus, Teile der linken Seite des Arcus neuralis inclusive Processus transversus und ein Stück des Processus spinosus erhalten. Der Wirbel ist besonders vorne konkretionär aufgebläht und weist starke Risse auf, die meisten davon sind verfüllt worden (Erhaltungstyp III). Das Corpus ist breiter als hoch und höher als lang und durch die Aufblähung opisthocoele. Es ist keine Eminentia costolateralis vorhanden. Der Processus transversus weist nach vorne und ist etwas länger als bei den zuvor besprochenen Wirbeln.

Tafel 18 / Plate 18

Rückenwirbel von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Fig. 1-5: Dorsalia in der Skelettzusammenstellung BSP 1962 I 153. Schraffierte Flächen sind ergänzt. Maßstab: 5 cm.

Dorsals of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Figs. 1-5: Dorsalia of the skeletal arrangement BSP 1962 I 153. Cross-hatched areas molded. Scale: 5 cm.

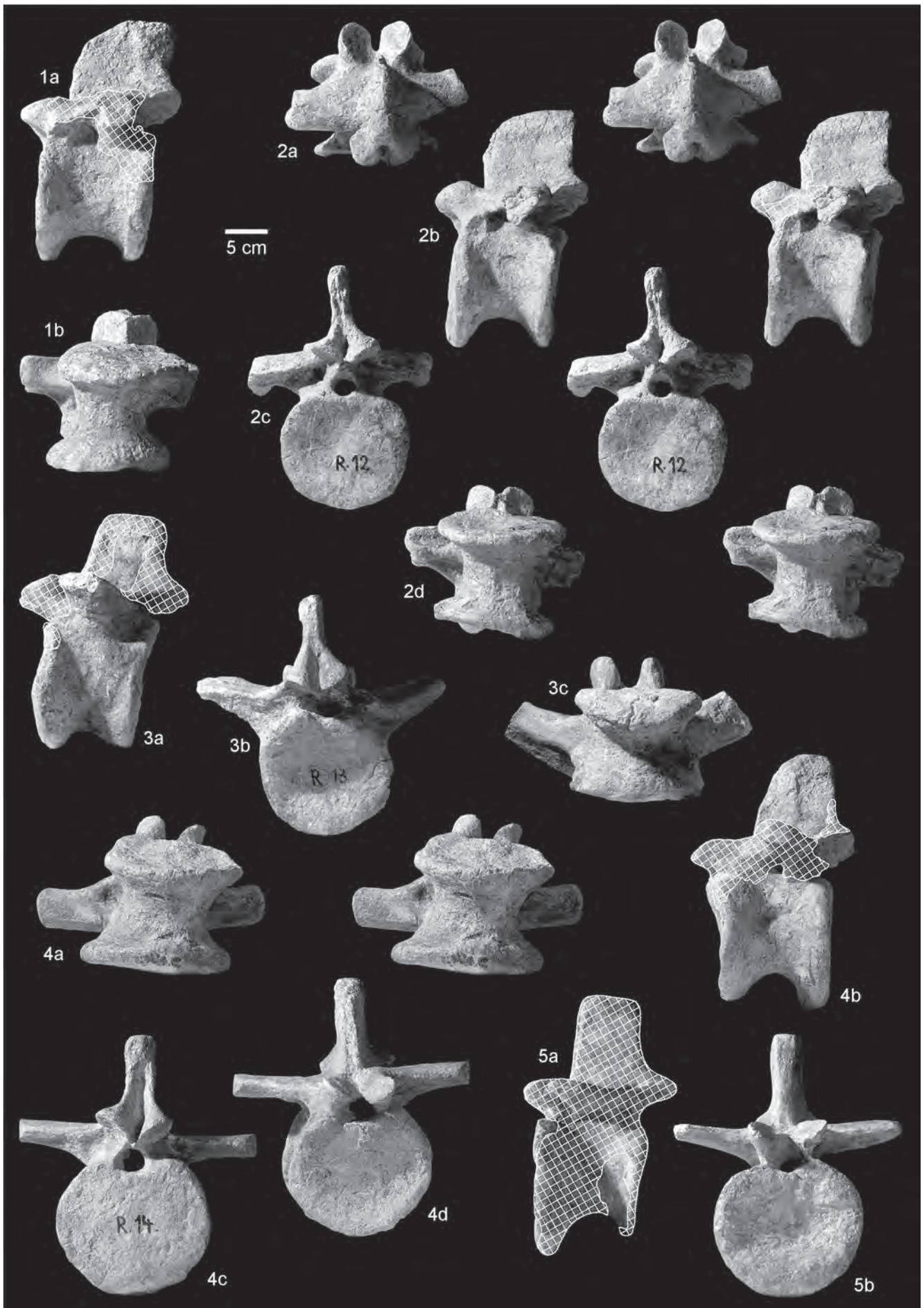
Fig. 1: Dorsale 11 (PQ XXXIV A). a: links lateral, b: ventral.

Fig. 2: Dorsale 12 (PQ XXXIX J). Stereopaare in a: dorsal, b: links lateral, c: caudal, d: ventral.

Fig. 3: Dorsale 13 (PQ 37) ist ein Dorsale 14. a: links lateral, b: caudal, c: ventral.

Fig. 4: Dorsale 14 (PQ XXXIX F). a: ventral (Stereopaar), b: links lateral, c: caudal, d: cranial.

Fig. 5: Dorsale 15 (PQ XL). a: links lateral, b: cranial.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Das laterale Ende dünnt aus, ohne eine Gelenkfläche für eine Rippe zu besitzen. Dies ist typisch für ein 14. Dorsale von *Plateosaurus*, welches keine Rippe trägt.

Dorsale 14 (PQ XXXIX F) (Taf. 18, Fig. 4)

Der 14. Dorsalwirbel ist relativ vollständig, nur die Zygapophyses und die Processus transversi sind ergänzt. Mit 325 mm Höhe (Hv) ist es der größte gefundene Wirbel von *Plateosaurus* (vgl. z. B. „*Plateosaurus robustus*“ SMNS 13200a+e: Dorsale 15 nur 250 mm, HUENE 1932: 206). Die Breite des Corpus übertrifft mit 185 mm caudal und 172 mm cranial alle bekannten *Plateosaurus*-Wirbel (vgl. SMNS 13200: maximale Breite 110 mm cranial, HUENE 1926: 160; GPIT I: Breite des Dorsale 15: 75 mm cranial, Höhe 205 mm). Das Corpus ist ventral extrem stark eingezogen und im Vergleich zu seiner Höhe (caudal 170 mm) auch sehr kurz (134 mm Länge). Aufgrund der Proportionen des Corpus, der fehlenden Eminentia costolateralis sowie der lateral auf halber Höhe befindlichen longitudinalen rinnenartigen Einbuchtung des Corpus, muss es sich um einen der letzten drei Dorsalia handeln. Die Kürze und der wenig eckige Lateralumriss des Processus spinosus sprechen für ein 14. oder 15. Dorsale. Die Nähe des Fundpunktes zum assoziierten Teilskelett von PQ 40/XL ist ein Indiz für die Zugehörigkeit zu diesem.

Dorsale 15 (PQ XL) (Taf. 18, Fig. 5)

Von diesem Wirbel ist nur ein Fragment eines Corpus vorhanden, welches bei ca. 180 mm cranialer Breite und 170 mm Höhe eine extreme ventrale Einziehung aufweist. Der Neuralbogen insgesamt und auch ein Großteil des Corpus sind so stark ergänzt, dass keine weiteren Aussagen möglich sind. Größe und Fundpunkt sprechen für die Zugehörigkeit zum assoziierten Teilskelett des PQ 40/XL.

5.3.2.2 Weitere Dorsalia aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)

Dorsale 2 (BSP 1962 XLVI 25, PQ 12 L)
(Taf. 19, Fig. 6)

Ein mit 125 mm Corpus-Länge und 200 mm Gesamthöhe sehr großer zweiter Rückenwirbel ist stark von pedogener Wucherung betroffen (Erhaltungstyp III), unter Ausbildung kräftiger Risse. Die genaue Angabe von Maßen ist angesichts von bis zu 15 mm breiten Rissen im Corpus nicht sinnvoll. Außer dem vollständigen Corpus ist der größte Teil des Arcus neuralis ohne den linken Processus transversus erhalten geblieben. Der rechte Processus transversus ist nach ventral eingerollt und mit dem Rest des Neuralbogens dieser Seite und einem Stück Rippe, welches caudal quer über dem Corpus liegt, konkretionär zusammengewachsen. Der Processus spinosus ist 51 mm lang, 42 mm hoch und verbreitert sich dorsal ein wenig. Die Stelle der Rippengelenkung ist linksseitig beinahe unsichtbar, doch eine 34 mm weite hochovale Fovea costalis lässt sich in der Mitte der rechten Concavitas lateralis des Corpus noch erkennen. Die Facies ventralis ist an der engsten Stelle 14 mm breit, aber nicht ganz zugeschärft.

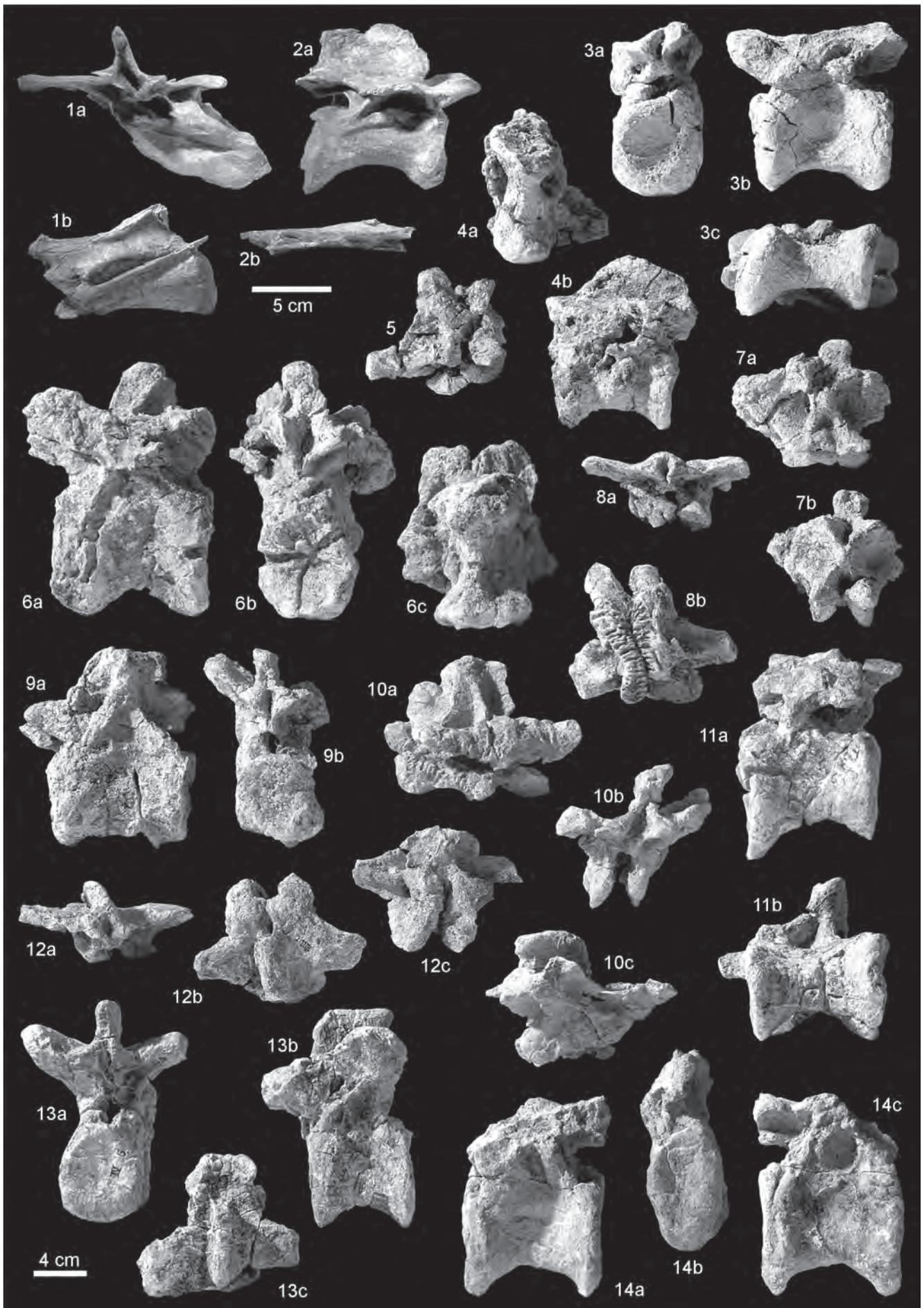
Dorsale 3 (BSP 1962 XLVI 11, PQ XI E)
(Taf. 19, Fig. 7)

Es ist nur der fast vollständige Neuralbogen des 3. Rückenwirbels vorhanden. Der Neuralbogen ist mergelüberkrustet, die Knochenoberfläche zerrüttet. Der Bereich um die linke Zygapophysis cranialis ist durch Konkretionsbildung aufgequollen (Erhaltungstyp III). Die Basis des 123 mm langen Arcus neuralis war offenbar nicht mit dem Corpus verwachsen, wenn auch die suturale Verbindung erodiert bzw. pedogen entstellt ist. Der Canalis neuralis ist 10 mm breit. Von der Basis ziehen zwei Stützlamellen zum Processus transversus, der

Tafel 19 / Plate 19

Wirbel von *Sellosaurus* und *Plateosaurus*.
Vertebrae of *Sellosaurus* and *Plateosaurus*.

- Fig. 1-2: Plastisch verformte Wirbel von *Sellosaurus hermannianus* HUENE, 1908 aus dem Mittleren Stubensandstein von Trossingen. Maßstab: 5 cm.
- Fig. 1: Dorsale 12 (GPIT 18318a). a: caudal, b: rechts lateral.
- Fig. 2: Cervicale 7 (GPIT 18318a). a: links lateral, b: dorsal.
- Fig. 3-14: Dorsalia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Maßstab. 4 cm.
- Fig. 3: Dorsale 9 (BSP 1962 XLVI 19, PQ A). a: caudal, b: links lateral, c: ventral.
- Fig. 4: Dorsale 26 (BSP 1962 XLVI 20, PQ 32 F). a: ventral, b: links lateral.
- Fig. 5: Dorsale 8 (BSP 1962 XLVI 17, PQ XIII A) ventral.
- Fig. 6: Dorsale 2 (BSP 1962 XLVI 25, PQ 12 L). a: links lateral, b: caudal, c: ventral.
- Fig. 7: Dorsale 3 (BSP 1962 XLVI 11, PQ XI E). a: links lateral, b: caudal.
- Fig. 8: Dorsale 6 (BSP 1962 XLVI 16, PQ 7 H). a: caudal, b: ventral.
- Fig. 9: Dorsale 6 (BSP 1962 XLVI 22, PQ X B). a: links lateral, b: caudal.
- Fig. 10: Dorsale 5 (BSP 1962 XLVI 12, PQ 34 J). a: ventral, b: caudal, c: rechts lateral.
- Fig. 11: Dorsale 10 (BSP 1962 XLVI 18, PQ A). a: links lateral, b: ventral.
- Fig. 12: Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 15, PQ XIII C). a: caudal, b: dorsal, c: ventral.
- Fig. 13: Dorsale 4 (BSP 1962 XLVI 21, PQ IV G). a: caudal, b: links lateral, c: dorsal.
- Fig. 14: Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 23, PQ A). a: links lateral, b: caudal, c: rechts lateral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

auf beiden Seiten abgebrochen ist, aber am Ansatz eine dorsolaterale Ausrichtung zeigt. Vor, zwischen und hinter den Stützlamellen befindet sich je eine tiefe Grube (Chonos), die nach oben von den Zygapophysen abgeschlossen werden. Die Zygapophysen stehen in einem Winkel von ca. 45° zur Horizontalen, zwischen den caudalen Zygapophysen befindet sich unten ein keilförmiges Zäpfchen (Hyposphen). Der Processus spinosus ist an der Basis 38 mm lang und 40 mm hoch. Seine stumpfe Spitze hat einen fast quadratischen Querschnitt (25 x 27 mm).

Dorsale 4 (BSP 1962 XLVI 21, PQ IV G)
(Taf. 19, Fig. 13)

Der Wirbel ist fast vollständig bis auf die Zygapophysen caudales. Seine Erhaltung ist insgesamt substantiell gut (Erhaltungstyp II). An konkretionären Bildungen gibt es nur einige auswuchernde Risse auf der rechten Seite und die auf der linken Seite bis zur Unkenntlichkeit zugewucherten Lamellen unter dem aufgeblähten Processus transversus (Erhaltungstyp III). Das Corpus ist mit 76 mm Länge deutlich kleiner als das Corpus des Dorsale 4 von SMNS 13200 (85 mm). Dafür ist die Gesamthöhe 173 mm größer (SMNS 13200: 150 mm). Der kurze Processus transversus steigt nach lateral an und wird von zwei fast gleich starken Lamellen gestützt. An der vorderen Lamelle liegt ventral angeschmiegt eine ca. 30 mm große, sehr flache Eminentia costolateralis. Der Processus spinosus ist mit 59 mm Länge und 35 mm Höhe für einen 4. Rückenwirbel verhältnismäßig lang, es könnte daher wohl auch ein 5. Rückenwirbel sein, bei dem jedoch das Corpus länger sein sollte.

Dorsale 5 (BSP 1962 XLVI 12, PQ 34 J)
(Taf. 19, Fig. 10)

Von diesem Dorsalwirbel ist nur der fast vollständige 137 mm lange Neuralbogen vorhanden. Er ist zur rechten Seite hin verdrückt, der rechte Processus transversus ist craniocaudal doppelt geknickt und nach dorsal umgebogen. Vom linken

Processus transversus fehlt die Spitze. Die Erhaltung ist relativ gut (Erhaltungstyp II). Die Eminentia costolateralis ist eine die halbe Länge der Basis des Arcus neuralis einnehmende längsovale Erhebung, deren unterer Rand jedoch nicht auf dem Arcus neuralis, sondern noch auf dem Corpus gelegen haben muss. Der Neuralbogen war noch nicht mit dem Corpus gewachsen, wie die suturale Kontaktfläche an der Basis zeigt. Der nur etwa 45 mm breite Processus transversus weist etwas schräg nach caudal, wird unten von zwei kräftigen Lamellen gestützt und geht an seinem lateralen Ende etwas verdickt in eine stumpfe Endfläche über, die Fovea costalis. Der Processus spinosus ist 59 mm lang und 40 mm hoch. An seiner caudal senkrecht aufsteigenden Kante liegt dorsal ein kleiner caudaler Vorsprung. Von volar gesehen ist der Querschnitt des Processus spinosus rechteckig, mit vorne einer kurzen leicht konkaven Kante. Die beschriebenen Details entsprechen der Morphologie und Größe des Dorsale 5 von SMNS 13200 (HUENE 1926: 24, Taf. 2).

Dorsale 6 (?) (BSP 1962 XLVI 14, PQ XV C)
(Taf. 20, Fig. 1)

Der 125 mm lange Neuralbogen ist transversal extrem komprimiert worden und wenig karbonatisiert (Erhaltungstyp I). Die Processus transversi und der Processus spinosus sind erodiert, die rechte Seite auch sonst etwas stärker. Der Processus spinosus ist an der Basis 77 mm lang, was für einen mittleren Dorsalwirbel dieser Größe typisch ist, aber der Processus transversus ist von zwei Lamellen unterstützt. Die Eminentia costolateralis, die praktisch auf eine durch einen kaum erkennbaren Ringwulst begrenzte Fovea costalis reduziert ist, liegt gerade eben vollständig auf der Basis des Arcus neuralis. Es kommt daher eine topologische Zuordnung als ca. 6. Rückenwirbel in Frage.

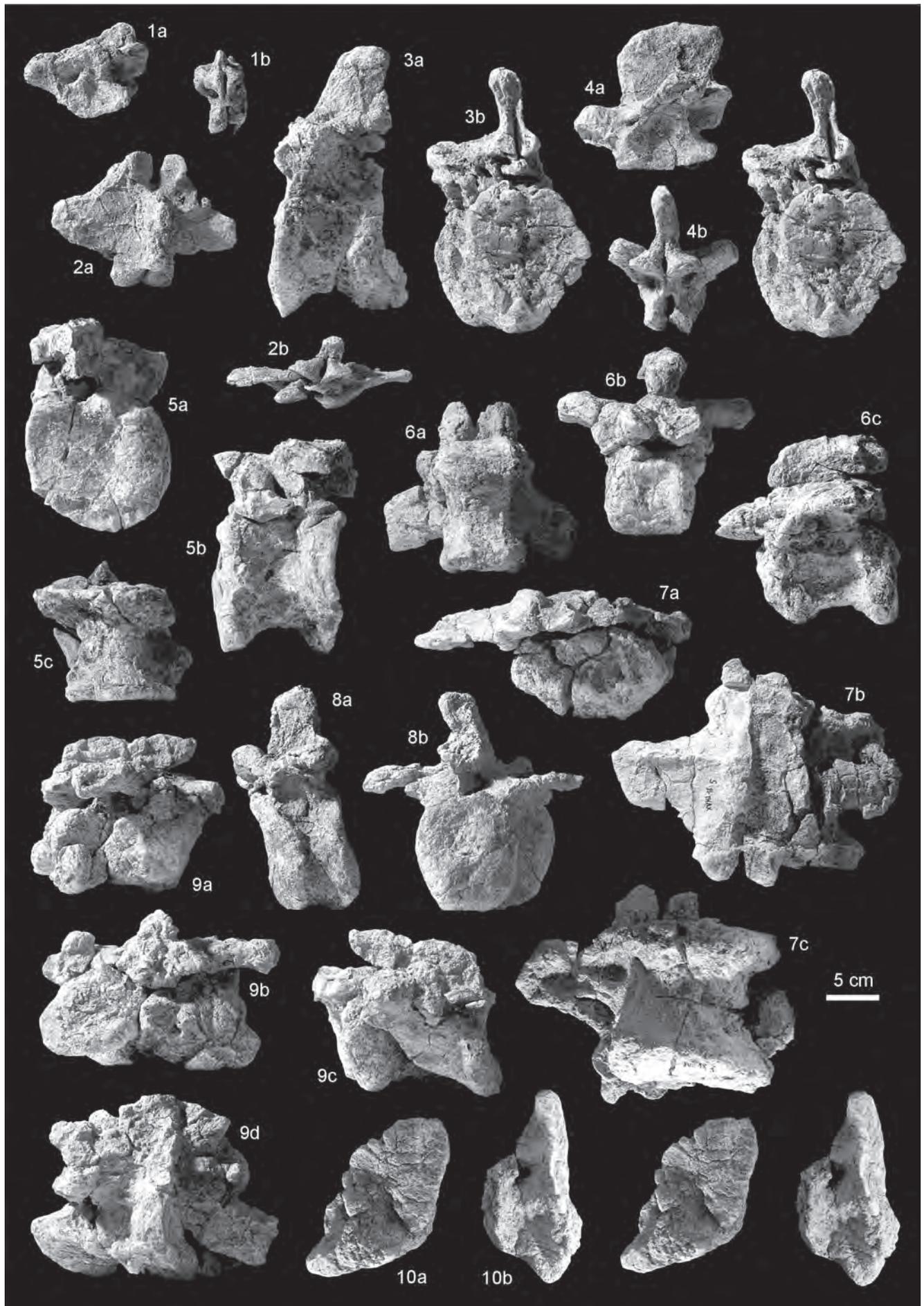
Dorsale 6 (BSP 1962 XLVI 16, PQ 7 H)
(Taf. 19, Fig. 8)

Von dem sehr gut erhaltenen (Erhaltungstyp I-II), wenig dorsoventral verdrückten Neuralbogen eines 6. Dorsale feh-

Tafel 20 / Plate 20

Rückenwirbel und eine Sacralrippe von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Maßstab: 5 cm.
Dorsal vertebrae and a sacral rib of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Scale: 5 cm.

- Fig. 1: Dorsale 6 (?) (BSP 1962 XLVI 14, PQ XV C). a: links lateral, b: caudal.
Fig. 2: Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 13, PQ 22 A). a: dorsal, b: caudal.
Fig. 3: Dorsale 14 (BSP 1962 XLVI 26, PQ VII F). a: links lateral, b: caudal.
Fig. 4: Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 24, PQ X A). a: links lateral, b: caudal.
Fig. 5: Dorsale ca. 13 (BSP 1962 XLVI 28, PQ 2 C). a: caudal, b: links lateral, c: ventral.
Fig. 6: Dorsale 6 (BSP 1962 XLVI 29, PQ 12 G). a: ventral, b: cranial, c: links lateral.
Fig. 7: Hinteres Dorsale (BSP 1962 XLVI 31, PQ A). a: cranial, b: dorsal.
Fig. 8: Dorsale 14 (BSP 1962 XLVI 27, PQ XIV H1). a: links lateral, b: caudal.
Fig. 9: Mittleres Dorsale (BSP 1962 XLVI 30, PQ 15 F). a: rechts lateral, b: caudal, c: links lateral, d: dorsal.
Fig. 10: Costa sacralis prima dextra (BSP 1962 XLVI 44, PQ 12 d). Stereopaare in a: rechts lateral, b: dorsal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

len nur der Processus spinosus und die rechte Zygapophysis caudalis. Nur an einigen Stellen zeigen sich geringe konkretionäre Auswucherungen (rechte Zygapophysis cranialis, linke Eminentia costolateralis, Vorderrand des rechten Processus transversus). Der Neuralbogen war nicht mit dem Corpus vertebrae verwachsen. Die Länge des Arcus neuralis beträgt 117 mm, die Breite 128 mm. Der Processus spinosus ist an der Basis 73 mm lang. Er wird von zwei Lamellen gestützt, deren vordere in den cranialen Rand des Processus übergeht und ventral die Eminentia costolateralis trägt, welche einige mm aus der Basis hervorsteht.

Dorsale ?6 (BSP 1962 XLVI 20, PQ 32 F)
(Taf. 19, Fig. 4)

Der Wirbel ist relativ vollständig, aber durch konkretionäre Wucherungen sehr schlecht erhalten (Erhaltungstyp III). Die Facies articularis cranialis ist auf 85 mm Höhe aufgebläht, während die Facies articularis caudalis nur 62 mm hoch ist. Der Arcus neuralis war mit dem Corpus noch nicht verwachsen, wie eine leichte laterale Displazierung der beiden Teile verrät. Der Processus spinosus ist erodiert, von den Zygapophysen sind nur noch Stümpfe erkennbar und von der Eminentia costolateralis ist nichts mehr vorhanden. Es lässt sich gerade noch erkennen, dass der Processus transversus von zwei Lamellen unterfangen ist.

Dorsale 6 (BSP 1962 XLVI 22, PQ X B)
(Taf. 19, Fig. 9)

Der vollständige 6. Rückenwirbel ist linksseitig leicht überkrustet (Erhaltungstyp II) und rechtsseitig konkretionär stark ausgewuchert (Erhaltungstyp III). Der rechte Processus transversus ist abgebrochen, der linke vorn eingerissen und nach dorsal hochgeklappt. Zwei Streben unterstützen den Processus transversus. Eine 19 mm breite kaum hervorgehobene Eminentia costolateralis sitzt halb auf dem Arcus neuralis und halb auf dem Corpus. Der niedrige Processus spinosus entspricht in seiner Form und Größe dem des Dorsale 6 von MB XXV.

Dorsale 6 (BSP 1962 XLVI 29, PQ 12 G)
(Taf. 20, Fig. 6)

Der Wirbel ist fast vollständig, aber stark überkrustet und von Rissen durchsetzt (Erhaltungstyp II). Das Corpus ist 134 mm lang und sein Querschnitt unten ist subrectangular. Der Processus transversus wird von zwei weit voneinander getrennten Lamellen gestützt, unter deren vorderer sich caudoventral eine 32 mm große, 4-8 mm hervortretende Eminentia costolateralis einschmiegt. Die cranialen Zygapophysen sind vollständig, die caudalen Zygapophysen sind abgebrochen. Der Processus spinosus ist etwa bei $\frac{2}{3}$ Höhe abgebrochen und pedogen ausgewuchert.

Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 13, PQ 22 A)
(Taf. 20, Fig. 2)

Der 138 mm lange und 180 mm breite Neuralbogen eines vermutlich 7. Rückenwirbels ist extrem stark dorsoventral

komprimiert, aber mit Ausnahme der Dorsalkante des Processus spinosus vollständig und beinahe bilateral symmetrisch erhalten (Erhaltungstyp II). Der Arcus neuralis war noch nicht mit seinem Corpus verwachsen. Die 27 mm lange, kaum abgehobene Eminentia costolateralis liegt vollständig auf dem Arcus. Der breit ausladend beginnende und sich nach lateral stark verjüngende Processus transversus wird nur durch eine eher caudal gelegene Lamelle unterstützt. Der Processus spinosus ist 75 mm lang und wegen Erosion nur unvollständige 30 mm hoch.

Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 15, PQ XIII C)
(Taf. 19, Fig. 12)

Der Neuralbogen eines etwa 7. Rückenwirbels von einem kleineren Individuum ist stark verdrückt und cranial erodiert (Erhaltungstyp I-II). Der Processus spinosus ist 57 mm lang und 36 mm hoch und nach links verdrückt. Die caudalen Zygapophysen sind fast vollständig und überragen den Hinterrand des Processus spinosus nur wenig. Die cranialen Zygapophysen fehlen. Der Processus transversus ist auch distal beinahe vollständig (Breite des Arcus neuralis: 132 mm) und wird nur durch eine zentral gelegene Hauptlamelle gestützt. Der Vorderrand des Processus spaltet noch eine Nebenlamelle ab, unter der sich am cranialen Rand die Eminentia costolateralis befindet.

Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 23, PQ A)
(Taf. 19, Fig. 14)

Der 7. Rückenwirbel ist stark transversal komprimiert aber gut erhalten (Erhaltungstyp II). Vom Arcus neuralis sind die Fortsätze und die Zygapophysen abgebrochen. Es sind zwei Lamellen zur Stützung des Processus transversus ausgebildet, wie in der Anordnung bei einem Dorsale 6 oder 7 von SMNS 13200. Der Ansatz des Processus spinosus ist 85 mm lang, dies spricht für die Zuordnung als 7. Dorsale.

Dorsale 7 (BSP 1962 XLVI 24, PQ X A)
(Taf. 20, Fig. 4)

Ein vollständiger 158 mm langer Neuralbogen des 7. Rückenwirbels stammt von einem großen Tier. Die Erhaltung ist sehr gut (Erhaltungstyp II) mit nur wenig transversaler Verdrückung und konkretionären Auswucherungen. Der Neuralbogen war nicht mit dem Corpus verwachsen, die Suturen sind noch offen. Vor der vorderen Stützlammelle für den etwas hochgeklappten Processus transversus liegt nur noch ein kleiner Chonos. Die Lamelle geht in den Vorderrand des Processus transversus über und trägt auf und unter ihrer Basis die 25 mm große Eminentia costolateralis. Die hintere Stützlammelle ist die kräftigere und der hintere Chonos ist sehr tief ausgehöhlt. Die Zygapophysis caudalis schließt einen Winkel von 20° mit der Horizontalen ein und bildet ventral ein 19 mm hohes Hyposphen aus. Der Processus spinosus ist an der Basis 90 mm lang und 18 mm breit. Fast an seiner Spitze ist die Länge 105 mm durch eine Erweiterung nach caudal. Die Höhe beträgt maximal 66 mm.

Mittleres Dorsale (BSP 1962 XLVI 30, PQ 15 F)
(Taf. 20, Fig. 9)

Der große Wirbel ist extrem stark durch Konkretionsbildungen entstellt (Erhaltungstyp III-IV). Obwohl nur wenige Teile des Wirbels fehlen, ist es nicht möglich, ihn näher zu bestimmen als ein mittleres Dorsale (ca. 5 bis 7?). Die Basis für diese Feststellung ist die Länge des Processus spinosus und das Vorhandensein von zwei Stützlammellen unter dem rechten Processus transversus.

Hinteres Dorsale (BSP 1962 XLVI 31, PQ A)
(Taf. 20, Fig. 7)

Der am Corpus 15 cm lange Wirbel ist dorsoventral stark komprimiert, woraus die bis 10 mm dicken Risse im Corpus resultieren. Die Knochenhaltung ist mäßig (Erhaltungstyp III). Der Processus spinosus ist an der abgebrochenen Basis 155 mm lang, die Länge des gesamten Neuralbogens ist 23 cm. Der Processus transversus wird von zwei Lamellen gestützt, jedoch ist die vordere mit der Vorderkante des Processus identisch und trägt die Eminentia costolateralis. Es dürfte sich um einen etwa 8. bis 11. Dorsalwirbel handeln.

Dorsale 8 (BSP 1962 XLVI 17, PQ XIII A)
(Taf. 19, Fig. 5)

Von dem mäßig erhaltenen Neuralbogen eines kleineren Tieres (Länge des Arcus: 102 mm) fehlt der linke Processus transversus und die linke Zygapophysis cranialis, der Processus

spinus ist erodiert. Die Knochenstruktur ist mäßig gut erhalten (Erhaltungstyp I-II), aber verdrückt. Der linke Processus transversus ist schlank und wird ventral von einer kräftigen Mittellamelle getragen. Der Vorderrand des Processus teilt sich nicht, sondern biegt nach cranioventral um, wo er an der Basis die kleine tropfenförmige Eminentia costolateralis überdacht. Der Processus spinosus ist 68 mm lang. Im Vergleich mit den größeren SMNS 13200 (HUENE 1926: Taf. 2) und MB Skelett XXV (HUENE 1932: Taf. 27) ist der Neuralbogen dem eines 8. Rückenwirbels am ähnlichsten.

Dorsale 9 (BSP 1962 XLVI 19, PQ A)
(Taf. 19, Fig. 3)

Der 9. Dorsalwirbel besteht aus dem Corpus von 105 mm Länge und Teilen des Arcus neuralis, ohne Processus spinosus und Processus transversus und die rechte Seite der Basis des Arcus. Der Wirbel ist allseitig überkrustet (Erhaltungstyp II) und teils durch konkretionäres Wachstum, teils durch Zerschierung mit Klüften durchsetzt. Die Proportionen von Länge, Höhe und Breite des Corpus (Tab. 3) weisen den Wirbel als 9. Dorsalwirbel eines Tieres aus, das eine mit SMNS 13200 identische Größe besitzt.

Dorsale 10 (BSP 1962 XLVI 18, PQ A)
(Taf. 19, Fig. 11)

Vom etwa 10. Dorsalwirbel sind das partiell aufgeblähte Corpus und Teile des Arcus neuralis vorhanden. Mit einer

Nr.	Best.	Bca	Bcm	Bcp	Bv	Hca	Hcp	Lc	Lz	Ta	Tp	W	Hv	Lps	Hps
Skelettzusammenstellung BSP 1962 I															
153	D1	114	52	125	(210)	112	118	155	(200)	(13)	16	11	-	-	-
	D2	118	50	127	(220)	113	124	134	(205)	15	15	2	-	-	-
	D3	(118)	48	112	190	(117)	(119)	120	(180)	-	-	-	245	-	-
	D9	-	83	154	-	-	131	(132)	-	-	0	-	-	-	-
	D10	151	83	-	-	140	148	128	-	10	0	8	-	-	-
	D11	151	86	155	(230)	138	160	134	195	12	0	0	300	120	-
	D12	145	85	155	225	140	149	120	190	8	10	1	300	115	-
	D13	153	115	162	(305)	157	150	124	-	0	26	0	(300)	-	-
	D14	172	99	185	-	158	170	134	-	15	0	8	325	100	-
	D15	c180	-	-	-	(c170)	-	-	-	-	22	-	-	-	-
S3	-	96	165	-	-	131	-	-	-	16	-	-	-	-	
BSP 1962 XLVI															
18	D10	74	39	85	-	86	94	98	-	3	-	-	-	-	-
19	D9	69	30	71	-	81	80	105	135	4	8	-	-	79	-
20	D6	-	24	47	-	-	62	91	-	-	0	-	-	(87)	(33)
21	D4	59	37	65	125	77	86	76	-	4	6	0	173	59	35
22	D6	62	(25)	62	-	68	68	106	127	-	-	12	(158)	65	(25)
23	D7/6	55	24	58	5	90	103	100	-	-	-	-	-	85	-
29	D6	87	50	84	185	88	102	134	-	-	10	25	-	122	(46)
Nr.	Best.	Bca	Bcm	Bcp	Bv	Hca	Hcp	Lc	Lz	Ta	Tp	W	Hv	Lps	Hps

Tab. 2: Messungen an Rückenwirbeln (Dorsalia). Alle Maße in mm. Maße in Klammern betreffen Messstrecken, an denen der Wirbel unvollständig ist. Erhaltungsbedingt oder präparationsbedingt konnten nicht alle Messungen durchgeführt werden. Die Messstrecken sind im Text erläutert. – Nr. = Inventarnummer. Best. = topologische Bestimmung nach WELLNHOFER (für BSP 1962 I 153) und dieser Arbeit (für BSP 1962 XLVI).

Tab. 2: Measurements of dorsal vertebrae (Dorsalia) in mm. Numbers in brackets indicate minimum measurements in case of incomplete preservation. Some measurements could not be taken due to ill preservation or preparation. For explanation of distances see text and fig. 19. – Nr. = collection number. Best. = topological determination after WELLNHOFER (for BSP 1962 I 153) and in this work (for BSP 1962 XLVI).

Corpuslänge von 98 mm gehört der Wirbel einem Tier der Größe von SMNS 13200 an. Das Corpus ist höher als breit und ventral und caudal stark aufgebläht (Erhaltungstyp III). Die rechte Hälfte des Neuralbogens und dessen hintere Zygapophysen sind unvollständig. Die linke Hälfte des Arcus neuralis ist gut erhalten. Der Processus spinosus ist abgebrochen und dürfte >80 mm lang gewesen sein. Der Processus transversus ist nur von einer Lamelle unterstützt, der Vorderrand des Processus biegt nach ventral um und überdacht eine im vorderen (= 2.) Chonos eingensichte ca. 30 mm große Eminentia costolateralis.

Dorsale ca. 13 (BSP 1962 XLVI 28, PQ 2 C)
(Taf. 20, Fig. 5)

Dieser schlecht erhaltene (Erhaltungstyp III), teilpräparierte Dorsalwirbel von 113 mm Länge ist durch seine caudale Corpus-Breite von 137 mm und 140 mm Höhe sowie durch eine longitudinale Einbuchtung in der Concavitas lateralis als ein hinterer Rückenwirbel (12-14) bestimmbar. Der Arcus neuralis ist vorhanden, jedoch stark entstellt und unvollständig. Der Ansatz des Processus spinosus ist 85 mm lang, dies entspricht einem 12. oder 13. Dorsale, welches deutlich größer als bei SMNS 13200 ist.

Dorsale 14 (BSP 1962 XLVI 26, PQ VII F)
(Taf. 20, Fig. 3)

Der 14. Dorsalwirbel ist relativ vollständig, jedoch durch massive konkretionäre Wucherungen (Erhaltungstyp III) stark entstellt. Das Corpus ist 109 mm lang, cranial 120 mm hoch und 114 mm breit. Die Facies articularis caudalis ist ventral ausgewuchert und auch lateral entstellt und unvollständig. Die Concavitas lateralis hat im oberen Drittel eine Einbuchtung, deren Gestalt nicht mehr ermittelbar ist. Die Basis des Neuralbogens einschließlich der vorderen Zygapophysen ist eine Konkretionsmasse. Am besten erhalten ist noch der Processus spinosus, der 63 mm lang und ebenso hoch ist. Er steigt vorne über eine schmale Kante nach caudoventral an, verbreitert sich an der Spitze und steigt hinten über eine breite Kante zu den Zygapophysen caudales ab. Die rückwärtige Kante ist durch eine tiefe Rinne gekennzeichnet, die sich nach oben hin zweiteilt. Die Rinne setzt sich nach caudal bis in das 18 mm hohe, unten abgestumpfte Hyposphen fort.

Dorsale 14 (BSP 1962 XLVI 27, PQ XIV H1)
(Taf. 20, Fig. 8)

Dieses 14. Dorsale stammt von einem kleineren Tier und ist sehr stark verquetscht. Die Länge des schwach amphicoelen Corpus beträgt ca. 80 mm, die craniale Höhe 132 mm, die Breite 113 mm. Der linke Processus transversus ist mit (101) mm transversaler Breite noch unvollständig, der rechte etwas kürzer und abgebrochen. Die Unterseite des Processus ist nicht durch distinkte Lamellen, sondern durch eine nach caudal absteigende breite Basis gestützt. Die große Zygapophysis cranialis bildet mit der Horizontalen einen Winkel von ca. 50°, die Zygapophysis caudalis ist kleiner. Der Processus spinosus hat vorne eine scharfe Kante und erweitert sich nach dorsal. Die breitere Hinterseite des Processus ist pedogen entstellt (Erhaltungstyp I).

Weitere Dorsalia sind in unbestimmbaren Bruchstücken von Neuralbögen und Corpora belegt, ihre Zuordnung zu *Plateosaurus* ist unsicher.

5.3.2.3 Ontogenetische Variabilität der Dorsalia

Viele der besprochenen Dorsalia bestehen nur aus dem Neuralbogen, der noch nicht mit dem Corpus verwachsen gewesen sein kann, weil die suturale Verbindung noch nicht geschlossen ist. Dies gilt auch für Dorsalia von großen Tieren. In der Wirbeltierpaläontologie allgemein wird der Grad der Verwachsung von Knocheiten (Epiphysenfugen bei Säuger-Langknochen, Suturen bei Schädelknochen und Wirbeln, Verwachsung von Wirbeln bei Vögeln etc.) häufig für die Feststellung der Evolutionsstufe oder individuellen Reife verwendet. Das Beispiel der Ellinger Plateosaurier zeigt einerseits, dass auch die großen Exemplare von *Plateosaurus* offenbar noch nicht ausgewachsen waren, und andererseits, dass auch kleinere Individuen schon fest verwachsene Wirbelbestandteile hatten. Die Aussage, geschlossene Suturen bei einem [bestimmten] Individuum seien ein Zeichen für dessen Maturität, ist also mit Vorsicht zu behandeln; offenbar ist die Schließung der Suturen nämlich der Variabilität unterworfen.

5.3.3 Sacralia

Eine allgemeine Beschreibung zu den Kreuzbeinwirbeln (Sacralia), die anatomische Nomenklatur und die phylogenetische Bedeutung wurden im dritten Kapitel dieser Arbeit gegeben. Hier folgt nun die Beschreibung der Sacralia aus dem Ellinger Fundgut.

5.3.3.1 Sacralia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153)

Sacrale 1 (PQ A) (Taf. 21, Fig. 2)

Das als „erster“ Kreuzbeinwirbel verwendete Sacrale ist ein S2. Das Corpus und die SR2 sind fast vollständig, vom Neuralbogen sind die Oberflächen der Processus transversus und der Processus spinosus ergänzt. Das Corpus von 142 mm Länge ist etwas verquetscht; außerdem zeigen sich durch unregelmäßige konkretionäre Aufblähungen bedingte Asymmetrien (Erhaltungstyp II-III). Die Facies articularis cranialis ist verquetscht und zeigt keine Anzeichen einer Verwachsung mit dem S1. Die Facies articularis caudalis ist ergänzt, etwa kreisförmig, mit einer tiefen dorsalen Einbuchtung für den Canalis neuralis. Auch diese Fläche zeigt keine Spuren einer Verwachsung mit dem nachfolgenden Wirbel (CS1). Die Facies ventralis ist sehr flach, ein medianer wenig erhobener Rücken ist noch erkennbar. Die Sutura für die SR2 ist deutlich als bogenförmige erhabene Linie erkennbar, die nach laterocaudal von der Medianlinie divergiert. Die SR2 setzt etwas über der Facies ventralis des Corpus an, dünnt zunächst ventral aus und erweitert sich dann rasch nach cranial und caudal zur Facies articularis ossis ilii. Die Crista diagonalis ist rechtsseitig eine prominente Kante, die von der Margo cranialis des Corpus laterocaudal bis zur Mitte der Facies articularis ossis ilii zieht.

Die SR2 ist transversal nur halb so breit wie craniocaudal lang. Die Facies articularis ossis ilii ist schräg gestellt, ventral und cranial näher am Corpus als dorsal und caudal. Sie hat eine rundliche Form mit einem caudodorsalen Vorsprung, oberhalb dessen sich die Stütz-Lamelle für den Processus transversus befindet. Dieser besitzt eine eigene von der der SR2 durch eine kleine Nische getrennte Facies articularis ossis ilii. Die SR2 überragt den Vorderrand des Corpus um 25 mm und liegt der Margo cranialis eng benachbart.

Sacrale 2 (PQ VI D) (Taf. 21, Fig. 1)

Dieser Wirbel ist ein S1. Es sind nur das Corpus und die linke SR1 vorhanden (Erhaltungstyp III); der viel zu umfangreiche Neuralbogen wurde modelliert. Die Facies articularis cranialis ist wesentlich breiter (165 mm) als hoch (134 mm) und erinnert damit an die Verhältnisse der hinteren Dorsalwirbel. Die Facies articularis caudalis ist ergänzt, deutlich schmaler und etwa rund. Die Facies ventralis ist gerundet und ohne Mittelgrat. Eine Sutura zur SR1 ist nicht erkennbar, direkt am Ansatz unterhalb der Mitte des Corpus macht die SR1 einen Knick nach dorsal und kehrt erst allmählich absteigend auf das ursprüngliche Niveau zurück. Der Knick ist cranial stärker ausgeprägt und verschwindet nach caudal. Der caudale Rand der SR1 und eine kontinuierlich dazu entwickelte starke Einbuchtung gerade hinter der Mitte der Länge des Corpus bilden in ventraler Ansicht zusammen einen engen Kreisbogen (Durchmesser links 33 mm), der mehr als 180° umstreicht. Die Einengungsstelle des Corpus hat nur eine Breite von 89 mm, hier ist das Corpus also nur halb so breit wie an der Margo cranialis. Die Facies articularis ossis ilii der SR1 hat in lateraler Ansicht etwa die Form eines fast zum Viereck ausgebuchteten Dreiecks, mit einer spitzen caudoventralen Ecke, einer fast rechtwinkligen cranioventralen Ecke und einem craniodorsalen Bereich, der in den niedrigen Processus transversus übergeht, von dem noch die vordere Kante ziemlich weit unter dem darüber modellierten Processus transversus zu sehen ist.

Sacrale 3 (PQ XII C)

Für das „dritte Sacrale“ wurde ein unbestimmbares Fragment eines breiten Dorsale-Corpus verwendet.

5.3.3.2 Weitere Sacralia aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)

Sacrum (BSP 1962 XLVI 40) (PQ 22 A und PQ 18 XVIII T) (Taf. 22, Fig. 1)

Von dem Sacrum sind das Corpus des S1, die vordere Hälfte des Corpus des S2 und die rechte SR2 erhalten. Jedoch ist nur die ventrale Seite intakt, die dorsale Seite ist durch Pedogenese gesprengt, verwittert und aufgelöst; die Facies articularis cranialis zeigt noch Risse aufgrund von Karbonatwachstum (Erhaltungstyp I-II). Das Sacrum wurde in zwei Stücken aus benachbarten Planquadraten geborgen.

S1: Die Margo cranialis ist transversal breiter als die Margo caudalis. Das Corpus ist ventral gerundet und in der hinteren Hälfte stark eingeschnürt. Die Einschnürung zeigt die Form eines engen Kreisbogens in ventraler Ansicht. An der Ein-

schnürung brach das Sacrum transversal bei der Bergung. Die Ansatzstellen für die SR1 sind auf beiden Seiten erhalten und machen durch ihre symmetrisch vorhandene Hohlform den Eindruck, als wäre die SR1 noch nicht fest mit dem Corpus verwachsen gewesen, jedoch fehlt eine ausgesprochen suturale Verzahnungs-Fläche.

S2: Der Übergang vom S1 zum S2 ist nur durch eine wulstige Erhebung kenntlich. Nur ein craniocaudales Stück des Corpus ist erhalten, das keine weiteren Merkmale zeigt außer dem niedrigen Ansatz für die SR2. Eine Sutura zur SR2 ist nicht erkennbar. Der Hinterrand der SR2 läuft im etwa 40°-Winkel auf die Medianlinie des Corpus zu. Die SR2 ist möglicherweise etwas verdrückt, doch es ist erkennbar, dass die Facies articularis ossis ilii nach ventral geneigt ist und vorne sehr nahe am Corpus liegt. Die SR2 überragt die Vorderkante des Corpus um einige cm (unvollständiges Vorderende). Der nach hinten ansteigende Teil der SR2 ist nicht überliefert.

Sacrum (BSP 1962 XLVI 41) (PQ A) (Taf. 22, Fig. 2)

Das Sacrum eines jungen Tieres besteht aus dem S1 mit Ansätzen der SR1 und dem damit verschmolzenen S2 mit den beiden SR2. Das Sacrum ist dorsoventral stark komprimiert und dorsal verwittert. Vom Neuralbogen ist keine Spur geblieben. Die Knochensubstanz ist zerrüttet und weist nur wenige Spuren einer Karbonatpedogenese auf (Erhaltungstyp I). Einige der sichtbaren Risse im Corpus des S2 sind auf Bruch zurückzuführen; das Sacrum wurde aus dem Aushub in mehreren Bruchstücken gerettet und nicht ganz lückenlos verleimt.

S1: Das Corpus des S1 ist mit ca. 89 mm Länge im Vergleich zum S2 mit 134 mm auffällig kurz, wahrscheinlich durch die Deformation des S2 bedingt. Die Facies articularis cranialis ist relativ wenig deformiert und bei 100 mm Breite (67) mm hoch. Die ventrale Margo cranialis ist etwas umgestülpt auf die plattgedrückte Facies ventralis. Der Ansatz der SR1 ist ein kräftig nach außen vorspringender Sockel, aus dem heraus sich die Wurzel der SR1 von craniodorsal nach caudoventral erstreckt. Die distalen Teile der an der Bruchstelle sehr schlanken SR1 sind verloren. Die Hinterkante der SR1 bildet zusammen mit einer starken Einbuchtung der lateralen Wand des S1 einen engen halbkreisförmigen Bogen. Dahinter erweitert sich das Corpus zur Margo caudalis, die mit der Margo cranialis des S2 ununterscheidbar fest verwachsen ist. Dennoch ist die Stelle der Verwachsung durch einen pedogen entstandenen unregelmäßigen Transversalbruch bezeichnet. Auf der Dorsalseite des Corpus sind noch die Reste eines 5 mm breiten Canalis vertebralis zu erkennen sowie Hohlraumssysteme.

S2: Das Corpus ist extrem stark deformiert; bei einer Länge von ca. 134 mm ist es gerade noch 40 mm hoch. Die Margo cranialis ist transversal 102 mm breit. Die Margo caudalis ist etwas erodiert und 93 mm breit. Die Facies articularis caudalis ist nach craniodorsal eingedrückt. Eine Crista ventralis ist vorhanden, ebenso die Fovea paramediana. Die bogenförmigen stark divergierenden Suturen heben sich aus der Facies ventralis hervor. Der gemeinsame Hinterrand der SR2 und dessen Ansatzsockel am S2 läuft in einem Winkel von ca. 30° auf die Medianlinie bzw. die laterale Wand des S2 zu. Die Margo caudalis wird vom Ansatz der SR2 nicht erreicht. Die SR2 setzt

in den vorderen 60% der Länge des Corpus an. Der Abstand der Facies articularis ossis ilii zum Corpus ist mit 25 mm sehr klein. Das Fenestra intersacrocostalis ist neben dem Corpus des S2 nur ca. 5 mm weit. Die Facies articularis ossis ilii verläuft ventral einwärtsgekippt und erstreckt sich nach caudolateral. Der caudodorsale Teil der SR2 ist jeweils erodiert, die cranialen Enden der SR2 sind abgebrochen und verloren. Dorsal sind am Corpus noch wenige Reste des engen Canalis vertebralis und Reste eines Hohlraumsystems erkennbar.

Sacrale 2 (BSP 1962 XLVI 42)
(PQ XVIII 18 E) (Taf. 22, Fig. 3)

Vom stark dorsoventral komprimierten Wirbel sind nur das Corpus und die Sacralrippen übrig, der Neuralbogen ging vor der Einbettung verloren. Neben der Deformation ist auch die pedogene Karbonatisierung mit Formveränderungen und Überkrustung für die schlechte Erhaltung verantwortlich. Das Corpus ist 130 mm lang und max. ca. 77 mm hoch, die caudale Breite beträgt 114 mm. Beide Artikulationsflächen zeigen keine Anzeichen einer Verwachsung mit dem Nachbarwirbel (S1 bzw. CS1). Die Facies ventralis besitzt eine schwach entwickelte Crista ventralis. Die Fovea paramediana ist vorhanden. Die Sutura zur SR2 ist jeweils durch einen an dieser Stelle auftretenden unregelmäßig verlaufenden Karbonatisierungs-Dehnungsriss kenntlich, der dem Verlauf der Sutura in etwa folgt, cranial aber die Margo cranialis durchschlägt. Die linke Sutura ist außerdem durch einen caudolateralen Vorsprung im gemeinsamen Hinterrand der SR2 und dessen Ansatzstelle erkennbar. Der Hinterrand läuft im 45°-Winkel auf die Seitenwand des Corpus zu und erreicht sie noch vor dem hinteren Randwulst. Durch die pedogen bedingten Formveränderungen sind die linke SR2 und das Corpus scheinbar verschmolzen; auch auf der rechten Seite ist die Fenestra intersacrocostalis geschlossen. Die Facies articularis ossis ilii ist ventral einwärts gedreht und erstreckt sich nach caudolateral. Sie ist allseitig erodiert und deformiert.

Sacrale 2 (BSP 1962 XLVI 43)
(PQ 33 E) (Taf. 22, Fig. 4)

Ein gut erhaltenes, nur wenig durch Pedogenese (Erhaltungstyp I-II) gestörtes S2 besteht nur aus dem Corpus, dem

der Arcus neuralis nur gerade eben und die SR2 noch gar nicht angewachsen waren. Die entsprechenden Ansatzstellen zeigen suturale Verzahnungsfältchen und -gruben. Die Länge beträgt 89 mm, die craniale Breite 86 mm, die Höhe 79 mm, caudal ist die Breite 80 mm und die Höhe 81 mm. Die Facies ventralis ist flach und ohne Crista ventralis. Die ventral etwas vorstehende suturale Kante des SR2-Ansatzes beginnt an der Margo cranialis, verläuft bogenförmig nach caudal und etwas lateral und endet 15 mm vor der Facies articularis caudalis, deren Randwulst nicht erreicht wird. Die Länge des Ansatzes beträgt daher etwa 85% der Länge des Corpus. Der Ansatz ist etwa oval, craniodorsal jedoch steigt er breit bis zum Neuralbogen-Ansatz auf, wobei er der rundlichen Form des Corpus angeglichen ist, d. h. insgesamt dorsoventral konvex und craniocaudal konkav ist.

Die Zuordnung des S2 zu einem Taxon bereitet Schwierigkeiten. Es fehlen als diagnostische Merkmale der Prosauropoden: die Crista ventralis und die Fovea paramediana. Der Ansatzbereich der SR2 ist mit 85% Länge des Corpus relativ lang und außerdem caudal zu eng am Corpus. Andererseits ist das Corpus breit und sehr flach und der Ansatz für die SR2 liegt sehr niedrig, wie es für Prosauropoden typisch ist. Die Theropoden haben sehr viel schlankere Sacralia und die Sacralrippen setzen viel höher und in der vorderen Hälfte oder sogar nur vorderen Viertel der Länge des Corpus an. Auch bei Raurisuchiern setzen die Sacralrippen deutlich höher am Corpus an. So bleibt also eine vorläufige Zuordnung als juveniles Exemplar von *?Plateosaurus* sp., mit der Überlegung, dass die genannten fehlenden Prosauropoden-Merkmale sich erst im Laufe der Ontogenese einstellen.

Costa sacralis prima dextra (BSP 1962 XLVI 44)
(PQ 12 d) (Taf. 20, Fig. 10)

Die rechte SR1 eines sehr großen Individuums ist fast vollständig erhalten (Erhaltungstyp II). Sie ist am Ansatz abgebrochen, der etwa 82 mm lang ist. Der Ansatz fällt nach caudoventral ab. Die Vorderseite der SR1 steigt nahezu senkrecht an, die Stützlamelle für den Processus transversus ist abgebrochen, aber am dorsalen Rand der Facies articularis ossis ilii ist eine eigene ovale, 45x22 mm große Facies articularis für den überdachenden Wulst des Iliums ausgebildet. Dahinter fällt

Tafel 21

Sacralia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Stereoansichten der Sacralia der Skelettzusammenstellung BSP 1962 I 153. Maßstab: 10 cm.

Fig. 1: „Sacralwirbel 2“ ist ein Sacrale 1. a: ventral, b: caudal, c: cranial, d: links lateral.

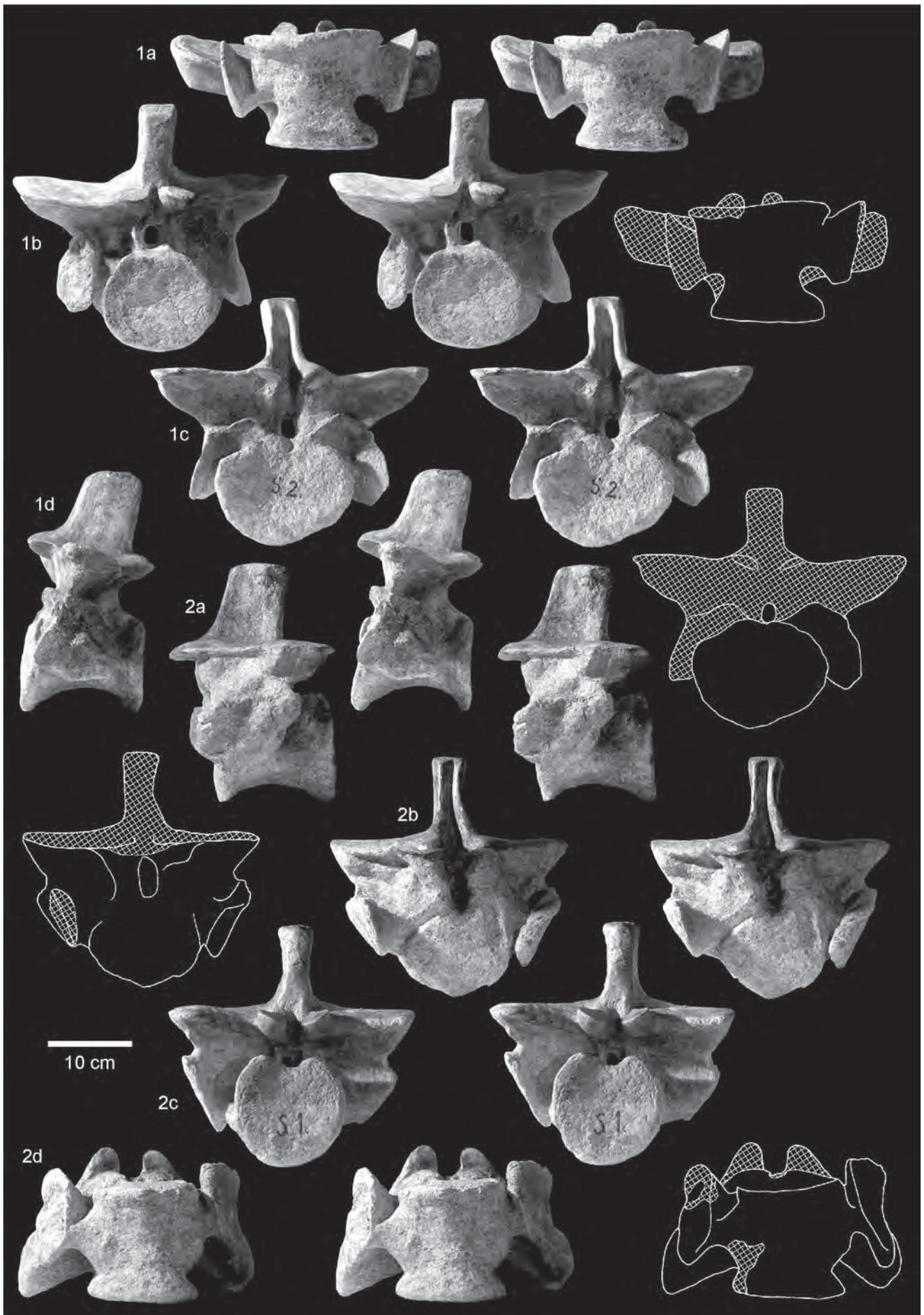
Fig. 2: „Sacralwirbel 1“ ist ein Sacrale 2. a: links lateral, b: cranial, c: caudal, d: ventral.

Plate 21

Sacralia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Stereopair views of Sacralia of the skeletal arrangement BSP 1962 I 153. Scale: 10 cm.

Fig. 1: „S2“ is a sacrale 1. a: ventral, b: caudal, c: cranial, d: left lateral.

Fig. 2: „S1“ is a sacrale 2. a: left lateral, b: cranial, c: caudal, d: ventral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

die dann scharfe dorsale Kante in einer S-förmigen Kurve nach caudoventral ab und endet in der plattenartigen Expansion der Hinterseite der SR1, die zur SR2 nach hinten reicht. Das laterocaudale Ende der SR1 ist etwas erodiert, es kann aber nicht viel bis zur Artikulationsstelle mit der SR2 fehlen. Die Unterseite fällt von craniodorsal nach caudoventral ab.

5.3.3.3 Vergleich und Diskussion der Sacralia

Die Ellinger *Plateosaurus*-Sacralia zeigen gegenüber den Sacralia von anderen Fundstellen eine gemeinsame Besonderheit: Die Sacralrippen sind im Vergleich zur Breite des jeweiligen Corpus transversal kürzer als bei den anderen Funden. Dies zeigt sich in der besonders schmalen Form der Fenestra intersacrocostalis, die zwischen SR2 und S2 nur wenige mm breit ist.

Beim Lectotypus von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (vgl. Taf. 5) ragt der craniale Rand der SR2 fast gar nicht über die Linie der Crista diagonalis hinaus nach vorne, sondern weist im Gegenteil sogar nach laterocaudal. Dies wäre für Plateosauriden (soweit bekannt) einmalig, doch der craniodorsale Teil der SR2 ist beim Lectotypus beidseitig unvollständig (besonders distal), die mehr craniale Expansion ist also möglicherweise vorhanden gewesen.

Bei den Plateosauriden (*Plateosaurus*, *Sellosaurus*) aus Württemberg und Sachsen-Anhalt weist der Vorderrand der SR2 nach lateral und ein klein wenig nach cranial und die Sacralrippe ist transversal immer etwas breiter als die halbe Breite des Corpus (Taf. 3; Taf. 4, Fig. 5). Bei den Plateosauriden-Funden aus Ellingen dagegen ist die transversale Breite der SR2 auf Höhe der Margo cranialis des Corpus kleiner oder erreicht höchstens die halbe Breite des Corpus. Dies kann entweder als diagnostisches Merkmal für eine eigenständige Art, oder - wahrscheinlicher - als ein Effekt der diagenetischen Auswulzung des jeweiligen Corpus (Taf. 22) bzw. als Verquetschung und spätere präparative „Korrekturen“ der Sacralrippe (Taf. 21) gedeutet werden. Aufgrund eines so fragwürdigen Merkmals eine neue Art aufzustellen erscheint jedenfalls nicht vertretbar.

Aufgrund der Sacralia lässt sich kein Unterschied zwischen den Plateosauriden des mittleren und oberen Stubensandsteins („*Sellosaurus*“) und des Knollenmergels (*Plateosaurus*) feststellen und die alte Frage, ob *Sellosaurus* von *Plateosaurus* generisch zu trennen ist (HUENE 1907-08, GALTON 1990) oder ob beide in einer Gattung zu vereinigen sind (HUENE 1932, 1956), gewinnt ein Argument für die letztere Ansicht.

5.3.4 Caudalia

Wie unter 5.3 angedeutet, sind Caudalia weit weniger charakteristisch in ihren Merkmalen als die Praesacral- oder Sacralwirbel. Bei den isolierten Caudalia lässt sich die Position in der Schwanzwirbelsäule nur auf einen Bereich von mehreren Wirbeln genau eingrenzen. Eine Ausnahme hiervon bildet nur der erste Schwanzwirbel (siehe unten). Auch die taxonomische Zuordnung ist insbesondere bei den kleinen hinteren Caudalia nicht mehr sicher vorzunehmen; zu ähnlich sind sich hier verschiedene Archosauria. Die Beschreibungen der Caudalia aus Ellingen sind notgedrungen kurz gehalten, denn die wenigen charakterisierenden Merkmale der Caudalia beziehen sich im Wesentlichen auf die Form und Größe der Fortsätze (Zygapophysen, Processus spinosus, Processus transversus), die in der Regel nicht oder nur unvollständig erhalten sind. Die topologische Zuordnung geschieht nach dem Verhältnis von Länge des Corpus (Lc) zu cranialer Höhe des Corpus (Hca). Dieses Verhältnis vergrößert sich fortlaufend von cranial nach caudal (vgl. HUENE 1926, Tab. S. 163). Für die Maße sei auf die Tab. 3 verwiesen, für eine Diskussion der Form der Schwanzwirbel und ihre Bedeutung für die Schwanzhaltung und Gangart von *Plateosaurus* siehe Kapitel 6.

5.3.4.1 Caudalia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153)

Wegen ihrer großen Bedeutung für die Interpretation der Lokomotionsweise und Körperhaltung von *Plateosaurus*, die sich aus der Form der Wirbel ableitet (WELLNHOFER 1994), sind vor allem die vorderen Schwanzwirbel in mehreren Ansichten, teils in Stereoaufnahmen abgebildet (Taf. 23-25). Die Caudalia der Skelettzusammenstellung sind sehr stark ergänzt, in der Regel ist nur das Corpus vollständig erhalten. Für die Interpretation dieser Wirbel siehe Kapitel 6. Nachfolgend einige beschreibende Bemerkungen zu den Caudalia.

Caudale 1 besteht aus etwa dem Drittel-Bruchstück eines Corpus (nicht abgebildet, PQ A). Caudale 2 (Taf. 23, Fig. 1, PQ XXXIX) besteht aus dem Corpus und Teilen des Processus transversus, die Erhaltung ist schlecht (Erhaltungstyp III). Caudale 3 (Taf. 23, Fig. 2, PQ A) ist ein Corpus, das aus zwei nicht ganz lückenlos aneinander passenden Quer-Bruchstücken zusammengesetzt ist. Der Winkel zwischen der Facies articularis cranialis und der Facies articularis caudalis ist deshalb wahrscheinlich zu groß. Caudale 4 (Taf. 23, Fig. 3, PQ XL) besteht ebenfalls nur aus Teilen des Corpus. Vom Cau-

Tafel 22 / Plate 22

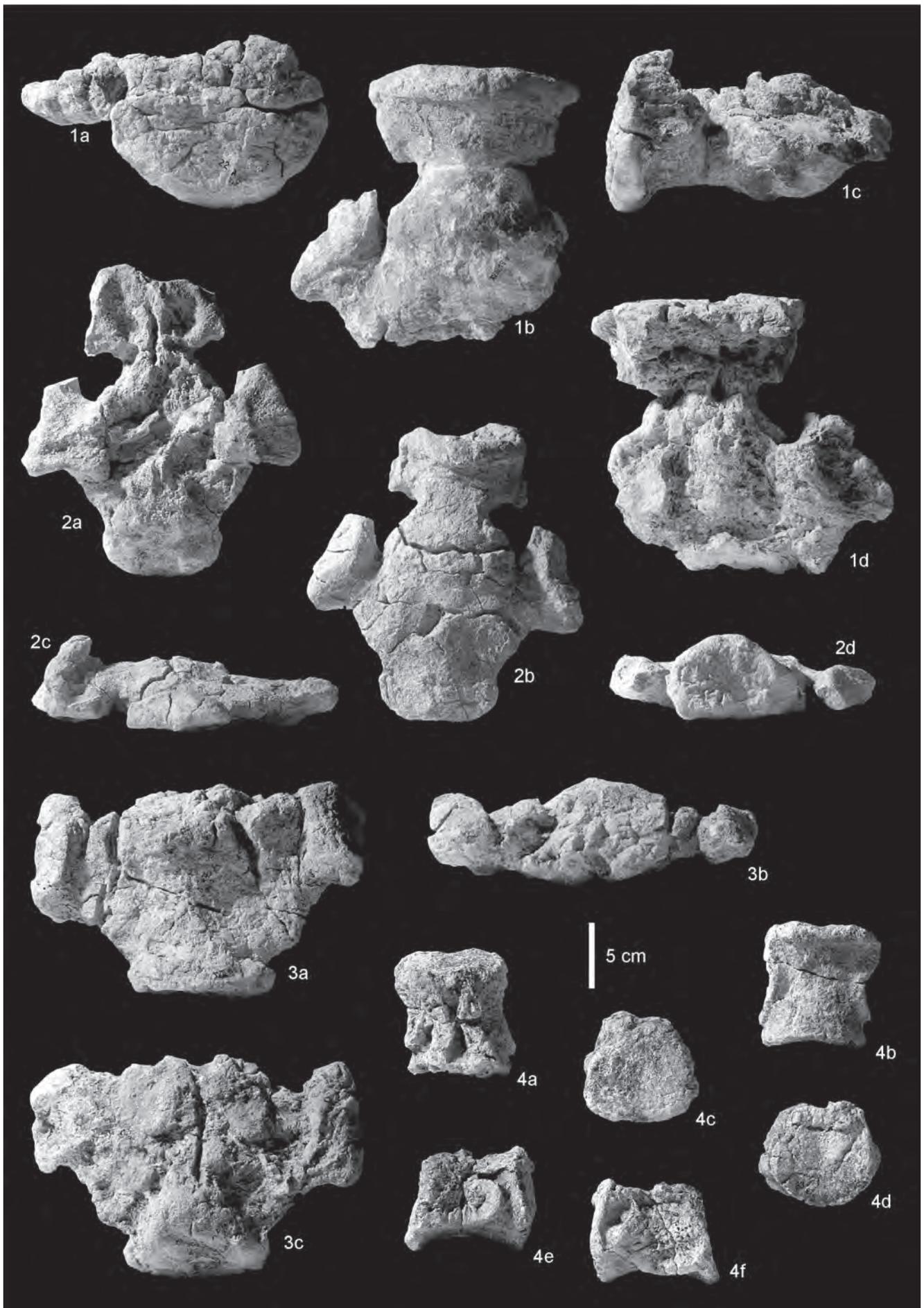
Sacralia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Maßstab: 5 cm.
Sacralia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Scale: 5 cm.

Fig. 1: Sacrum (BSP 1962 XLVI 40) (PQ 22 A und PQ 18 XVIII T). a: cranial, b: ventral, c: links lateral, d: dorsal.

Fig. 2: Sacrum (BSP 1962 XLVI 41) (PQ A). a: dorsal, b: ventral, c: rechts lateral (in der Figur oben ist ventral), d: cranial (in der Figur oben ist ventral).

Fig. 3: Sacrale 2 (BSP 1962 XLVI 42) (PQ XVIII 18 E). a: ventral, b: cranial, c: dorsal.

Fig. 4: Sacrale 2 (BSP 1962 XLVI 43) (PQ 33 E). a: dorsal, b: ventral, c: cranial, d: caudal, e: links lateral, f: rechts lateral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

dale 5 (Taf. 23, Fig. 4, PQ A) sind Corpus und der linke Processus transversus erhalten.

Caudale 6 (Taf. 24, Fig. 1, PQ XL E) ist vollständig bis auf den rechten Processus transversus und die Zygapophysen caudales. Die Erhaltung ist mäßig gut (Erhaltungstyp III). Vom 7. Schwanzwirbel (Taf. 24, Fig. 2, PQ 40 D) sind das Corpus und die obere Hälfte des Processus spinosus gut erhalten, die übrigen Fortsätze und Zygapophysen, sowie teilweise die Artikulationsflächen sind ergänzt. Beim 8. Caudale (Taf. 24, Fig. 3, PQ A) sind Klüfte mit Calcitadern erkennbar. Die Zygapophysen sind ergänzt, die Fortsätze und das Corpus leicht vervollständigt. Das 9. Caudale (Taf. 24, Fig. 4, PQ A) - bestehend aus dem Corpus - ist zu klein um zum assoziierten Individuum des Planquadrates 40/XL gehören zu können. Die linke und ventrale Seite der Facies articularis cranialis ist ergänzt.

Vom Caudale 10 (Taf. 25, Fig. 1, PQ 42 B) ist nur das Corpus vorhanden, ebenso bei den Caudalia 11 bis 13 (Taf. 25, Fig. 2-4, PQ A, PQ 40 L, PQ 37), bei denen auch die Artikulationsflächen ausgebessert wurden. Beim 14. Caudale (Taf. 25, Fig. 5, PQ 33 N) war der Neuralbogen nur teilweise zu vervollständigen. Das 15. Caudale (Taf. 25, Fig. 6, PQ 33 G) ist schlecht erhalten und etwas verquetscht (Erhaltungstyp III), die Facies articularis caudalis ist ergänzt. Vom 16. und 17. Schwanzwirbel (Taf. 25, Fig. 7-8, PQ 32 H bzw. PQ A) sind nur unvollständige Corpora vorhanden. Die Corpora des 18. bis 23. Caudale (Taf. 25, Fig. 9-14, PQ A, PQ A, PQ XXXVI, PQ XXXVII, PQ 32, PQ A) waren dagegen vollständig und nur der Neuralbogen ist modelliert, ebenso der 25. und 26. Schwanzwirbel (Taf. 25, Fig. 16 und 17, PQ 32, PQ A). Beim 24., 27. und 28. Caudale (Taf. 25, Fig. 15, 18, 19, PQ A, PQ A, PQ 35) mussten auch Teile des Corpus ergänzt werden. Das 24. Caudale ist aufgrund der schlanken Form vielleicht ein Theropodenwirbel. Für die Caudalia 29 bis 32 liegt kein Knochenmaterial zugrunde. Das Caudale 33 (Taf. 25, Fig. 20, PQ A) ist beinahe vollständig erhalten. Die übrigen Schwanzwirbel wurden modelliert.

In der Frage der topologischen Zuordnung der Wirbel zeigt die nicht kontinuierliche Größenabfolge bei den vorderen Schwanzwirbeln (Länge des Corpus Lc von C2 bis C13 in mm: 129, 130, 118, 113, 129, 112, 117, 123, 113, 109, 108, 108), dass diese zu unterschiedlichen Individuen gehört haben müssen. Nach dem topologisch aufschlussreichen Verhältnis Länge zu Höhe des Corpus (Lc/Hca-Verhältnis) sind die als Cau-

dalia 1-6 und 8 verwendeten Wirbel als 2. bis 5. Wirbel einzuordnen, die Caudalia 7 und 9-11 als ca. 6. bis 8. Schwanzwirbel und das 13. Caudale als ca. 9. Bei den mittleren und hinteren Caudalia ist das Lc/Hca-Verhältnis weniger spezifisch und eine geringfügig andere Zuordnung nicht erwähnenswert.

5.3.4.2 Weitere Caudalia aus dem Ellinger Fundgut (BSP 1962 XLVI)

Caudale 1 (BSP 1962 XLVI 45, PQ II 1 A) (Taf. 26, Fig. 8)

Vom ersten Caudalwirbel eines großen Tieres liegen das Corpus und der größte Teil des Arcus neuralis in guter, nur wenig verdrückter Erhaltung (Typ II) vor. Durch die schräge Verdrückung entstanden Scherklüfte im Corpus. Das Corpus ist mit 85 mm Länge deutlich kürzer als hoch und breit (hinten 132 bzw. 128 mm). Die Margo cranialis ist im oberen Viertel nach vorne geknickt und in seiner Dicke gleichmäßig entwickelt. Die Facies articularis cranialis ist in ihrer Mitte stark eingetieft (22 mm). Die Facies articularis caudalis befindet sich gegenüber der Facies articularis cranialis auf deutlich tieferem Niveau und ist nur schwach konkav. Die Margo caudalis ist in den oberen 3/4 der Höhe des Corpus gleichmäßig entwickelt, die ventrale Seite ist zu einer schräg stehenden Facies articularis arcus haemalis auf die Facies ventralis des Corpus ausgedehnt. Der Processus transversus ist sehr kräftig entwickelt, sein Ansatz reicht vom oberen Drittel des Corpus bis über dessen oberen Rand hinaus auf den Arcus neuralis. Der Ansatz steigt von dorsocranial etwas nach ventrocaudal ab. Nach dem fast vollständigen rechten Processus transversus müsste die Breite des Wirbels (Bv) ca. 280 mm betragen haben. Der Processus spinosus mitsamt den Zygapophysen caudales ist abgebrochen, er war jedenfalls sehr kurz (und hoch). Die rechte Zygapophys cranialis ist vollständig und steht mit ca. 60° steil zur Horizontalebene, von der linken fehlt die Hälfte.

Dieser Wirbel ist fast ein genaues, vergrößertes Ebenbild des Caudale 1 des Paralectotypus von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (UEN 552, s. Taf. 1, Fig. 4). Der einzige Unterschied liegt in der bei BSP 1962 XLVI an der Margo caudalis ausgebildeten Facies articularis arcus haemalis, die dem Paralectotypus UEN 552 fehlt. Dieser Unterschied wird im Allgemeinen als Sexualdimorphismus bei Dinosauriern gewertet (GALTON 1999).

Tafel 23 / Plate 23

Caudalia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Caudalia der Skelettzusammenstellung BSP 1962 I 153. Schraffierte Flächen bezeichnen ergänzte Stellen. Maßstab: 10 cm.

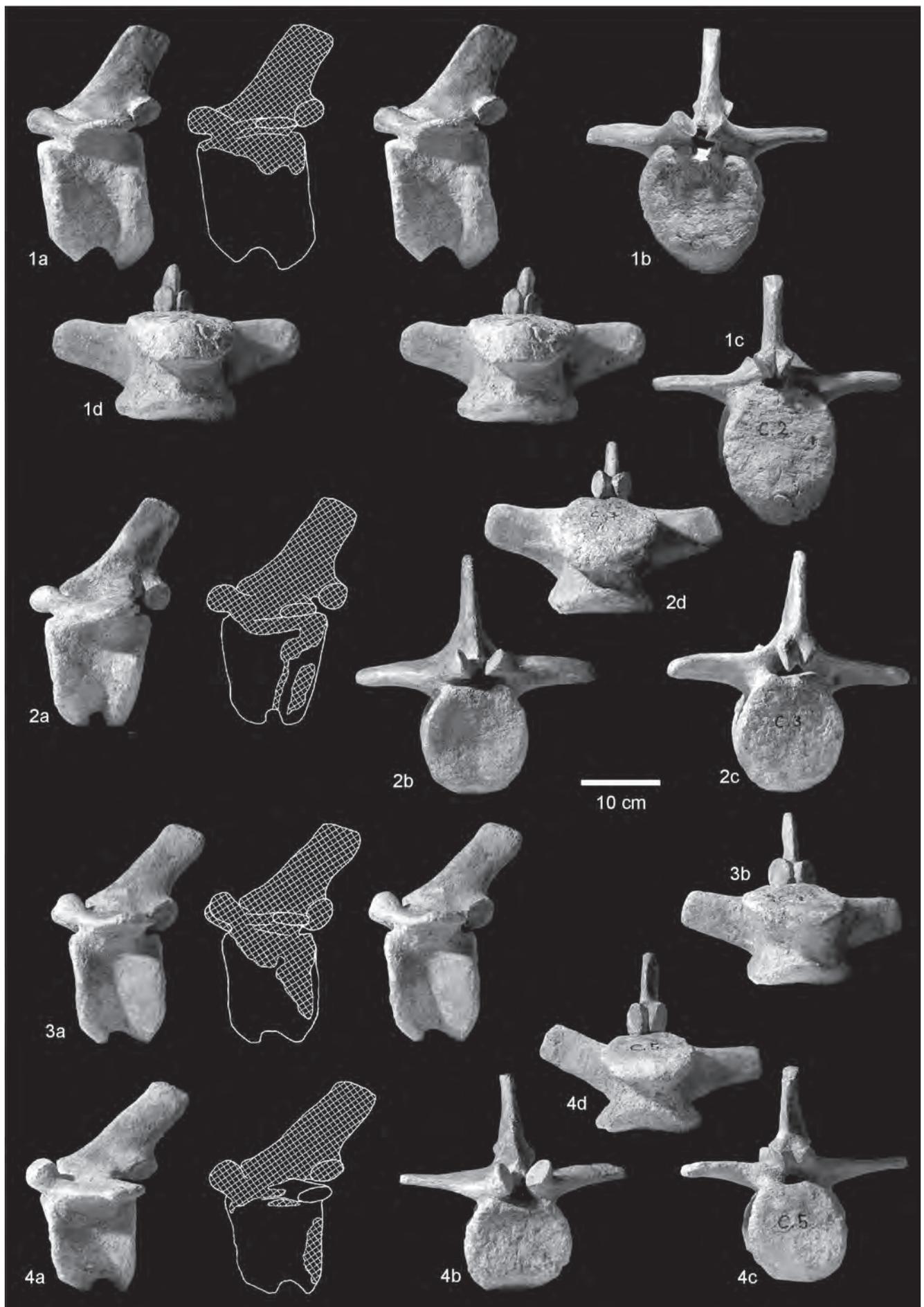
Caudalia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Caudalia of the skeletal arrangement BSP 1962 I 153. Cross-hatched areas are molded. Maßstab: 10 cm.

Fig. 1: Caudale 2 (PQ XXXIX). a: links lateral (Stereopaar), b: cranial, c: caudal, d: ventral (Stereopaar).

Fig. 2: Caudale 3 (PQ A). a: links lateral, b: cranial, c: caudal, d: ventral.

Fig. 3: Caudale 4 (PQ XL). a: links lateral (Stereopaar), b: ventral.

Fig. 4: Caudale 5 (PQ A). a: links lateral, b: cranial, c: caudal, d: ventral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Caudale ca. 1 (BSP 1962 XLVI 48, PQ VII I)
(Taf. 26, Fig. 17)

Von dem großen und recht vollständigen wahrscheinlichen Caudale 1 fehlen nur wenige Teile, vor allem die Transversalfortsätze. Die Erhaltung ist gut (Erhaltungstyp II), doch das Corpus ist zerschert und verdrückt. Die größere Facies articularis cranialis ist tief konkav, die kleinere Facies articularis caudalis (vermutlich) nur schwach. Die Margo cranialis hat keine Facies articularis arcus haemalis, an der Margo caudalis ist sie stark ausgegrät. Der Ansatz des rechten Processus transversus ist sehr kräftig, jedoch wohl etwas aufgebläht im Vergleich zum linken. Die craniocaudale Länge des 18 cm hohen oben verdickten Processus spinosus ist auf halber Höhe 55 mm. Mit 32 cm Gesamthöhe gehört der Wirbel einem größeren Tier als SMNS 13200 an (27 cm).

Caudale ca. 3? (BSP 1962 XLVI 49, PQ 33 M)
(Taf. 26, Fig. 7)

Der stark pedogen verunstaltete (Erhaltungstyp III) vordere Schwanzwirbel eines mittelgroßen Individuums ist nicht näher einzuordnen, obwohl fast vollständig. Das Corpus ist durch Verquetschung cranial ausgewalzt und caudal eingedrückt. Der Neuralbogen ist durch starke konkretionäre Wucherungen betroffen. Der Processus spinosus ist sehr kurz.

Vorderes Caudale (BSP 1962 XLVI 60, PQ A)
(Taf. 26, Fig. 16)

Dieser große Wirbel ist stark craniocaudal komprimiert und konkretionär ausgewuchert (Erhaltungstyp III). Die Breite der Facies articularis cranialis beträgt 17 cm, die Höhe ca. 15 cm, die Facies ventralis ist darüber hinaus noch ausgewuchert. Die Länge des Corpus beträgt linksseitig 85 mm, rechts 59 mm. Vom Processus spinosus, dem linken Processus transversus und der rechten Zygapophysis caudalis ist jeweils ein gutes Stück erhalten, sonst sind die Fortsätze abgebrochen.

Vorderes Caudale (BSP 1962 XLVI 61, PQ A)
(Taf. 26, Fig. 18)

Von gleicher Größe (Lc 88 mm, Bca 17 cm, Hca 16 cm) und Erhaltung (Typ III) wie der vorhergehende Wirbel, zeigt er bei insgesamt geringerer Verquetschung des Corpus noch die

Ansätze der Processus transversi, die durch die craniocaudale Kompression in eine schräge, fast vertikale Ausrichtung verdrückt wurden.

Caudale ca. 5 (BSP 1962 XLVI 46, PQ 2 K)
(Taf. 26, Fig. 15)

Der fast vollständige Wirbel ist unverdrückt und gut erhalten, aber stark inkrustiert (Erhaltungstyp II). Das Lc/Hca-Verhältnis von 0,91 entspricht einem ca. 5. Caudale. Das Corpus ist procoel, an der Margo caudalis ist die Facies articularis arcus haemalis gut erkennbar. Die Processus transversi sind abgebrochen, ebenso die Zygapophysen craniales und der vordere Teil des Processus spinosus, der auch oben etwas erodiert ist. Mit (28) cm Höhe ist der Wirbel deutlich größer als der 5. Caudalwirbel von SMNS 13200 mit 23 cm.

Caudale ca. 6? (BSP 1962 XLVI 47, PQ 15 K)
(Taf. 26, Fig. 1)

Dieser sehr große Wirbel ist schlecht erhalten (Erhaltungstyp III) und stark verquetscht. Der Winkel zwischen den Artikulationsflächen des Corpus ist durch Stauchung bedingt ca. 24° groß. Das Lc/Hca-Verhältnis ist ca. 1. Der linke Processus transversus ist nach oben und hinten geklappt und zu einer großen Konkretionsmasse verquollen. Auch die übrigen Teile des Neuralbogens sind stellenweise aufgebläht. Der Processus spinosus ist lang und seine Vorderkante steigt sehr schräg nach hinten an, wie bei einem 1. Caudale von SMNS 13200. Die Zuordnung zu *Plateosaurus* ist aber fraglich.

Caudale ca. 5-7? (BSP 1962 XLVI 50, PQ IV E)
(Taf. 26, Fig. 9)

Der sehr kleine Wirbel ist vorne intakt (Erhaltungstyp II), hinten und oben stark pedogen ausgewuchert (Erhaltungstyp III). Die Fortsätze sind unvollständig. Die Zuordnung zu *Plateosaurus* ist fraglich.

Caudale ca. 8 (BSP 1962 XLVI 51, PQ 33 H)
(Taf. 26, Fig. 4)

Der vielleicht 8. Caudalwirbel ist schlecht erhalten (Erhaltungstyp III). Die craniale Seite ist durch pedogene Wucherungen aufgebläht. Das Lc/Hcp-Verhältnis (Hcp statt Hca

Tafel 24 / Plate 24

Caudalia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Caudalia der Skelettzusammenstellung BSP 1962 I 153. Schraffierte Flächen bezeichnen ergänzte Stellen. Maßstab: 10 cm.

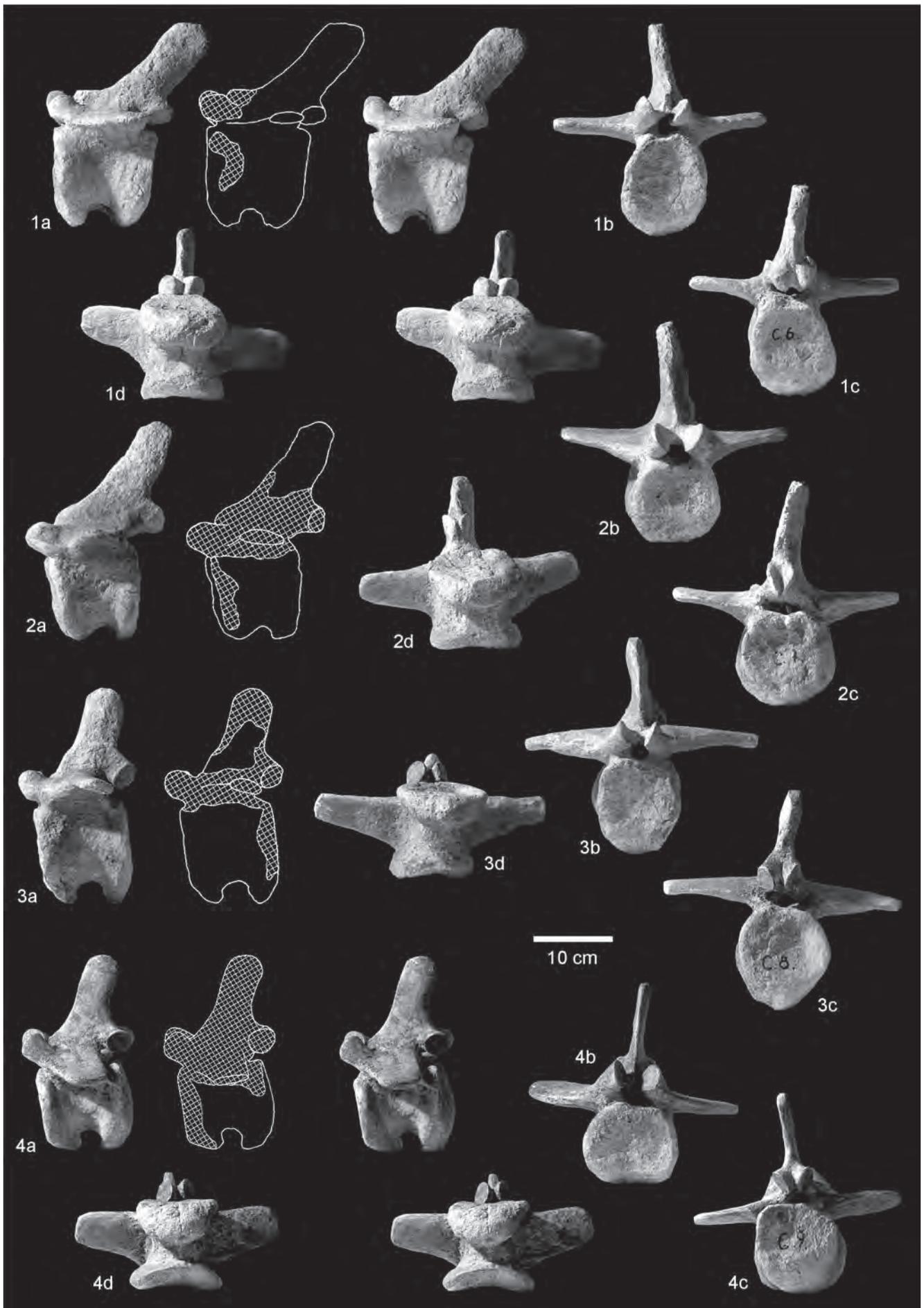
Caudalia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Caudalia of the skeletal arrangement BSP 1962 I 153. Cross-hatched areas are molded. Maßstab: 10 cm.

Fig. 1: Caudale 6 (PQ XL E). a: links lateral (Stereopaar), b: cranial, c: caudal, d: ventral (Stereopaar).

Fig. 2: Caudale 7 (PQ 40 D). a: links lateral, b: cranial, c: caudal, d: ventral.

Fig. 3: Caudale 8 (PQ A). a: links lateral, b: cranial, c: caudal, d: ventral.

Fig. 4: Caudale 9 (PQ A). a: links lateral (Stereopaar), b: cranial, c: caudal, d: ventral (Stereopaar).



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Nr.	Best.	Bca	Bcm	Bcp	Bv	Hca	Hcp	Lc	Lz	Ta	Tp	W	Hv	Lps	Hps
Skelettzusammenstellung BSP 1962 I															
153	C2	160	117	145	-	168	180	129	-	16	0	1	-	-	-
	C3	140	93	140	-	155	165	130	-	18	0	19	-	-	-
	C4	130	87	137	-	150	142	118	-	12	0	6	-	-	-
	C5	138	88	125	-	140	131	113	-	8	0	13	-	-	-
	C6	118	73	110	(270)	140	135	129	(170)	16	10	13	290	130	-
	C7	120	84	122	-	117	123	112	-	14	10	16	280	-	-
	C8	109	67	(118)	(305)	135	135	117	-	10	7	2	-	-	-
	C9	-	64	107	-	-	115	123	-	10	6	4	-	-	-
	C10	106	70	99	-	110	120	113	-	9	8	15	-	-	-
	C11	(96)	66	(102)	-	115	111	109	-	-	-	11	-	-	-
	C12	(101)	60	(92)	-	90	90	108	-	8	10	10	-	-	-
	C13	83	56	85	-	91	92	108	-	13	13	10	-	-	-
	BSP 1962 XLVI														
45	C1	127	85	128	(280)	138	132	85	-	22	6	4	-	-	-
46	C5	112	87	109	-	122	125	112	-	20	-	(2)	(280)	-	(118)
47	C6	93	54	92	-	151	134	134	210	-	-	24	(260)	129	(115)
48	C1	160	115	133	-	150	136	85	144	-	-	-	(320)	-	170
49	C3	121	91	100	-	(96)	107	76	-	16	-	-	(240)	-	-
50	C5-7	82	36	-	-	91	-	88	-	14	-	-	-	-	-
51	C8	78	46	67	-	86	80	91	104	-	-	-	-	-	-
52	C12	67	25	54	-	70	73	100	123	7	7	-2	-	(43)	-
53	C9	61	35	62	-	75	70	86	-	12	10	-	-	-	-
54	C10	59	38	60	-	72	67	88	114	8	5	6	-	(40)	-
55	C9	63	35	-	-	67	69	82	105	9	8	-4	160	34	72
56	C20	57	37	54	-	53	50	84	89	-	-	0	111	78	66
57	C9-11	55	23	(58)	-	53	73	67	-	8	-	-	-	-	-
58	C15	55	37	58	-	58	58	81	-	8	7	7	-	-	-
59	C29	48	39	42	-	35	-	71	-	-	-	-	-	-	-
	C30	42	34	38	-	-	35	68	-	-	-	-	-	-	-
Nr.	Best.	Bca	Bcm	Bcp	Bv	Hca	Hcp	Lc	Lz	Ta	Tp	W	Hv	Lps	Hps

Tab. 3: Messungen an Schwanzwirbeln (Caudalia). Alle Maße in mm. Maße in Klammern betreffen Messstrecken, an denen der Wirbel unvollständig ist. Erhaltungsbedingt oder präparationsbedingt konnten nicht alle Messungen durchgeführt werden. Die Messstrecken sind im Text erläutert. – Nr. = Inventarnummer. Best. = topologische Bestimmung nach WELLNHOFER (für BSP 1962 I 153) und dieser Arbeit (für BSP 1962 XLVI).

Tab. 3: Measurements of caudal vertebrae (Caudalia) in mm. Numbers in brackets indicate minimum measurements in case of incomplete preservation. Some measurements could not be taken due to ill preservation or preparation. For explanation of distances see text and fig. 19. – Nr. = collection number. Best. = topological determination after WELLNHOFER (for BSP 1962 I 153) and in this work (for BSP 1962 XLVI).

Tafel 25 / Plate 25

Caudalia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Caudalia der Skelettzusammenstellung BSP 1962 I 153. Schraffierte Flächen bezeichnen ergänzte Stellen. Maßstab: 5 cm. Fig. 7-20: links-laterale Ansicht.

Caudalia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Caudalia of the skeletal arrangement BSP 1962 I 153. Cross-hatched areas are molded. Scale: 5 cm. Figs. 7-20 in left lateral view.

Fig. 1: Caudale 10 (PQ 42 B). a: links lateral, b: ventral, c: cranial, d: caudal.

Fig. 2: Caudale 11 (PQ A). a: links lateral, b: ventral, c: cranial, d: caudal.

Fig. 3: Caudale 12 (PQ 40 L). a: links lateral, b: caudal.

Fig. 4: Caudale 13 (PQ 37) links lateral.

Fig. 5: Caudale 14 (PQ 33 N). a: links lateral, b: ventral.

Fig. 6: Caudale 15 (PQ 33 G). a: links lateral, b: ventral.

Fig. 7: Caudale 16 (PQ 32 H).

Fig. 8: Caudale 17 (PQ A).

Fig. 9: Caudale 18 (PQ A).

Fig. 10: Caudale 19 (PQ A).

Fig. 11: Caudale 20 (PQ XXXVI).

Fig. 12: Caudale 21 (PQ XXXVII).

Fig. 13: Caudale 22 (PQ 32).

Fig. 14: Caudale 23 (PQ A).

Fig. 15: Caudale 24 (PQ A).

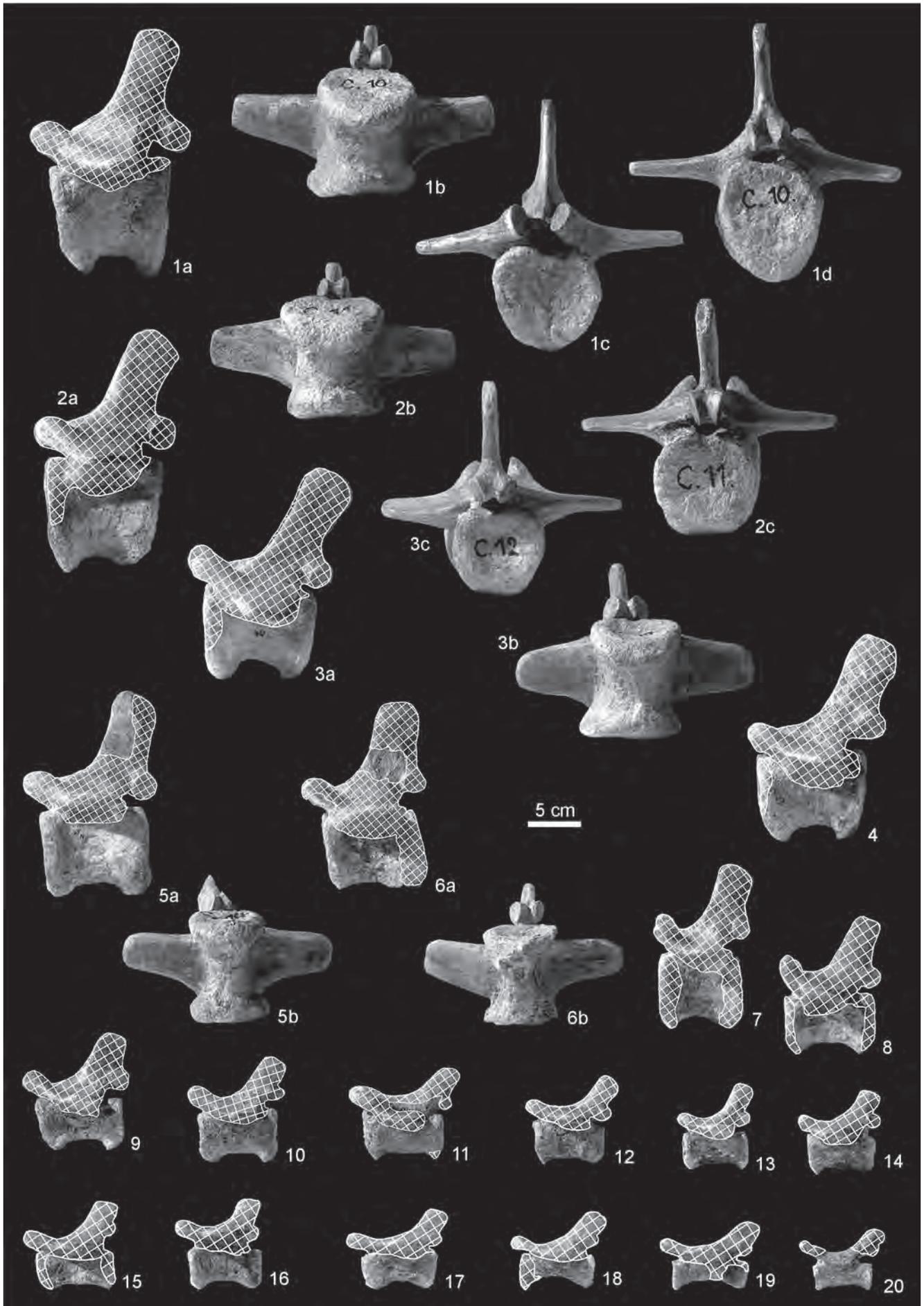
Fig. 16: Caudale 25 (PQ 32).

Fig. 17: Caudale 26 (PQ A).

Fig. 18: Caudale 27 (PQ A).

Fig. 19: Caudale 28 (PQ 35).

Fig. 20: Caudale 33 (PQ A).



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

wegen der Aufblähung) ist 1,13. Der Processus transversus ist links abgebrochen, rechts aufgebläht. Der Processus spinosus ist über der Zygapophysis caudalis 34 mm lang, darüber abgebrochen.

Caudale ca. 9 (BSP 1962 XLVI 53, PQ 22 A)
(Taf. 26, Fig. 11)

Dieser stark verquetschte Wirbel in gering karbonatisierter Erhaltung (Erhaltungstyp I) stellt nach dem Lc/Hca-Verhältnis ein ca. 9. Caudale dar. Das Corpus ist amphicoel und ventral in der Mitte schmal. Der linke Processus transversus ist erodiert, der rechte an das Corpus nach caudal angeklappt. Die Facies articularis arcus haemalis ist vorne und hinten schwach entwickelt.

Caudale 9 (BSP 1962 XLVI 55, PQ XIV M)
(Taf. 26, Fig. 10)

Vom 9. Caudalwirbel in sehr guter Erhaltung (Erhaltungstyp II) fehlen nur der linke Processus transversus, die linke Zygapophysis cranialis und das linke Drittel des caudalen Corpus. Das Verhältnis Lc/Hca ist 1,19 und der Wirbel ist ein wenig kleiner als der 9. Wirbel von SMNS 13200 mit dem gleichen Verhältnis. Der Processus spinosus steht auffallend senkrecht.

Caudale ca. 10 (BSP 1962 XLVI 54, PQ IV A)
(Taf. 26, Fig. 13)

Der Wirbel ist an der Basis des Neuralbogens konkretionär entstellt (Erhaltungstyp III), sonst aber gut erhalten (Erhaltungstyp II). Das Lc/Hca-Verhältnis ist 1,22. Die Margo

cranialis und die Margo caudalis weisen je eine schräge Facies articularis arcus haemalis auf. Die Facies ventralis ist rundlich. Die Artikulationsflächen des Corpus bilden einen Winkel von 6° miteinander. Die Fortsätze sind abgebrochen. Die Zygapophysen stehen im Winkel von ca. 65° zur Horizontalen.

Caudale ca. 9-11 (BSP 1962 XLVI 57, PQ A)
(Taf. 26, Fig. 2)

Ein verhältnismäßig sehr kleiner Wirbel ist überwiegend gut erhalten (Erhaltungstyp II), jedoch an der Facies articularis caudalis stark aufgebläht (vgl. Hca: 53 mm, Hcp: 73 mm). Das Lc/Hca-Verhältnis ist 1,26, jedoch wirkt der Wirbel gedrungener als ein 11. Wirbel von SMNS 13200. Alle Fortsätze und Zygapophysen sind abgebrochen. Die Zuordnung zu *Plateosaurus* ist fraglich.

Caudale ca. 12 (BSP 1962 XLVI 52, PQ 22 A od. XVIII 18)
(Taf. 26, Fig. 12)

Der ca. 10. Schwanzwirbel ist gut erhalten (Erhaltungstyp II) und nur etwas verdrückt. Die schmale Facies ventralis des Corpus ist längs gefurcht. Der linke Processus transversus hat eine transversale Breite von ca. 5 cm. Das Lc/Hca-Verhältnis ist 1,42.

Caudale ca. 15? (BSP 1962 XLVI 58, PQ A)
(Taf. 26, Fig. 5)

Ein substantiell sehr gut erhaltener (Erhaltungstyp II) mittlerer Schwanzwirbel besteht nur noch aus dem Corpus und der Basis des Arcus neuralis. Die Facies ventralis ist längs gefurcht, je eine Facies articularis arcus haemalis ist entwickelt. Das Lc/Hca-Verhältnis von 1,4 ist nicht aussagekräftig

Tafel 26 / Plate 26

Caudalia von *Plateosaurus engelhardti*. Fig. 1, 2, 4-18 Caudalia aus Ellingen.

Caudalia of *Plateosaurus engelhardti*. Figs. 1, 2, 4-18 Caudalia from Ellingen.

Fig. 1: Caudale ca. 6? (BSP 1962 XLVI 47, PQ 15 K). a: links lateral, b: caudal, c: rechts lateral.

Fig. 2: Caudale ca. 9-11 (BSP 1962 XLVI 57, PQ A) (Taf. 26, Fig. 2). a: ventral, b: cranial, c: links lateral, d: caudal.

Fig. 3: Caudale 13 von *Plateosaurus reinigeri* HUENE, 1905 (SMNS 53537) mit stark nach unten konvergierenden Artikulationsflächen.

Fig. 4: Caudale ca. 8 (BSP 1962 XLVI 51, PQ 33 H) links lateral.

Fig. 5: Caudale ca. 15? (BSP 1962 XLVI 58, PQ A). a: links lateral, b: caudal.

Fig. 6: Caudalia ca. 29 und 30 (BSP XLVI 59, PQ IV C) rechts lateral.

Fig. 7: Caudale ca. 3? (BSP 1962 XLVI 49, PQ 33 M). a: links lateral, b: caudal.

Fig. 8: Caudale 1 (BSP 1962 XLVI 45, PQ II 1 A). a: links lateral, b: caudal.

Fig. 9: Caudale ca. 5-7? (BSP 1962 XLVI 50, PQ IV E). a: links lateral, b: cranial.

Fig. 10: Caudale 9 (BSP 1962 XLVI 55, PQ XIV M). a: rechts lateral, b: caudal.

Fig. 11: Caudale ca. 9 (BSP 1962 XLVI 53, PQ 22 A). a: links lateral, b: ventral.

Fig. 12: Caudale ca. 12 (BSP 1962 XLVI 52, PQ 22 A od. XVIII 18). a: links lateral, b: ventral, c: caudal.

Fig. 13: Caudale ca. 10 (BSP 1962 XLVI 54, PQ IV A). a: rechts lateral, b: caudal.

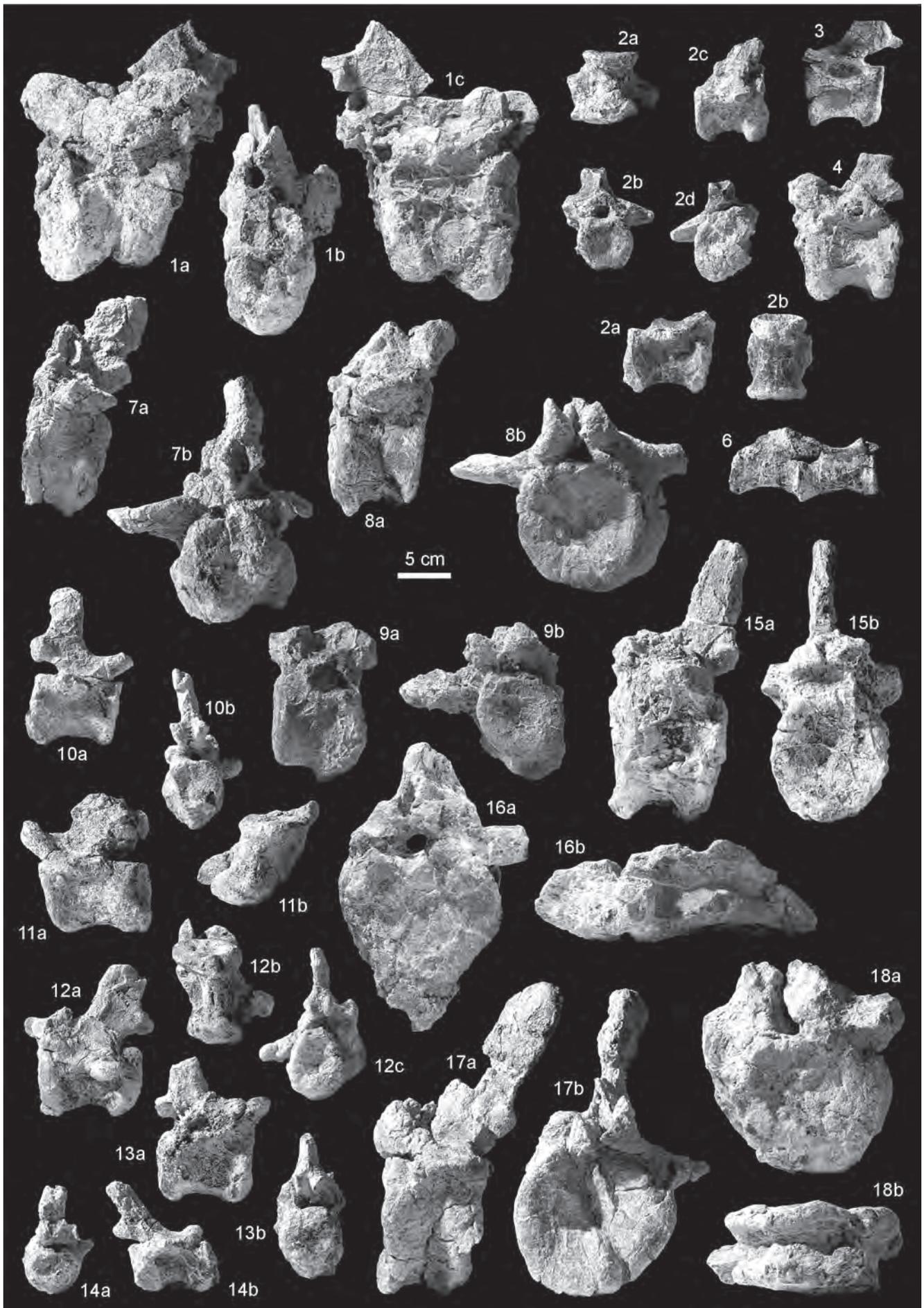
Fig. 14: Caudale ca. 20 (BSP 1962 XLVI 56, PQ XIV D). a: caudal, b: rechts lateral.

Fig. 15: Caudale ca. 5 (BSP 1962 XLVI 46, PQ 2 K). a: links lateral, b: cranial.

Fig. 16: Vorderes Caudale (BSP 1962 XLVI 60, PQ A). a: cranial, b: links lateral.

Fig. 17: Caudale ca. 1 (BSP 1962 XLVI 48, PQ VII I). a: links lateral, b: cranial.

Fig. 18: Vorderes Caudale (BSP 1962 XLVI 61, PQ A). a: caudal, b: ventral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

genug, um die topologische Position näher einzugrenzen, die Größe und generelle Form entspricht dem ca. 15. Caudale von SMNS 13200.

Caudale ca. 20 (BSP 1962 XLVI 56, PQ XIV D)
(Taf. 26, Fig. 14)

Der ca. 20. Schwanzwirbel entspricht in Proportionen und Größe dem von SMNS 13200. Die Erhaltung ist mäßig (Erhaltungstyp III). Margo cranialis und Margo caudalis besitzen je eine stark zur Facies ventralis ausgezogene lippenartige Facies articularis arcus haemalis. Die Zygapophyses craniales und die Processus transversi sind abgebrochen. Der Processus

spinus erhebt sich schräg nach caudodorsal ansteigend 66 mm über das Corpus und 44 mm über die Zygapophyses caudales.

Caudalia ca. 29 und 30 (BSP XLVI 59, PQ IV C)
(Taf. 26, Fig. 6)

Die beiden artikuliert und substantiell gut erhaltenen (Erhaltungstyp II) hinteren Caudalia sind durch walzenförmige Corpora gekennzeichnet. Die beiden Wirbel zeigen die für artikulierten Reste typische Biegung der Wirbel gegeneinander nach dorsal (postmortale Verkürzung der Bänder).

Tafel 27

Schulter- und Extremitätenknochen von *Plateosaurus* und *Camelotia*.

- Fig. 1-4: Scapulocoracoid von *Plateosaurus engelhardti*. Maßstab Fig. 1-3: 10 cm; Maßstab Fig. 4: 5 cm.
 Fig. 1: Scapulocoracoid der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153, PQ XXXV B + C) aus Ellingen.
 Fig. 2: Rechtes Scapulocoracoid (*Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913; SMNS 13200).
 Fig. 3: Linke Scapulocoracoid (*Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913; SMNS 13200).
 Fig. 4: Coracoideum dextrum (BSP 1962 XLVI 65, PQ 34 J) aus Ellingen.
 Fig. 5-11: Fibula, Tibia, Astragalus und Cuneiforme 3 von *Plateosaurus engelhardti*. Maßstab Fig. 5-11: 5 cm.
 Fig. 5: Rechte Fibula (BSP 1965 X 92) aus Lauf, Mittelfranken.
 Fig. 6: Proximales Ende einer linken Tibia (BSP 1959 I 518) vom Kreuzgraben b. Lauf, Mittelfranken. a: lateral, b: medial.
 Fig. 7: Linke Tibia (JM Keu 2001/1) aus der Ziegeleigrube S Allersberg, Mittelfranken.
 Fig. 8: Linke Tibia und Astragalus in Artikulationsstellung (SMNS 13200, Trossingen).
 Fig. 9: Linker Astragalus (BSP 1962 XLVI 112, PQ A) aus Ellingen.
 Fig. 10: Tarsalknochen (?Cuneiforme III) (BSP 1962 I 153, PQ XXXIV) aus Ellingen.
 Fig. 11: Cuneiforme III (SMNS 13200) aus Trossingen (genaue Orientierung unbekannt).
 Fig. 12-13: Linke Tibia und linkes Femur von *Camelotia borealis* GALTON, 1985 aus der Westbury Formation (Rhät) von Wedmore Hill, Somersetshire, England. Maßstab: 20 cm.
 Fig. 12: Linke Tibia (BMNH R2871). a: lateral, b: proximal, c: medial.
 Fig. 13: Linkes Femur (BMNH R2870). a: distal, b: cranial, c: caudal (Stereopaar).

Plate 27

Shoulder and limb bones of *Plateosaurus* and *Camelotia*.

- Figs. 1-4: Scapulocoracoid of *Plateosaurus engelhardti*. Scale for figs. 1-3: 10 cm; scale for fig. 4: 5 cm.
 Fig. 1: Scapulocoracoid of skeletal arrangement (BSP 1962 I 153, PQ XXXV B + C) from Ellingen.
 Fig. 2: Right scapulocoracoid (*Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913; SMNS 13200).
 Fig. 3: Left scapulocoracoid (*Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913; SMNS 13200).
 Fig. 4: Coracoideum dextrum (BSP 1962 XLVI 65, PQ 34 J) from Ellingen.
 Fig. 5-11: Fibula, tibia, astragalus, and cuneiform III of *Plateosaurus engelhardti*. Scale for figs. 5-11: 5 cm.
 Fig. 5: Right fibula (BSP 1965 X 92) from Lauf, Middle Franconia.
 Fig. 6: Proximal end of a left tibia (BSP 1959 I 518) from Kreuzgraben near Lauf, Middle Franconia. a: lateral, b: medial.
 Fig. 7: Left tibia (JM Keu 2001/1) from brickworks pit S Allersberg, Middle Franconia.
 Fig. 8: Left tibia and astragalus arrayed as if articulated (SMNS 13200, Trossingen).
 Fig. 9: Left astragalus (BSP 1962 XLVI 112, PQ A) from Ellingen.
 Fig. 10: Tarsal bone (?cuneiform III) (BSP 1962 I 153, PQ XXXIV) from Ellingen.
 Fig. 11: Cuneiform III (SMNS 13200) from Trossingen (exact orientation unknown).
 Fig. 12-13: Left tibia and left femur of *Camelotia borealis* GALTON, 1985 from the Westbury Formation (Rhaetian) of Wedmore Hill, Somersetshire, England. Scale : 20 cm.
 Fig. 12: Left tibia (BMNH R2871). a: lateral, b: proximal, c: medial.
 Fig. 13: Left femur (BMNH R2870). a: distal, b: cranial, c: caudal (stereopair).



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

5.3.5 Costae, Gastralia et Arcus haemalis (Rippen, Bauchrippen und Hämaphysen)

Brustrippen und Rückenrippen, zusammen auch Rumpfrippen genannt (lat. Costae dorsalis), sind im Ellinger Fundgut in großer Zahl, in jeder denkbaren Erhaltung und Vollständigkeit vorhanden. Die überwiegende Masse ist unvollständig. Halsrippen (Costae cervicalis) und Bauchrippen (Gastralia) sind die dünnsten Skelett-Elemente außer den Schädelknochen und daher aus Ellingen nie vollständig bekannt. Vollständige Halsrippen wurden von JAEKEL (1913-14) erstmals beschrieben. Nach JAEKEL (1913-14) und HUENE (1932) umfassen die Halsrippen jeweils die 2,5-fache Länge der zugehörigen Halswirbel. Gastralia (Bauchrippen) sind nur in seltenen Fällen artikuliert aufgefunden und geborgen worden (SMNS 12950, HUENE 1932: Taf. 32, Fig. 1). Diese Knochenstücke besitzen keine Gelenkung und sind als Einzelbruchstücke vollkommen unbestimmbar. HUENE (1926: 25, Taf. 2, 1932, Taf. 27) beschrieb bei den Rückenrippen von *Plateosaurus* eine gewisse nach hinten fortschreitende Abfolge von Merkmalen (Vorhandensein von Furchen, Form der Querschnitte, Ausbildung der Gelenkung). Dies lässt sich nur mit Mühe und wenig Erkenntnis an den Ellinger Funden nachvollziehen. Eine Beschreibung der Rippen und Gastralia unterbleibt deshalb, auch eine taxonomische Zuordnung ist praktisch unmöglich.

Eine Brustrippe (BSP 1962 XLVI 32, PQ XII G, Taf. 10, Fig. 5) sei als Beispiel genannt. Es dürfte eine erste bis dritte Brustrippe der linken Seite sein (von *Plateosaurus*). Sie ist überwiegend gut erhalten (Erhaltungstyp II), das untere Ende ist abgebrochen. Im unteren Drittel hat eine stark angeschwollene Konkretion die Rippe geteilt und die Stücke gegeneinander displatziert (Erhaltungstyp III). Die Länge beträgt 315 mm.

Wie die Rippen, sind auch Hämaphysen in größerer Menge vorhanden, zumeist auch nur als Bruchwerk oder stark ergänzte, von den Spuren der Paläopedogenese gereinigte Stücke. Auf eine Beschreibung wird hier ebenfalls verzichtet, sie entspricht der von HUENE (1926) gegebenen. Die Hämaphysen finden ein gewisses Interesse bei der Frage des Sexualdimorphismus bei Dinosauriern (vgl. GALTON 1999). Nach den dislozierten Funden von Ellingen lässt sich hierzu jedoch nichts aussagen.

5.4 SKELETON APPENDICULARE (EXTREMITÄTENSKELETT)

5.4.1 Scapula et Coracoideum (Schulterblatt und Rabenbein)

Scapula und Coracoideum der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153, PQ XXXV B + C) (Taf. 27, Fig. 1)

Es ist nur das artikuliert Scapulocoracoid der rechten Seite vorhanden, leider in schlechter Erhaltung (Erhaltungstyp III). Coracoideum und Scapula sind etwas zueinander versetzt, das Coracoideum liegt medialer. Der Versatz selbst zeigt sich extern durch eine Kante, intern ist er durch Präparation verschwunden. Die Art (originale Form, Artefakt der Präparation oder Erhaltung) der markanten Leiste auf der Externseite des Coracoideum nahe der Scapula konnte nicht geklärt werden. Die Leiste verdeckt das oder liegt auf der Position des Foramen supracoracoideum. (Die Externseite des Coracoideum ist normalerweise glatt, vgl. Taf. 27, Fig. 2-3). Es fehlt der größte Teil des Corpus scapulae. Die maximale Ausdehnung des Coracoideum ist 41 cm. Die Cavitas glenoidalis ist zum größten Teil vom Coracoideum gebildet und außergewöhnlich breit (130 mm). Hinter dem Glenoid ist das Coracoideum verdickt. An der cranioventralen Ecke liegt eine weitere Verdickung von 14,5 cm, die sich aber nach dorsal entlang des Randes rasch zu 3,5 cm Dicke und nahe der Scapula sogar zu nur 2 cm vermindert. Nahe der Scapula ist das Coracoideum wellig gefaltet.

Coracoideum dextrum (BSP 1962 XLVI 65, PQ 34 J) (Taf. 27, Fig. 4)

Das schüsselförmige, vollständige und gut erhaltene Coracoideum hat einen maximalen Durchmesser von 235 mm. Es war nicht mit der Scapula verwachsen gewesen. Das Foramen supracoracoideum ist nur etwa 5 mm weit und offen (allerdings sedimentverfüllt).

Coracoideum sinistrum (BSP 1962 XLVI 66, PQ XVIII G)

Dieses linke Coracoid von gleicher Größe und Erhaltung wie das vorhergehende Coracoideum dextrum, ist am caudodorsalen Rand eingerollt und allseitig erodiert.

Tafel 28 / Plate 28

Humeri von *Plateosaurus engelhardti*. Maßstab: 10 cm. Fig. 2-5 Humeri aus Ellingen.

Humeri of *Plateosaurus engelhardti*. Scale: 10 cm. Figs. 2-5: humeri from Ellingen.

Fig. 1: Humerus dexter (SMNS 13200) aus Trossingen. Stereopaare. a: caudal, b: proximal, c: medial, d: cranial, e: distal. Anatomische Terminologie in der Zeichnung nach Fig. 1d.

Fig. 2: Humerus sinister (BSP 1962 XLVI 67, PQ 22 A).

Fig. 3: Humerus dexter (BSP 1962 XLVI 69, PQ 32 F).

Fig. 4: Humerus dexter (BSP 1962 XLVI 70, PQ 38 B).

Fig. 5: Humerus dexter (BSP 1962 XLVI 66, PQ XIV J).

Fig. 6: Humerus dexter von *Gresslyosaurus plieningeri* HUENE, 1908 (SMNS 80664) mit „pathologischer“ Aufquellung.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Humerus dexter (BSP 1962 XLVI 66, PQ XIV J)
(Taf. 28, Fig. 5)

Ein mit 255 mm sehr kleiner Humerus eines Plateosauriden ist nur sehr unvollständig und überdies pedogen entstellt (Erhaltungstyp II, proximal Typ III) erhalten. Die Crista deltopectoralis ist abgebrochen; ihr Ansatz zieht sich aber vom Tuberculum majus bis fast zur halben Höhe des Humerus herunter (die Unterkante ist ca. 140 mm über dem Condylus radialis). Dies ist eine Synapomorphie der Sauropodomorphen und begründet die Zuordnung des Stückes.

Humerus sinister (BSP 1962 XLVI 67, PQ 22 A)
(Taf. 28, Fig. 2)

Der linke Humerus ist mit 45 cm erhaltener Länge und nur leicht erodiert proximal und distal etwas größer als SMNS 13200. Die Karbonatpedogenese (Erhaltungstyp II) sorgte für relativ gute Erhaltung. Von der Crista deltopectoralis ist der größte Teil erodiert, ein kleiner Rest ist beinahe abgerissen und nach medial umgeknickt liegen geblieben. Die distale Kante der Crista befindet sich etwa 26 cm über dem Condylus radialis.

Humerus dexter (BSP 1962 XLVI 69, PQ 32 F)
(Taf. 28, Fig. 3)

Von diesem mäßig pedogen beeinflussten Humerus (Erhaltungstyp II-III) sind das proximale und das distale Ende erodiert. Die Crista deltopectoralis ist gut erhalten, aber etwa 45° nach medial verdrückt (gegenüber der distalen Ebene des Corpus; vgl. Taf. 28, Fig. 3a u. 4a). Das Corpus ist mittig stark mit Rissen durchsetzt und dessen Fläche dort quasi eingerollt in die Ausrichtung der Crista. Die maximale Ausdehnung des erhaltenen Stückes beträgt 42 cm, die craniodistale Ecke der Crista deltopectoralis liegt ca. 28 cm über dem Condylus radialis.

Humerus dexter (BSP 1962 XLVI 70, PQ 38 B)
(Taf. 28, Fig. 4)

Der besterhaltene Humerus aus Ellingen (Erhaltungstyp II) ist vollständig, jedoch deformiert. Der Bereich gegenüber der Crista deltopectoralis auf der medialen Seite ist aus seiner ursprünglichen Lage gebrochen und nach caudal verdrückt worden, so dass die Crista deltopectoralis und der Rest der proximalen Hälfte des Humerus sich in einer Ebene genähert haben (Taf. 28, Fig. 4a, b). Die Crista deltopectoralis steht gegenüber der distalen Gelenkung in der natürlichen Lage. Im Vergleich zu SMNS 13200 (Taf. 28, Fig. 1) ist das Tuberculum majus weniger vorstehend und das Corpus unterhalb der Crista deltopectoralis kürzer. Dies ist jedoch eine Besonderheit des rechten Humerus von SMNS 13200, die in anderen Exemplaren nicht vorkommt, und sie ist Ausdruck der Variabilität. Bei einer maximalen Länge von 39 cm liegt das distale Ende der Crista deltopectoralis 19 cm über dem distalen Ende des Condylus radialis.

Man vergleiche die drei Humeri in Taf. 28, Fig. 4a, 3b und 2b. Der Winkel, den die Crista deltopectoralis und die Fläche des Corpus im distalen Bereich einschließen, kann deformationsbedingt in sehr weiten Grenzen schwanken. Trotz der scheinbar großen Unterschiede der drei Stücke handelt es sich um den gleichen Knochen von drei fast gleich großen Individuen der selben Art.

5.4.3 Radius et Ulna (Speiche und Elle)

Aus Ellingen ist kein Radius bekannt.

Die 33 cm lange Ulna dextra (BSP 1962 XLVI 71, PQ XXXI A, Taf. 10, Fig. 6) ist stark konkretionär verwuchert (Erhaltungstyp III), die Knochenstückchen schwimmen in einer Matrix aus Karbonat. Die Facies articularis humeri ist durch 15 mm breite Risse zerteilt.

Von einer schlanken Ulna (BSP 1962 XLVI 72, PQ XVII C) von 25 cm Länge ist proximal die craniocaudale Seite zerquetscht und unvollständig, der Schaft zeigt auswuchernde Risse (Erhaltungstyp III). Die Körperseite ließ sich nicht mehr feststellen.

5.4.4 Ossa carpalia et metacarpalia (Handwurzel- und Mittelhandknochen)

Ossa carpalia wurden im Ellinger Fundgut nicht identifiziert.

Metacarpalia der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153)

Von der linken Hand sind nur zwei Knochen original: ein Metacarpale I und ein Metacarpale III. Das sehr charakteristische Os metacarpale primum sinistrum (PQ X E, Taf. 9, Fig. 3, Taf. 38, Fig. 1) ist 92 mm lang und proximal 65 mm breit. Es stammt von einem etwas größeren Tier als SMNS 13200 (84 mm Länge). Das 115 mm lange Metacarpale tertium stammt von der rechten Hand und ist proximal und distal etwas ergänzt. Die Form und Größe stimmt mit dem von SMNS 13200 überein.

Für die rechte Hand wurde irrtümlich ein 133 mm langes, sehr gut erhaltenes (Erhaltungstyp II) Os metatarsale primum sinistrum (PQ II D, Taf. 38, Fig. 2) verwendet. Die proximale größte Ausdehnung (dorsoplantar) ist 66 mm, distal 68 mm.

Weitere Metacarpalia (BSP 1962 XLVI)

Ein Os metacarpale secundum dextrum (BSP 1962 XLVI 73, PQ XXXVI M) von 160 mm (!) Länge ist extrem aufgebläht (Erhaltungstyp III). Die proximale craniocaudale Höhe ist 78 mm, die transversale Breite 82 mm, die distale Breite 70 mm.

5.4.5 Ossa digitorum manus (Fingerknochen der Hand)

Phalangen der Skelettrekonstruktion (BSP 1962 I 153)

Für die linke Hand wurden keine Originalknochen verwendet. In der rechten Hand sind zwei Phalangen und zwei Krallen Originale. Eine 62 mm lange und 45 mm hohe Phalanx (nicht abgebildet) in sehr guter Erhaltung (Typ II) ist vielleicht die 2. des II. Fingerstrahls. Die Cotyla articularis ist asymmetrisch durch einen stark vorspringenden Grat geteilt. Eine ebenfalls sehr gut erhaltene Phalanx (Taf. 39, Fig. 8) ist 55 mm lang, 39 mm breit und 30 mm hoch, ihre Cotyla articularis ist ungeteilt. Dies dürfte ein 1. Zehenglied vom IV. Strahl sein. Eine 72 mm lange schlanke Kralle (PQ 4, Taf. 39, Fig. 5) ist sehr gut erhalten und ähnelt der Kralle des III. Fingers von *Plateosaurus* aus Trossingen (HUENE 1926: Taf. 4, Fig. 10). Eine schlecht erhaltene (Erhaltungstyp III) 122 mm große Kralle (Taf. 39, Fig. 4) war wahrscheinlich die Kralle des I. Fingers. Die Facies dorsalis ist aufgebläht.

Weitere Phalangen aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)

Eine wenig erodierte Phalanx I 1 dextra (BSP 1962 XLVI 74, PQ A) in mittelmäßiger Erhaltung (Typ II) ist 118 mm lang.

5.4.6 Ilium (Darmbein)

Allgemeine Beschreibung (dazu Abb. 20)

Das Ilium besteht aus dem Darmbeinblatt (Ala ilii), der Hüftgelenkspfanne (Acetabulum) und zwei dorsalen und zwei ventralen Fortsätzen. Der kleinste Fortsatz ist der dorsal gelegene Processus praeacetabularis, der nur ein kurzes nach cranial orientiertes Horn bildet. Nach vorne überragt wird er durch den langen cranioventral orientierten Pubisstielf (Processus articularis ossis pubis), der sich distal verbreitert und cranial konvex und caudal leicht konkav ist und durch je eine deutliche Außen- bzw. Innenkante begrenzt wird. Die caudale Fläche des Pubisstielfes ist Teil des Acetabulums, welches ein halbkreisförmiges Dach bildet, deutlich transversal konkav und nach medial offen ist. Ausgehend vom Pubisstielf, ist das Dach des Acetabulums bis zum Ansatz des Ischiumstielfs nach lateral erweitert und ragt aus der Lateralseite des Iliums etwas hervor. Bei den Iliia der Skelettzusammenstellung wurde in beiden Fällen dieser Teil des Acetabulums etwas zu weit vorragend ergänzt (Taf. 29, Fig. 1b, c, e, 2a, b). Üblicherweise tritt die Erweiterung des Acetabulum-Daches nicht so deutlich hervor (Taf. 29, Fig. 4b, c, 5-8).

Nach caudal setzt sich das Acetabulum im Ischiumstielf (Processus articularis ossis ischii) fort. Der Ischiumstielf entspringt etwa in der Mitte des Iliums und weist hauptsächlich nach ventral und etwas caudalwärts. Im Querschnitt ist der Ischiumstielf rundlich, bis auf die schwach konkave acetabulare Seite. In lateraler Ansicht ist der caudale Rand des Ischiumstielfes distal etwas zugespitzt und caudal vorgewölbt. Nach einem kurzen Bogen geht der Ischiumstielf in den ventro-

caudalen Rand der Ala über. Der Hinterfortsatz des Iliums (Processus postacetabularis) ist deutlich kräftiger als der Vorderfortsatz entwickelt und hat die Form eines stumpfen Hornes.

Bereits ab der Mitte des Dorsalrandes der Ala setzt eine Verdickung ein, die sich in den Processus postacetabularis erweitert. Die Ala ilii ist eine lateral etwas konkave Fläche, die kontinuierlich in die vier Fortsätze übergeht und dazwischen von vier Rändern begrenzt wird: Der dorsale Rand (Crista ilii) ist eine wenig gerundete Kante, die dorsal kaum gewölbt ist und der lateralen Konkavität der Ala folgt. Der craniale Rand hat die Form einer engen Bucht zwischen dem Processus praeacetabularis und dem Processus articularis ossis pubis. Der ventrale Rand (Antitrochanter) grenzt an das Acetabulum. Die caudale Begrenzung der Ala ist zugleich auch die dünnste Stelle des Iliums und hat einen beinahe geraden, wenig nach caudal vorspringenden Verlauf zwischen dem Ischiumstielf und dem Processus postacetabularis.

Die Innenfläche des Iliums ist mit Ausnahme der ventralen und cranialen Fortsätze durch Protuberanzen und Rinnen reich gegliedert (Taf. 29, Fig. 1d, 4a). Beide zusammen dienen der Verankerung der Sacralrippen am Ilium, der größte Teil der Innenfläche ist also als Facies articularis ossis sacri anzusprechen. Die genaue Einpassung der Sacralrippen in die Vertiefungen konnte erhaltungs- und präparationsbedingt und mangels assoziierter Sacralia für die Iliia der Skelettzusammenstellung nicht ermittelt werden. In den meisten Fällen sind auch die übrigen Ellinger Iliia auf der Medialseite schlecht erhalten oder unvollständig (Taf. 29, Fig. 3b, 6-8).

In Ellingen sind Iliia von mehreren Individuen unterschiedlicher Größe nachgewiesen, bei denen sich ein ontogenetischer Trend feststellen lässt: Relativ zur Höhe des Iliums nimmt im Laufe des Wachstums dessen Länge zu. Dies ist ausschließlich auf eine überproportionale Verlängerung des Processus postacetabularis zurückzuführen. Diese allometrische Verlängerung und Verstärkung des Processus postacetabularis ist deutbar als notwendige Begleiterscheinung einer ontogenetisch wie phylogenetisch entwickelten stärkeren Beteiligung des Caudosacrale an der Aufhängung der Wirbelsäule am Becken. Da eine Verlängerung des Processus praeacetabularis andererseits nicht feststellbar ist, gibt es keine Anhaltspunkte für eine Inkorporierung des letzten Dorsalwirbels in das Sacrum. Am Ilium bestätigt sich deshalb der Trend zur ausschließlichen Inkorporierung von Caudalwirbeln in das Sacrum, wie er schon bei den Sacralia festgestellt wurde.

Ilium dextrum und Ilium sinistrum der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153, PQ 40 C) (Taf. 29, Fig. 1-2)

Die beiden Iliia gehören zu dem assoziierten Teilskelett aus PQ 40/XL. Sie sind beinahe vollständig erhalten, nur im Bereich um das Acetabulum herum wurde in beiden Fällen etwas ergänzt. Der Antitrochanter ist dabei zu stark hervortretend modelliert worden. Verschiedene Risse und Unregelmäßigkeiten wurden ausgefüllt bzw. geglättet und verliehen den Knochen künstlich das glatte Aussehen.

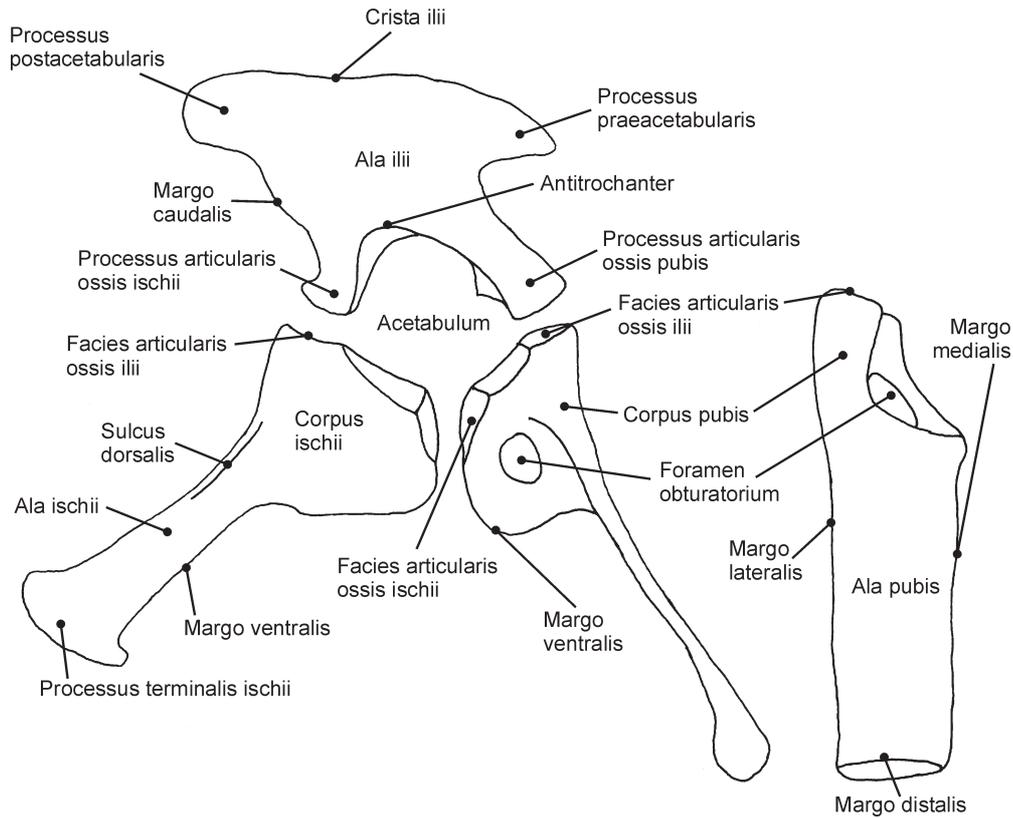


Abb. 20: Anatomische Terminologie der Beckenknochen. (Zeichnung modifiziert nach HUENE 1926: Taf. 5).

Fig. 20: Anatomical terms of pelvis bones. (Drawing modified after HUENE 1926: pl. 5).

Das linke Ilium (Taf. 29, Fig. 2) ist 59 cm lang, 37 cm hoch wenig gut erhalten (Erhaltungstyp III). Der Knochen besteht aus einem Mosaik kleiner Bruchstücke. Die Innenseite ist stark ergänzt und es sind noch Reste von Sandstein vorhanden. Die Crista ilii ist nur 35 mm breit, die Margo caudalis der Ala ilii ist 56 mm breit. Der Processus articularis ossis pubis ist 155 mm breit und sein Vorderrand ist vom Hinterrand des Processus articularis ossis ischii 46 cm entfernt. Letzterer hat eine Breite von 128 mm.

Das rechte Ilium (Taf. 29, Fig. 1) ist etwas kürzer: 56 cm lang, die Höhe ist mit 37 cm gleich. Insgesamt ist die Erhaltung etwas besser als beim leicht aufgeblähten linken Ilium. Entsprechend sind die Messwerte etwas kleiner: Die Crista ilii ist 28 mm breit, die Margo caudalis 37 mm, die Breite des Processus articularis ossis pubis ist ca. 140 mm, beim Processus articularis ossis ischii ca. 130 mm.

Tafel 29 / Plate 29

Ilia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Maßstab: 20 cm.

Ilia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Scale: 20 cm.

Fig. 1-2: Ilia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153, PQ 40).

Fig. 1: Ilium dextrum. a: lateral (Stereopaar), b: Skizze davon, ergänzte Teile sind schraffiert, c: ventral, d: medial (Stereopaar), e: dorsal (Stereopaar).

Fig. 2: Ilium sinistrum. a: lateral, b: ventral, c: medial.

Fig. 3: Ilium dextrum (BSP 1962 XLVI 76, PQ I H). a: lateral, b: medial.

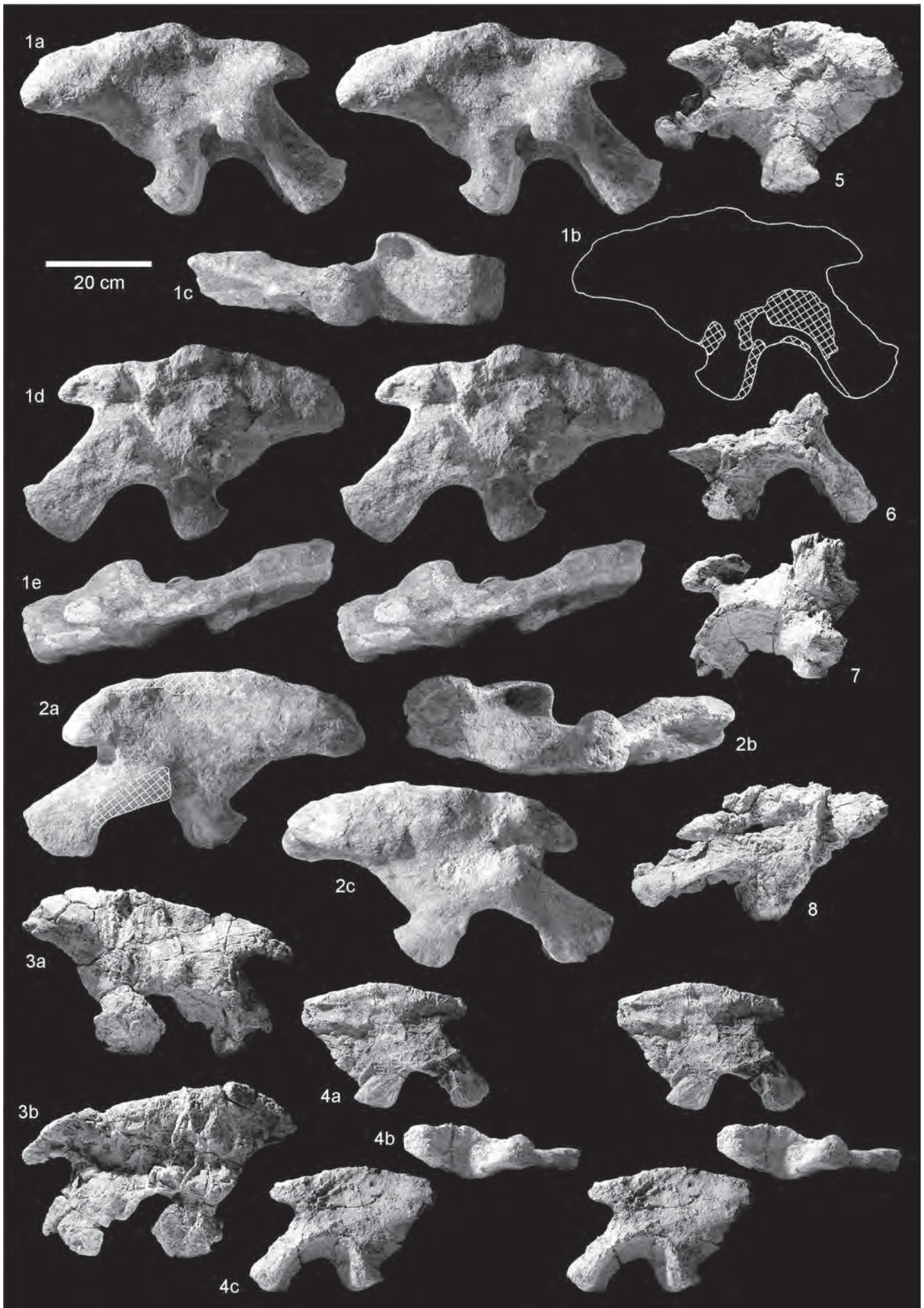
Fig. 4: Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 80, PQ X H). Stereopaare. a: medial, b: ventral, c: lateral.

Fig. 5: Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 75, PQ 8 M) lateral.

Fig. 6: Ilium dextrum (BSP 1962 XLVI 79, PQ 1 D) lateral.

Fig. 7: Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 78, PQ A) lateral.

Fig. 8: Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 77, PQ 4 A, IV H) lateral.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 75, PQ 8 M)
(Taf. 29, Fig. 5)

Das linke Ilium ist extern relativ gut erhalten und von verheilten Rissen durchsetzt, die mediale Seite ist stark konkretionär überwuchert (Erhaltungstyp II). Der Processus articularis ossis pubis ist zur Hälfte abgebrochen, sein Rest konkretionär entstellt (Erhaltungstyp III). Der Processus articularis ossis ischii ist vollständig, der Processus postacetabularis ist erodiert. Die Länge des Iliums beträgt 46 cm, seine Höhe am Ischiumstiel 35 cm, das Acetabulum ist transversal maximal 107 mm breit.

Ilium dextrum (BSP 1962 XLVI 76, PQ I H)
(Taf. 29, Fig. 3)

Das nicht ganz vollständige 55 cm lange Ilium ist schlecht erhalten (Erhaltungstyp III); alle Processus sind erodiert, mit Ausnahme des Processus praeacetabularis. Das Acetabulum ist transversal 155 mm breit, ein Teil des Acetabulums ist ausgebrochen. Das Ilium ist von zahlreichen, teilweise auszementierten Rissen durchzogen.

Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 77, PQ 4 A, IV H)
(Taf. 29, Fig. 8)

Das relativ kleine, 42 cm lange linke Ilium ist stark dorsoventral komprimiert und durch konkretionäre Wucherungen entstellt (Erhaltungstyp III). Nur der Processus praeacetabularis ist vollständig, alle anderen Processus sind erodiert. Der Processus postacetabularis ist massiv überkrustet und ausgewuchert.

Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 78, PQ A)
(Taf. 29, Fig. 7)

Es ist nur das Acetabulum und der Processus praeacetabularis vollständig erhalten, die Ala ilii und die übrigen Processus sind erodiert. Das Ilium (32 cm erhaltene Länge) ist mediolateral stark komprimiert, so dass das Acetabulum (Breite 125 mm) nun quasi nach lateral offen ist. Diagnostisch für die Zuordnung zu *Plateosaurus* sind der kurze Processus praeacetabularis, das breite Acetabulum und der nach medial zugschärfte, nach caudal ausgebuchtete Margo caudalis.

Ilium dextrum (BSP 1962 XLVI 79, PQ 1 D)
(Taf. 29, Fig. 6)

Von dem Ilium ist nur der das Acetabulum umgebende Bereich vorhanden. Die Processus articularis ossis pubis bzw. ischii sind jeweils fast vollständig. Oberhalb des Acetabulums verläuft eine Erosions- oder Lösungs-Kante mit starker pedogener Überprägung der Knochensubstanz. Auch die Medialeseite des Iliums ist stark konkretionär entstellt (Erhaltungstyp III).

Ilium sinistrum (BSP 1962 XLVI 80, PQ X H)
(Taf. 29, Fig. 4)

Bis auf einen kleinen caudalen Teil des Processus postacetabularis, von dem vielleicht 3 cm fehlen, ist das Ilium von 33 cm Länge vollständig. Einige auswuchernde Risse durchziehen das gut erhaltene Ilium (Erhaltungstyp II). Das Acetabulum ist transversal 115 mm breit. Die Facies medialis der Ala ilii zeigt die eingetiefte, von Knochenwülsten eingerahmte, girlandenartige Facies articularis synsacrocostalis und in der caudalen Hälfte darüber liegend eine eigene kleine Ansatzstelle für den Processus transversus des Sacrale 2.

5.4.7 [Os] Pubis (Schambein)

Allgemeiner Bauplan (dazu Abb. 20)

Das Corpus pubis besitzt eine caudodorsal gelegene Facies articularis ossis ilii, dahinter schließt sich ein kurzes, schmales Acetabulum an und caudoventral die kleine Facies articularis ossis ischii. Von dort steigt die Margo ventralis nach dorso-medial in einer dünnwandigen Knochengirlande an, die das Foramen obturatorium vollständig umschließt. Wieder auf der ursprünglichen Ebene des Corpus angelangt, mündet die Margo ventralis mit einem Knick in die Margo medialis der Ala pubis ein. Die Ala pubis ist etwas mehr als doppelt so lang wie das Corpus pubis. Die dünne, plattenartige Ala ist an der Margo medialis mit ihrem entsprechenden bilateralen Gegenstück durch Bänder oder Knorpel verbunden, in seltenen Fällen (*Plateosaurus reinigeri*) auch knöchig verwachsen. Die Ala ist an der Margo medialis nur halb so dick wie an der Margo lateralis, welcher zur Margo medialis parallel verläuft. Kurz vor der zu den medialen und lateralen Rändern senkrecht ste-

Tafel 30 / Plate 30

Pubes und Ischia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Fig. 1-2 Pubes und Fig. 5 Ischia der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153). Maßstab: 10 cm.

Pubes and ischia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Figs. 1-2 pubes and fig. 5 ischia of the skeletal arrangement (BSP 1962 I 153). Scale: 10 cm.

Fig. 1: Os pubis sinistrum (PQ 40 F). a: medial, b: ventral (Stereopaar).

Fig. 2: Os pubis dextrum (PQ XXXVI S) ventral mit ergänzten Bereichen schraffiert.

Fig. 3: Os pubis sinistrum (BSP 1962 XLVI 81, PQ 14 S). a: lateral, b: dorsal (Stereopaar).

Fig. 4: Os pubis sinistrum (BSP 1962 XLVI 82, PQ XVIII 18 L, XVIII 18 T, 22 A) dorsal.

Fig. 5: Ischia (PQ 40 B). a: cranial, b: links lateral, c: caudal, d: Skizze mit Schraffierung der ergänzten Teile, e: proximal, f: distal.

Fig. 6: Ischia (BSP 1962 XLVI 89, PQ 14 U). a: cranial, b: links lateral, c: caudal, d: distal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

hender Margo distalis verdickt sich die Ala pubis erheblich. Die Margo distalis ist als rugose Fläche ausgebildet. Die breite, plattenartige Ala pubis und die dazu abgeknickte Medialseite des Corpus sind typisch für die Prosauropoden.

Ossa pubes der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153, PQ XXXVI S und 40 F)
(Taf. 30, Fig. 1-2)

Das rechte Pubis (PQ XXXVI S, Taf. 30, Fig. 2) mit einer rekonstruierten Länge von 75 cm ist proximal unvollständig, das Corpus ist größtenteils ergänzt. Die Margo ventralis wurde nicht ergänzt. Die Ala pubis ist 59 cm lang, proximal 27 cm breit, distal 20 cm und dort 83 mm dick. In der Mitte der Ala ist die Dicke an der Margo medialis 10 mm, an der Margo lateralis 32 mm. Die Knochensubstanz ist gut erhalten (Erhaltungstyp II).

Das linke Pubis (PQ 40 F, Taf. 30, Fig. 1) ist an den distalen 10 cm der Ala ergänzt. Die Erhaltung ist gut (Typ II). Das Corpus pubis ist proximal 21 cm breit und 14 cm dick. Der ventrale Teil des Corpus fehlt.

Os pubis sinistrum (BSP 1962 XLVI 81, PQ 14 S)
(Taf. 30, Fig. 3)

Das linke, vollkommen überkrustete, vollständige Pubis von 74 cm Länge ist etwas verdrückt und proximal durch auswuchernde Konkretionsbildungen und tiefe Risse entstellt (Erhaltungstyp III). Die Ala pubis ist maximal 19 cm breit und medial 19 mm dick, während sie lateral 43 mm Dicke aufweist. Das Foramen obturatorium ist vollständig von Knochen umschlossen und dürfte etwa oval 2x4 cm klein gewesen sein, die dünne umschließende Knochenwand ist hier etwas ausgebrochen.

Os pubis sinistrum (BSP 1962 XLVI 82)
(PQ XVIII 18 L, XVIII 18 T, 22 A) (Taf. 30, Fig. 4)

Das linke fast vollständige Pubis ist stark verdrückt und fast treppenartig gefaltet. Der proximale, stärker pedogen entstellte Teil (oder „unterer Absatz“) wurde im tiefsten Niveau der Grabung gefunden (PQ XVIII 18 L, ansteigender Teil XVIII 18 T), das distale Ende („oberer Absatz“) etwas höher (PQ 22 A). Die Pedogenese (Erhaltungstyp I) und Deformation hat den für Prosauropoden typischen proximalen Knick der medialen Seite nach ventral praktisch nivelliert, wobei der Ringschluss um das Foramen obturatorium verloren ging. Die mediale Kante der Ala pubis ist ausgefranst unvollständig, das distale Ende weist die übliche Verdickung auf.

Weitere Pubes

Eine extrem konkretionär auswuchernde (Erhaltungstyp IV) Ala pubis (BSP 1962 XLVI 83, PQ 8 E) ist 49 cm lang und 13 cm breit. Von einem gut erhaltenen (Erhaltungstyp II) 24 cm langen linken Pubis (BSP 1962 XLVI 84, PQ XVIII 18) ist der distale Bereich abgebrochen, der proximale erodiert, die Ala ist 11 cm breit. Ein weiteres Stück einer gut erhaltenen Ala pubis (BSP 1962 XLVI 85, PQ 34 B) ist 29 cm lang und 12,5 cm breit. Von einem kleinen linken Pubis (BSP 1962 XLVI 86, PQ 22 A) ist der proximale Teil erodiert, von der vorhandenen Länge von 41 cm kann man auf eine Gesamtlänge von ca. 45 cm schließen. Das gut erhaltene, etwas erodierte rechte Pubis (BSP 1962 XLVI 88, PQ XVIII 18 L) – vielleicht das Gegenstück zum oben erwähnten, auf Taf. 30, Fig. 4 abgebildeten Pubis – ist planiert; der Knochenring um das Foramen obturatorium ist halb offen.

Diskussion

WELLNHOFER (1994) rekonstruierte die Pubes der Skelettzusammenstellung mit einem nicht vom Knochen umschlossenen („offenen“) Foramen obturatorium. (Das Begriffspaar „offen“ und „geschlossen“ ist irreführend und sollte vermieden werden.) Er interpretierte dies als ein Merkmal, das den Ellinger *Plateosaurus* von dem Trossinger *Plateosaurus* unterscheidet. Auch bei Theropoden und anderen Reptilien ist das Foramen obturatorium nicht vollständig vom Knochen des Pubis umschlossen, sondern liegt zwischen Ischium und Pubis eingefügt.

Die häufige Unvollständigkeit des Corpus pubis im ventralen Bereich ist jedoch auf die Zerbrechlichkeit der nur wenige mm dünnen ventralen Knochengirlande um das Foramen herum zurückzuführen. Bei sehr vielen Plateosauriden-Skeletten fehlt dieser Teil oder ist ergänzt. Bei immerhin einem sehr großen weiteren Pubis aus Ellingen ist jedoch das Corpus vollständig erhalten und zeigt ein umschlossenes Foramen obturatorium, wie auch die Trossinger, Halberstädter und Fricker Plateosaurier.

5.4.8 Ischium (Sitzbein)

Allgemeiner Bau (dazu Abb. 20)

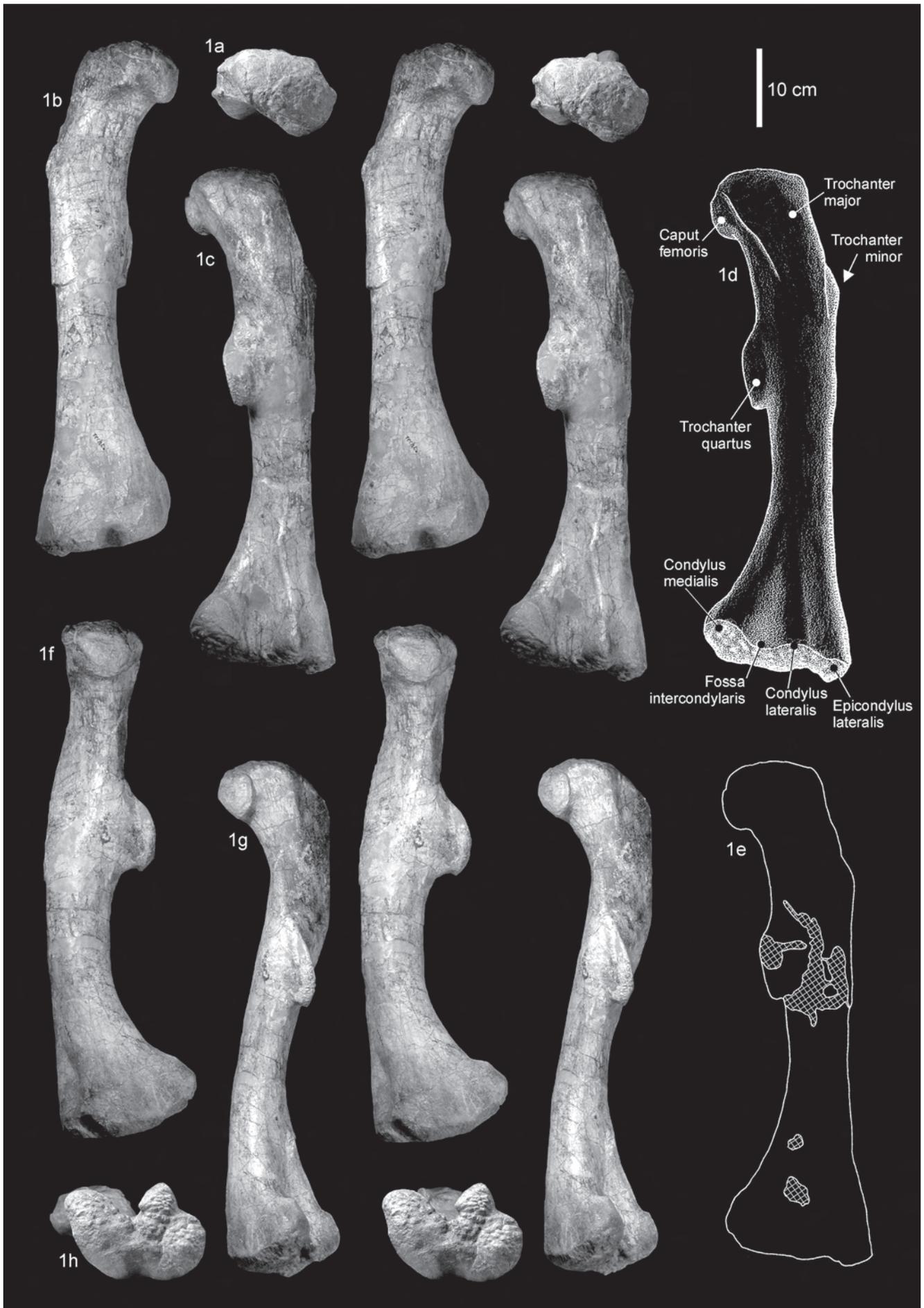
Das Ischium besteht aus einem plattenartigen Corpus ischii und der mehr schaftartigen Ala ischii. Am dorsalen Rand des Corpus ist die breite Facies articularis ossis ilii, der nach caudal eine schmale und etwas zurückgezogene Facies articularis

Tafel 31 / Plate 31

Femur dextrum von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus Trossingen (SMNS 13200, Typus von *Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913). Maßstab: 10 cm.

Femur dextrum of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 from Trossingen (SMNS 13200, holotype of *Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913). Scale: 10 cm.

Fig. 1: Stereoansichten. a: proximal, b: cranial, c: caudal, d: Zeichnung mit anatomischer Terminologie, e: Skizze mit Angabe der wesentlich ergänzten Oberflächen in Schraffur, f: craniomedial, g: caudomedial, h: distal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

femoris und die wieder etwas breitere Facies articularis ossis pubis folgen. Nach ventral schließt sich ein gratartiger Margo ventralis an, der nach medial verläuft und in die Ala ischii übergeht. Die Ala ischii ist auf ihrer gesamten Länge mit ihrem bilateralen Gegenstück in Verbindung, verwächst jedoch nicht damit. Die Ala ischii ist schaftartig und erweitert sich distal zum Processus terminalis ischii, der eine stumpfe Endfläche, die Sitzfläche, ausbildet. Die gemeinsame ventrale Seite der Alae ist etwas zugespitzt. Auf der flacheren dorsalen Seite befindet sich im proximalen Teil der Ala eine dorsolateral gelegene Rinne, im Weiteren Sulcus dorsalis genannt.

Ischia der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153, PQ 40 B) (Taf. 30, Fig. 5)

Die beiden Ischia sind artikuliert erhalten. Ob sie zusammengewachsen waren, lässt sich aufgrund der Erhaltung (Erhaltungstyp II) und Präparation nicht mehr sagen. Vom rechten Ischium fehlt der proximale Teil des Corpus, er wurde komplett modelliert. Die Ala ist vollständig bis auf wenige oberflächliche Ergänzungen. Das linke Ischium ist distal oberflächlich ergänzt und sonst vollständig. Die Länge ist 59 cm, die Strecke von der scharfrandigen Margo ventralis bis zur dorsalen Spitze der Facies articularis ossis ilii ist 35 cm lang. Die Alae sind zusammen 127 mm breit. Am dorsolateralen Rand der Ala befindet sich der schwach eingetiefte longitudinale Sulcus dorsalis.

Der Kanal zwischen den Corpora ischiorum (Taf. 30, Fig. 5a) limitiert die Größe der Eier des Tieres auf 10 cm transversal-Durchmesser - sofern das Tier ein Weibchen war und die Ischia nicht lateral verdrückt wurden. Der Processus terminalis ischii wurde schon einmal von BUFFETAUT et al. (1995: 741, Abb. 4c) in distaler Ansicht abgebildet; die dargestellte Verwachsung der Ischia war jedoch wahrscheinlich original nicht vorhanden.

Ischia (BSP 1962 XLVI 89, PQ 14 U)
(Taf. 30, Fig. 6)

Von den beiden Ischia fehlt jeweils der proximale freie Teil. Über die Strecke von $\frac{2}{3}$ der ursprünglichen Länge sind die Ischia fest miteinander verbunden, teilweise pedogen verschmolzen (Erhaltungstyp II), aber nicht verwachsen. Dieses Fragment von 34 cm Länge ist in der Mitte etwa 10 cm breit, verbreitert sich jedoch nach distal stark und bildet eine stumpfe, herzförmige Abschlussfläche, die Sitzfläche.

Weitere Ischia

Ein artikuliertes, pedogen (Erhaltungstyp III) verwachsenes Ischia-Paar (BSP 1962 XLVI 90, PQ VIII L) ist rechtsseitig proximal vollständig, bis auf die Facies articularis ossis pubis an der ventralen und cranialen Ecke, und reicht noch ein Stück die Ala hinunter. Linksseitig ist das entsprechende Ala-Stück und die Basis des Corpus ischii vorhanden. Auf beiden Ischia ist ein Sulcus dorsalis vorhanden. Von einem kleinen Ischium (BSP 1962 XLVI 91, PQ A) fehlen das abgebrochene proximale Ende und das erodierte distale Ende. Der Sulcus dorsalis weist es als linkes Ischium aus und reicht etwa bis zur Hälfte der Länge der Ala. Die Gesamtlänge dürfte etwa 46 cm betragen haben. Von einem substanziell gut erhaltenen rechten Ischium (BSP 1962 XLVI 92, PQ A) ist das Corpus und der obere Teil der Ala vorhanden. Ein weiteres großes (>51 cm) linkes Ischium (BSP 1962 XLVI 93, PQ 2 S) ist verdrückt und proximal und distal etwas erodiert. Es ist distal sehr schmal und zeigt keine Spuren einer Verwachsung mit dem Gegenstück. Ein stark verdrücktes linkes Ischium (BSP 1962 XLVI 94, PQ XVIII 18 M) ist allseitig erodiert und teilweise stark durch konkretionäre Bildungen verformt (Erhaltungstyp III).

5.4.9 Femur (Oberschenkelknochen)

Für den generellen Bau und phylogenetische Veränderungen des Femur sei auf die Arbeit von HUTCHINSON (2001) verwiesen. Die hier verwendeten anatomischen Begriffe sind in Taf. 31, Fig. 3b dargestellt. Eine taxonomische Bewertung der Ellinger Femora und der Femora von Prosauropoden allgemein wird in einem gesonderten Kapitel (7.) vorgenommen.

Femora der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153, PQ XL B) (Taf. 33-34)

Das linke Femur (Taf. 33) ist mäßig gut erhalten (Erhaltungstyp III), diverse Risse sind verkleistert, der Trochanter quartus und die distale Endfläche sind ergänzt. Statt den fehlenden Condylus lateralis und Epicondylus lateralis wurde ein flacher einzelner Gelenkhöcker modelliert. Zwischen den Cristae supracondylares ist das Corpus etwas eingebrochen. Die Gesamtlänge des Femur ist 96 cm, die distale Breite (29) cm, die proximale (caudo)latero-(cranio)mediale Länge 25 cm, die Breite 16 cm. Der Schaft ist 3 cm unter dem Trochanter quartus craniocaudal 123 mm und transversal 122 mm dick.

Das rechte Femur (Taf. 34) ist distal stark ergänzt. (Die ergänzten Flächen sind in Taf. 34 an der Glätte erkennbar.) Die Erhaltung ist überwiegend mäßig (Erhaltungstyp III), nur im

Tafel 32 / Plate 32

Femur sinistrum von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus Trossingen (SMNS 13200, Typus von *Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913). Maßstab: 10 cm.

Femur sinistrum of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 from Trossingen (SMNS 13200, holotype of *Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913). Scale: 10 cm.

Fig. 1: Stereoansichten. a: proximal, b: lateral, c: craniolateral, d: Skizze mit ergänzten Teilen in Schraffur, e: craniomedial, f: laterocaudal, g: Skizze dazu (wie Fig. 1d), h: distal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Bereich um den Trochanter quartus etwas besser (Erhaltungstyp II). Das gesamte proximale Ende ist stark aufgebläht (Länge 27 cm, Breite 20 cm). Der Trochanter quartus hat eine Länge von ca. 12 cm, ist 6 cm hoch und sein Hinterrand ist hinten scharf - etwas hakenförmig - zum Corpus gebogen. 3 cm unterhalb des Trochanter quartus ist der craniocaudale Durchmesser 115 mm, der transversale Durchmesser 112 mm.

Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 95, PQ 33 F)
(Taf. 35, Fig. 1)

Dieses ist das besterhaltene Femur aus Ellingen (Erhaltungstyp I-II), nur am Caput femoris zeigen sich konkretionäre Wucherungen. Die Gesamtlänge des Femur ist 65 cm. Im oberen Teil des Corpus ist das Femur eingebrochen (Loch) und auf der caudolateralen Seite ist eine Knickfalte. Das distale Ende ist 19 cm breit. 3 cm unter dem Trochanter quartus ist der craniocaudale Durchmesser 77 mm, der transversale 99 mm.

Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 96, PQ 32 D)
(Taf. 35, Fig. 6)

Ein fast vollständiges Femur in schlechter Erhaltung (Erhaltungstyp III) ist schraubenartig tordiert, so dass das Caput femoris nicht nach (cranio)medial sondern nach cranial weist, wenn der distale Schaft die Orientierung bestimmt. Die Gesamtlänge ist 70 cm. Der Trochanter major ist unvollständig, der Trochanter minor dagegen gut erhalten. Das distale Ende ist 21 cm breit, in der Fossa intercondylaris eingebrochen und cranial unvollständig. Aufgrund der Torsion und Ergänzungen im Schaftbereich ist die Angabe der Schaft-Durchmesser nicht sinnvoll.

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 97, PQ A)
(Taf. 35, Fig. 11)

Es konnte nur der distale Teil des Schaftes (30 cm) aus dem Aushub gerettet werden, die Condylus sind abgebrochen ebenso der proximale Teil des Schaftes. Erkennbar ist medial und lateral jeweils die verdickte Crista supracondylaris und die Fossa intercondylaris. Die Crista supracondylaris lateralis ist laterocaudal eingefaltet, der laterale Teil führt zum Epicondylus lateralis (abgebrochen). Proximal hat der Schaft einen größten Durchmesser von 113 mm, die untere unvollständige Breite beträgt 195 mm. Das Femur ist craniocaudal komprimiert, von Rissen durchzogen und pedogenetisch mittelstark entstellt (Erhaltungstyp II).

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 98, PQ A)
(Taf. 35, Fig. 10)

Das distale Bruchstück (Länge 205 mm) eines rechten Femur ist stark craniocaudal komprimiert und mittelstark von der Karbonat-Pedogenese betroffen (Erhaltungstyp III). Bei einer Breite von 205 mm ist der Schaft craniocaudal nur noch 45 mm stark. Die Condylus sind jeweils vollständig. Condylus und Crista supracondylaris sind jeweils auf beiden Seiten nach medial verdrückt. Der Epicondylus lateralis ist distal durch Konkretionsbildung mit dem Condylus lateralis verschmolzen.

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 99, PQ A)
(Taf. 35, Fig. 3)

Die proximale Hälfte (Länge 45 cm) eines rechten Femur wurde aus dem Aushub geborgen. Einige Schaftbruchstücke fehlen. Die Facies caudalis ist besser erhalten (Erhaltungstyp II) als die Facies cranialis (Erhaltungstyp III); auch die Markhöhle ist durch Bodenbildung verwittert und verkrustet. Der Trochanter quartus ist abgebrochen; das Femur ist distal vom Trochanter quartus abgebrochen. Zu erkennen sind noch das etwas abgesetzte Caput femoris und der Trochanter major.

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 100, PQ 34 G)
(Taf. 35, Fig. 8)

Von diesem Femur ist nur etwa die distale Hälfte mit 39 cm Länge vorhanden. Der Markhohlraum ist nicht mit Karbonat verfüllt, die Oberfläche des Knochens ist krümelig oder glatt mit Karbonatflöckchen und entlang der Fossa intercondylaris nach oben ist der Markhohlraum eingebrochen (Erhaltungstyp I). Die distale Breite ist 22 cm.

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 101, PQ A)
(Taf. 35, Fig. 7)

Das rechte Femur von 66 cm Länge wurde beinahe vollständig geborgen, nur der Condylus lateralis mit dem Epicondylus lateralis sind abgebrochen. Das Caput femoris und die Facies articularis antitrochanterica sind erodiert. Einige Schaftwandstücke fehlen. Der Trochanter quartus ist abgebrochen, seine Basis aber noch gut erkennbar. Der Schaftdurchmesser beträgt unterhalb des Trochanter quartus transversal 102 mm und craniocaudal 90 mm. Die Strecke vom dorsalen Ende des Caput femoris bis zur Unterkante des Trochanter quartus ist 36 cm, die Strecke von dort bis zum distalen Ende des Con-

Tafel 33 / Plate 33

Femur sinistrum von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 von dem assoziierten Individuum aus Planquadrat 40/XL aus Ellingen.
Femur sinistrum of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837, part of the associated individual of PQ 40/XL from Ellingen.

Fig. 1: a, d-f Stereoaufnahmen. a: caudal, b: distal, c: lateral, d: mediocranial, e: medial, f: proximal, g: Skizze dazu (Ergänzungen schraffiert), h: Detail der cranialen Schaftfläche. Maßstab: Fig. 1a-f: 20 cm, Maßstab Fig. 1g: 3 cm.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

dylus medialis ist 33 cm lang. Die transversale Breite am distalen Ende beträgt (22) cm. Die Pedogenese war mäßig stark wirksam (Erhaltungstyp II-III), vor allem lateral und cranial mit tiefen Rissen. Die ursprüngliche sigmoidale Biegung des Femur ist erhalten, allerdings ist das Femur in sich schraubenartig tordiert worden, so dass das Caput femoris nach cranial weist und der Trochanter quartus nach medial, wenn man die distale Gelenkung als Bezugsquelle für die Orientierung nimmt.

Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 102, PQ XIV K₁)
(Taf. 35, Fig. 5)

Es ist etwa die distale Hälfte vollständig und vom oberen Schaft noch einmal ein Viertel der ursprünglichen Gesamtlänge aber ohne die Facies caudalis erhalten (erhaltene Länge 70 cm). Die distale Gelenkung ist erodiert. Obwohl nur mäßig stark von Pedogenese-Effekten betroffen (Erhaltungstyp II), ist das Femur doch sehr stark craniocaudal komprimiert (vgl. Taf. 35, Fig. 5b). Dort, wo entsprechend einer distalen Breite von 21 cm der Trochanter quartus liegen müsste, wird der Schaft dicker, doch leider ist der Trochanter mit dem ausgebrochenen fehlenden Stück der Facies caudalis verloren gegangen. Direkt unterhalb dieser Fehlstelle hat der Schaft transversal 15 cm und craniocaudal nur 9 cm Durchmesser. Der Effekt der Deformation ist einerseits die Verbreiterung des Schaftes, der proximal von den Condylen normalerweise transversal rasch schlanker wird, zum anderen der Beinahe-Verlust der sigmoidalen craniocaudalen Biegung des Schaftes.

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 103, PQ A)
(Taf. 35, Fig. 9)

Etwa die proximale Hälfte (36 cm lang) eines rechten Femur ist aus dem Aushub gerettet worden. Das Caput femoris ist etwas erodiert. Das Femur ist craniocaudal komprimiert. Ab dem Trochanter minor abwärts ist die Facies cranialis ausgebrochen, auch der Trochanter quartus ist eingebrochen und unvollständig. Die Knochensubstanz ist gut erhalten (Erhaltungstyp II).

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 104, PQ A)
(Taf. 35, Fig. 4)

Von diesem Femur sind nur die proximale Gelenkung und der oberste Teil des Schaftes einschließlich Trochanter minor überliefert (Länge 245 mm). Der Knochen ist pedogen wenig

beeinträchtigt, jedoch sehr stark in sich zerbrochen und komprimiert: Der Schaft weist bei einer transversalen Breite eine craniocaudale Dicke von 47 mm auf.

Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 105, PQ A)
(Taf. 35, Fig. 2)

Nur das Caput femoris mit Collum femoris und dem Ansatz des Corpus femoris sind vorhanden, der Rest abgebrochen und verloren. Das 134 mm lange Stück hat am Schaftansatz einen transversalen Durchmesser von 124 mm und craniocaudal 48 mm. Das Collum ist auffällig kurz; möglicherweise altersbedingt oder eine Abnormität.

Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 34)
(PQ XV F, XVII 17 o. B., 14 T)
(Taf. 40, Fig. 1)

und

Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 33)
(PQ IV A)
(Taf. 40, Fig. 2)

Zwei Femora standen erst nach Beendigung der vorliegenden Dissertation zur Bearbeitung zur Verfügung. Es sind dies ein linkes und ein rechtes Femur von gleicher Länge (78 cm), die im Museum Mensch und Natur in München ausgestellt sind und kürzlich dort wegen Umbaumaßnahmen und genereller Schließung des Museums abkömmlich waren.

Die beiden Femora unterscheiden sich stark in ihrer Erhaltung: während das linke Femur weitgehend gut erhalten ist (geringfügige Plättung, wenig Überkrustung und wenig Displazierung infolge von Karbonatpedogenese), erfuhr das rechte Femur eine starke karbonatische Aufblähung und Überkrustung (inclusive umsäumte Goethit-Kerne; Erhaltungstyp III-IV), die die Morphologie der Gelenkenden unkenntlich macht. Der Schaft ist beim linken Femur etwa 3 cm unterhalb des Trochanter quartus transversal 118 mm breit und craniocaudal 79 mm dick, beim rechten Femur transversal 124 mm und craniocaudal 98 mm.

Wie stark die Aufblähung das Volumen ändert, läßt sich anhand einer einfachen Messung abschätzen: Obwohl beide Femora die gleiche Länge besitzen, wiegt das linke Femur 19,0 kg während das rechte Femur 26,3 kg auf die Waage bringt. Letzteres besitzt also über ein Drittel mehr Masse (138 %) infolge der konkretionären Aufblähung.

Tafel 34 / Plate 34

Femur dextrum von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 von dem assoziierten Individuum aus Planquadrat 40/XL aus Ellingen. Maßstab: 20 cm.

Femur dextrum of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 of the associated individual of PQ 40/XL from Ellingen. Scale: 20 cm.

Fig. 1: a, b, d-f Stereoaufnahmen. a: proximal, b: cranial, c: laterocranial, d: caudal, e: medial, f: lateral, g: distal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

5.4.10 Tibia (Schienbein)

Die in dieser Arbeit verwendeten anatomischen Begriffe sind in Taf. 36, Fig. 1b bildlich dargestellt. Die Untersuchung des umfangreichen Vergleichsmaterials (MB, GPIT, SMNS, JM, BSP) zeigte, dass es einen ontogenetischen Trend zur lateralen Expansion der proximalen Endfläche der Tibia gibt. Die kleinen Tibiae sind in proximaler Ansicht etwa oval, mit einer craniolateralen Einbuchtung (Facies articularis fibularis). Die großen Tibiae haben eine gerundet dreieckige Endfläche und kaum eine craniolaterale Einbuchtung für die Fibula. Diese Beobachtung trifft auch auf die Ellinger Tibiae zu.

Tibiae der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153, PQ XL C) (Taf. 37, Fig. 1)

Die linke Tibia ist modelliert. Die rechte Tibia ist 71 cm lang und vollständig und gut erhalten (Erhaltungstyp II). Nur die proximale Endfläche zeigt konkretionäre Aufblähung durch einige radiale Risse (Erhaltungstyp III), die größtenteils verkleistert wurden. Proximal ist der craniocaudale Durchmesser 28 cm, der transversale 21 cm. Das distale Ende ist craniocaudal komprimiert, die transversale Breite ist 22 cm, die craniocaudale 14 cm. Zwischen dem Tuberculum laterocraniale und dem Tuberculum laterocaudale liegt eine wenige mm breite Rinne, die sich nach proximal zu einer seichten Eintiefung im Schaft erweitert. Der Schaftdurchmesser ist 97 mm, der Umfang 29 cm.

Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 106, PQ A)
(Taf. 11, Fig. 3)

Die fast vollständige Tibia (es fehlt nur ein kleines Stück im Corpus, die beiden Bruchstücke sind zusammenfügbar) ist mittelstark von pedogenen Veränderungen betroffen (Erhaltungstyp II). Die Facies lateralis der etwa 64 cm langen Tibia ist die besser erhaltene Fläche; an einigen Stellen der anderen Seiten fehlen ausgebrochene Stückchen. Das proximale und das distale Ende ist jeweils erodiert, proximal auch lateromedial komprimiert. Der Querbruch (Durchmesser 9 cm) am unteren Bruchstück (Taf. 11, Fig. 3d) zeigt die Auflösung der kom-

pakten Wand des Corpus in Brösel, einzelne konzentrische Späne und unregelmäßige Bruchstücke, die displatziert in einer Karbonatkonkretionsmatrix flottieren und insbesondere den ehemaligen Markhohlraum ausfüllen. (Die Lücken im Knochen sind ausgebrochene Stücke und gehen nicht auf die Pedogenese zurück.)

Tibia sinistra (BSP 1962 XLVI 107, PQ VII A)
(Taf. 11, Fig. 4)

Die proximale Hälfte (ca. 40 cm) einer sehr großen linken Tibia ist relativ vollständig, nur die Tuberositas tibiae und die Crista cnemialis sind unvollständig. Die Erhaltung ist jedoch als „Pseudomorphose von Kalkkonkretion nach Knochen“ anzusprechen: Die Knochensubstanz ist weitgehend aufgelöst und durch Kalk ersetzt. Die ursprüngliche Form ist nur in allgemeinen Zügen gewahrt; überall sind die Konkretionen beliebig aus der Form ausgewuchert. Die proximale Fläche hat die für große *Plateosaurus*-Individuen typische gerundet dreieckige Form.

Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 108, PQ A)
(Taf. 11, Fig. 2)

Die Tibia, von der der größte Teil des Schaftes und das distale Ende in einer Länge von 45 cm erhalten ist, ist stark craniocaudal komprimiert. Die Erhaltung ist mäßig durch pedogene Veränderungen (Erhaltungstyp III).

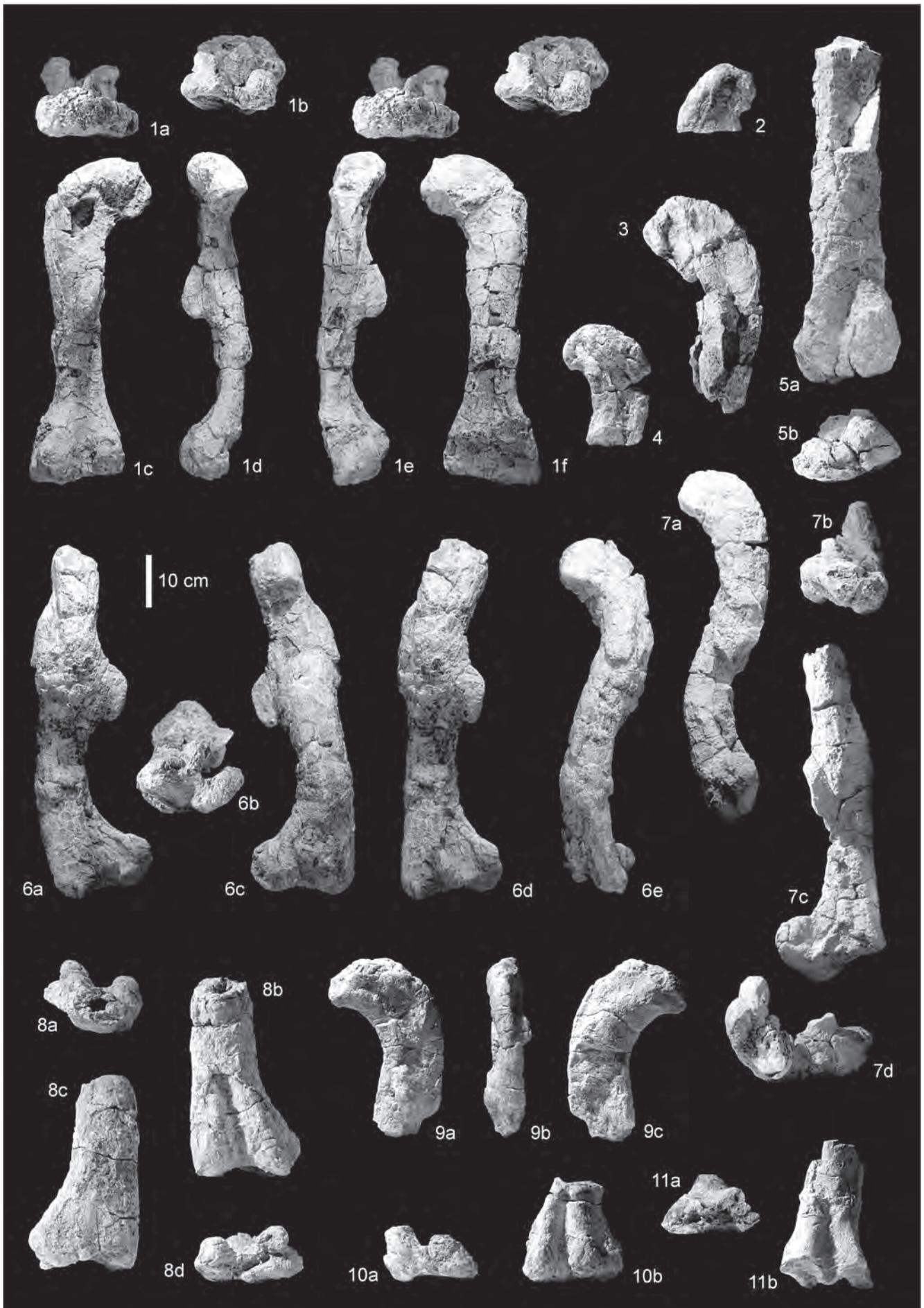
Tibia dextra (BSP 1962 XLVI 109, PQ XVIII 18 J)
(Taf. 11, Fig. 5)

Die Tibia ist vollständig mit einer Länge von 61 cm und einer proximalen Breite von 25 cm. Die Erhaltung ist gut (Erhaltungstyp II), jedoch stark rissig (besonders medial) und deformiert. Die Risse in der Knochenoberfläche setzen sich in der Konkretionsmasse breit keilförmig fort; insgesamt jedoch nur wenig weit nach innen. Die Tibia ist mediolateral komprimiert, distal ist der Markhohlraum eingebrochen und das Tuberculum laterocraniale ist etwas nach lateral umgeknickt.

Tafel 35 / Plate 35

Femora von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Maßstab: 10 cm.
Femora of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Scale: 10 cm.

- Fig. 1: Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 95, PQ 33 F). a: proximal (Stereopaar), b: distal (Stereopaar), c: caudal, d: medial, e: lateral, f: cranial.
Fig. 2: Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 105, PQ A) caudal.
Fig. 3: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 99, PQ A) caudal.
Fig. 4: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 104, PQ A) caudal.
Fig. 5: Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 102, PQ XIV K₁). a: caudal, b: distal.
Fig. 6: Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 96, PQ 32 D). a: medial, b: distal, c: cranial, d: caudal, e: lateral.
Fig. 7: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 101, PQ A). a: medial, b: proximal, c: caudal, d: distal.
Fig. 8: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 100, PQ 34 G). a: proximal, b: caudal, c: cranial, d: distal.
Fig. 9: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 103, PQ A). a: caudal, b: lateral, c: medial.
Fig. 10: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 98, PQ A). a: distal, b: caudal.
Fig. 11: Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 97, PQ A). a: distal, b: caudal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Weitere Tibiae

Von einer weiteren linken Tibia (BSP 1962 XLVI 110, PQ 32) ist nur ein distales Gelenkfragment vorhanden.

5.4.11 Fibula (Wadenbein)

Allgemeiner Bau

Die Fibula ist etwas länger als die Tibia und artikuliert proximal mit dem Femur und der Tibia und distal mit der Tibia und dem Astragalus. Die Facies articularis tibiae ist konkav, die Fibula ist hier um die Biegung des oberen Teils der Tibia herumlaufend plattenartig craniocaudal ausgedehnt. Die proximale Ansicht (Facies articularis femoris) ist etwa abgestumpft sichelig bis subrectangular. Der dünne Schaft (Corpus fibularis) zeigt Leisten für Muskelansätze und Bänder. Die ovale distale Endfläche ist in ihrer Längsachsenausrichtung gegenüber der proximalen Endfläche um ca. 30° verdreht.

Fibulae der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153, PQ XL) (Taf. 37, Fig. 2)

Die linke Fibula ist ergänzt. Die rechte Fibula ist 72 cm lang und gut erhalten (Erhaltungstyp II). Im proximalen Teil ist der craniale Rand ergänzt. Die rugose Facies articularis femoris ist 20 cm lang und 8 cm breit und nur schwach gebogen. Die distale Endfläche ist maximal 18 cm lang und 10,5 cm breit. Oberhalb ist der Schaft eingebrochen und teilweise erodiert.

Weitere Fibulae

Von einer weiteren Fibula (BSP 1962 XLVI 111) ist nur das proximale Gelenkende (Breite 20 cm) und obere Teil des Corpus vorhanden (Länge 44 cm). Die Erhaltung ist schlecht durch starke Risse und andere Karbonatisierungseffekte (Erhaltungstyp III). Die Körperseite konnte nicht festgestellt werden.

5.4.12 Ossa tarsalia et metatarsalia
(Fußwurzel- und Mittelfußknochen)

Tarsalia

Es sind nur wenige Tarsalia aus Ellingen vorhanden. Der Astragalus des rechten Fußes der Skelettzusammenstellung gehört zu einem Theropoden. Links wurde ergänzt. Ein weiterer 17 cm breiter und 68 mm hoher Astragalus (BSP 1962 XLVI 112, PQ A) (Taf. 27, Fig. 9) ist durch konkretionäre Sprengung stark zerklüftet (Erhaltungstyp III).

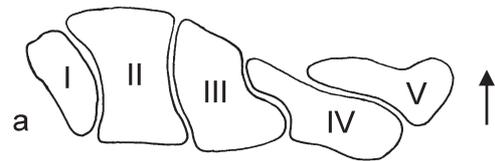


Abb. 21: Charakteristische Gestalt der proximalen (a) und distalen (b) Gelenkflächen der Metatarsalia von *Plateosaurus engelhardti* (vereinfacht gezeichnet nach HUENE 1926 und SMNS 13200, links und rechts kombiniert). Dargestellt sind die Metatarsalia der linken Seite in der HUENESCHEN „Stempeltechnik“ (s. Kap. 2.2.4.2), die Pfeile weisen nach plantar.

Fig. 21: Characteristic shape of proximal (a) and distal (b) articulations of the metatarsals of *Plateosaurus engelhardti* (simplified after HUENE 1926 and SMNS 13200, left and right combined). Depicted are the left metatarsals using HUENE'S stamp technique (s. Chapter 2.2.4.2), arrows point plantar.

Ein maximal 94 mm großer Knochen (BSP 1962 I 153, PQ XXXIV, Taf. 27, Fig. 10, Erhaltungstyp II) ist nach der Form und Größe ein Tarsalknochen, es konnte jedoch nicht festgestellt werden, welcher. Er zeigt Ähnlichkeit mit dem von HUENE (1926: Taf. 6, Fig. 2) beschriebenen Cuneiforme III (Taf. 27, Fig. 11), ist aber größer und nicht identisch geformt.

Metatarsalia

Metatarsalia sind sehr charakteristisch in der Form ihrer Gelenkenden (Abb. 21). Sie lassen sich eindeutig zuordnen. Die Terminologie folgt der von BAUMEL et al. (1993). Der Vergleich bezieht sich auf SMNS 13200 (vgl. HUENE 1926: Taf. 6).

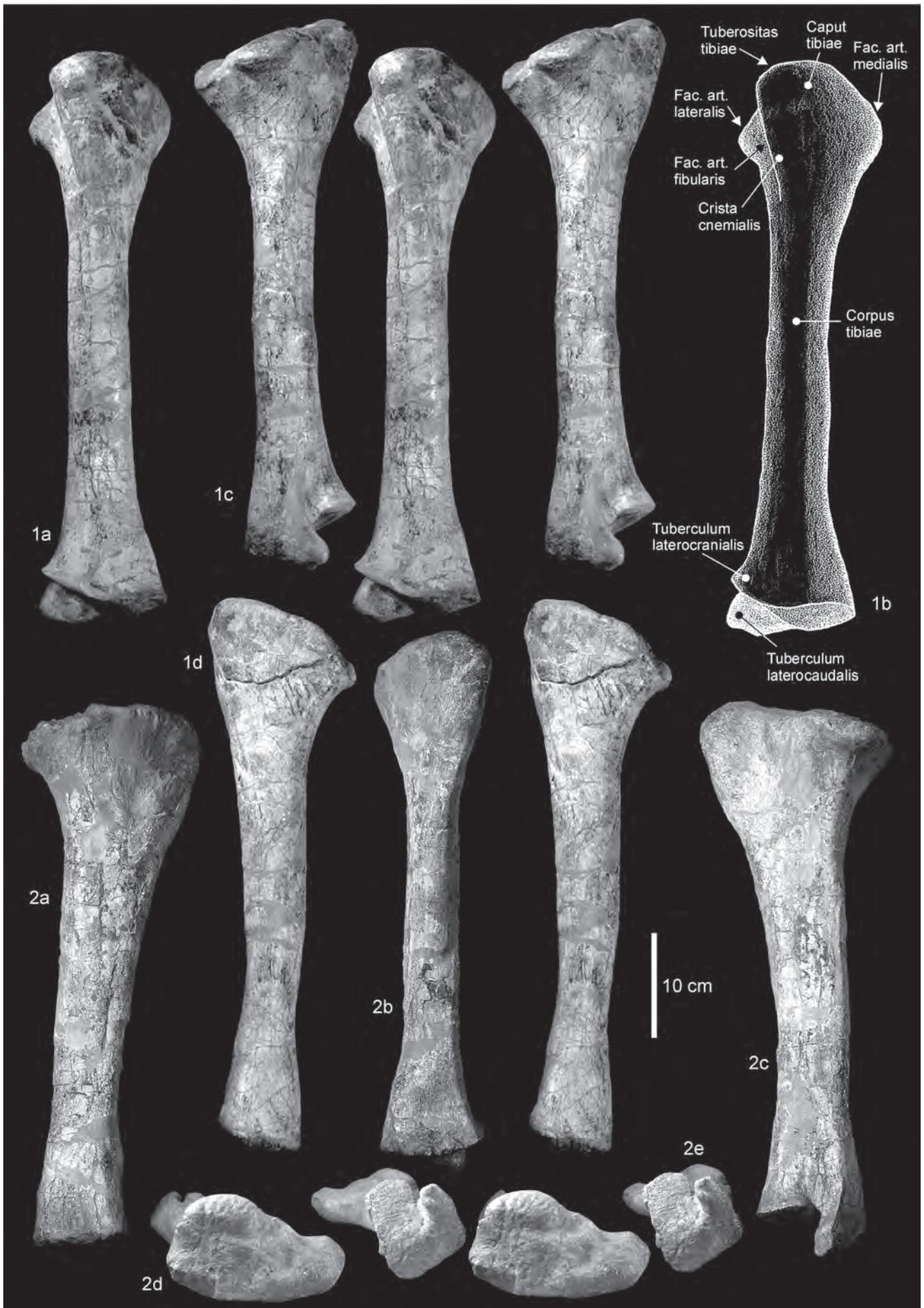
Metatarsalia der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153)

Knochen wurden nur im rechten Fuß eingesetzt. Für den linken wurden spiegelbildliche Nachbildungen modelliert. Ein 16 cm langes, proximal 80 mm ausgedehntes, distal 65 mm breites Metatarsale I (PQ A, Taf. 38, Fig. 3) ist sehr gut erhalten (Erhaltungstyp II). Es ist etwas größer als das von SMNS 13200 (14 cm). Das 28,5 cm lange Metatarsale II (PQ 37, Taf. 38, Fig. 5) ist etwas aufgebläht (Erhaltungstyp II-III). Die größ-

Tafel 36 / Plate 36

Tibiae von *Plateosaurus engelhardti* aus Trossingen (SMNS 13200).
Tibiae of *Plateosaurus engelhardti* from Trossingen (SMNS 13200).

Fig. 1: Tibia dextra. a, c, d Stereoaufnahmen. a: cranial, b: Zeichnung dazu mit anatomischer Terminologie, c: caudolateral, d: medial.
Fig. 2: Tibia sinistra. a: medial, b: caudal, c: lateral, d: proximal (Stereoaufnahme), e: distal (Stereoaufnahme).



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

te proximale Ausdehnung ist 123 mm. Ein weiteres, mit 26 cm Länge kleineres Metatarsale II (PQ VII E, Taf. 38, Fig. 4), wurde als Metatarsale III eingesetzt. Der Schaft ist schlecht erhalten und wurde ergänzt. Das Metatarsale IV (PQ 40, Taf. 38, Fig. 8) gehört ziemlich sicher dem assoziierten Skelettrest in diesem Planquadrat an. Es ist 24,5 cm lang und proximal 100 mm breit.

Weitere Metatarsalia aus Ellingen (BSP 1962 XLVI)

Ein Metatarsale I sinistrum (BSP 1962 XLVI 113, PQ II C) ist vollständig und gut erhalten (Erhaltungstyp II), nur proximal etwas erodiert. Die Länge ist 144 mm, die proximale Breite 66 mm. Ein weiteres vollständiges Metatarsale I sinistrum (BSP 1962 XLVI 114, PQ 32 A) hat eine Länge von 136 mm und ist bei (60) mm Breite proximal ebenfalls leicht erodiert. Ein Metatarsale I dextrum (BSP 1962 XLVI 115, PQ XXXIX J) liegt in vollkommener Erhaltung (Erhaltungstyp II) vor, die Maße sind: Länge 123 mm, proximale Breite 56 mm, proximale Dicke 23 mm.

Es ist auffälligerweise eine große Zahl von gut bis mäßig gut erhaltenen Metatarsalia II in unterschiedlicher Größe fast nur von der rechten Körperseite vorhanden (zur Erinnerung: in der Skelettzusammenstellung wurden zwei Mt II dext. verwendet). Ihre Maße und Fundpunkte sind (L = Länge, B = proximale craniocaudale Breite, D = proximale transversale Dicke):

BSP 1962 XLVI 116, PQ 34 A, L 270 mm, B 90 mm, D 63 mm
 BSP 1962 XLVI 117, PQ 2 E2, L 230 mm, B 85 mm, D 46 mm
 BSP 1962 XLVI 118, PQ 2 S, L 260 mm, B 102 mm, D 70 mm
 BSP 1962 XLVI 119, PQ A, L 250 mm, B 91 mm, D 62 mm
 BSP 1962 XLVI 120, PQ 7 G, L (150) mm, B 98 mm, D 66 mm
 BSP 1962 XLVI 87, PQ A (Taf. 10, Fig. 3, Erhaltungstyp II + III), L 240 mm, B 95 mm, D 52 mm

Ein Metatarsale III dextrum (BSP 1962 XLVI 121, PQ XV A) ist vollständig (24 cm lang), aber proximal eingebrochen,

verquetscht und ausgelaugt (Erhaltungstyp I). Ein weiteres 34 cm langes Metatarsale III dextrum (BSP 1962 XLVI 122) wäre cranial substanziell relativ gut erhalten (Erhaltungstyp II), es ist jedoch durch viele Spreizbrüche und caudal durch kongrektionäre Bildungen bzw. Auslaugung, schließlich durch Erosion im proximalen Teil betroffen.

Metatarsale quartum sinistrum (BSP 1962 XLVI 123, PQ IX B) (Taf. 38, Fig. 6)

Der Knochen gehört zu den extrem von Pedogenese (Erhaltungstyp IV) entstellten, nur mit Mühe noch bestimmbar Fossilien. Die Länge beträgt 305 mm, die proximale Breite 115 mm.

Metatarsale quartum dextrum (BSP 1962 XLVI 124, PQ 8 J) (Taf. 38, Fig. 7)

Das Metatarsale IV ist relativ gut erhalten (Erhaltungstyp II), nur auf der caudalen Seite ist es eingedrückt. Bei einer Länge von 240 mm ist es proximal 83 mm breit und craniocaudal 35 mm dick. Am distalen Ende fehlen einige Ecken.

5.4.13 Ossa digitorum pedis (Zehenknochen)

Die Identifizierung dieser Knochen ist erheblich durch die Erhaltung erschwert. Etliche Phalangen sind stark aufgebläht oder unvollständig und oft verquetscht. Von welcher Körperseite die Phalanx stammt, konnte nicht ermittelt werden. Besonders auffallend ist die große Zahl von Phalangen mit einer sehr hohen Cotyla articularis, die sonst nur bei wenigen proximalen Phalangen beim II. und III. Strahl im Fuß von *Plateosaurus* vorkommt. Außer den gleich zu beschreibenden Phalangen der Skelettrekonstruktion, die im rechten Fuß verwendet wurden (der linke besteht fast nur aus Nachbildungen), sind aus Ellingen noch 8 weitere große Fuß-Phalangen in unterschiedlichster Erhaltung vorhanden. Außerdem ist noch eine zusätzliche Krallen vorhanden.

Tafel 37

Tibia und Fibula des assoziierten Teilskelettes von *Plateosaurus engelhardti* aus dem Planquadrat 40/XL von Ellingen. Maßstab: 10 cm.

Fig. 1: Tibia dextra (BSP 1962 I 153, PQ XL C). Stereoaufnahmen. a: proximal, b: Skizze (ergänzter Teil schraffiert), c: medial, d: lateral, e: caudal, f: cranial, g: distal.

Fig. 2: Fibula dextra (BSP 1962 I 153, PQ XL). a: lateral, b: Skizze mit den Ergänzungen schraffiert, c: laterocaudal (Stereoaufnahme), d: distal, e: medial (Stereoaufnahme), f: proximal, g: cranial.

Plate 37

Tibia and fibula of the associated partial skeleton of *Plateosaurus engelhardti* from PQ 40/XL from Ellingen. Scale: 10 cm.

Fig. 1: Tibia dextra (BSP 1962 I 153, PQ XL C). Stereoviews. a: proximal, b: sketch (molded parts cross-hatched), c: medial, d: lateral, e: caudal, f: cranial, g: distal.

Fig. 2: Fibula dextra (BSP 1962 I 153, PQ XL). a: lateral, b: sketch (molded parts cross-hatched), c: laterocaudal (stereopair), d: distal, e: medial (stereopair), f: proximal, g: cranial.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Phalangen der Skelettzusammenstellung
(BSP 1962 I 153)

Linker Fuß

Phalanx III 1 (PQ A, Taf. 39, Fig. 6, Erhaltungstyp II) ist 95 mm lang, proximal 68 mm hoch und 70 mm breit, distal 63 mm breit und 48 mm hoch.

Rechter Fuß

Phalanx I 1 (PQ XIV G, Taf. 39, Fig. 11, Erhaltungstyp II) ist 99 mm lang und proximal 66 mm breit und 57 mm hoch. Die Trochlea articularis ist 37 mm schmal und weit auf die Facies ventralis gezogen, wie es für diesen Knochen bei *Plateosaurus* typisch ist. Die Krallen der I. Zehe gehört zu einem Theropoden.

Phalanx II 1 (PQ VIII F, Taf. 39, Fig. 10, Erhaltungstyp III) ist 78 mm lang, proximal 75 mm hoch aber nur 68 mm breit. Phalanx II 2 (PQ XXXVI, Erhaltungstyp III) ist 100 mm lang und stark entstellt. Die Phalanx unguialis II (PQ XVII, Taf. 39, Fig. 3, Erhaltungstyp II) ist 122 mm lang, proximal 39 mm breit und 49 mm hoch.

Phalanx III 1 (PQ A, Taf. 39, Fig. 15, Erhaltungstyp II) ist 106 mm lang, 83 mm breit und 80 mm hoch. Die Cotyla articularis der Phalanx III 2 (PQ XVII D, Taf. 39, Fig. 7, Erhaltungstyp III) ist proximal asymmetrisch durch einen Grat geteilt und insgesamt etwas verquetscht. Die Maße sind: Länge 90 mm, Breite 76 mm, Höhe 55 mm. Phalanx III 3 (PQ A, Taf. 39, Fig. 12, Erhaltungstyp II) ist 82 mm lang und etwas schräg verquetscht (Breite 51 mm, Höhe 47 mm). Die optimal erhaltene Phalanx unguialis III (PQ XI J, Taf. 39, Fig. 1, Erhaltungstyp II) ist nach dem vorhandenen Tuberculum flexorium eine Fingerkrallen. Die Maße sind: Länge 98 mm, Breite 32 mm, Höhe 54 mm.

Phalanx IV 1 fehlt. Phalanx IV 2 (PQ XXXIX, Taf. 39, Fig. 14, Erhaltungstyp II) ist 64 mm lang, 47 mm hoch und 52 mm breit. Phalanx IV 3 (PQ 11, Taf. 39, Fig. 9, Erhaltungstyp II) ist 60 mm lang, 47 mm breit und 39 mm hoch. Phalanx IV 4 (Taf. 39, Fig. 13, Erhaltungstyp II) ist 52 mm lang, 35 mm breit und ebenso hoch. Phalanx unguialis IV (PQ XI, Taf. 39, Fig. 2, Erhaltungstyp II) ist etwas verquetscht. Die Länge ist 107 mm, die Breite 35 mm und die Höhe 44 mm. Die Phalange(n) der fünften Zehe fehlt(en).

6. DIE GANGART UND DIE SCHWANZHALTUNG VON *PLATEOSAURUS*

(WAR *PLATEOSAURUS* EIN VIERBEINER ODER EIN ZWEIBEINER?)

6.1. HISTORISCHE REKONSTRUKTIONEN

Die Frage der Fortbewegungsart der Prosauropoden ist bis heute umstritten. MEYER (1837, 1855) verglich *Plateosaurus engelhardti* mit den Gliedmaßen der großen Landsäugetiere und nahm Vierbeinigkeit an, ohne jedoch die Vorderbeine zu kennen, die bei den Originalfunden nicht erhalten waren. Bei den spärlichen Resten des 19. Jahrhunderts etwa von *Thecodontosaurus*, *Euskelosaurus*, *Dimodosaurus*, *Gresslyosaurus* und „*Belodon*“ bzw. „*Zanclodon*“ wurde eine eichsenhafte Vierbeinigkeit stets vorausgesetzt und nie in Zweifel gezogen oder diskutiert.

Dinosaurier wurden während des 19. Jahrhunderts zunächst als übergroße Eidechsen rekonstruiert (man denke an die bekannten Lebendmodelle von HAWKINS im Crystal Palace von London oder die zeichnerische Rekonstruktion von *Iguanodon* als einhörnige Riesen-Eidechse durch OWEN). Die älteste bildliche Teil-Rekonstruktion eines Prosauropoden ist eine Zeichnung eines Hinterbeines mit Becken, Sacrum und einigen Rückenwirbeln von PIDANCET (Abb. 23a PIDANCET 1873: Taf. [3], Syntypen von *Dimodosaurus poligniensis* PIDANCET & CHOPARD, 1862; siehe GALTON 1998a). Sie zeigt eine horizontal aufgereichte Wirbelsäule und ein reptilienhaft doppelt geknicktes Hinterbein.

Tafel 38 / Plate 38

Metacarpalia und Metatarsalia von *Plateosaurus engelhardti* aus Ellingen. Maßstab: 5 cm.
Metacarpalia and Metatarsalia of *Plateosaurus engelhardti* from Ellingen. Scale: 5 cm.

- Fig. 1: Metacarpale I sinistrum (PQ X E, vgl. Taf. 9, Fig. 3). a: palmar, b: proximal, c: distal, d: dorsal.
Fig. 2: Metatarsale I sinistrum (PQ II D). a: palmar, b: lateral, c: distal.
Fig. 3: Metatarsale I dextrum (PQ A). a: dorsal, b: medial, c: distal, d: proximal.
Fig. 4: Metatarsale II dextrum (PQ VII E). a: dorsal, b: proximal, c: distal, d: lateral.
Fig. 5: Metatarsale II dextrum (PQ 37). a: dorsal, b: lateral, c: proximal, d: distal.
Fig. 6: Metatarsale IV sinistrum (BSP 1962 XLVI 123, PQ IX B). a: dorsal, b: proximal, c: distal.
Fig. 7: Metatarsale IV dextrum (BSP 1962 XLVI 124, PQ 8 J). a: dorsal, b: proximal, c: distal.
Fig. 8: Metatarsale IV sinistrum (PQ 40). a: lateral, b: proximal, c: distal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

Ein Umschwung hin zu einer zweibeinigen Rekonstruktion begann mit COPE (1866), der den Fuß eines Theropoden („*Laelaps*“) und wenig später (COPE 1870a, b) auch den des Prosauropoden *Anchisaurus* („*Megadactylus*“) zwar als plantigrad erklärt, aber gleichzeitig auf die hohe Ähnlichkeit mit den Füßen der Vögel hinweist. COPE (1870a) stützt sich außer auf morphologische Befunde auch auf die häufigen quadruped-plantigraden fossilen Sitzmarken von Dinosauriern aus Connecticut und Massachusetts, die er dahingehend deutet, dass sich *Megadactylus*-artige Tiere in Sprüngen fortbewegt haben müssen und die plantigrade Haltung bei der Rast einnahmen. Die Vorstellung von den Känguru-artig springenden kleineren Theropoden hat sich noch lange gehalten (z. B. FRAAS 1913a, 1914).

Erst mit vollständigeren Resten von *Anchisaurus* und *Ammosaurus* konnte MARSH (1893a: Taf. 6, 1893b: Abb. 1, 1896: 151, Taf. 4) diese Tiere als biped und digitigrad rekonstruieren (Abb. 22). MARSH diskutiert dabei die Proportionen der Arme und Beine; die kurzen, aber im Vergleich zu späteren Theropoden doch relativ langen Arme seien zwar für eine vierbeinige Fortbewegung auch geeignet, aber die mit scharfen Krallen bewehrten Hände seien hauptsächlich zum Greifen und nicht für die Lokomotion gedacht. Als weiteres Argument zieht MARSH (1893a, b) die schon erwähnten „Vogel-Fährten“ aus Connecticut heran, wo hauptsächlich bipede Fährten und nur selten quadrupede oder solche mit Schwanzschleifspuren gefunden wurden. Auch MARSH hält *Anchisaurus* oder nahe Verwandte für die Erzeuger dieser Fährten.

Die Rekonstruktion von MARSH (1893a, b) war höchst einflussreich, sie war fast 100 Jahre bestimmend für alle zweibeinigen Darstellungen von Prosauropoden. So rekonstruierte HUENE (1907-08, 1926 u. a.) ganz ähnlich sämtliche Prosauropoden als hoch aufgerichtete Zweibeiner, deren Wirbelsäule in 45° oder einem noch steileren Winkel zum Boden stand, mit einem nachschleifenden oder knapp bodenfrei ge-

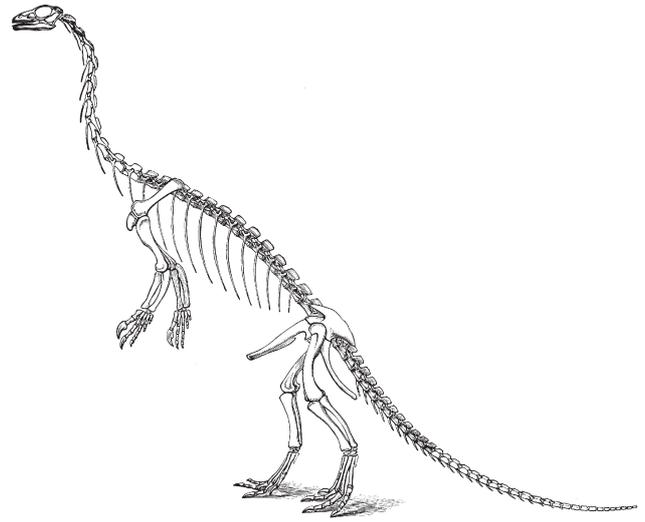


Abb. 22: Bipede, digitigrade Rekonstruktion von *Anchisaurus* (aus MARSH 1896: Taf. 4).

Fig. 22: Bipedal digitigrade reconstruction of *Anchisaurus* (from MARSH 1896: pl. 4).

tragenen Schwanz. Er stützte sich dabei auch auf seine umfangreiche skelettmorphologische Kenntnis, die sogar in eine Teil-Rekonstruktion der Muskulatur von *Plateosaurus* (HUENE 1907-08: 271-297, Taf. 111) mündete.

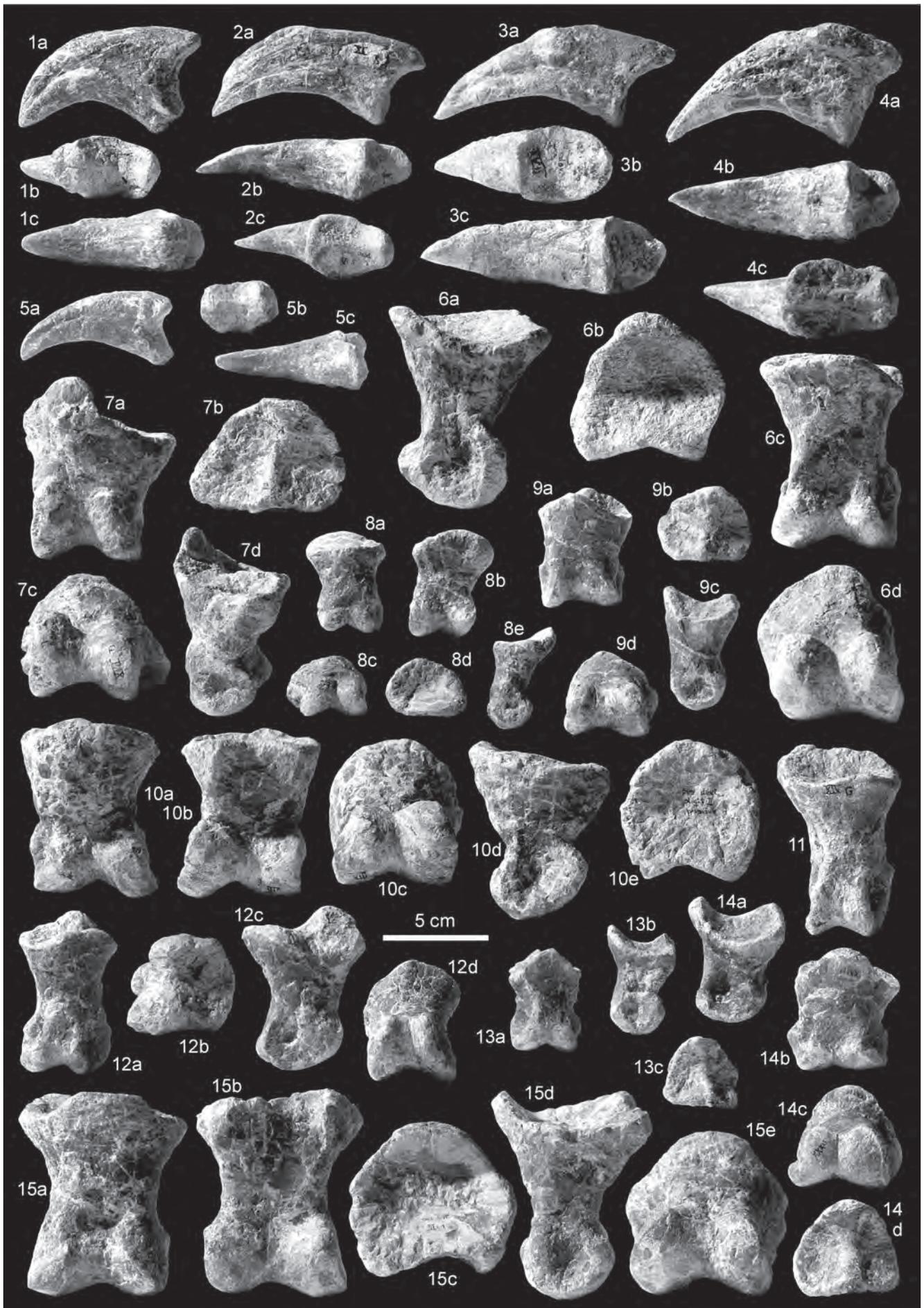
Nach diesem Meilenstein wurde die Fortbewegungsart kontrovers diskutiert. JAEKEL (1910: 276) kommt für die Sauropoden und ihre Vorfahren nach seinen Halberstädter Funden zunächst zu der Überzeugung, dass diese Tiere „sich auf ihren Beinen nach Art der Eidechsen bewegten, [und] dass sie ihre Beine, besonders die Hinterfüße, auch zu scharrender Tätigkeit benützten“. Er rekonstruiert ein Hinterbein (JAEKEL 1910:

Tafel 39 / Plate 39

Zehenglieder und Krallen in der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153) aus Ellingen. Maßstab: 5 cm.

Phalanges and unguals used in the skeletal arrangement (BSP 1962 I 153) from Ellingen. Scale: 5 cm.

- Fig. 1: Phalanx unguialis pedis III (PQ XI J). a: lateral, b: proximal, c: ventral.
 Fig. 2: Phalanx unguialis pedis IV (PQ XI). a: lateral, b: ventral, c: proximal.
 Fig. 3: Phalanx unguialis pedis II (PQ XVII). a: lateral, b: proximal, c: ventral.
 Fig. 4: Phalanx unguialis manus I (PQ A). a: lateral, b: ventral, c: proximal.
 Fig. 5: Phalanx unguialis manus III (PQ 4). a: lateral, b: proximal, c: ventral.
 Fig. 6: Phalanx pedis III 1 (PQ A). a: lateral, b: proximal, c: dorsal, d: distal.
 Fig. 7: Phalanx pedis III 2 (PQ XVII D). a: dorsal, b: proximal, c: distal, d: lateral.
 Fig. 8: Phalanx pedis IV I (PQ 30 J). a: dorsal, b: palmar, c: distal, d: proximal, e: lateral.
 Fig. 9: Phalanx pedis IV 3 (PQ 11). a: dorsal, b: proximal, c: lateral, d: distal.
 Fig. 10: Phalanx pedis II 1 (PQ VIII F). a: dorsal, b: palmar, c: distal, d: lateral, e: proximal.
 Fig. 11: Phalanx pedis I 1 (PQ XIV G) dorsal.
 Fig. 12: Phalanx pedis III 3 (PQ A). a: dorsal, b: proximal, c: lateral, d: distal.
 Fig. 13: Phalanx pedis IV 4 (PQ A). a: dorsal, b: lateral, c: proximal.
 Fig. 14: Phalanx pedis IV 2 (PQ XXXIX). a: lateral, b: dorsal, c: distal, d: proximal.
 Fig. 15: Phalanx pedis III 1 (PQ A). a: dorsal, b: palmar, c: proximal, d: lateral, e: distal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

274, Abb. 2: MB Skelett I) mit stark angewinkeltem Knie und abgelenktem, plantigrad angelegtem Fuß. Er wendet sich damit vor allem gegen die von amerikanischen Paläontologen und dem Wiener OTHENIO ABEL bevorzugte Rekonstruktion von Sauropoden mit digitigrader, säulenartiger Beinsetzung nach Art der Elefanten. In einem Lichtbildervortrag im Februar 1911 zeigt JAEKEL (1912b: 11-12) die fertig gestellte Montage des ersten Halberstädter Skelettes mit einer Beinsetzung, die „weit mehr der eines Krokodils ähnelte“ und betont, „dass das Tier vor allem mit der ganzen Fussfläche auftrat“.

In seinem Lehrbuch „Die Wirbeltiere“ postuliert JAEKEL (1911: 157-158) jedoch nach den bis dahin gefundenen 25 Skeletten aus Halberstadt sowie für andere Dinosaurier eine - wenn auch schwerfällige - mit den Hinterbeinen „wie die Känguruhs“ hüpfende Fortbewegung. Über diesen unbegründeten Wechsel der Ansicht mokiert sich TORNIER (1912: 3-4), der als Beleg für einen typischen Reptilienhabitus den „Reptilienbau“ des Schulter- und Hüftgelenkes angibt. Gleich darauf veröffentlicht JAEKEL (1912a: 1095-6, Abb. 4-7, MB Skelett I und XXV) Skelettmontagen und Rekonstruktionen, die die Tiere aufgerichtet mit känguru-ähnlicher Beinhaltung aber weiterhin plantigrad aufgesetztem Fuß zeigen (Abb. 23b). Die Knie sind mäßig stark gewinkelt.

FRAAS (1912, 1913a, s. a. TORNIER 1912: 4) bringt nun ein gewichtiges Argument für eine eidechsen-ähnliche Beinhaltung ins Spiel: die Fundsituation der Trossinger Plateosaurier im natürlichen Gelenkverband. Noch im Jahr 1913 seiner Bergung wird im Stuttgarter Museum das Skelett SMNS 13200 beinahe gänzlich seiner Fundlage entsprechend in reptilischer Schreitstellung montiert (Abb. 24, FRAAS 1913a; FRAAS & BERCKHEMER 1926).

Später folgt MÜLLER-STOLL (1935) dieser Argumentation, wonach die Plateosaurier stets in reptilischer Schreitstellung mit abgespreizten Beinen gefunden würden, welche Haltung demzufolge auch die Lebendstellung gewesen sein müsse. Er vergleicht *Plateosaurus* mit rezenten Eidechsen in ihren Gliedmaßenproportionen und stellt fest, dass Plateosaurier ein quadrupedes, plantigrades Kriech-Schreiten vollführt oder - bei Eile - einen semibipeden, plantigraden kurzen Wechseltritt ausgeführt haben müssen (wie ein Basilisk). Weiterhin schließt er, dass die Vorfahren der Plateosaurier eine arboricole Lebensweise besaßen, aber zu terricoler übergegangen seien. Auszuschließen sei eine bipede digitigrade Stellung (sensu HUENE), da den Plateosauriern wichtige Merkmale fehlen würden [sic!], die eine solche Stellung ermöglichten, darunter ein seitlich vom Schaft abgesetzter Oberschenkelkopf, Vorhandensein eines großen Trochanters, Verlängerung und Ver-

schmelzung der Metatarsien oder alternativ die Ausbildung eines Sprunggelenkes mit vergrößertem Astragalus und Calcaneus (MÜLLER-STOLL 1935: 21). Als letztes Argument für eine eichsenhafte Fortbewegung führt er das Vorhandensein von Bauchrippen an, die als Schutz der Eingeweide beim Kriechen gedient hätten.

HUENE (Abb. 23c; 1926) indessen blieb bei seiner zweibeinigen Rekonstruktion (HUENE 1907-08) und ließ nach der letzten Grabung in Trossingen 1921-23 zwei Skelette im Sauriersaal der Tübinger Universität in aufgerichteter und gebückter, aber zweibeinig digitigrader Haltung montieren (GPIT I u. II, Abb. 25, vgl. HUENE 1932: Taf. 25).

In späteren Jahren wurde in vielen populären Darstellungen ein Kompromiss gewählt, bei dem Prosauropoden sowohl in zwei- als auch vierbeiniger Pose gezeigt wurden, oder aber die kleineren Formen als Zweibeiner und die größeren als Vierbeiner. Vorbild für die meisten populären Darstellungen mit zwei- und vierbeiniger Pose sind die beiden Skelettmontagen (GPIT I und II) in der Rekonstruktionszeichnung von HUENE (1928), deren eine in gebückter Haltung nur noch zur Vierbeinigkeit umgezeichnet wurde.

Eine der bekannteren Skelettmontagen ist auch die Gruppe von 4 Abgüssen des gleichen Individuums (SMNS 13200) in vier unterschiedlichen Posen im Stuttgarter Museum, die die verschiedenen Möglichkeiten der Rekonstruktion mit gestreckten Extremitäten aufzeigen (Abb. 4).

6.2 NEUERE SKELETTANATOMISCHE ERGEBNISSE

Neuere Arbeiten (WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986, GALTON 1990, PAUL 1997) rekonstruieren *Plateosaurus* als fakultativ quadrupeden, sonst aber bipeden, digitigrad laufenden Dinosaurier mit horizontal ausgerichteter Wirbelsäule, wobei funktionsmorphologische Erkenntnisse von anderen Dinosauriergruppen zugrunde liegen (Abb. 23d-f). WELLNHOFER (1994) plädierte jedoch für eine obligatorische Quadrupedie (Abb. 26), gestützt auf Merkmale der Schwanzwirbelsäule beim Ellinger *Plateosaurus* (zu diesen Merkmalen siehe Kapitel 6.3.).

Eine moderne biomechanische Analyse der Beckengestalt und Haltung der Hinterbeine von *Plateosaurus* (SMNS 13200 und andere) wurde von CHRISTIAN et al. (1996) durchgeführt. Gestützt auf die Untersuchungen von CHRISTIAN et al. (1996) kann - wenig ergänzt um eigene Befunde - Folgendes festgehalten werden:

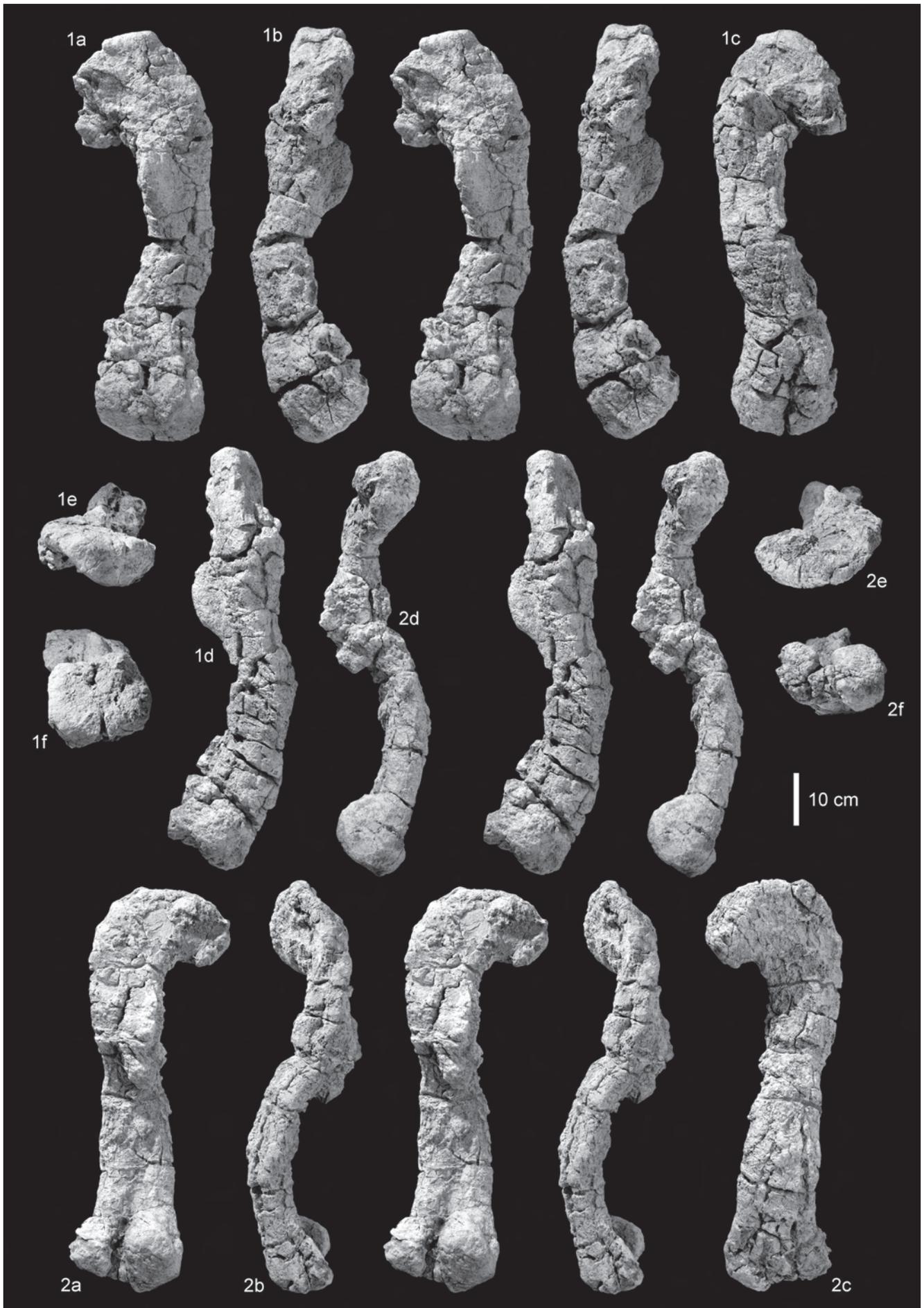
Tafel 40 / Plate 40

Femora von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus Ellingen. Maßstab: 10 cm. Fotoarbeiten: G. JANSSEN (München).

Femora of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 from Ellingen. Scale: 10 cm. Photographic work: G. JANSSEN (Munich).

Fig. 1 Femur dextrum (BSP 1962 XLVI 34, PQ XV F, XVII 17 o. B., 14 T). a, b, d Stereoaufnahmen. a: caudal, b: medial, c: cranial, d: lateral, e: proximal, f: distal.

Fig. 2 Femur sinistrum (BSP 1962 XLVI 33, PQ IV A). a, b, d Stereoaufnahmen. a: caudal, b: lateral, c: cranial, d: medial, e: proximal, f: distal.



MOSER, M.: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 aus dem Feuerletten von Bayern

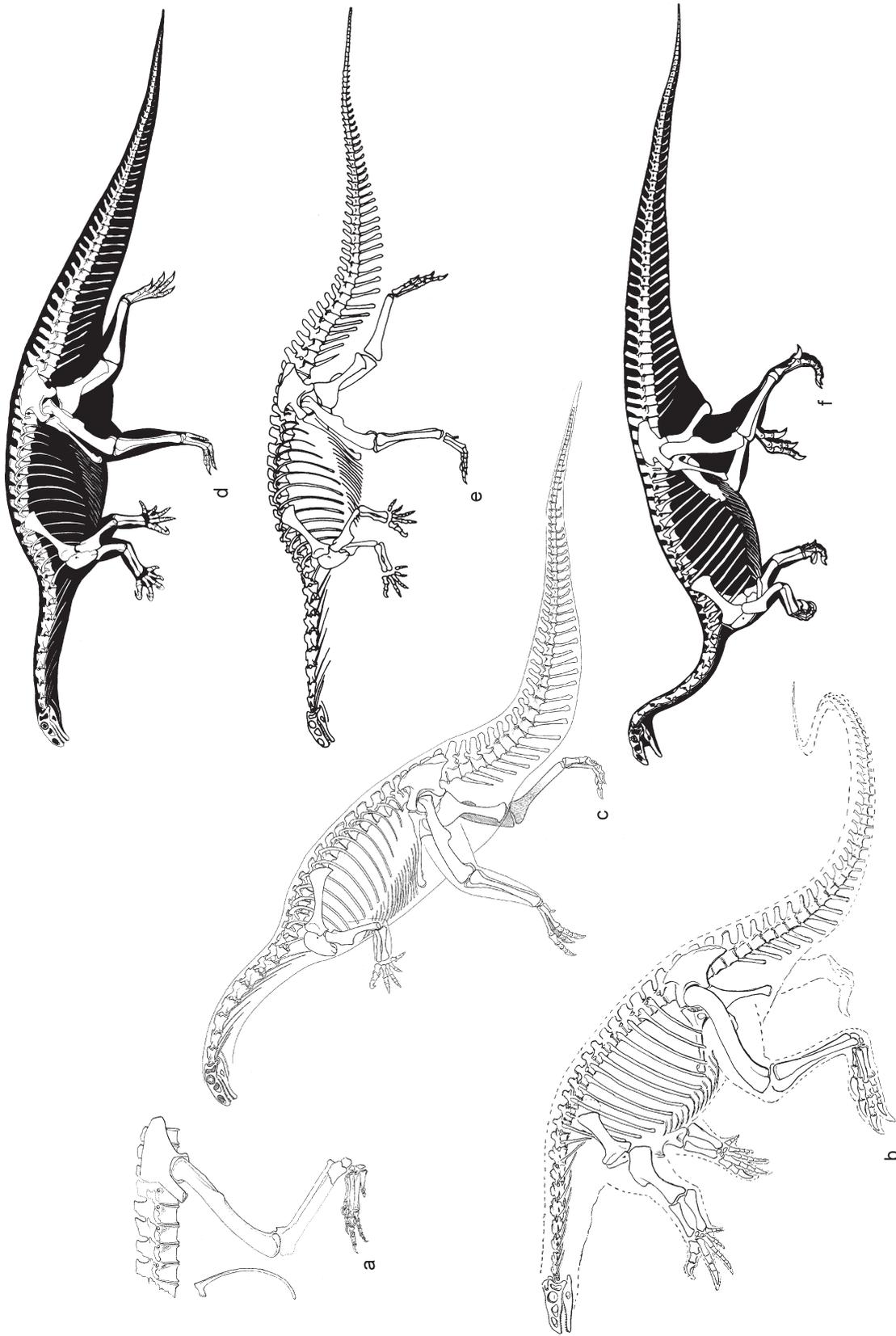


Abb. 23: Verschiedene Rekonstruktionen von *Plateosaurus*. a: plantigrad tripod (aus PIDANCET 1873, Taf. [3]). b: plantigrad biped mit horizontal getragener Wirbelsäule (aus HUENE 1926, Taf. 7) d: digitigrad biped mit horizontal getragener Wirbelsäule (aus WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986; Abb. 9). e: digitigrad biped mit horizontal getragener Wirbelsäule mit leichter Biegung des Schwanzes (aus GALTON 1990; Abb. 15.1.B). f: digitigrad quadruped mit horizontal getragener Wirbelsäule und steif ausgestrecktem Schwanz (aus PAUL 1997; Abb. S. 123).

Fig. 23: Various reconstructions of *Plateosaurus*. a: plantigrade tripod (from PIDANCET 1873: pl. [3]). b: plantigrade bipedal with upright vertebral column (from HUENE 1926: pl. 7). d: digitigrade bipedal with horizontally borne vertebral column (from WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986: fig. 9). e: digitigrade bipedal with horizontal backbone and slightly stretched out tail (from PAUL 1997: fig. p. 123).

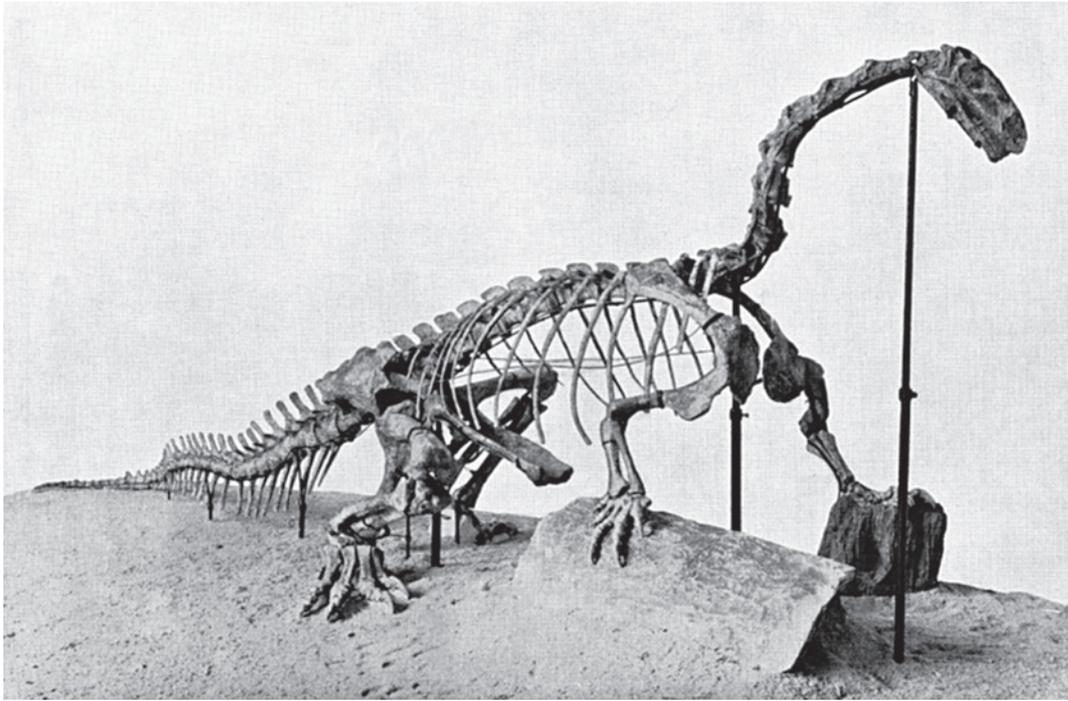


Abb. 24: Historische Skelettmontage von *Plateosaurus* (SMNS 13200) in „reptilischer“ Kriechstellung mit stark angewinkelten Kniegelenken, die der Fundlage etwa entspricht (aus FRAAS & BERCKHEMER 1926).

Fig. 24: Historical skeletal mount of *Plateosaurus* (SMNS 13200) in a reptile-like crawling posture with strongly bended knees which corresponds to the finding situation (from FRAAS & BERCKHEMER 1926).

1) Die Hinterbeine befinden sich in (beinahe) gestreckter Stellung unter dem Körper. Dies folgt aus dem Kniegelenk mit einem gleich großen Condylus lateralis und medialis am Femur und einer rechtwinklig zur Schaftachse angeordnete-

ten Gelenkebene der Tibia, schließlich aus dem nach unten offenen Acetabulum, das sich auf den medial vom Schaft abgesonderten Oberschenkelkopf in der Paramedianebene abstützt und nicht oder kaum nach lateral.

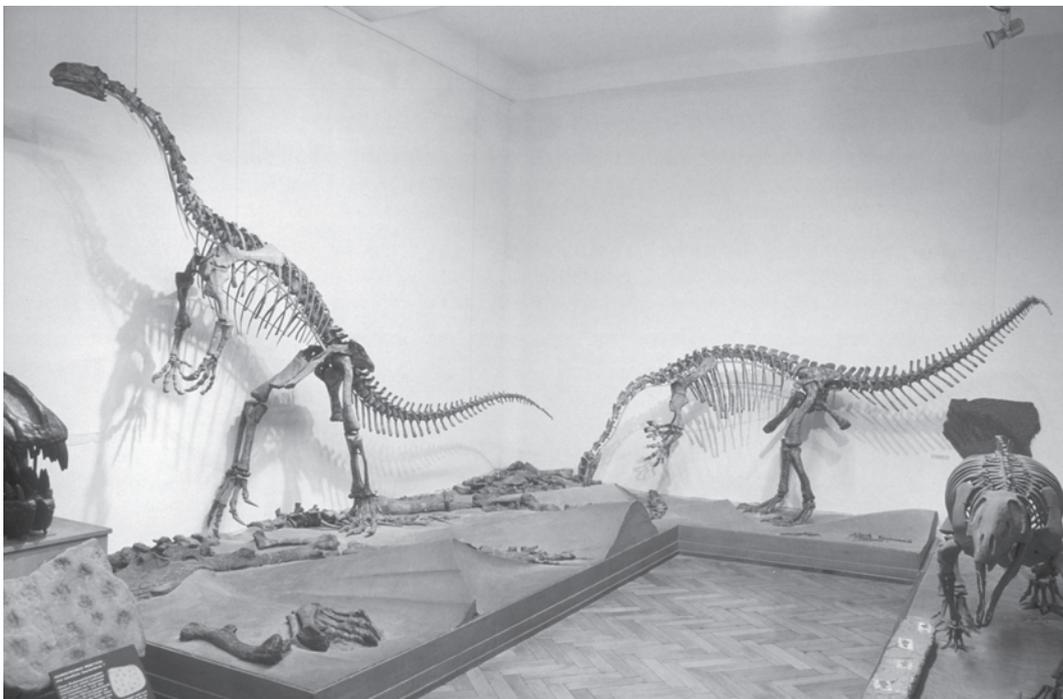


Abb. 25: Klassische Skelettmontagen von zwei Skeletten von *Plateosaurus* (GPIT I und II) im Sauriersaal des Tübinger Museums. Diese Montage hat das Bild von *Plateosaurus* seit 1928 geprägt (Foto: Autor).

Fig. 25: Classical mount of two skeletons of *Plateosaurus* (GPIT I and II) in the „Sauriersaal“ of the Tübingen Museum. These mounts have engrained the public picture of *Plateosaurus* since 1928 (foto: author).

2) Das Becken - und damit die Wirbelsäule im Beckenbereich - muss eine horizontale Ausrichtung besessen haben, da sonst der Ischiumstiel (Processus articularis ossis ischii) das Femur hindert, beim Laufen weiter als bis zur vertikalen Ausrichtung nach hinten zu schwingen, bzw. andernfalls das Femur aus dem Acetabulum treiben würde (In Abb. 23c ist das Femur in der caudalen Endstellung und kann nicht weiter nach hinten schwingen). Als Zweibeiner mit aufgerichteter Wirbelsäule könnte *Plateosaurus* somit nur kleine Trippelschritte gemacht haben. Eine gut ausschreitende zweibeinige Fortbewegung erfordert ebenso wie die vierbeinige einen weitgehend horizontal ausgerichteten Beckenbereich.

6.3 DIE SCHWANZHALTUNG VON *PLATEOSAURUS*

Die Schwanzwirbel erlangten durch die Arbeit von WELLNHOFER (1994) verstärkte Aufmerksamkeit. In den klassischen Rekonstruktionen von JAEKEL (1912), HUENE (1907-08, 1926, 1956) u. a. wurde *Plateosaurus* mit zum Boden durchhängendem oder gar schleifendem Schwanz dargestellt. Neuere Rekonstruktionen betonten eine gerade und horizontal nach hin-

ten gestreckte (WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986) oder nur wenig durchhängende, im wesentlichen auch horizontal nach hinten gestreckte Schwanzwirbelsäule (GALTON 1990).

WELLNHOFER (1994) kam nach den Ellinger Funden in seiner vorläufigen Skelettrekonstruktion zu einem anderen Ergebnis. Einige der vorderen Schwanzwirbel zeigen nämlich Artikulationsflächen, die nicht zueinander parallel stehen, sondern nach unten deutlich konvergieren (Abb. 26a, vgl. Taf. 23-24). WELLNHOFER (1994) sah darin einen Unterschied zu den Trossinger Plateosauriern, die er unter anderem deshalb als verschiedenartig ansah. Auch GALTON (2000a) trennte aufgrund dieses Merkmals den bayerischen *Plateosaurus engelhardti* (Typus + Ellingen) taxonomisch von den übrigen *Plateosaurus*-Funden ab, die er *Plateosaurus longiceps* JAEKEL nennt.

Die von WELLNHOFER rekonstruierte Anordnung der Schwanzwirbel mit gleichmäßigem Wirbelzwischenraum für den Discus intervertebralis ergibt eine stark nach unten gekrümmte Schwanzwirbelsäule. Der Schwanz wäre nach WELLNHOFER (1994) also auf oder knapp über dem Boden getragen worden. WELLNHOFER leitete daraus ab, dass *Plateosaurus* obligat quadruped gewesen sein muss, denn der Schwanz hätte durch seine Haltung ein Laufen auf den Hinterbeinen nicht zugelassen.

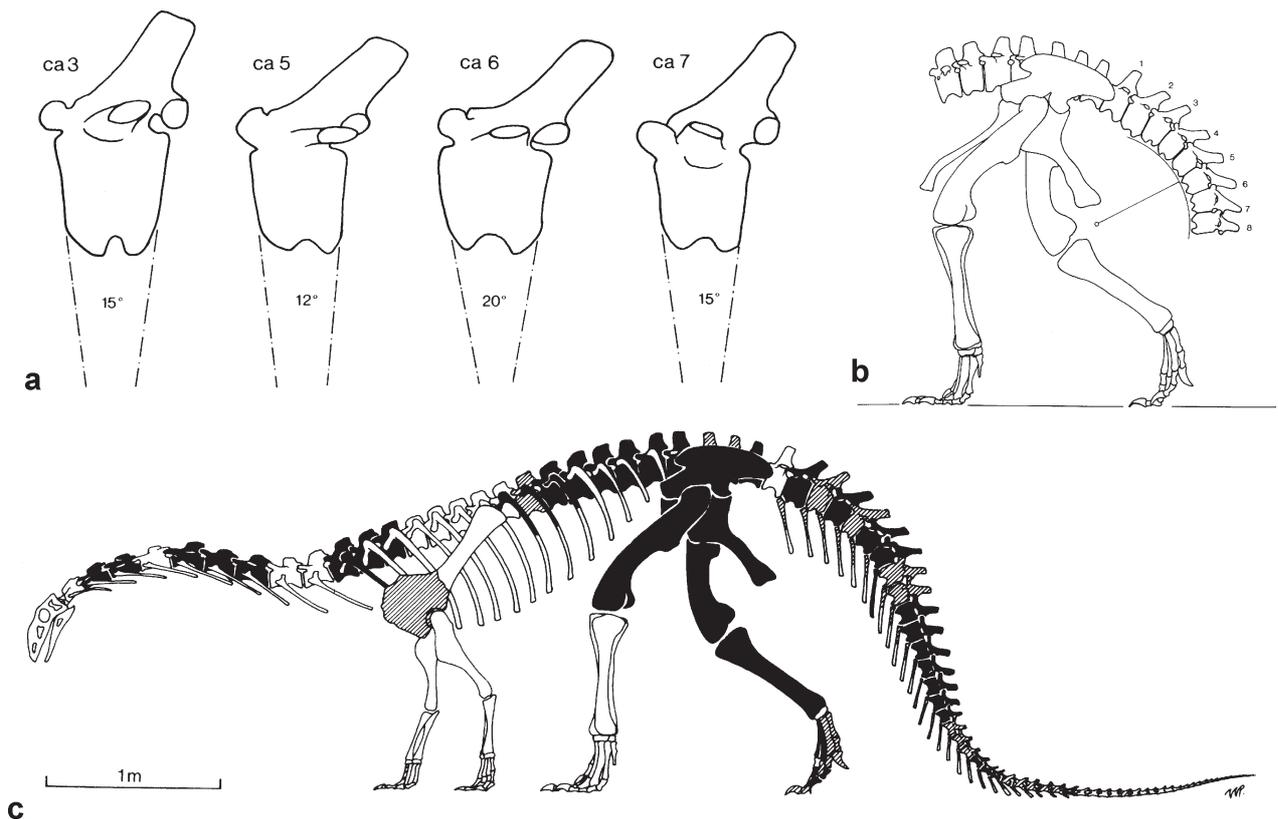


Abb. 26: Rekonstruktion der Skelettzusammenstellung (BSP 1962 I 153) aus Ellingen nach WELLNHOFER (1994). a: Stark ventral konvergierende Schwanzwirbel mit Angabe der Winkel. b: Rekonstruktion des Hinterbeines und des stark nach unten gebogenen vorderen Schwanzabschnittes ohne Hämapophysen. c: Gesamtskelettrekonstruktion. schwarz: vorhandene Skelettelemente, die vermutlich zum selben Individuum gehörten. schraffiert: Material von passender Größe für dieses Individuum (aus WELLNHOFER 1994: Abb. 4-5).

Fig. 26: Restoration of the skeletal assemblage (BSP 1962 I 153) from Ellingen after WELLNHOFER (1994). a: Ventrally strong converging caudals with angles stated. b: Reconstruction of the hind limb and strongly bent down anterior part of the tail without chevrons. c: Reconstruction of the whole skeleton. black: elements preserved which presumably belong to one individual. hatched: material of suitable size for that individual (from WELLNHOFER 1994: fig. 4-5).

Caudale	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14	C15
Winkel in °	0	19 ^{1,2}	6	13 ²	13 ²	16 ²	2	ca.4 ³	15	11,5	10	10	0 ⁴	-3 ⁴
Caudale	C16	C17	C18	C19	C20	C21	C22	C23	C24	C25	C26	C27	C28	C33
Winkel in °	-5	-5	11,5	4	10	11	3	12	- ^{5,6}	7,5	14	- ⁵	- ⁷	11

Tab. 4: Winkel zwischen den Artikulationsflächen der vorhandenen Caudalwirbel der Skelettrekonstruktion BSP 1962 I 153. Fußnoten:

- ¹ Das Corpus ist aus zwei Quer-Bruchstücken zusammengesetzt, der Winkel wahrscheinlich zu groß.
- ² WELLNHOFER (1994) gibt für C3, C5, C6 und C7 15°, 12°, 20° und 15° an.
- ³ Die Facies articularis caudalis ist stark gebogen, der Winkel liegt zwischen 0° und 7°.
- ⁴ Der Wirbel ist caudoventral aufgebläht.
- ⁵ Die Artikulationsflächen sind stark ergänzt, die Angabe des Winkels ist nicht sinnvoll.
- ⁶ wahrscheinlich ein Theropodenwirbel.
- ⁷ verquetscht.

Die ausführliche Untersuchung des Ellinger Materials und anderer Funde ergibt nun jedoch ein anderes Bild: Die beiden Facies articulares (Facies articularis caudalis und cranialis) beschreiben bei allen vorhandenen Schwanzwirbeln nach ventral konvergierende Flächen (Tab. 4). Bei den proximalen Caudalia ist dies - wegen der relativen Kürze des Corpus vertebrae im Vergleich zu seiner Höhe - auffälliger als bei den lang gestreckten distalen Caudalia. Würde man alle Schwanzwirbel mit dorsal wie caudal gleichmäßigem Zwischenraum aneinander reihen, so erhielte man einen Schwanz, der einen Bogen bis unter die Standfläche des Tieres bilden würde. Ein zweites Gegenargument gegen die WELLNHOFERSche These (1994) ist die Tatsache, dass die mittleren Schwanzwirbel gegenläufig - also nach oben - konvergierende Artikulationsflächen besitzen müssten, um den Verlauf der Wirbelsäule wieder in die Horizontale zu bringen. Die Artikulationsflächen der mittleren Caudalia konvergieren jedoch auch nach unten! Allein aus diesem Grund muss der Discus intervertebralis entlang der gesamten Schwanzwirbelsäule mehr oder weniger keilförmig nach oben zugespitzt gewesen sein.

Die artikuliert gefundenen Skelettreste sind hinsichtlich der Form des Discus intervertebralis nicht aussagekräftig. Zwar ist hier (fast) stets ein keilförmiger Zwischenraum zwischen den Wirbelkörpern, doch dies wird auf postmortale Sehnenverkürzung zurückgeführt. Fast alle der vollständigen Skelette wurden mit nach oben durchgebogener Wirbelsäule gefunden, so dass der Kopf oft näher an der Schwanzspitze als am Rumpf liegend eingebettet wurde (SANDER 1992).

WELLNHOFER (1994) stellte in seiner vorläufigen Beschreibung des Ellinger *Plateosaurus* eigentlich zwei Rekonstruktionen der Schwanzwirbelsäule vor: eine, in der die Hämaphysen (Processus haemales, Singular Processus haemalis; auch Arcus haemalis genannt) weggelassen wurden und in der die Wirbel deshalb einen starken Bogen bilden (Abb. 26b, WELLNHOFER 1994: Abb. 4); aber auch eine zweite, die Gesamtskelett-

Tab. 4: Angle between articular surfaces of the caudal vertebrae of the skeletal reconstruction BSP 1962 I 153. footnotes:

- ¹ The corpus is composed of two transversal fragments, the angle is probably too large.
- ² WELLNHOFER (1994) stated for C3, C5, C6, and C7 15°, 12°, 20°, and 15°, respectively.
- ³ The facies articularis caudalis is strongly bent, the angle might be between 0° and 7°.
- ⁴ The vertebra is blown up caudoventrally.
- ⁵ The articular surfaces are completed with plaster, to state an angle makes no sense.
- ⁶ probably a theropod vertebra.
- ⁷ crinkled.

rekonstruktion, in der die Schwanzwirbelsäule weniger stark gekrümmt ist, weil ein Teil der Wirbelzwischenräume durch die Processus haemales eingenommen wird (Abb. 26c, WELLNHOFER 1994: Abb. 5). Bei den in Fundlage präparierten Skeletten (MSF, SANDER 1992) oder Skelettresten (SMNS, eigene Beob.) zeigt sich, dass die Hämaphysen mit ihren zwei Artikulationsflächen stets ein Stück weit zwischen die Caudalwirbel treten (Abb. 27).

Der von den Artikulationsflächen eingeschlossene Winkel variiert stark bei den Schwanzwirbeln aus Ellingen; neben den stark keilförmigen gibt es auch deutlich weniger keilförmige, fast paralleleflächige. Die Auswahl der besonders keilförmigen für die Skelettzusammenstellung erwies sich dabei als ungünstig für das Ergebnis der vorläufigen Skelettrekonstruktion durch WELLNHOFER (1994). Zwar schreibt WELLNHOFER (1994:

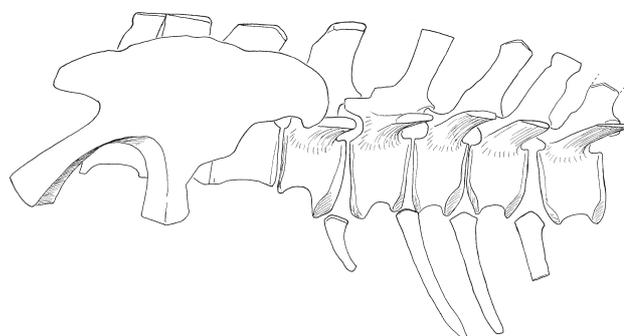


Abb. 27: Ilium, Sacrum und keilförmige vordere Schwanzwirbel mit dazwischengefügten Hämaphysen von *Plateosaurus* (GPIT IV, aus HUENE 1932: Taf. 38, Fig. 5).

Fig. 27: Ilium, sacrum and wedge-shaped anterior caudals with intercalated chevrons of *Plateosaurus* (GPIT IV, from HUENE 1932: pl. 38, fig. 5).

268), die besonders keilförmigen Wirbel C3, C5, C6 und C7 seien beinahe sicher zum selben Individuum zu rechnen, doch ist dies sicher nicht der Fall: In der Abbildung der Skelettzusammenstellung (Abb. 26c, WELLNHOFER 1994: Fig. 5) sind es anderslautend die Wirbel C2, C4, C6 und C7, die wahrscheinlich vom selben Individuum stammen sollen, während die Wirbel C3, C5, C8 und C9 wahrscheinlich nicht zum selben Individuum gehören sollen. Letztere Angaben stimmen mit der auf den Stücken notierten Herkunft der Wirbel C2 (PQ XXXIX), C4, C6 (PQ XL) und C7 (PQ 40) bzw. C3, C5, C8, und C9 (alle Aushub) überein.

Auch bei anderen *Plateosaurus*-Skeletten finden sich keilförmige, z. T. auch sehr stark keilförmige proximale Schwanzwirbel, so z. B. bei dem Skelett im Senckenbergmuseum (SMF, Ausstellung; Fund aus Halberstadt), bei dem die ersten vier erhaltenen Caudalia betroffen sind. Viele der vollständigen Skelette (SMNS, GPIT, MB, eigene Beobachtung) besitzen einzelne stärker keilförmige Schwanzwirbel und zwar in allen Schwanzabschnitten (z. B. Abb. 27, Taf. 26, Fig. 3). Es lässt sich keine Regelmäßigkeit in Bezug auf Anzahl oder Position feststellen. Dieses Merkmal ist offenbar der zufälligen Variation unterworfen.

Die vorläufige taxonomische Abtrennung des Ellinger *Plateosaurus engelhardti* (WELLNHOFER 1994, GALTON 2000a) von anderen Plateosauriern aufgrund des Merkmales „keilförmige Schwanzwirbel“ muss also verworfen werden, ebenso wie die obligatorische Quadrupedie (WELLNHOFER 1994).

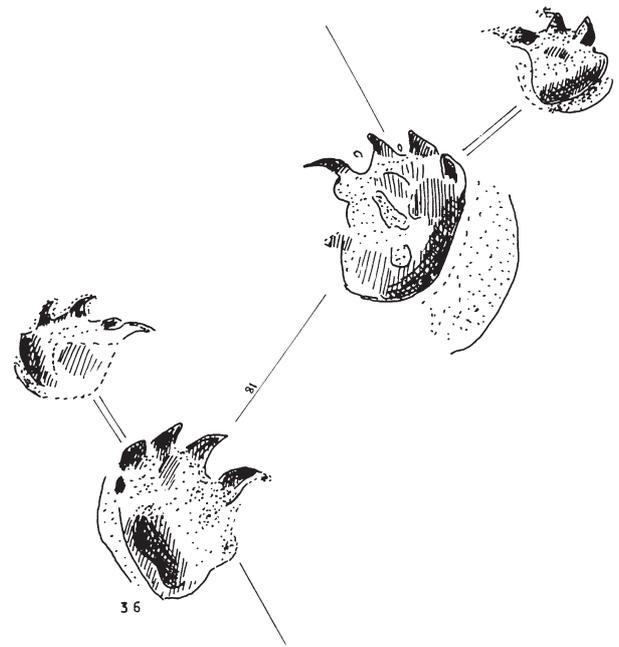


Abb. 28: Fährten des Typs *Tetrasauropus unguiferus* ELLENBERGER, 1972 (Taf. 3, Fig. 36; Breite des Hinterfußabdruckes ca. 30 cm) mit nach innen gekrümmten Finger- und Zeheneindrücken. Für diesen Fährtentyp werden Prosauropoden als Erzeuger vermutet.

Fig. 28: Footprints of *Tetrasauropus unguiferus* ELLENBERGER, 1972 (pl. 3, fig. 36; breadth of hindfoot imprint ca. 30 cm) with inwards recurved fingers and toes. Footprints of this type are attributed to prosauropods.



Abb. 29: Frühere Skelettmontage von *Plateosaurus* im Lichthof des Paläontologischen Museums in München. Die Montage wurde unter Anleitung von WELLNHOFER erstellt und 1993 erstmals der Öffentlichkeit präsentiert. Der Montage liegt die Skelettzusammenstellung aus dem Fundgut der Lokalität Ellingen zugrunde (BSP 1962 I 153). Man beachte die breitbeinige Stellung und den durchhängenden Schwanz.

Fig. 29: Earlier skeletal mount of *Plateosaurus* in the halation of the Palaeontological Museum in Munich. The mount had been conducted under supervision by WELLNHOFER and was first exhibited in 1993. This mount is based on the skeletal assemblage using finds from Ellingen (BSP 1962 I 153). Notice the legs standing apart and the tail hanging down.

6.4 HINWEISE VON FÄHRTEN

Viele Fährten aus der Obertrias und dem Unterjura wurden früher als Prosauropoden-Fährten gedeutet. Einige der schon erwähnten Fährten aus Connecticut und Massachusetts erhielten z. B. nach der Gattung *Anchisaurus* die Bezeichnung *Anchisauripus* LULL (vgl. HAUBOLD 1974). Auch HUENE (1932) interpretierte eine Fährte aus Südafrika als zu dem Prosauropoden *Euskelosaurus* gehörig und bezeichnete sie als *Ichnites euskelosauroides*. Später wurden aus Südafrika tausende von Fährten gefunden und von ELLENBERGER (1972, 1973, 1974) teilweise den dort nach Skelettresten häufigen Prosauropoden zugesprochen.

Die Schwierigkeit der Identifizierung von fossilen Fährten ist mehrfach an anderer Stelle herausgestellt worden (u. a. HAUBOLD 1974, LOCKLEY & MEYER 2000). Für die meisten der den Prosauropoden zugerechneten Fährten werden nun andere, teils bekannte (*Anchisauripus*: Theropoden), teils unbekannte Erzeuger vermutet, da sich die Morphologie der Zehen nicht mit dem Abdruck zur Deckung bringen lässt. Verblieben sind als möglicherweise von Prosauropoden erzeugte Fährten die unter den Namen *Otozoum*, *Tetrasauropus* und *Pseudotetrasauropus* bekannten Ichnofossilien (LOCKLEY & MEYER 2000). Fährten dieses Typs sind aus Europa bisher nur aus der Obertrias von Wales und der Schweiz bekannt, ansonsten auch aus Nordamerika und Südafrika (LOCKLEY & MEYER 2000). Diese Fährten zeigen, dass sich kleine und große

Prosauropoden zwei- und vierbeinig fortbewegt haben. (Es mag dahingestellt bleiben, ob sie nur ausnahmsweise aufgrund des weichen Bodens, in dem sie die Fährten hinterlassen haben, vierbeinig gingen, ansonsten aber zweibeinig.)

Im Unterschied zu den gängigen Skelettrekonstruktionen zeigen die Fährten, dass die Finger- und Zehen-Krallen etwas einwärts gedreht aufgesetzt wurden und dass beim Laufen die Vorderbeine etwas weiter seitlich abgespreizt waren als die dicht nebeneinander geführten Hinterbeine (Abb. 28).

6.5 ÄNDERUNGEN AN DER SKELETTMONTAGE DES ELLINGER *PLATEOSAURUS*

Die Naturhistorische Gesellschaft in Nürnberg war 1999 mit dem Wunsch an die Bayerische Staatssammlung herangetreten, die Münchner Skelettmontage vom Ellinger *Plateosaurus* zu erwerben. Die Leitung der Staatssammlung willigte ein, die ursprüngliche nach WELLNHOFER (1994) erstellte Skelettmontage (Abb. 29) abzugeben, und gab eine neue Montage in Auftrag, die die Ergebnisse dieser Arbeit möglichst enthalten sollte. Die neue Montage (Abb. 30) wurde wieder - wie schon die drei vorher für München, Mannheim und Hannover gefertigten - von dem Ehepaar SONJA und URS OBERLI, St. Gallen in der Schweiz hergestellt.

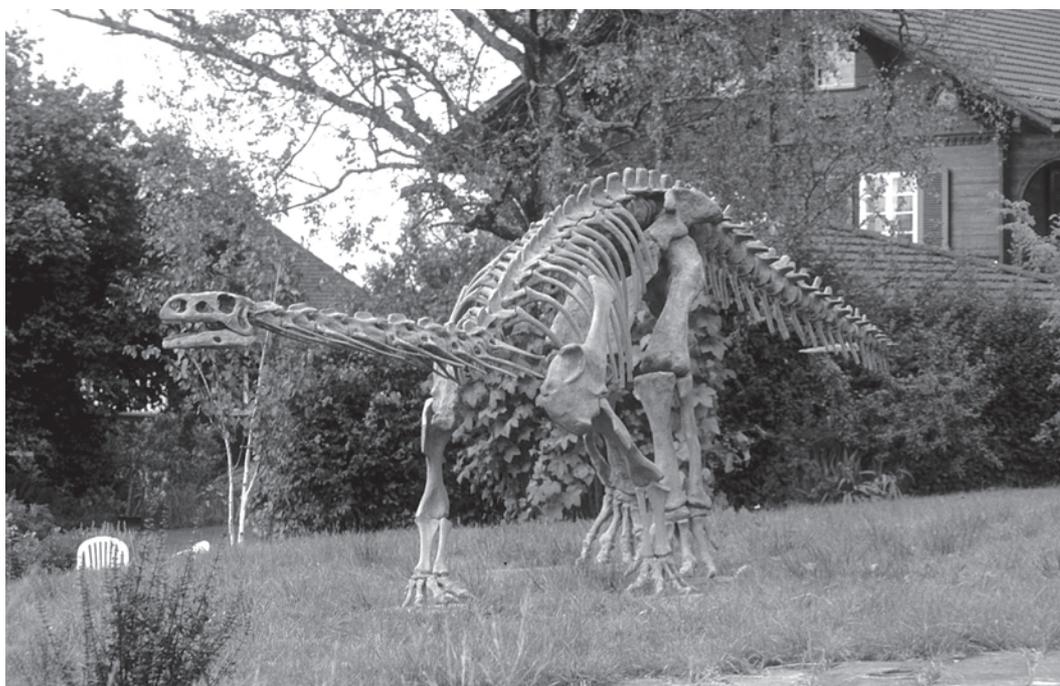


Abb. 30: Neue Skelettmontage von *Plateosaurus*, zur Probe aufgestellt im Garten der Präparatoren SONJA und URS OBERLI, St. Gallen. Die Hinterbeine stehen dicht unter dem Körper, die Vorderbeine weiter ausladend, die Finger und Zehen weisen nach innen, der Schwanz ist in dynamischer Haltung nach hinten gestreckt. Für die Montage wurden die Beine, um eine möglichst korrekte Stellung zu bekommen, auf maßstäblich vergrößerte Kopien von *Tetrasauropus*-artigen Fährten gestellt.

Fig. 30: New skeletal mount of *Plateosaurus*, put up for tryout in the garden of the preparators SONJA and URS OBERLI, St. Gallen (Switzerland). The hindlimbs stand close underneath the body, anterior limbs are spreaded more laterally, the fingers and toes point inwards, the tail is stretched out dynamically backwards. For the mounting, in order to get as correct a position as possible, the legs were placed on full-scale increased copies of *Tetrasauropus*-type footprints.

Für diese neue Montage konnte aus Kosten- und Zeitgründen manche wünschenswerte Änderung an der Form der Knochen nicht verwirklicht werden, so z. B. die Form des Processus spinosus der ersten Rückenwirbel, die in sich verdrehte Fibula, die modellierten Fußwurzelknochen oder das modellierte Sacrum. Dagegen konnten umfangreichere Änderungen in der Haltung und einige kleinere Formänderungen (Länge der Halsrippen) vorgenommen werden. Die Beine wurden erstmals entsprechend der maßstäblich vergrößerten Vorlage einer quadrupeden Prosauropoden-Fährte in exakt den vorgegebenen Abständen montiert, so dass die Vorderbeine weiter abgespreizt sind als die enger und senkrecht stehenden Hinterbeine. Aus der Beinstellung heraus ergab sich zwangsläufig eine bestimmte Anordnung der Rumpfwirbelsäule, die in ihrer Fortsetzung nach vorne und hinten nun eine dynamische

biegung erhielt. Der Schwanz wurde in eine horizontale Haltung gebracht und die einzelnen Wirbel unten auf Lücke gesetzt.

Dem Skelettanatomen etwas merkwürdig mögen die ebenfalls nach dem Vorbild der Fährten einwärts gekrümmten Finger und Zehen erscheinen: Dies mag sich gar nicht mit der geraden Stellung an den artikuliert gefundenen Skeletten (SMNS, GPIT, Heimatmuseum Frick) oder der nicht gewinkelten Ausbildung der Gelenkflächen der Finger- bzw. Zehenglieder in Einklang bringen lassen. Tatsächlich könnte dieser Widerspruch bedeuten, dass die Fährten doch nicht von Prosauropoden erzeugt wurden. Viele Sauropoden und ihre Fährten haben übrigens im Gegensatz zu den Prosauropoden ihre Finger und Zehen nach auswärts gekrümmt und dies ist eine Synapomorphie (innerhalb) dieser Gruppe.

7. TAXONOMIE VON *PLATEOSAURUS*

7.1 ÄLTERE ENTWICKLUNG DER TAXONOMIE VON *PLATEOSAURUS*

7.1.1 Erste Phase - Monospezifität (1837 bis 1905)

Nach der Benennung von *Plateosaurus engelhardti* durch MEYER im Jahr 1837 begann eine Phase der Stabilität für dieses Taxon, die erstaunlicherweise darauf zurückzuführen ist, dass MEYER eine beträchtliche Zeit verstreichen ließ, bis er eine ausführliche und bebilderte Beschreibung veröffentlichte (MEYER 1855). Die gleichzeitig aufgestellten, auf ähnlich unvollständigem Material beruhenden *Thecodontosaurus* und *Palaeosaurus* RILEY & STUTCHBURY, 1836 aus der Obertrias von England erfuhren nach ihrer frühzeitigen bildlichen Beschreibung (RILEY & STUTCHBURY 1840) dagegen ein Schicksal als Sammelgattungen: Aus Fundstellen in aller Welt (Frankreich, Deutschland, USA, Südafrika) und anderen Zeiten (Perm von Deutschland und Russland, Kreide von Brasilien) wurden bald andere Arten zu ihnen gestellt. In Deutschland wurde die Rolle der Sammelgattungen für Prosauropoden-Material von dem Phytosaurier *Belodon* MEYER und dem Archosaurier (*incertae sedis*) *Zanclodon* PLEININGER übernommen.

PLEININGER (1847) und QUENSTEDT (1851) begründen die Tradition, Prosauropodenreste aus dem Mittelkeuper mit dem Namen *Zanclodon* (aus der Lettenkohle, Unterkeuper) zu belegen. Aus dieser Tradition heraus führt der Feuerletten bzw. Knollenmergel auch die Bezeichnung Zanclodonletten. Erst FRAAS (1896) und vor allem HUENE (1905) klären den Irrtum bezüglich *Zanclodon* auf, und HUENE wendet erstmals den Namen *Plateosaurus* auf die württembergischen Funde an.

7.1.2 Zweite Phase - Diversifizierung und Verwirrungen (1905 bis 1980)

HUENE (1907-08) fand bei der Bearbeitung der Dinosaurier der Triaszeit heraus, dass es sich nicht nur um eine Art und

eine Gattung handelte, sondern stellte weitere Arten (zu *Plateosaurus* und *Gresslyosaurus*) und neue Gattungen auf (*Sellosaurus*, *Pachysaurus*). Im Laufe der folgenden Jahre änderte HUENE jedoch mehrfach seine Meinung hinsichtlich der Verteilung der Funde auf Arten und Verteilung der Arten auf Gattungen und die Anzahl der Gattungen. So stellte er einmal die Gattung *Sellosaurus* und *Pachysaurus* zu *Plateosaurus* (HUENE, 1915, 1926) und wenig später zieht er Arten, die er bei *Plateosaurus* und *Gresslyosaurus* untergebracht hatte, wieder zu *Pachysaurus* (HUENE 1932).

Die Unsicherheit in der taxonomischen Bewertung der Funde und darüber hinaus einige nomenklatorische Verwirrungen drücken sich auch am Beispiel der in den Massenfundstellen Trossingen und Halberstadt ausgegrabenen guten Skelette aus. Es sei deshalb etwas detaillierter auf die Funde aus den beiden Lokalitäten und ihre taxonomische Geschichte eingegangen.

7.1.2.1 Die Fundstelle Trossingen

Entdeckung und Ausbeutung

Die Lokalität „Obere Mühle“ am Ortsrand von Trossingen ist bis heute die wichtigste Fundstelle für *Plateosaurus*. Von hier stammen die vollständigen Skelette, deren zahlreiche Abgüsse und manche Originale in Museen vielerorts ausgestellt sind. Der erste Fund, ein Mittelfußknochen, wurde 1904 durch einen spielenden Schüler gemacht und gelangte 1910 durch Vermittlung des Hauptschullehrers MUNZ, der noch weitere Funde machte, nach Stuttgart (HUENE 1923, WILD 1987). Unter der Leitung von EBERHARD FRAAS (SMNS) wurde in den beiden darauf folgenden Jahren (1911-1912) eine Grabung durchgeführt. Dabei wurden neben zahlreichen Einzelresten auch zwei artikuliert Teilskelette und zuletzt ein vollständiges Skelett gefunden. Das vollständige Skelett (SMNS 13200) wurde noch im Winter 1912-1913 präpariert und anschließend

in Fundstellung mit angewinkelten Beinen in Stuttgart aufgestellt (Abb. 24, FRAAS 1913a, 1914). Die weitere Bearbeitung des Trossinger Materials war EBERHARD FRAAS leider durch lange Krankheit und verfrühten Tod im März 1915 verwehrt (POMPECKJ 1915). Die Präparation zog sich über Jahre hin und ist bis heute nicht abgeschlossen (WILD, pers. Mitt.). BERCKHEMER (1934: xxxii-xxxiii) berichtete, es seien neben drei fertig präparierten Skeletten noch 150 Kisten unpräparierten Materials im Keller der Württembergischen Naturaliensammlung (heute SMNS) vorhanden.

Eine zweite Grabungskampagne wurde vom Tübinger Professor FRIEDRICH VON HUENE (GPIT) in den Jahren 1921 bis 1923 mit Unterstützung durch das American Museum of Natural History (AMNH) durchgeführt. Mehrere vollständige Skelette und weitere Skeletteile wurden gefunden und auf beide Museen verteilt. In der bislang letzten und erfolgreichsten Grabung wurden 1932 für die Tübinger Universität etliche vollständige und zahlreiche Teilskelette und Skeletteile geborgen (WILD 1987). Die Fundstelle ist aber noch nicht erschöpfend ausgebeutet worden und wird von Bebauung freigehalten (MAISCH, pers. Mitt. 2000).

Taxonomie und Nomenklatur des Skelettes SMNS 13200 (Abb. 4)

FRAAS (1913a) vergab für das fast 6 m lange Exemplar den neuen Namen *Plateosaurus trossingensis*. HUENE machte offenbar FRAAS darauf aufmerksam, dass der Name *trossingensis* bereits für eine von ihm aufgestellte Art der Gattung *Teratosaurus* verbraucht war, und FRAAS entschied sich, die Art nun *Plateosaurus integer* zu nennen, wie HUENE (1915, der Artname erscheint auch bei ABEL 1919) noch in einer Arbeit kurz vor dessen unerwartetem Tod erwähnt.

HUENE (1926) hat nach einigen Jahren die Aufgabe der Beschreibung des vollständigen Skelettes von FRAAS übernommen. Merkwürdigerweise hat sich HUENE gescheut, eine taxonomische Zuordnung vorzunehmen. Er merkt lediglich an, dass es sich um das Exemplar handle, das von FRAAS *Plateosaurus trossingensis* genannt worden war, „aber dieser Name lässt sich nicht aufrecht erhalten, weil ein sehr viel älterer vorhanden ist“ (HUENE 1926: 141; meine Hervorhebung). Um welchen Namen es sich dabei handelt, kann nach folgender Aussage vermutet werden (HUENE, ebd.): „Vor allem das in Stuttgart befindliche Skelett Nr. 13200 aus den Knollenmergeln von Trossingen steht dem alten Hauptfund von Poligny (oberster Keuper) sehr nahe, der 1862 von PIDANCET und CHOPARD *Dimodosaurus poligniensis* genannt wurde, und den ich 1905 zu *Plateosaurus* zog (man kann sich sogar fragen, ob nicht die Art die gleiche ist)“. Alternativ wäre denkbar, dass HUENE die Art *Plateosaurus quenstedti* HUENE „1905“ meinte, denn in seiner letzten Arbeit stellt HUENE (1956) das Exemplar SMNS 13200 zu dieser Art.

In seiner Monographie über die Saurischia bezeichnet HUENE (1932) *Plateosaurus trossingensis* FRAAS als nomen nudum (keine Beschreibung, keine Abbildung) und hält es für inopportun - wegen der Verwechslungsmöglichkeit mit *Teratosaurus trossingensis* HUENE - den Namen zu übernehmen. Er entschließt sich das Exemplar nun *P. fraasianus* zu

nennen. Der Name *Plateosaurus integer* wird von HUENE nicht erwähnt, vermutlich, weil wegen der nicht erfolgten Publikation durch FRAAS dieser Name in den Augen von HUENE ebenfalls ein nomen nudum war.

Vom Standpunkt heutiger Nomenklaturregeln aus ist die kurze Beschreibung des Skelettes durch FRAAS (1913a) für die Aufstellung der Art *Plateosaurus trossingensis* vollkommen hinreichend (ICZN 1999: Art. 12). Ein Ersatzname (nomen novum) für *Plateosaurus trossingensis* ist nur dann erforderlich, wenn *Teratosaurus trossingensis* HUENE, 1908 und *Plateosaurus trossingensis* FRAAS, 1913 in die gleiche Gattung gestellt würden, was jedoch nie geschah (ICZN Art. 59-60). Nur in diesem Falle wäre als Ersatzname *Plateosaurus integer* FRAAS, in HUENE 1915 verfügbar (ICZN Art. 50.1.1.). Der Name *Plateosaurus fraasianus* HUENE, 1932 ist ein späterer, unberechtigter Ersatzname.

Taxonomie der Skelette SMNS 12949 und 12950

In den weiteren Funden der ersten Grabungskampagne sah FRAAS außer *Plateosaurus trossingensis* noch „wichtige und ergänzende Überreste“ der von HUENE (1907-08) als *Plateosaurus reinigeri* und *Plateosaurus erlenbergiensis* beschriebenen Arten. FRAAS (1913a, 1914) erwähnte zwei Teilskelette, „von welchen der eine eine Brustregion mit der rechten Vorderextremität, der andere den ganzen vorderen Rumpfteil bis zum vierten präsakralen Wirbel mit wohl erhaltenem Schädel, Hals und Vorderbeinen umfaßte“. Welche Reste er zu welcher Art stellen wollte, konnte FRAAS selbst nicht mehr bekannt machen, doch gibt es ein paar Hinweise durch andere Autoren.

STROMER (1912: Abb. 69) und TORNIER (1913: Abb. 46) bilden den zu dem zweiten der gefundenen Teilskelette (SMNS 12949) gehörigen Schädel nach einer von FRAAS 1911 gefertigten Originalzeichnung unter dem Namen *Plateosaurus reinigeri* ab. Interessanterweise verschweigt HUENE diese frühere taxonomische Zuordnung der Skelettreste durch FRAAS und im Fall von SMNS 12949 kommt er (HUENE 1932: 187-195, Abb. 18, Taf. 35-37) auch zu einer völlig anderen Zuordnung: *Plateosaurus plieningeri* HUENE, 1908. (Es sei erwähnt, dass *Plateosaurus reinigeri* und *P. plieningeri* diejenigen Reste von der gleichen Fundstelle bei Stuttgart sind, die PLIENINGER 1847 zu *Zanclodon* und 1857 zu *Belodon* rechnete).

Das andere oder dritte Teilskelett der ersten Grabung (SMNS 12950) beschreibt HUENE (1932: 176-181, 187, Taf. 30-32, 33, Fig. 1) als zu *Plateosaurus erlenbergiensis* gehörig.

Taxonomie der weiteren Skelette aus Trossingen in GPIT und AMNH

Diese Skelettreste der Tübinger Grabung wurden von HUENE (1932) beschrieben und auf mehrere, z. T. neue Arten verteilt. Etliche Skelettreste befinden sich heute noch im Sauriersaal des Tübinger Museums. Die Skelette GPIT I (*Plateosaurus quenstedti*) und GPIT II (ein Komposit aus zwei Skeletten von *Plateosaurus erlenbergiensis* und *Plateosaurus quenstedti*) befinden sich aufgestellt im Sauriersaal, wobei GPIT I (HUENE 1932: 141-160, Taf. 24-25) in gebückter Hal-

tung und GPIT II (HUENE 1932: 166-176, Abb. 14-15, Taf. 25) in aufrechter Stellung, beide aber zweibeinig montiert wurden (Abb. 25). Die übrigen Funde wurden in Fundlage montiert. Teilskelett GPIT III ordnete HUENE (1932: 204-205, Taf. 25, 41) *Plateosaurus robustus* zu. GPIT IV wurde *Plateosaurus plieningeri* zugeordnet (HUENE 1932: 196-199, Taf. 25, 38). Einige dürftige Reste, die als Metatarsalia gedeutet wurden, benennt HUENE (1932: 111-112, 337, Taf. 12, Fig. 11) *Pachysaurus giganteus*. Das Teilskelett GPIT V, vom größten Individuum, beschrieb HUENE (1932: 105-111, 322, 326, Taf. 12, Fig. 1-10) als neue Art *Pachysaurus wetzelianus* (auch fälschlich *P. wetzeli* geschrieben, HUENE 1932: 337, 1933: 199). Ursprünglich beabsichtigte HUENE wohl, diese Art *Pachysaurus gigas* (nicht zu verwechseln mit *Pachysaurus giganteus*) zu nennen, wie ein altes Klapptäfelchen mit Skizzen zur Erläuterung der Fundstücke im Sauriersaal bezeugt (*Pachysaurus gigas* wird von WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986 fälschlich als eine von *Pachysaurus wetzelianus* separate Art erwähnt). Die Funde im American Museum (AMNH), die im Jahr 1925 dorthin gelangten, wurden von HUENE nicht beschrieben, aber später offenbar nach seinen Bestimmungen inventarisiert (Exzellente Fotos und das Inventar sind verfügbar unter http://paleo.amnh.org/fossil/FRC.main_page). AMNH 6810 (*Plateosaurus fraasianus*) ist ein vollständiges Skelett, von dem auch Abgüsse hergestellt wurden. AMNH 2106 bis 2110 sind Teilskelette (*Plateosaurus fraasianus*, *Plateosaurus plieningeri*, *Plateosaurus* sp.).

7.1.2.2 Die Fundstelle Halberstadt

Entdeckung und Ausbeutung

Beinahe zeitgleich mit den ersten Trossinger Funden wurde in einer Ziegeleigrube der Firma Baerecke und Limpründ [oder Limpricht] südlich von Halberstadt im Knollenmergel die zweite bedeutende Fundstätte für Plateosaurier entdeckt. Im Sommer 1909 stießen die Ziegelei-Arbeiter auf die ersten Knochenreste, die schließlich in die Hände eines Sammlers, des Halberstädter Zahnarztes E. TORGER, gerieten und von diesem zu Prof. OTTO JAEKEL in Greifswald geschickt wurden (JAEKEL 1912a, 1913-14). Diese ersten Fundstücke sind inzwischen verschollen.

Bei weiterem Graben durch die Arbeiter wurden Teile eines nicht mehr vollständigen Skelettes freigelegt (JAEKEL 1912a: Abb. 2, 3) und unter der Leitung von JAEKEL im Oktober 1909 geborgen. Das Skelett bestand aus 3 stark restaurierten Sacralwirbeln, den zusammenhängenden Schwanzwirbeln 1-33, dem Becken, dem vollständigen rechten und dem beschädigten, aber fast vollständigen linken Hinterbein, einigen Schädelteilen mit bezahnten Kiefern und Zungenbeinstücken. Gleich im März 1910 gibt JAEKEL (1910, Abb. 1-2) erste Forschungsergebnisse zur Fortbewegungsweise anhand des ersten geborgenen Exemplars bekannt, das er als *Plateosaurus* bezeichnet (JAEKEL 1910, 1913-14: 196, Abb. 19). Zwei Jahre später, nach der Präparation in Greifswald, wird das Teilskelett im Berliner Naturkundemuseum (MB) aufgestellt (JAEKEL 1912a, Abb. 5).

Ab 1910 mehren sich die Funde rasch und man beginnt sie zu nummerieren. Bis zum Sommer 1912 sind es 39 Skelette,

darunter 30 von Plateosauriern (JAEKEL 1912a), ein Jahr später sind es etwa 40 Dinosaurier-Skelette (JAEKEL 1913-14).

Infolge von Querelen um Eigentumsverhältnisse und Zuständigkeiten kam es zum Bruch der Beziehungen zwischen JAEKEL, dem Ziegeleibetrieb und dem Berliner Museum. Letzteres übernahm nach dem ersten Weltkrieg die sporadischen Grabungstätigkeiten, auch nach dem zweiten Weltkrieg wurde von den Berlinern noch einmal erfolgreich gegraben (BÖHME 1989). In der Weltkriegszeit gingen viele der Halberstädter Plateosaurierreste verloren oder ihr Verbleib ist ungewiss. Etliche Halberstädter Funde wurden von HUENE (1932) und KUHN (1939 a,b,c) beschrieben, aber viel Material ist bis heute unbeschrieben geblieben. Das Schädelmaterial der Funde beschreibt GALTON (1985d) unter dem Namen *Plateosaurus engelhardti*. Eine Übersicht über das gesamte Material gibt BÖHME (1989), er bezeichnet die Funde als zu *Plateosaurus* gehörig.

Taxonomie der Skelette

JAEKEL nahm an, es handle sich um mehrere Arten von Dinosauriern. Bereits im Februar 1911 glaubte er unter den Halberstädter Funden „mit Sicherheit vier verschiedene, meist ganz neue Arten“ festgestellt zu haben (JAEKEL 1912b). Da 1911 das Skelett IV (ein Theropode, JAEKEL 1913-14) schon bekannt war, bleiben also 3 Plateosaurier-Arten.

Die erste Art, beruhend auf dem dritten gefundenen Skelett, wurde zu Ehren des Halberstädter Sammlers TORGER von JAEKEL (1911a: Abb. 175, gleiche Abbildung in JAEKEL 1913-14: Abb. 18 und ABEL 1919: Abb. 457) *Gresslyosaurus torgeri* genannt. Das Skelett III (verschollen) bestand nach einer Fundübersicht (JAEKEL 1912: Abb. 3 = JAEKEL 1913-14: Abb. 2) aus dem linken Arm und Hinterbein, Becken und dem größten Teil der Wirbelsäule. Später hat HUENE (1932) sich der Funde angenommen und sie ausführlicher beschrieben. Der etwas missverständlichen Äußerung von JAEKEL (1913-14), wonach die zuerst gefundene Art den Artnamen *torgeri* tragen soll, hat HUENE entnommen, dass das zuerst gefundene Skelett der Holotypus von *Gresslyosaurus torgeri* sei. Dieser Fehler hat sich bis heute in der Literatur fortgepflanzt. HUENE (1932: Taf. 39) ordnet das Skelett I (das von JAEKEL nur als *Plateosaurus* bezeichnet worden war) der Art *Plateosaurus plieningeri* zu und äußert sich taxonomisch nicht zu Skelett III.

Die zweite JAEKELSche Art beruht auf dem Skelett XXIV (MB), welches ein beinahe komplettes Exemplar mit vollständigem und unverdrücktem Schädel ist (JAEKEL 1913-14: Taf. 3). JAEKEL (1913: in 1913-14) nennt die Art *Plateosaurus longiceps*.

Ein weiteres beinahe vollständiges Exemplar ohne Schwanz, das Skelett XXV (MB), wurde 1912 in zweibeiniger Pose im Berliner Museum aufgestellt, während des zweiten Weltkrieges aber magaziniert und danach nicht wieder aufgebaut (BÖHME 1989). Die Montage zeigte das Tier plantigrad auf den Hinterbeinen stehend (JAEKEL 1912a: Abb. 4) und war Grundlage für JAEKELS Skelettbeschreibungen und eine Rekonstruktionszeichnung (JAEKEL 1912a: Abb. 7; 1913-14: Abb. 11-13, 15-17, 20, Taf. 4; 1915, Abb. 3). Erstaunlicherweise hat JAEKEL für dieses Exemplar nie einen spezifischen Namen verwendet, ge-

rade einmal (JAEKEL 1915) bezeichnet er das Tier als *Plateosaurus*, ansonsten als einen Plateosauriden. Die Skelette XXIV und XXV wurden von HUENE (1932: Taf. 26-29) ausführlich beschrieben und mit *Plateosaurus quenstedti* synonymisiert. GALTON (1985d) bezeichnet fälschlich die beiden Skelette XXIV und XXV als Syntypen von *Plateosaurus longiceps*.

Die dritte Art wurde von JAEKEL nicht benannt. Er hatte jedoch wahrscheinlich das Skelett XVIII dazu ausersehen: den größten Dinosaurier von Halberstadt. JAEKEL (1913-14: 193) bemerkt dazu, dass der Hinterfuß auffallend stark von dem der Plateosauriden abweicht und „einem wesentlich anderen Familienkreise angehören“ dürfte. Dieses Exemplar ordnet HUENE (1932, Taf. 13) der Art *Gresslyosaurus ingens* zu.

Übersicht über taxonomische Zuordnungen von Exemplaren

Exemplar	JAEKEL ¹	HUENE ²
MB I	<i>Plateosaurus</i>	<i>P. plieningeri</i> ³
MB III*	<i>Gresslyosaurus torgeri</i>	—
MB XVIII	non Plateosauridae	<i>Gresslyosaurus ingens</i>
MB XXIV*	<i>Plateosaurus longiceps</i>	<i>P. quenstedti</i>
MB XXV	<i>Plateosaurus</i>	<i>P. quenstedti</i>
MHH XIII	—	<i>P. quenstedti</i>
MB XLV, XXVII	—	<i>P. erlenbergiensis</i>
MB XXX, LIII, LIV	—	<i>P. plieningeri</i>
weitere Funde ⁴	—	—

* Typusexemplar

¹) JAEKEL (1910, 1911, 1912a, 1913-14, 1915)

²) HUENE (1932)

³) HUENE hielt dieses Exemplar irrtümlich für den Typus von *Gresslyosaurus torgeri* JAEKEL.

⁴) MB, SMF, Göttingen, MHH, u. a., Verbleib teilweise unbekannt, einiges verloren: Skelette Nr. II, IIIa, V-XI, XIV-XVII, XIX, XXI, XXII, XXVIII, XXIX, XXXVI, XXXVII, XXXIX, XLI, XLII, XLIV, XLV, A, B, C, D; weitere Funde ohne Bezeichnung (unkatalogisiert). Skelett C ist Exponat in MB. (KUHNS 1939 a,b,c, BÖHME 1989)

7.2 NEUERE ENTWICKLUNG DER TAXONOMIE VON *PLATEOSAURUS*

Eine neue Sichtweise auf die Plateosauriden des Keupers erarbeiteten sich in den 80er Jahren des 20. Jahrhunderts zwei Amerikaner. DAVID B. WEISHAMPEL übernahm die Untersuchung des postcranialen Skelettes und der Taphonomie, während PETER GALTON das Schädelmaterial untersuchte.

WEISHAMPEL (1984) zog aus der Taphonomie der Massenfundstelle Trossingen ein Argument gegen die von HUENE dort vermutete Polyspezifität (8 Arten). WEISHAMPEL vermutete in der Massenfundstelle die Überbleibsel einer Katastrophe, bei der eine Herde von Individuen der gleichen Art von einem Schlammstrom mitgerissen worden war. Außer den taphonomischen Befunden (siehe Kapitel 4) spricht für diese Überlegung auch die ökologische Wahrscheinlichkeit, dass sich meh-

rere nächst verwandte Arten mit gleicher Morphologie und Anpassung nicht im gleichen Lebensraum behaupten können.

Auch GALTON gelangte in mehreren Arbeiten (1984, 1985d, 1986, 1990) zu der Überzeugung, dass die Prosauropoden von Trossingen und mehr noch: die gesamten Prosauropoden des Knollenmergels von Deutschland, der Schweiz und Frankreich zu einer Art gehören. Für diese Art wählte er die älteste verfügbare Bezeichnung *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837. GALTON ließ in der Argumentation jedoch eine Lücke, denn das Typmaterial der meisten synonymisierten Arten sowie insbesondere das von *Plateosaurus engelhardti* selbst enthält keinerlei Schädelmaterial. Die Synonymisierung beruhte daher also auf „inkongruentem“ (d. h. nicht miteinander vergleichbarem) Material. Daher wurde diese Pauschal-Synonymisierung von WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) und WELLNHOFER (1994) kritisiert und zurückgewiesen.

HUENE hatte in seinen Arbeiten die Validität bzw. Unterscheidung von Arten und Gattungen z. T. auf halbquantitative Aussagen begründet, wonach die eine Art zum Beispiel einen schlankeren Femur habe, die andere einen robusteren, wieder ein anderer Knochen sei verhältnismäßig dicker, dünner, kleiner oder größer. Derartige subjektive Aussagen verlangen den direkten Vergleich der vorliegenden Stücke. Eine quantitative Aussage ist dagegen objektiv. WEISHAMPEL wählte daher für seine Untersuchungen die Methode der morphometrischen Analyse, bei der mit standardisierten Messstrecken (landmark-Methode) die direkte Vergleichbarkeit der Messwerte gegeben ist. Die Messwerte werden dann in bivariaten Diagrammen eingetragen und/oder einer aufwendigeren principal components analysis unterzogen. Diese Methode ist die gängige Praxis bei (Paläo-)Anthropologen und (Paläo-)Zoologen zur Analyse von Variabilitäten und Feststellung von taxonomischen Unterschieden.

WEISHAMPEL publizierte nur ein Teilergebnis seiner Forschungen zum postcranialen Skelett (WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990). Demnach war es anhand des Femurs (Abb. 31) mit der morphometrischen Methode nicht möglich, eine artliche Trennung der Plateosauriden aus Trossingen und dem gesamten Keupergebiet herauszuarbeiten, obwohl bei der Vermessung fast alle vorhandenen Femora, darunter die meisten Typusexemplare und alle Trossinger Funde, berücksichtigt wurden (Abb. 32).

WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) merken an, dass aufgrund von Brüchen und taphonomischer Deformation ein hoher Grad an Variabilität vorhanden sei. Letztlich unterscheiden WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) jedoch nur eine Art (die sie nicht benennen), innerhalb derer sich zwei mäßig verschiedene Morphotypen (Sexualdimorphismus) andeuten (Abb. 32, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990, CHAPMAN et al. 1997a, b).

Für seine vorläufige Bearbeitung des Ellinger *Plateosaurus* vermaß WELLNHOFER (1994) das Femur der Skelettzusammenstellung in der vorgegebenen Weise nach der landmark-Methode und bat CHAPMAN um eine rechnerische Analyse der Daten. Diese ergab eine erhebliche Abweichung der Morphologie von der Variabilität der aus dem gesamten Keupergebiet einbezogenen Femora von Plateosauriden. WELLNHOFER (1994) interpretierte dieses Ergebnis so, dass der Ellinger und

mithin der fränkische *Plateosaurus* überhaupt (einschließlich des Typus von *Plateosaurus engelhardti*) sich von dem auch älteren *Plateosaurus* aus Trossingen artlich unterscheidet.

Auch die Studie von WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) zeigt eine argumentative Schwäche. Es wurde nicht gezeigt, dass mit Hilfe der morphometrischen Analyse *Plateosaurus* sich von anderen Gattungen unterscheiden lässt. Fallen nämlich andere Gattungen wie *Riojasaurus* aus Argentinien, *Euskelosaurus* aus Südafrika und *Lufengosaurus* aus China in den Variabilitätsbereich von *Plateosaurus*, dann ist die Diskriminanz-Fähigkeit der gewählten Messstrecken infrage gestellt, bzw. die Aussagefähigkeit von Messungen überhaupt.

In seinen neuesten Arbeiten geht nun auch GALTON (1997, 1998a, b, 2000a) auf die Form der Femora näher ein und un-

terscheidet Formen mit distal gebogenem und distal gerade gestrecktem Schaft und begründet hierauf die Diagnose von Arten und Gattungen.

7.3 EIGENE BEWERTUNG DER TAXONOMIE VON *PLATEOSAURUS*

Die in dieser Arbeit ausgeführten Betrachtungen zur Diagenese der Fundstellen aus dem Knollenmergel und Feuerletten (Kapitel 4) und besonders die Beispiele aus der Fundstelle Ellingen (Kapitel 5) zeigen eine vollkommen andere Möglichkeit der taxonomischen Interpretation der Variabilität und Verschiedenheit der Plateosauriden des Keupergebietes auf. Wie gezeigt (Kapitel 4, Abb. 17), übertrifft nämlich die durch verschiedene Diagenese-Prozesse und Präparation resultierende morphologische Variabilität die natürliche biologische Variabilität um ein Mehrfaches. Dies soll zunächst noch einmal am Beispiel der Femora erläutert werden.

7.3.1 Einfluss der Kompaktion

Das linke und das rechte Femur desselben Individuums SMNS 13200 (Taf. 31-32) unterscheiden sich in ihrer Morphologie erheblich aufgrund der Einbettungslage. Das rechte Femur wurde in craniocaudaler Orientierung eingebettet und demzufolge in dieser Stellung zusammengedrückt. Das linke Femur wurde in transversaler Orientierung eingebettet und zusammengedrückt. Im Ergebnis erscheint das rechte Femur vor allem am Distalende (Taf. 31, Fig. 1h) sehr viel breiter und flacher als das schlankere und höhere linke Femur (Taf. 32, Fig. 1h). Die morphometrische Analyse dieser beiden Femora ohne Kenntnis ihrer individuellen Zusammengehörigkeit würde einen Artunterschied begründen können.

Ein weiterer Effekt der Kompaktion ist die Änderung der Biegung der Femora. Die ursprüngliche craniocaudal ausgerichtete sigmoidale Biegung der Femora der Archosauromorphen (HUTCHINSON 2001) verändert sich je nach Einbettungslage. So gibt es Femora, bei denen die ursprüngliche Biegung erhalten blieb und andere, bei denen in unterschiedlichem Ausmaß das Corpus femoris in sich tordiert wurde und das Ergebnis eine transversal sigmoidale Form ist. Dies zeigt sich nicht nur bei den im Knollenmergel von Trossingen gefundenen Plateosauriern, sondern auch bei den hier vorgestellten Femora aus Ellingen, die eine „Variabilität“ von extrem gebogen bis zu vollkommen geraden Femora aufweisen – je nach Ansicht und Einbettung (Taf. 33-35). Auch die Zufälle der Lagerung der Knochen aufeinander spielt für die Verdrehung oder Kompression eine Rolle. Die von GALTON (1997, 1998a, b, 2000a) vorgeschlagene Differenzierung der Arten nach der Biegung des distalen Schaftes ist also nicht haltbar.

Für die Diagnose der Familien Melanorosauridae und Plateosauridae haben GAUFFRE (1993) und GALTON (1998b) ein Messverhältnis des Femurs herangezogen. Das unterhalb des Trochanter quartus gemessene Verhältnis von längstem (lateromedialem) zu kürzestem (craniocaudalem) Schaftdurchmesser soll bei Melanorosauriden deutlich größer sein (1,25 bis 1,5 nach GALTON 1998b) als bei Plateosauriden (0,7 bis 1,0

Figure 3.1. a. Caudal view of left *Plateosaurus* femur. b. Medial view of same femur. Measurements indicated by reference number. 1: FEMURL (femur length), 2: FPROXW (proximal femoral width), 3: FPROXB (proximal femoral breadth), 4: FDISTW (distal femoral width), 5: FDISTB (distal femoral breadth), 6: HIPTROC (approximate lever arm between hip joint and 4th trochanter), 7: FDIAM (femoral diameter), 8: CDFEMBL (length of *M. caudifemoralis brevis* attachment site), 9: CDFEMHL (height of *M. caudifemoralis longus* attachment site), 10: CDFEMLW (width of the *M. caudifemoralis longus* attachment site), 11: FMTBEXTL (approximate length of the *M. femorotibioexternus* attachment site). Scale bar = 10 cm.

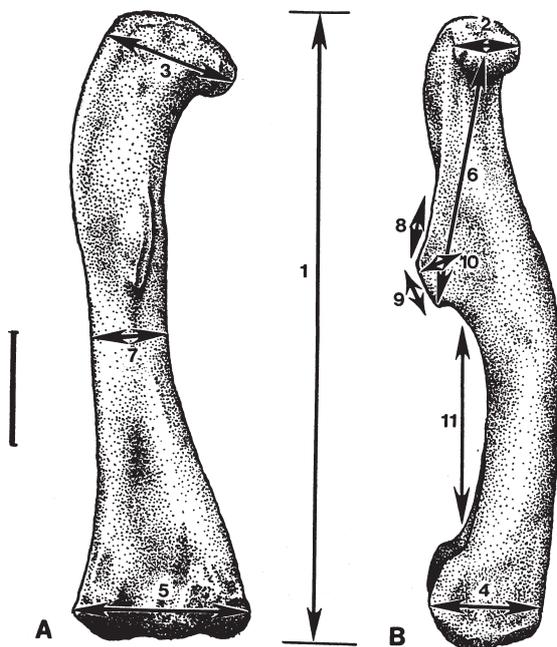


Abb. 31: WEISHAMPEL vermaß Femora von Plateosauriden nach der landmark-Methode, bei der die Messungen zwischen definierten Punkten der Morphologie zu nehmen sind. (Abb. 3.1. aus WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990 mit Originalbeschriftung).

Fig. 31: WEISHAMPEL measured femora of plateosaurids using the landmark method where the measurements are taken between defined points of the morphology. (Fig. 3.1. from WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990 including original figure caption).

nach GAUFFRE 1993, GALTON 1998b). Die am Ellinger Material und an Vergleichsmaterial in anderen Museen vorgenommenen Messungen widerlegen diese Behauptung. Beim Ellinger *Plateosaurus* (BSP 1962 XLVI und I 153) ergeben sich Werte zwischen 1,09 und 1,56, beim Typusexemplar von *Plateosaurus engelhardti* (UEN) liegt das Verhältnis bei 1,17, beim Typmaterial des Plateosauriden *Euskelosaurus* (BMNH) bei 1,25. Ein Vergleich des linken mit dem rechten Femur von SMNS 13200 zeigt wiederum, dass dieses Messverhältnis von den Zufällen der Einbettungsgeschichte und dabei erfolgter Deformationen im Sediment abhängig ist.

7.3.2 Einfluss der Paläopedogenese

Wie gezeigt, sind zwei Prozesse der Paläopedogenese mit einer Volumenänderung des Sedimentkörpers und der darin befindlichen Knochen verbunden: die Tonneubildung mit klimabedingt wechselnden Tonquellungsereignissen und die

Karbonatisierung mit Konkretionsbildungen. In beiden Fällen, jedoch unterschiedlicher Regelmäßigkeit und Quantität, ist das Ergebnis der Paläopedogenese eine nicht genau quantifizierbare Aufblähung der Knochen. So ist es das größte Femur aus Trossingen, nämlich das von *Pachysaurus wetzelianus* mit 98 cm Länge, das auch die größte Zahl und größte Ausdehnung von Rissen im Knochen aufweist (Taf. 12, Fig. 4). Es ist nur eine Bestätigung, dass dieses Femur auch in der morphometrischen Analyse durch WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) am weitesten von der allgemeinen Variabilität der Femora abweicht (Buchstabe C in der Abb. 32). Auch die spätere Analyse unter Einbeziehung des Femurs der Skelettzusammensetzung aus dem Ellinger Fundgut ergab folgerichtig eine erhebliche Abweichung aus dem Muster der Variabilität der Knollenmergel-Plateosaurier (CHAPMAN, briefl. Mitt. an WELLNHOFER 1994), da hier ein vollkommen anderer Erhaltungszustand vorliegt, der durch die Karbonatisierung bedingt ist.

Figure 3.2. Bivariate plot of scores for Principal Component 1 versus Principal Component 2 from the Principal Components Analysis using correlation matrix calculated from a standardized data matrix for 22 specimens from Trossingen quarry. Letters are reference letters from Table 3.1. FACTOR(1) = PC1; FACTOR(2) = PC2.

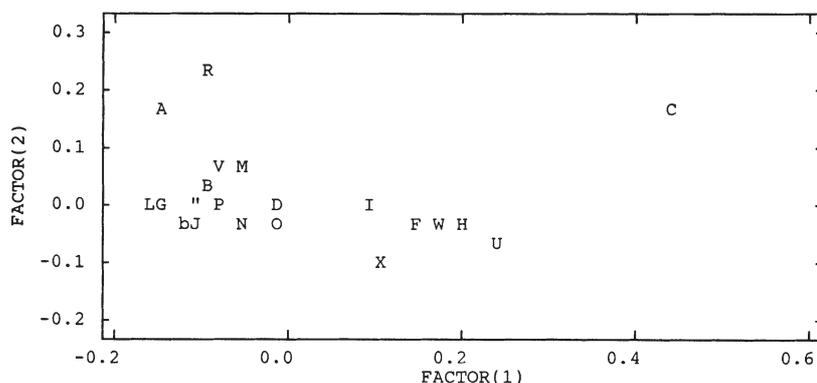


Figure 3.3. Bivariate Scatter Plot of FDISTB (x-axis) versus CDFEMLW (y-axis) for all specimens with data for both measurements. Letters are reference letters from Tables 3.1 and 3.2. Line is Reduced Major Axis for all quarry specimens. The equation for the RMA is $Y = 1.04X - 0.59$. Specimens above the line have affinities to the small cluster of quarry specimens. Those near or below have affinities to the large cluster.

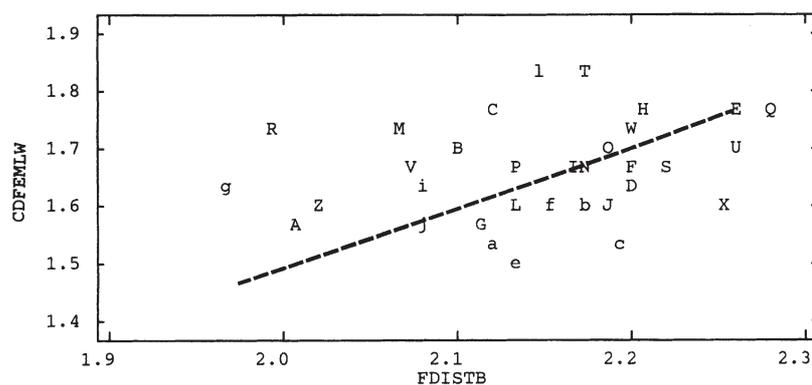


Abb. 32: Bivariate und multivariate Analyse (principal components analysis) der Vermessungen von Plateosauriden-Femora nach WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990: Abb. 3.2 u. 3.3.). Jeder kleine Buchstabe im Diagramm repräsentiert den Femur eines Plateosauriden aus Mitteleuropa. Die großen Buchstaben stehen speziell für Funde aus Trossingen. Besonders auffällig in der Gesamtanalyse (figure 3.2.), „*Pachysaurus wetzelianus*“ (Buchstabe C) weicht deutlich aus dem Muster der übrigen ab [infolge von Aufblähung und präparativen Ergänzungen].

Fig. 32: Bivariate and multivariate analysis (principal components analysis) of measurements from plateosaurid femora after WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990: fig. 3.2. and 3.3.). The small letters represent femora of different plateosaurids from Middle Europe. The large letters represent finds from Trossingen. Especially conspicuous in the total analysis (fig. 3.2.) is '*Pachysaurus wetzelianus*' (letter C) which sticks out from the pattern of the other plateosaurids [due to bloating and preparational additions].

7.3.3 Taxonomische Schlussfolgerungen

Nach den hier vorgestellten Ergebnissen sind die zahlreichen von HUENE und anderen Bearbeitern aufgestellten Arten und Gattungen nicht haltbar, vielmehr gehören diese Funde von Prosauropoden des Keupergebietes offenbar alle einer Art, nämlich *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 an. Die beobachtete Variabilität ist aber überwiegend nicht - wie bisher vermutet - auf biologische Variabilität der Art (WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990) zurückzuführen, sondern das Ergebnis diagenetischer Überprägung der Morphologie.

Es stellt sich nun die Frage, ob sich überhaupt noch diagnostisch verwertbare Merkmale finden lassen, die die Eigenständigkeit von *Plateosaurus* gegenüber anderen Gattungen beweisen können. WELLNHOFER (1994) sah z. B. große Ähnlichkeit der großen Ellinger Femora mit dem Femur von *Camelotia borealis* GALTON, 1985b aus dem Rhät von England. Diese Form wird von GALTON (1985b, 1998b, 2000a) zu den Melanorosauriden gestellt und WELLNHOFER (1994) stellt diese Zuordnung infrage. GALTON (1998b, 2000a) weist zur Begründung der Eigenständigkeit von *Camelotia* auf die unterschiedliche Form der Dorsalia dieser Gattungen und das unterschiedliche Durchmesser Verhältnis der Femora (siehe oben) hin. Es sind aber auch qualitative Unterschiede zu der Tibia und dem Femur von *Camelotia* zu sehen. Die Tibia (Taf. 27, Fig. 12) ist bei *Camelotia* proximal eher trapezoid als oval oder dreieckig (*Plateosaurus*, Taf. 2, 11, 36-37) und das Femur besitzt distal eine Crista supracondylaris lateralis, die nicht parallel zur lateralen Seite des Schaftes (*Plateosaurus*, Taf. 2, 13, 31), sondern diagonal zur medialen Seite des Schaftes hinüber-

zieht und von einer dazu lateral gelegenen tiefen Rinne begleitet wird (Taf. 27, Fig. 13).

In dem Kapitel über die Morphologie der Sacra von diversen Archosauriern wurde eine Diagnose des Sacrum von *Plateosaurus* gegeben, deren meiste Inhaltspunkte sich direkt am Lectotypus von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 zeigen lassen. Es wurde darüber hinaus darauf verwiesen, dass sich die überwiegend zu *Sellosaurus* gestellten Funde aus dem Stubensandstein nach den Merkmalen ihres Sacrum und auch ihrer Größe nicht von *Plateosaurus* unterscheiden lassen. Damit ist die Eigenständigkeit dieser Gattung infrage gestellt. Dagegen wurden vorläufig erkennbare Unterschiede zum Sacrum von *Gresslyosaurus*, *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Vulcanodon* und anderen Prosauropoden und Sauropoden vorwiegend nach Abbildungen aus der Literatur dargestellt.

Es sei noch abschließend erwähnt, dass nicht alle aus dem Stubensandstein und Knollenmergel beschriebenen Prosauropoden zu *Plateosaurus engelhardti* zu stellen sind, ein Teil dieser Formen benötigt eine taxonomische Revision und ggf. die Aufstellung neuer Taxa. Zu den jüngeren Synonymen von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 gehören die früher als separate Arten geführten *Dimodosaurus poligniensis*, *Gresslyosaurus robustus*, *Gresslyosaurus torgeri*, *Pachysaurus ajax*, *Pachysaurus giganteus*, *Pachysaurus magnus*, *Pachysaurus wetzelianus*, *Plateosaurus erlenbergensis*, *Plateosaurus longiceps*, *Plateosaurus plieningeri*, *Plateosaurus reinigeri* und *Plateosaurus crossingensis*. Eine ausführlichere nomenklatorische und taxonomische Revision wird an anderer Stelle (GALTON in Manuskript, MOSER in Vorb.) zu finden sein.

8. WEITERES MATERIAL VON PLATEOSAURIDEN AUS BAYERN

Vorbemerkung 1: Die Bestände der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg (NHGN) wurden im 2. Weltkrieg (1939-1945) zerstört (dies wird nachfolgend mit einem ☛ gekennzeichnet). Das Inventar oder „Einlaufbuch“ von 1904 (S. 22-25, abgedruckt in HARTWIG 2000) führt die Stücke der NHGN im Einzelnen auf und bietet manche zusätzliche Informationen und Berichtigungen zu den Angaben von BLANCKENHORN (1898) und HUENE (1907-08). Bedauerlicherweise muss aber aus dem ungenauen und fehlerhaften Inventartext geschlossen werden, dass er von einer Person ohne ausreichende wirbeltieranatomische Kenntnisse geschrieben wurde, was die Identifizierung der Stücke wesentlich erschwert hat. Immerhin konnten anhand der Angaben im Inventar die von HUENE abgebildeten Stücke sicher identifiziert werden und diese werden nachfolgend mit ihren Nummern bezeichnet. Auch die anderen Stücke werden mit ihrer wahrscheinlichen Inventarnummer aufgeführt, nur in einem Fall gab es zwei Möglichkeiten der Identifizierung. Zusätzliche Stücke, die von BLANCKENHORN und HUENE nicht erwähnt wurden, werden ebenfalls aufgeführt. Das Inventar nennt auch die auf Zetteln beigelegten oder auf den Stücken angebrachten Feldnummern, jedoch gibt es einige mehrfach verwendete Nummern, die deshalb nicht

aussagekräftig sind und hier nicht angeführt werden. Im Vortext zu den einzelnen Nummern wird der Student LUDWIG WUNDER als Finder aller Stücke angegeben; dies trifft zwar auf die meisten, jedoch nicht auf alle Stücke zu, siehe unten. Von zwei Knochen existieren noch Abgüsse in Tübingen (GPIT).

Vorbemerkung 2: Das gesamte Prosauropoden-Material der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München (BSP) aus den Vorkriegsjahren ist vernichtet (nachfolgend mit ☛ bezeichnet). Nach dem zweiten Weltkrieg bekam die Sammlung Zuwachs durch Aufsammlungen von URLICHS und die in dieser Arbeit beschriebenen Funde aus Ellingen.

8.1 ALTENSTEIN

Lokalität: Altenstein bei Maroldswisach, S Coburg, Oberfranken.

Historie: Bei Brunnenausschachtungsarbeiten 1883 in Altenstein bei Maroldswisach (Maroldswisach) unweit Coburg wurden in dunkelgrauen schiefrigen Mergelschichten

(Tonschiefer) schwarze Knochen gefunden. Die Tonschiefer überlagern eine Dolomitbank, die ihrerseits auf roten Keupermergeln liegt. Über den dunkelgrauen Tonschiefern liegt gelber Rhätsandstein. Die Knochen wurden von einem Apotheker LINK aus Burgpreppach aufgesammelt und an die Universität in Würzburg zur Begutachtung übersandt. SANDBERGER (1884: 37) gibt die Funde in einer kurzen Notiz bekannt und vergleicht sie mit *Belodon*; die Gattung *Zanclodon* wird zunächst als nicht übereinstimmend ausgeschlossen. In einer weiteren Mitteilung berichtet SANDBERGER (1894: 203-4), dass es sich nach Meinung von EBERHARD FRAAS, dem er die Stücke zur genaueren Untersuchung übergab, um eine von den bisher bekannten Arten verschiedene, neue Art von *Zanclodon* handle: *Zanclodon bavaricus*. HUENE (1907-08: 71) beschreibt die Knochen eingehender, bildet sie ab und ordnet sie *Plateosaurus engelhardti* MEYER zu. Erwähnungen finden sich bei THÜRACH (1889: 73), BLANCKENHORN (1898: 71, 73) und HUENE (1907-08: 266, 311; 1914: 15).

Material: Nach HUENE (1907-08) ein Cervicale 7 (HUENE 1907-08: Abb. 54, Taf. 25, Fig. 4), ein mittleres Caudale (HUENE 1907-08: Abb. 55) und das Distalende einer rechten Tibia (HUENE 1907-08: Abb. 56). SANDBERGER (1884: 37) gibt jedoch an: „...linker Vorderarm, Schambein, Halsrippe und oberer Schwanzwirbel.“ – Eine kurze Überprüfung des vorhandenen Materials (UW) bestätigte die Bestimmungen durch HUENE.

Nomenklatorische Bemerkung: Obwohl SANDBERGER (1894) keine Beschreibung oder Definition der neuen Art gibt, ist der Name *Zanclodon bavaricus* nach ICZN 1999 Art. 12.2.1 verfügbar durch eine Indikation, in diesem Falle der bibliographische Verweis auf eine Beschreibung durch SANDBERGER (1884), wie von SANDBERGER (1894) angegeben. Der Name kann jedoch nicht FRAAS zugeschrieben werden (wie z. B. von HUENE 1907-08 u. a.), denn es ist nach den Ausführungen von SANDBERGER (1894) zwar klar, dass der Name *Z. bavaricus* von FRAAS in einer brieflichen Mitteilung vom 4.1.1894 vorgeschlagen wurde; da man aber (wahrscheinlicherweise) annehmen kann, dass die erwähnte Indikation nicht auf FRAAS zurückgeht, er also nicht im Sinne des Art. 50.1.1 verantwortlich ist für die Namenswahl und zugleich Verfügbarkeit des Namens (durch Beschreibung), muss man den Namen *Zanclodon bavaricus* SANDBERGER zuschreiben. [Man vergleiche den ähnlich gearteten Fall von *Megadactylus polyzelus* HITCHCOCK, 1865: Der Name wurde von OWEN in brieflicher Mitteilung (zitiert in HITCHCOCK 1865) vorgeschlagen, aber die Beschreibung stammt von HITCHCOCK: der Name muss also HITCHCOCK zugeschrieben werden, was auch immer schon geschehen ist].

8.2 BEHRINGERSDORF

Lokalität: Eisenbahneinschnitt zwischen Lauf und Behringersdorf, NE Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Beim Eisenbahnbau der Strecke Nürnberg-Bayreuth in den 60er Jahren des 19. Jahrhunderts wurden zwischen Lauf und Behringersdorf schwarze Knochen aus einer Kalkbreccie inmitten des Feuerletens geborgen. Eine erste

Erwähnung findet man bei GÜMBEL (1865: 49-50) unter *Belodon kapfii* und *plieningeri*, später (GÜMBEL 1887: 14) als *Zanclodon laevis* und *crenatus*. BLANCKENHORN (1898: 71-72, 80-82) beschreibt die Funde erstmals und ordnet sie *Plateosaurus engelhardti* zu. HUENE (1907-08: 73, 266) erwähnt das Material im Einzelnen, gibt jedoch keine Beschreibungen oder Abbildungen. Weitere Erwähnungen als *Zanclodon* durch HAGEN (1886: 6, 12), als *Belodon* durch THÜRACH (1889: 73) und als *Plateosaurus* durch URLICHS (1966: 12).

Material: Ein unvollständiges Distalende einer linken Tibia (UEN 565), ein Hinterfortsatz eines rechten Iliums (UEN 560), ein zusammen mit kohligen Holzresten im Gestein verbliebenes Fragment eines möglichen Schambeinstiels eines Iliums (UEN 564), ein Fragment (UEN vermisst), diverse weitere Knochen wurden bei der Bergung nicht in die Universität gerettet (HUENE).

Wahrscheinlich gleicher Fundort

Historie: Ein einzelner Knochen wurde zuerst von BLANCKENHORN (1898: 82-3) als zu *Plateosaurus* gehörig beschrieben und dann von HUENE (1907-08: 74) beschrieben und abgebildet. Weitere Erwähnungen in HUENE (1907-08: 267, 311). Die Fundgeschichte bereitet einige Schwierigkeiten. Nach BLANCKENHORN (1898) war dem Stück ein altes Etikett mit der Aufschrift „*Mystriosaurus Laurillardii* KAUP, Lias, Altdorf“ beigelegt und von den obigen Fundstücken getrennt aufbewahrt worden. Sowohl die schwarze Farbe des Knochens, als auch die wenigen anhaftenden Gesteinsreste ließen jedoch nur eine Herkunft aus der grauen Kalkbreccie (*Plateosaurus*-Konglomerat) des Pegnitztales zu. Das Etikett war offenbar fälschlich beigelegt worden. Vielmehr ist es wahrscheinlich, dass dieser Knochen zusammen mit den oben erwähnten anderen gefunden wurde, zumal diese mit Ausnahme eines weiteren Stückes mit besonderer Geschichte die einzigen schwarzen Plateosaurierreste in der Sammlung der Universität Erlangen (UEN) sind.

Material: Ein Schaftstück eines Radius (UEN 553), von HUENE als „?Fibula-Distalende“ und von BLANCKENHORN als „distales Ende einer Tibia“ bezeichnet.

8.3 PEGNITZTAL

Lokalität: Wahrscheinlich Pegnitztal, Gegend von Lauf, Mittelfranken.

Historie: Die Stücke und die Fundumstände wurden von BLANCKENHORN (1898: 87-90) erörtert, er ließ die Stücke von FRAAS untersuchen und verwendet dessen briefliche Mitteilung zur Beschreibung unter der Bezeichnung *Zanclodon laevis*. HUENE (1907-08: 73-4) liefert von einem Wirbel eine eigene Beschreibung mit Abbildungen und ordnet sie *Plateosaurus* zu. Erwähnungen sind bei HUENE (1907-08: 267, 311) zu finden. Nach BLANCKENHORN stammen die Stücke aus der Sammlung des Seminarpräfekten FUSS, der sie von einem Steinbruch-Arbeiter erhalten habe und der seinerseits als Fundort einen Steinbruch bei Allfeld, unweit Hersbruck, angibt. Dort ist, wie BLANCKENHORN feststellt, nur weißer Jura aufgeschlos-

sen. Nach Farbe der Knochen und Beschaffenheit der Gesteinsmatrix können die Stücke aber nur aus der Steinmergelbank des Feuerletten im Pegnitztal kommen.

Material: Nach FRAAS in BLANCKENHORN (1898: 89-90) ein Stück Processus proacetabularis eines Iliums, sowie ein Knochen-Abdruck im Gestein, vermutlich ebenfalls von einem Ilium, diese Stücke befanden sich in der Privatsammlung des Seminarpräfekten FUSS, Altdorf (Verbleib unbekannt). Ein Sacrale 3 (det. HUENE 1907-08: Abb. 57 a - c; UEN vermisst), von FRAAS in BLANCKENHORN (1898) für ein Sacrale 1 gehalten.

8.4 RÖTHENBACH

Lokalität: Eisenbahneinschnitt zwischen Lauf und Röthenbach, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Das Material, ein Oberschenkel, wurde von einem Oberförster MEISSNER in den roten Schichten des Feuerletten zwischen Lauf und Röthenbach, an der Eisenbahnlinie Nürnberg-Amberg, gefunden. Beschreibungen als *Plateosaurus* geben BLANCKENHORN (1898: 84, 86-7) und HUENE (1907-08: 72-3, 266, 311). Erwähnungen finden sich bei URLICHS (1966: 7), NOVAS (1996: 734) und HARTWIG (2000: 11).

Material (Taf. 13, Fig. 2a-d): Zwei Enden eines rechten Femurs ohne dazwischengehöriges Schaftstück [NHGN 5766 ☛ proximales Ende, 5767 ☛ distales Ende, unter Nr. 5757 ist im NHGN Inventar (HARTWIG 2000) der zu den Stücken passende Zettel mit der Inschrift von HUENE zitiert; Abgüsse in GPIT ohne Nr.]. Das Femur war offenbar - nach den Abgüssen zu urteilen - gut erhalten, das Caput femoris zeigt noch detailliert die runzelige Oberfläche für den Gelenkknorpel, ebenso das Distalende, das jedoch etwas craniocaudal verdrückt ist. Das fehlende Schaftstück ging wahrscheinlich bei der Bergung verloren. Die vorhandenen Stücke des Femurs lassen sich *Plateosaurus* sp. zuordnen.

8.5 HINTERER STEINBERG

Lokalität: Steinbruch am Hinteren Steinberg, 2.4 km SE Güntersbühl, NE Nürnberg, Mittelfranken

Historie: Der Steinbruch SE Güntersbühl mit seinem *Plateosaurus*-Konglomerat wurde gegen Ende des vorigen Jahrhunderts von dem Studenten LUDWIG WUNDER paläontologisch ausgebeutet. Er stellte bis zu den Funden von Ellingen 1962 die wichtigste Fundstelle Bayerns für *Plateosaurus* dar. MARKTHALER (1937: 55, 57) erwähnt, dass der ehemalige Steinbruch im Bachbett des Grenzgrabens am Hinteren Steinberg inzwischen verfallen ist. Fast zwei Dutzend Stücke wurden von WUNDER an die NHGN abgegeben. Die erste Beschreibung als *Plateosaurus* stammt wieder von BLANCKENHORN (1898: 84f., 87); anschließend erneut beschrieben und abgebildet von HUENE (1907-08: 169-171, 266, 268, 311), der jedoch die Funde unterschiedlich mal *Plateosaurus*, *Teratosaurus*, *Gresslyosaurus*, *Pachysaurus* oder einem unbestimmten Plateosauriden zuordnet. GALTON (1984: 12, 1985a: 13) betrachtet

die Reste als zu einem unbestimmten Prosauropoden gehörig. Erwähnung finden die Reste auch bei JÄGER (1986: 16) und HARTWIG (2000: 10-12).

Fundschrift: Obwohl BLANCKENHORN, der die Fundstelle zusammen mit dem Finder L. WUNDER persönlich in Augenschein nahm (BLANCKENHORN 1898), die Fundschrift „*Plateosaurus*-Konglomerat“ eindeutig bezeichnet, liest man bei HUENE die Angabe „*Semionotus*-Sandstein“ (die alte Bezeichnung für den Burgsandstein). GALTON (1984) nimmt infolgedessen an, die Knochen entstammten wahrscheinlich dem unteren Burgsandstein oder doch möglicherweise dem Feuerletten-Konglomerat, da andere Schichtglieder des Mittleren Keupers keine Wirbeltierreste geliefert hätten. HUENE hatte keinerlei Ortskenntnis, wie aus dem Umstand hervorgeht, dass er etliche bayerische Ortsnamen falsch schrieb und/oder falschen Regierungsbezirken zuordnete (HUENE 1907-08: 311), sonst wäre ihm vielleicht aufgefallen, dass im Bereich von Günthersbühl auf etliche Kilometer im Umkreis der „*Semionotus*-Sandstein“ nicht aufgeschlossen ist. HUENE bezog seine Angabe wahrscheinlich von den inzwischen verlorenen NHGN-Etiketten mit der Bezeichnung „*Semionotus*-Keuper“, wie diese im Inventar (HARTWIG 2000) noch zitiert sind. Die Tatsache, dass das *Plateosaurus*-Konglomerat häufig als Sandstein ausgeprägt ist, führte offenbar zur Verwirrung bei HUENE, aber „*Semionotus*-Keuper“ müsste man einfach als „Mittlerer Keuper“ übersetzen. Die schwarze Farbe (BLANCKENHORN, HUENE, Inventar NHGN) und mehr noch die eindeutigen Angaben von BLANCKENHORN lassen an der Herkunft der Knochen aus dem *Plateosaurus*-Konglomerat jedenfalls keinen Zweifel aufkommen.

Material: Ein Cervicale, nach HUENE Taf. 25 (6) ein Cervicale 8 oder 9, nach GALTON ein Cervicale 5 oder 6 (NHGN 5758 ☛); ein hinterer Teil eines Cervicale 5 oder 6 (nach HUENE, nicht abgebildet; NHGN möglicherweise 5759 z. T. ☛); ein Caudale 12 (HUENE Taf. 25, Fig. 5, NHGN 5751 ☛, Abguss GPIT o. Nr.); ein schlecht erhaltenes Caudale (NHGN 5762 ☛); eine anteriore Hämapophyse (HUENE Taf. 25, Fig. 7, NHGN 5763 ☛); eine rechte Tibia (55 cm, NHGN 5765 oder 5752 ☛; nicht abgebildet; unter beiden Inv.-Nr. ist angegeben, das Stück trage als Aufschrift die Nr. 7), ein Schaft einer rechten Fibula (HUENE Taf. 26, Fig. 3), von BLANCKENHORN als Femur beschrieben; NHGN 5754 ☛). Einige große Knochenstücke und ein Wirbel werden nur im Inventar erwähnt (HARTWIG 2000; NHGN 5774-5, 5777-8 ☛).

Gleicher Fundort

Aus dem gleichen Steinbruch sammelte FLORIAN HELLER 1922 schwarze Knochenreste auf. Zwei Stücke, eines davon ein Rippenbruchstück, übergab er dem Mineralogen KURT VON GEHLEN (1959), der für erzmikroskopische Untersuchungen von ihnen je zwei Querschnitte anfertigte (UEN, ? Mineralogische Sammlung).

Vermutlich gleicher Fundort

Lokalität: Steinhäufen aus dem Steinbruch zwischen Günthersbühl und Ludwigshöhe an der Straße von Nürnberg nach Günthersbühl.

Historie: HUENE (1907-08: 169-171), der die Knochen zuerst beschreibt, gibt an, sie seien von Herrn WUNDER gefunden worden „auf Steinhaufen an der Straße von Günthersbühl, deren Material auch aus dem gleichen Horizont und vielleicht sogar aus dem gleichen Steinbruche stammt“ wie die oben erwähnten Funde von Günthersbühl. Dem Inventar (HARTWIG 2000: 10-11) ist zu entnehmen, dass der Fundort die „Straße von Nürnberg nach Günthersbühl; Steinhaufen aus dem Steinbruch zwischen Günthersbühl und Ludwigshöhe“ ist. Es ist wahrscheinlich, aber nicht sicher, dass das Bruchmaterial der Steinhaufen, welches im übrigen häufig als Straßenschotter verwendet wurde, aus dem oben erwähnten Steinbruch am Hinteren Steinberg stammt. Der Hintere Steinberg liegt jedenfalls auf der Luftlinie zwischen Günthersbühl und Ludwigshöhe. Ein zweiter Bruch in der Gegend von Günthersbühl mit aufgeschlossenem *Plateosaurus*-Konglomerat liegt zwischen Günthersbühl und Behringersdorf, 2,35 km NW Rückersdorf, war aber schon zu BLANCKENHORN'S Zeiten verlassen, erbrachte keine Funde (BLANCKENHORN 1898) und liegt überdies weiter abseits der Linie Günthersbühl-Ludwigshöhe. Obige Ausführungen betreffend „*Semionotus*-Keuper“ (Inventar) und „*Semionotus*-Sandstein“ (HUENE) gelten entsprechend; die Funde entstammen dem *Plateosaurus*-Konglomerat des Feuerletzens. HUENE (1907-08) erwähnt nur eines der Fundstücke, ein Femur, und stellt es zu *Pachysaurus*. Dieses ist ein Distalende eines linken Femur (NHGN 5761 ☛). Die weiteren Stücke sind mehrere Knochen-Fragmente (NHGN 5760, 5770 ☛).

8.6 ROCKENBRUNN

Lokalität: Steinbruch Rockenbrunn 2,3 km NNW Leinburg, E Nürnberg, Mittelfranken

Historie: HUENE (1907-08: 169-171, 269, 311) beschreibt den Fund zuerst und gibt an, er entstamme dem *Semionotus*-Sandstein aus dem Steinbruch von Rockenbrunn (auch Rockenbronn geschrieben). Im Inventar (HARTWIG 2000: 10-11) heißt es lediglich „*Semionotus*-Keuper“. Es ist wiederum davon auszugehen, dass der schwarze Knochen nur dem *Plateosaurus*-Konglomerat des Feuerletzens entstammen kann, da der untere Burgsandstein oder *Semionotus*-Sandstein erst in etlichen Kilometer Entfernung von Nürnberg bzw. Rockenbrunn ansteht. Es ist nicht weiter verwunderlich, dass HUENE (1907-08) die Funde *Teratosaurus suevicus* MEYER zurechnet, welcher im württembergischen Faziesäquivalent des *Semionotus*-Sandsteins, dem Stubensandstein, gefunden wurde. GALTON (1984: 12, 1985a: 13) bezeichnet den Fund als unbestimmten Prosauropoden. Neben dem von HUENE (1907-08) beschriebenen Fund führt das Inventar noch weitere Funde an, die an der „Straße zwischen Nürnberg und Rockenbrunn (Moritzberg), [im] Steinhaufen aus einem Steinbruch in der Nähe Rockenbrunn [im] *Semionotus*-Keuper“ gefunden wurden.

Material: Ein Distalende eines linken Humerus (HUENE 1907-08: Abb. 179; NHGN 5768 ☛). Nur im Inventar (HARTWIG 2000: 10-11) sind erwähnt: ein schwarzes „quergebrosenes Knochenstück“ (NHGN 5756 ☛), laut beigelegtem Zettel von HUENE unbestimmbar, und „3 Stücke Schuppenpanzer ... sehr zerbrechlich“ (NHGN 5773 ☛), laut beigelegtem Zettel von HUENE Panzerplatten von *Belodon*.

8.7 NUSCHELBERG

Lokalität: Straße von Günthersbühl nach Nuschelberg, NE Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Die Fundsituation und einer der Knochen ist bei BLANCKENHORN (1898: 84-5) beschrieben: WUNDER schlug demnach „ein Rippenstück aus denselben Schichten [*Plateosaurus*-Konglomerat] auf dem Wege zwischen Günthersbühl und Nuschelberg“. Im Inventar (HARTWIG 2000: 11) heißt es dagegen „Straße v. Günthersbühl n. Nuschelberg Steinhaufen“. Bei zwei weiteren nur im Inventar erwähnten Stücken ist der Fundort nur mit „Nuschelberg“ angegeben. Diese beiden Knochen sind laut Inventar hellfarbig, über die Farbe der Rippe ist nichts bekannt. Eine nur kurze Erwähnung finden die Reste bei HUENE (1907-08: 74, 267, 311) als *Plateosaurus*.

Material: Ein Rippenfragment (BLANCKENHORN: 21 cm, HUENE: 23 cm; NHGN 5771 ☛). Ein Fragment eines linken Ischiums (HUENE 1907-08; „Ischium dextrum“ nach HUENE auf beiliegendem Zettel, zitiert im Inventar NHGN 5755 ☛). Ein Bruchstück eines rechten Humerus (HUENE 1907-08; „Pubis sinistr.“ nach HUENE im Inventar NHGN 5753 ☛).

8.8 TEUFELSEE BEI KOTZENHOF

Lokalität: Steinbruch im Forstteil Teufelsee b. Kotzenhof, ca. 1 km W Lauf, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Die von WUNDER im Steinbruch im Forstteil Teufelsee bei Kotzenhof gefundenen Knochen wurden zunächst wieder von BLANCKENHORN (1898: 84, 87) als möglicher *Plateosaurus* beschrieben. HUENE (1907-08: 74, 267, 311) - vermutlich genarrt von der eigenen Handschrift - zitiert den Fundort als „Forsttal Teufelsee b. Katzendorf“ oder auch „Katzenhof“ und beschreibt die drei vorhandenen Bruchstücke eingehender. Er schließt sich der Deutung eines der Stücke als *Plateosaurus* an, während er die zu einem Knochen zusammengesetzten anderen beiden Bruchstücke nicht zuordnen kann.

Material: Ein Processus praeacetabularis eines linken Iliums (NHGN 5764 ☛). Ein unbestimmter Knochen, zusammengesetzt aus zwei Teilen (10 cm, HUENE 1907-08: Taf. 26 (5), NHGN 5772 ☛), das Inventar (HARTWIG 2000: 11) gibt dazu noch die Inschrift auf einem Zettel von HUENE bekannt: „? *Belodon* ? Leuralrippe [wahrscheinlicher heißt es: ? *Belodon* Pleuralrippe] Teufelsee“.

8.9 DIEPERSDORF

Lokalität: Diepersdorf, 1,5 km NW Leinburg, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Das Auftreten des *Plateosaurus*-Konglomerates am Fundort wird zuerst von BLANCKENHORN (1898: 84) erwähnt, noch ohne den Fund zu beschreiben: „Auf dem südlichen Ufer des Roggenbachs am Wege von Diepersdorf nach Schwaig“. Bei HUENE (1907-08: 74, 267) findet man die Beschreibung einer linken Halsrippe (HUENE 1907-08: Taf. 25 (8), NHGN 5769 ☛) als „? *Plateosaurus* sp.“ von „Diepersdorf“. Das Stück ist auch im Inventar erwähnt (HARTWIG 2000: 11).

8.10 BUCHENBÜHL

Lokalität: Buchenbühl, S Heroldsberg, NE Nürnberg, Mittelfranken (Locus typicus?).

Historie: DEHM (1935: 99) berichtet: „Vor zehn Jahren erhielt die Sammlung der Naturhistorischen Gesellschaft in Nürnberg einen Rückenwirbel von *Plateosaurus*, der ziemlich sicher aus dem *Plateosaurus*-Konglomerat des Buchenbühl stammt; die Farbe des Knochens ist bräunlich.“ HAARLÄNDER (1966: 43) gibt den Verlust des Stücks bekannt (NHGN )

8.11 RUDOLPHSHOF

Lokalität: Rudolphshof, 2 km NW Lauf, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: HUENE (1907-08: 267, 311) erwähnt ein „Tibia(?) - Fragment“ (BGLA), welches aus Rudolphshof bei Lauf stammt und fraglich zu *Plateosaurus* gestellt wird. Das Stück ist verschollen.

8.12 HERSBRUCK

Lokalität: Eisenbahneinschnitt bei Hersbruck, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: GÜMBEL fand an der Eisenbahn bei Hersbruck (unweit Lauf) im Feuerletten Kieferreste und Zähne. Das Material ist vermutlich subsumiert bei GÜMBEL (1865: 49-50) unter *Belodon kapfii* und *plieningeri*, später (GÜMBEL 1887: 14) unter *Zanclodon laevis* und *crenatus*. SANDBERGER (1884: 37), der Fundumstände und Material erstmals bekannt gibt, möchte die Funde von *Zanclodon* ausschließen. Schließlich bildet GÜMBEL (1888) das Material unter der Bezeichnung *Zanclodon crenatus* ab. Nach den Abbildungen handelt es sich um eine linke Maxilla mit 8 Zähnen (GÜMBEL 1888: Abb. 377 (11)) und einen isolierten Zahn (GÜMBEL 1888: Abb. 377 (12)). Keine späteren Erwähnungen. Der Verbleib des Materials ist unbekannt; möglicherweise wurde es vom BGLA zur BSP transferiert, wo es im Krieg verloren ging (mdl. Mitt. MAYR, BSP).

8.13 KULMBACH

Lokalität: Kulmbach, Oberfranken.

Historie: Das Material, ein Sacrale 1 (BSP ) , aus dem „oberen Keuper“ von „Culmbach“ wird von HUENE (1907-08: 267, 311) nur als *Plateosaurus* erwähnt, aber nicht beschrieben. Es sind keine genaueren Angaben dazu vorhanden.

8.14 NÜRNBERG

Lokalität: Gegend von Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Das Material, eine Tibia (BSP ) , aus dem „? Burgsandstein, Mittlerer Keuper, Gegend von Nürnberg“ wird von HUENE (1907-08: 267, 311) nur erwähnt und *Plateo-*

saurus engelhardti MEYER zugeordnet, aber nirgends beschrieben. Bei GALTON (1984: 12) findet sich eine Erwähnung als Prosauropodenfund.

8.15 BIRNTHON

Lokalität: Birnthon, 7 km WNW Altdorf, SE Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Das Material wurde von ERNST STROMER VON REICHENBACH (München) etwa 1889 bei Birnthon in der Feuerlettenbreccie aufgefunden. Eine erste Erwähnung ohne Beschreibung findet sich bei HUENE (1907-08: 267, 311), gefolgt von STROMER (1909: 73), der die hier aufgeführten Fundumstände bekannt gibt. Nach HUENE und STROMER handelt es sich um ein Bruchstück eines Ischiums (BSP ) , das HUENE *Plateosaurus* zuordnet. Zuletzt wurde der Fund von URLICHS (1966: 12) aufgelistet.

8.16 HÜHNERBRUNN

Lokalität: Steinbruch am Hühnerbrunn NE Birnthon, 7 km WNW Altdorf, SE Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: DEHM (1935: 98-99) nennt aus einem 1,5-2 m mächtigen, plattigen, quarzführenden Konglomerat aus einem Steinbruch zur Forststraßenschotter-Gewinnung am Hühnerbrunn ein „Rippenstück eines Plateosauriden“. KUHN (1939: 116) schreibt diese Rippe einem unbestimmten Saurischier zu. Der Fund wird auch von URLICHS (1966: 12) erwähnt. Vermutlich BSP .

8.17 EICHELBURG

Lokalität: Steinbruch am E Ortsausgang von Eichelburg, 4,5 km WSW Allersberg, Mittelfranken.

Historie: DEHM (1935) berichtet von reichlich vorkommenden, meist abgerollten kleinen Knochenstücken in einem 3 m mächtigen Konglomeratpaket im Steinbruch neben der Wirtschaft am östlichen Ortsausgang von Eichelburg. Einige dieser Stücke wurden von KUHN (in DEHM 1935: 99) folgendermaßen bestimmt und zugeordnet: Ein Caudale als „*Plateosaurus* cf. *erlenbergensis* [sic] v. HUENE“; ein hinteres Dorsale, eine Phalange und ein distales Ende eines kleinen Humerus als „cf. *Plateosaurus*“; ein hinterer Fortsatz eines linken Iliums als „Plateosauride, non *Plateosaurus*“. KUHN (1939: 116) bezeichnet später die Reste als unbestimmte Saurischier. Vermutlich BSP .

8.18 LAUF

Lokalität: Lauf, an der Straße nach Rudolphshof, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Eine beinahe vollständige rechte Fibula wurde beim Aushub für die Mittelschule in Lauf an der Straße nach

Rudolphshof von FRANZ ZÜRLICK geborgen. Die bisher einzige Erwähnung stammt von URLICHS (1966: 12), der die Fibula nach einer Bestimmung durch DEHM der Art *Plateosaurus erlenbergensis* [sic] HUENE zuordnet.

Material: Der schwarzen Fibula (BSP 1965 X 92, Taf. 27, Fig. 5) von 45 cm Länge fehlen nur am proximalen Ende die Gelenkfläche und die craniale und die caudale Kante. Sie ist unverdrückt und zeigt in seltener Klarheit Details der Muskelansätze bzw. Leisten (Lineae musculi peronei). Die Achsen der beiden länglich-ovalen Gelenkenden sind um ca. 30° zueinander versetzt. Das Stück ist praktisch identisch mit der Fibula von SMNS 13200 (HUENE 1926: Taf. 5, Fig. 7).

8.19 KREUZGRABEN

Lokalität: Kreuzgraben, 2.8 km NW Lauf, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Das schwarze Knochenstück wurde von URLICHS im Kreuzgraben NW Lauf gefunden. Die Zuordnung zu *Plateosaurus* wurde von OETTINGEN-SPIELBERG vorgenommen (URLICHS 1966: 12).

Material: Das proximale Ende einer linken Tibia (BSP 1959 I 518, Taf. 27, Fig. 6) von 14 cm Länge ist lateromedial zusammengequetscht, wobei die Markhöhle vollständig mit hellgrauem Kalkkonglomerat und Knochenbruchstücken verfüllt ist. Auch die Spongiosa ist mit hellgrauem Kalk verfüllt. Das Gelenkende und die Crista cnemialis sind allseitig erodiert, die Tuberositas tibiae ist abgebrochen. Die Facies articularis fibularis ist eine deutlich erhobene ovale Rauigkeit von ca. 50x25 mm Ausdehnung und longitudinaler Orientierung.

8.20 ALLERSBERG

Lokalität: Ziegeleigrube S Allersberg, S Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Ein Schienbein wurde im Sommer 1898 von SCHWERTSCHLAGER „eine viertel Stunde“ S Allersberg in einer verlassenen Ziegeleigrube in einem Sandsteinbänkchen im Feuerletten gefunden. DEHM hält unter den von HUENE abgebildeten Plateosauriden-Tibien die von *Pachysaurus ajax* für die ähnlichste. Weitere Knochen in der Grube wurden von DEHM (1935: 99) beobachtet, aber nicht beschrieben. In die Sammlung des Jura-Museums gelangte nur die Tibia.

Material: Die linke Tibia (JM Keu 2001/1, Taf. 27, Fig. 7; DEHM 1935: 99-100, Abb. 1a-c) ist mit 58 cm maximaler Länge relativ groß. Der Knochen ist beinahe vollständig und nur an wenigen Stellen erodiert - und zwar schon vor der Einbettung, wie Sedimentreste (gelber Sandstein) zeigen. Es fehlen die exponierten Stellen der Tuberositas tibiae und am lateralen Rand des Caput tibiae, sowie das Tuberculum laterocaudale und die Spitze des Tuberculum laterocraniale.

Der Knochen wurde aus 6 Bruchstücken zusammengesetzt, unbedeutende Fehlstellen sind mit Gips ergänzt und schwarz eingefärbt, entsprechend der Färbung des Knochens. Das proximale Ende ist durch ein Muster von mehreren Grübchen und

Kanälen strukturiert, die übrige Knochenoberfläche ist glatt und nur von wenigen Rissen durchsetzt. Insgesamt zeigt sich der Knochen als beinahe unverdrückt.

Am Schaft (Corpus tibiae) entlang verlaufen nur sehr schwach entwickelte Grate (Lineae musculi peronei), die dem Schaft einen rundlich-subquadratischen Querschnitt verleihen. Zur Tuberositas tibiae hin ist eine deutliche, schmale Crista cnemialis entwickelt. Am oberen Fünftel des Schaftes befindet sich - beginnend in der Einbuchtung zwischen der Crista cnemialis und der lateralen Wand und auf dieselbe übergreifend - eine ovale, leicht vorspringende und nach proximal auslaufende Rauigkeit, welche die Ansatzstelle für ein starkes Ligamentum interosseum tibiofibularis darstellt. Maße: proximales Ende craniocaudal (21) cm, lateromedial (10) cm; distales Ende craniocaudal (11) cm, lateromedial (11) cm. Schaftdurchmesser in der Mitte der Tibia gemessen craniocaudal 74 mm, lateromedial 61 mm.

8.21 LETTEN (1)

Lokalität: Autobahn bei Letten, S Lauf, E Nürnberg, Mittelfranken.

Historie: Einige Knochen (SAL: Costae, Dorsalia, Caudalia, ein Coracoid, ein Distalende eines Femur und ein Distalende einer Fibula) wurden an der Autobahn bei Letten freigelegt und durch OETTINGEN-SPIELBERG als *Plateosaurus* bestimmt (URLICHS 1966: 12). Die Fundstelle wird zuerst von MARKTHALER (1937: 58) erwähnt.

8.22 BIS 8.25

Historie: Das Material der vier folgenden Lokalitäten beinhaltet nur Knochenbruchstücke, die nach OETTINGEN-SPIELBERG *Plateosaurus* zuzurechnen sind (URLICHS 1966: 12). Der Verbleib des Materials ist unbekannt.

8.22 LETTEN (2)

Lokalität: Autobahn bei Letten, S Lauf, E Nürnberg, Mittelfranken.

8.23 SCHÖNBERGER NÄSSENAU

Lokalität: Schönberger Nässenau (Nessenau), SE Lauf, E Nürnberg, Mittelfranken.

8.24 BÜCHLEINSBERG

Lokalität: 1.2 km W Büchleinsberg, NE Feucht, S Nürnberg, Mittelfranken.

8.25 SCHEERAU

Lokalität: Rechter Seitenbach des Schmidgraben, 0.5 km SW Scheerau (Scherau), W Leinburg, E Nürnberg, Mittelfranken.

9. ZUSAMMENFASSUNG

Die Taxonomie von einem der angeblich am besten bekannten Dinosaurier, *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 war in der Vergangenheit widersprüchlichen Interpretationen unterworfen. Nach einer Zeit der Aufstellung und Verteidigung von bis zu 20 Arten, die z. T. in 8 Gattungen untergebracht wurden, wurde in neuerer Zeit eine umfangreiche Synonymisierung der Funde aus dem höheren Mittelkeuper vorgenommen (GALTON 1984 bis 1990, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990).

In der vorläufigen Bearbeitung von Funden eines Massenvorkommens von *Plateosaurus* in der Fundstelle Ellingen in Mittelfranken stellte WELLNHOFER (1994) diese neuere taxonomische Vereinfachung sowie etliche Merkmale von *Plateosaurus* infrage. WELLNHOFER stellte im Unterschied zu Plateosauriern anderer Fundstellen eine andere, distal gerade gestreckte Form des Oberschenkelknochens (Femur), ein nicht von Knochen umschlossenes Foramen obturatorium im Schambein (Pubis) und eine keilartige Form der vorderen Schwanzwirbel fest, die für *Plateosaurus* nur eine vierbeinige Fortbewegung erlauben würde.

In neuesten Arbeiten begründen GALTON (2000 u. a.), NOVAS (1992, 1996), SERENO (1999) u. a. widersprüchliche Ansichten zur Phylogenie der Dinosaurier und speziell der Gruppe der Sauropodomorphen, zu der *Plateosaurus* gehört, mit Merkmalen des Kreuzbeines. Die Frage, ob der 3. Kreuzbeinwirbel der Dinosaurier aus der Rückenwirbelserie oder dem Schwanzbereich in den Kreuzbein-Beckenkomplex übernommen wurde, ist zwischen diesen Bearbeitern umstritten, aber für die Phylogenie der Dinosaurier höchst bedeutsam.

Die vorliegende Arbeit gibt eine ausführliche Beschreibung des Typusmaterials von *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 mit der Wahl des Kreuzbeines als Lectotypus. Die Typlokalität wird nach verschiedenen geologischen Indizien bestimmt. Mit dem Lectotypus und unter Berücksichtigung von umfangreichem Vergleichsmaterial wird eine Diagnose der Gattung *Plateosaurus* vorgestellt. Die bei GALTON (2000) falsche anatomische Orientierung des Lectotypus wird richtig gestellt. Zwei bisher falsch bestimmte Knochen des Typusmaterials werden als Bauchpanzerplatte einer Schildkröte und als Mittelfußknochen (Metatarsale II) eines Theropoden (Raubdinosauriers) bestimmt.

Weiter gehende Vergleiche mit Material von anderen Sauropodomorphen und verschiedenen Vertretern der übergeordneten Großgruppe der Archosauromorphen beweisen die Homologisierung des dritten Kreuzbeinwirbels als ehemaligen Schwanzwirbel. Die phylogenetischen Schlussfolgerungen der Arbeiten der letzten 10 Jahre, die einen vom Rücken her eingeschlossenen Kreuzbeinwirbel voraussetzten, sind damit hinfällig. Aufgrund der Morphologie und Diagnose der Kreuzbeinwirbel der Plateosaurier wird auch die im Allgemeinen als primitivste Form der Sauropoden angesehene Gattung *Vulcanodon* zu den Prosauropoden gestellt. Für die Sauropoden werden diagnostische Merkmale des Sacrums angegeben, die den Zustand der Vierwirbeligkeit des Sacrums nicht einschließen.

Der Vergleich der Plateosaurier-Reste von verschiedenen Fundstellen zeigt, dass die Diagenese die Morphologie der Fossilien um ein Mehrfaches stärker beeinflusst als die ursprüngliche biologische Variabilität. Es werden verschiedene Ursachen für morphologische Veränderungen identifiziert, darunter vor allem die Kompaktionseffekte in Abhängigkeit von der Orientierung bei der Einbettung und zwei Prozesse der Bodenbildung (Paläopedogenese), nämlich die Karbonatisierung und die Tonneubildung. Die Karbonatisierung im Porenraum von Knochen führte im Fall der Fundstelle Ellingen zu einer unregelmäßigen Aufblähung der Knochen durch die Sprengkraft des Kristallwachstums der Konkretionen. Die Tonneubildung im Porenraum von Knochen des württembergischen Knollenmergels (die bisher als taxonomisch bedeutender Faktor nicht erkannt war) sorgte durch die Sprengkraft der quellfähigen Tone bei wechselnder Durchfeuchtung ebenfalls für eine - allerdings regelmäßige - Volumenvergrößerung der Knochen.

Die in bisherigen Analysen der Variabilität der Plateosauriden verwendeten morphometrischen Methoden (WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990) und qualitativen Aussagen zur Morphologie (GALTON u. a. 2000) dokumentierten daher nur die diagenetische und nicht die biologische Variabilität von *Plateosaurus*. Die genannten Effekte werden bei der taxonomischen Neubewertung der Plateosauriden berücksichtigt und im Ergebnis alle Funde des höheren Mittelkeupers zur Art *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 gestellt.

Das Plateosaurier-Material der Ellinger Fundstelle wird ausführlich beschrieben und dokumentiert. Es zeigte sich, dass nicht - wie ursprünglich angenommen - fast ausschließlich Material von Plateosauriden vertreten ist, sondern ein bedeutender Anteil (ca. 30%) auch von anderen Archosauriern (Rauisuchia, 2 Theropoda) stammt. Verschiedene diagenetisch bedingte morphologische Verfälschungen, die in der vorläufigen Bearbeitung durch WELLNHOFER (1994) zu einer taxonomischen Differenzierung von anderen Plateosauriern geführt haben, werden dargestellt und diskutiert. Die Biegung der Oberschenkel ist von der Orientierung bei der Einbettung abhängig. Das offene Foramen obturatorium am Pubis ist auf den häufigen Bruchverlust der in diesem Bereich dünnen Knochen zurückzuführen.

Die keilförmigen Schwanzwirbel der Skelettrekonstruktion von WELLNHOFER (1994) sind teils Artefakt, teils unglücklich aus dem Gesamtfundgut ausgewählt. Keilförmige Schwanzwirbel, die eine vierbeinige Gangart wegen des herunterhängenden Schwanzes erzwingen würden, treten auch bei anderen Plateosauriern und nicht nur in der vorderen Schwanzregion auf und sind dort sogar regelmäßig, um den dazwischentretenden Hämaphysen Raum zu lassen. Es wird eine veränderte Skelettmontage vorgestellt, die unter Einbeziehung konstruktionsmorphologischer Überlegungen und Erkenntnissen aus den mutmaßlich von Prosauropoden erzeugten Fährten entstand und eine quadrupede Haltung mit horizontal getragener Wirbelsäule zeigt. Eine bipede Haltung ist nicht ausgeschlossen, jedoch ein zweibeiniges, schnelles Laufen.

Von den weiteren aus Bayern bekannten Plateosauriden-Resten werden einige zum ersten Mal beschrieben. Einige in

der Literatur auftretende Irrtümer zur Stratigraphie dieser Funde und der Verbleib derselben wird geklärt.

10. ABRIDGED ENGLISH VERSION

10.1 INTRODUCTION

The first dinosaur found in Germany was discovered in 1834 in the Feuerletten (uppermost Middle-Keuper, Upper Triassic, ca. 207 Ma, figs. 2-3) from Heroldsberg S Nürnberg (Nuremberg) in Middle Franconia by ENGELHART, a professor for chemistry. In 1837 the remains were described by MEYER under the name of *Plateosaurus engelhardti* and he assigned them to a new group of reptiles which only later in 1842 was named „Dinosauria“ by OWEN. MARSH (1895) based on *Plateosaurus* a family, the Plateosauridae, and HUENE (1920) erected for *Plateosaurus* and its allies the new suborder Prosauropoda. Prosauropods represent the early radiation of the sauropodomorph dinosaurs (fig. 1) of Upper Triassic and Lower Jurassic times worldwide. The question if prosauropods are direct ancestors of the sauropods is discussed controversially.

The first monograph on *Plateosaurus* was published by MEYER in 1855. Later workers (BLANCKENHORN 1898, HUENE 1907-08, 1932) contributed additional details on the questionable type locality and the anatomy. GALTON (1998, 2000a) reviewed the type material and excluded two bones: one, described as a skull bone by HUENE, and a metatarsal bone. The „skull bone“ was determined by GALTON as an indeterminate dermal scute and the metatarsal he assigned to a theropod dinosaur.

Plateosaurus is one of the best represented dinosaurs with more than 100 complete and partial skeletons from numerous localities (fig. 3). Nevertheless the taxonomy of *Plateosaurus* is basically unsolved. In earlier times up to 20 species in up to 8 genera were recognized (MEYER 1837, 1861, PLIENINGER 1847, 1857, RÜTIMEYER 1857, PIDANCET & CHOPARD 1862, HUENE 1907-08, 1932, FRAAS, 1913, JAEKEL 1913-14, etc.), but more recently all forms of the Upper Middle Keuper (Knollenmergel, Feuerletten, Steinmergelkeuper, Marnes irisées) were included under the oldest species name, *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (GALTON 1990, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990). Scientific debates centered also around the question whether *Plateosaurus* walked bipedally or quadrupedally, and with the vertebral column positioned upright or horizontally (fig. 4).

In Ellingen (near Weissenburg, Middle Franconia, Bavaria, S-Germany) the third mass accumulation of *Plateosaurus* remains - after Halberstadt 1909 and Trossingen 1911 - has been discovered in 1962 during excavation works for a new building. Using part of this fossil material, WELLNHOFER (1994) restored the so far largest *Plateosaurus* skeletal mount (8 m) in quadrupedal stance. An obligate quadrupedality was inferred by the ventrally sharpening wedge-shaped proximal caudal vertebrae that should indicate a bent down tail. WELLNHOFER

(1994) criticized the synonymizing of all Middle European prosauropods of the Upper Middle Keuper by GALTON (1984, 1985, 1986, 1990) and WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) based partly on incongruent material. He found characters of the femur, the pubis, and the caudal vertebrae, that differentiate the Ellingen and Trossingen prosauropods on the species level. According to WELLNHOFER the name *Plateosaurus engelhardti* should therefore be reserved for the slightly younger prosauropods known only from Franconia. WELLNHOFER (1994) noted also differences in the taphonomy of the Ellingen locality in comparison to the well known mass accumulations of Trossingen, Halberstadt and Frick: no complete skeleton but only isolated remains representing all ontogenetic stages and some associated parts of one skeleton were found. In addition rauisuchians and theropods are represented. The other mass accumulations are almost monospecific and individuals belong to the same growth stage (SANDER 1992).

In his recent papers GALTON (1997, 1998, 1999, 2000, 2001) based the validity of a separate Franconian *Plateosaurus engelhardti* on characters of the sacrum and the femur. He united all the other plateosaurs of the uppermost Middle Keuper of Middle Europe in the species *Plateosaurus longiceps* JAEKEL, 1913. The characters of the sacrum have been discussed controversially by several authors in a phylogenetical context (BENTON 1990, NOVAS 1992, SERENO & NOVAS 1992, SERENO 1999, WILSON & SERENO 1998, GALTON 1999a, b, 2000a, b, 2001). It is disputed if the dinosaurs possessed originally two or three sacral vertebrae, and, if the third sacral vertebra was acquired convergently. Furthermore it is unclear whether the third sacral vertebra had been a dorsal or a caudal vertebra previously. GALTON (1999, 2000a, 2001) found, that the type sacrum of *Plateosaurus engelhardti* is distinct from all known prosauropod sacra in special characters of the sacral ribs, and that there are prosauropods with a third sacral vertebra incorporated from the back and others with the third sacral incorporated from the tail.

After a redescription of the original type material of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (chapter 10.2), the general morphology of the plateosaur sacrum is described and discussed in detail in comparison with other species and genera (chapter 10.3). Thereafter the locality Ellingen is introduced and its taphonomy and age are discussed (chapter 10.4). Chapter 10.5 comprises the description of the Ellingen plateosaur material. Chapter 10.6 discusses gait and posture of *Plateosaurus*. Chapter 10.7 summarizes the history and conclusions of the taxonomy of *Plateosaurus*. Finally several less important finds from Bavaria are critically reviewed (chapter 10.8).

For institutional abbreviations see German text. A ☉ sign indicates loss during World War II. The skeleton described provisionally by WELLNHOFER (1994) is housed in the Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in Munich under No. BSP 1962 I 153. The previously undescribed material from Ellingen is registered as BSP 1962 XLVI. All drawings and fotos (including plates) - if not otherwise indicated - were produced by the author.

10.2 THE TYPE MATERIAL OF *PLATEOSAURUS* *ENGELHARDTI* MEYER, 1837

Systematic description

Dinosauria OWEN, 1842

Saurischia SEELEY, 1887

Sauropodomorpha HUENE, 1932

Prosauropoda HUENE, 1920

Plateosauridae MARSH, 1895

Plateosaurus MEYER, 1837

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837

(Type species by monotypy)

The finding: The finder of the original *Plateosaurus* was Prof. Dr. JOHANN FRIEDRICH PHILIPP ENGELHART, a chemistry teacher in Nuremberg, who in the summer of 1834 discovered fossil bones in a clay pit near Heroldsberg (NE Nuremberg). On September, 19th 1834 ENGELHART presented these bones to a congress of German natural scientists in Stuttgart (KIELMEYER & JÄGER 1835, ANONYMUS 1835). One of the attendants was CHRISTIAN ERICH HERMANN VON MEYER, who later in a letter dated April, 4th 1837 (MEYER 1837) published a preliminary description and coined the name *Plateosaurus engelhardti*, in honour of its discoverer.

Derivatio nominis: MEYER (1837) did not explain the etymology of the generic name. AGASSIZ (1844: 34) derived *Plateosaurus* from „πλατη, pala; σαυρος, lacerta“, but it is incomprehensible why this animal should be named after πλατη (paddle, oar; pala: spade). Later AGASSIZ (1846: 296) proposed that the name should properly be spelled *Platysaurus* thus emending it unjustified (ICZN Art. 33.2.3). *Platysaurus* could be derived from πλατυς (flat, shallow, even, broad). This derivation has been accepted by most later workers. Therefore one finds usually the translation as „flat lizard“. This, however, is in sharp contrast to the intentions of MEYER who compared *Plateosaurus* to large land mammals (not really flat) and proposed (MEYER 1845) for *Plateosaurus* and its relatives the name Pachypodes (thick feet) (a junior synonym of Dinosauria). VOLLRATH (1959: 57) assumed that *Plateosaurus* was named for its flat teeth, which is impossible as MEYER (1837, 1855) had no tooth material. Nevertheless the word stem of *Plateosaurus* is „Plate-“ and not „Platy-“, as recognized already by SCHMIDT (1938: 134, „platé g[reek], breite Fläche“ [broad area]). The Old Greek dictionary yields πλατεια (broad way) and the supposedly intended meaning is therefore „broadway lizard“.

Spelling of the species name: The spelling „engelhardti“ - derived from „Engelhardt“ - is the original spelling of MEYER (1837) and the only correct one (ICZN Art. 32). Later authors including MEYER (1839, 1855) himself have sometimes used „engelharti“ thus reflecting the correct spelling of the persons name ENGELHART (SCHARRER 1837). However „engelharti“ is an incorrect subsequent spelling (ICZN Art. 33.3).

Type locality and horizon (fig. 5): Probably clay pit at the Buchenbühl on the Haidberg, about 2 km S of Heroldsberg, NE Nuremberg, Middle Franconia, Bavaria. Probably upper conglomeratic horizon of the Feuerletten, uppermost Middle Keuper, Germanic Trias.

Type material and history of investigation: First MEYER (1837) only mentioned that the material consisted of vertebrae and long, heavy and hollow limb bones. Shortly afterwards MEYER (1839) referred to a very important detail (translated): „In my *Plateosaurus Engelharti* from the Keuper in the area of Nuremberg there was a so called cross- or holy-bone [sacrum] originated by fusion of at least three vertebrae, something that is so far entitled only for mammals and is outrageous for a saurus!“. On another occasion MEYER (1841) added some descriptive notes - but only in 1855 he published an expanded and illustrated description which is the best and most detailed up to now. Curiously, MEYER (1855) omitted some of the material, presumably because of its scrapiness.

Later BLANCKENHORN (1898: 74) mentioned that the type material consisted of „about 45 bone fragments“. Therefore only less than half of them are preserved at the University of Erlangen-Nürnberg (UEN) today. The last time the missing specimens have apparently been seen by HUENE (1907-08: 68), who was able to add a previously unrecognized fragment of the incomplete sacrum described by MEYER (1839, 1855). He also mentioned and illustrated some of the other bones. All the illustrated material is still available except for a metapodium which is lost.

The type material received new attention in revisions by GALTON (1984, 1990) and WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990). GALTON (1984) in his study of the skull material of *Plateosaurus* excluded the only known „skull bone“ from *Plateosaurus engelhardti* and determined it as a dermal scute. Later GALTON (2000a) identified the lost metapodium as belonging to a theropod dinosaur. He also redescribed all the available type material on the basis of his notes and photographs taken during a much earlier visit to Erlangen. Unfortunately he confused the identity and determination of bones in comparison to the descriptions by MEYER (1855) and HUENE (1907-08), and several of his conclusions are misleading. Therefore a detailed study of the type material was necessary.

Choosing a lectotype for *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837: The original material of *Plateosaurus engelhardti* originates from the *Plateosaurus* conglomerate which is composed of reworked sedimentary (marly or calcareous and/or sandy) more or less rounded material. The bones themselves also show rounded edges and were therefore most likely reworked also. Their attached matrix reflects the variety of the sedimentology of the *Plateosaurus* conglomerate. For

statistical reasons it can be assumed that no two bones belong to the same individual. This must be also concluded from the unsuitable proportions of bone pairs. Further on only four bones can be definitely assigned to *Plateosaurus* (as known from referred complete skeletons). Two bones certainly do not belong to prosauropods, and all the other bones can neither be determined as prosauropod bones nor be excluded from prosauropods or a certain genus or species. From these arguments the taxonomic necessity for the choice of a lectotype results.

Of the prevailing 11 syntypes of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 three were separated by HUENE (1907-08) and regarded as a „second larger animal“. GALTON (2000a) excluded one bone („dermal scute“) from the type material and determined the missing bone figured by MEYER (1855: pl. 68, figs. 8-10) as a theropod metatarsal. In order to provide continuity and stability of usage of the name *Plateosaurus engelhardti* only 7 bones remain for the election of a lectotype. Of these only the sacrum, the first caudal vertebra, the femur, and the tibia can be considered. The other three (2 vertebrae, 1 rib fragment) are much too incomplete and poor of characters. In previous taxonomic discussions the sacrum (UEN 552) received the highest attention and is therefore fixed in this work as the lectotype of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837.

Paralectotypes: Three dorsalia (UEN 557a, b, 561, 562), two caudalia (UEN 550, 558), one rib fragment (UEN 563a-c), one chevron (UEN 551), the distal half of a left femur (UEN 554, 555), a left femoral head (UEN 559), and a left tibia (UEN 556).

Excluded material: A fragment of a plastron of a turtle (UEN 549) and a metatarsal II of a theropod (UEN, missing). Exclusion from the type material of *Plateosaurus engelhardti* by GALTON (1984 and 2000a, respectively). Identification in this work. Furthermore those bones are excluded, for which there is neither a figure nor a specimen left, but only a mention or identification by MEYER (1855), BLANCKENHORN (1898), or HUENE (1907-08).

Depository: The original material is housed in Erlangen (UEN, contra WHITE 1973, GLUT 1997: „SMNS“). Casts of some specimens are in the Tübingen collections (GPIT: femur, tibia, caudal 1, and „original form“ of the lectotype sacrum, see below).

Description of the syntypes of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837

Middle dorsal vertebra, UEN 561 (pl. 1, fig. 2)

The small dorsal vertebra (length 80 mm, height 150 mm) is incompletely preserved due to weathering and preparation. The different extensions are missing except for the nearly complete spina (length 67 mm, height 35-40 mm). Proportions are similar to a seventh dorsal vertebra of *Plateosaurus* but the bone cannot be assigned to that genus confidently. MEYER (1855: 152) took it for a cervical but was corrected by HUENE (1907-08: 69, fig. 51a, b) who regarded it as a 4th or 5th dorsal vertebra. However, the spina is shorter in these vertebrae in

Plateosaurus (cf. HUENE 1926: pl. 2, fig. 2) and HUENE himself noted, that the spina is considerably different in *Plateosaurus reinigeri*. GALTON (2000a: 238f, fig. 7a, b) accepted the determination of HUENE.

Middle dorsal vertebra, UEN 562 (pl. 1, fig. 1)

An incomplete corpus of a dorsal vertebra (preserved length 78 mm) is fitted together from four fragments. The right hand side shows a remnant of the fovea costalis (for the capitulum costae). The fovea is situated on a very shallow eminentia costolateralis which is typical of dorsalia of plateosaurids. MEYER (1855: 152) mentioned the specimen simply as vertebra. HUENE (1907-08: 69) described it as middle dorsal vertebra, as did GALTON (2000a: figs. 8c-d). The corpus is proportionally shorter compared to dorsals of *Plateosaurus trossingensis* (vgl. HUENE 1926: pl. 2, fig. 2), and the eminentia costolateralis is situated farther backwards as in *P. trossingensis*, but is similar to a 3rd or 4th dorsal of Fund 25 from Halberstadt (cf. HUENE 1932: pl. 27).

Posterior dorsal vertebra, UEN 557a-b (pl. 1, fig. 3)

The posterior dorsal vertebra (length ca. 110-115 mm; MEYER 1855: 152) is splitted in the bilateral plane. The corpus is complete, all extensions of the neural arch are missing. The bone was never prepared free but HUENE (1907-08: 71, fig. 53a-b) drew it imaginatively prepared with the halves fitted together. GALTON (2000a: 240, fig. 8f) figured the left half of the dorsal and identified it with HUENE's fig. 53. The right half of the same vertebra was figured by GALTON (2000a: 240, fig. 8g) as a different vertebra allegedly not considered by HUENE. HUENE, however, identified the bone as a 13th or 14th dorsal vertebra because of the large protruding eminentia costolateralis.

Middle dorsal rib, UEN 563a-c (pl. 1, fig. 5)

A small middle section of a dorsal rib (MEYER 1855: 153, pl. 68, fig. 6) consists of three fragments (added length 115 mm). Proximally the rib bears two ridges nearly disappearing distally. Such ridges are typical of ribs of *Plateosaurus* (HUENE 1926: 25) but are also known in other archosaurs, and the rib is therefore indeterminable. The rib is mentioned by HUENE (1907-08: 68) and GALTON (2000a: 240), and figured by PROBST & WINDOLF (1993: fig. p. 39)

Sacrum, UEN 552

(Lectotype! See description in chapter 10.3)

Caudal vertebra 1, UEN 550 (pl. 1, fig. 4)

The first caudal vertebra (MEYER 1855: 152, pl. 68, fig. 1-2; HUENE 1907-08: 70, pl. 25, fig. 3; GALTON 2000a: fig. 7c-f, 8a-b) is combined from 5 fragments. Most extensions of the neural arch are missing. Of the strongly biconcave corpus vertebrae (length 75 mm) a larger caudo-lateroventral fragment and some pieces of the rim are missing. The caudal rim shows no facies

articularis arcus haemalis thus limiting the determination to a caudosacral or caudal 1. This is also confirmed by the steep facies articularis of the left zygapophysis cranialis. The bases of the strong processus transversi are oval with a slight caudodorsal depression, and ascend markedly anteriorly. Ventrally the bases are forked. MEYER (1855: 152) already noted that the processus transversi were built by the corpus and the neural arch together. The facies articularis cranialis of the corpus is situated much higher than the facies articularis caudalis. These characters are known in prosauropods only in the first caudal vertebra or the caudosacral.

Caudal vertebra, UEN (lost)

„Another anterior or middle caudal not figured by H. v. MEYER is squashed so much that a description is not worthwhile.“ (HUENE 1907-08: 70, my translation).

Neural arch of a middle caudal vertebra, UEN 558 (pl. 1, fig. 8)

An undistorted neural arch of a middle caudal vertebra is mostly covered by reddish-grey sandstone. Only the left side of the processus spinosus with the base of the left processus transversus and the ventral side of the proximal part of the right processus transversus are free of matrix. The spina has a length of about 100 mm as preserved (sagittal diameter 25 mm, transversal diameter 10-14 mm; ascending 60° backwards). MEYER (1855: 153, pl. 68, fig. 5) noted in his detailed description that „processus spinosi of such slenderness may exist in caudals of the Pachypodes but those investigated by me seem to belong more likely to dorsals“ (translated). HUENE (1907-08: 71) described inadvertently the bone as „neural arch of an anterior dorsal“, while he termed it correctly „neural arch of an anterior caudal“ in his plate figure (HUENE 1907-08: pl. 25, fig. 2, translated). Followed by GALTON (2000a: 244, fig. 7g, 8e) HUENE (1907-08) excluded the piece from the type individual of *Plateosaurus engelhardti* due to its size. GALTON (2000a) found it to be a „generically indeterminate plateosaurid“. For an anterior caudal (no. 1 to 10) the processus spinosus is too slender; it resembles more closely to that of a 11th to 15th caudal vertebra of a very large individual.

Anterior chevron bone, UEN 551 (pl. 1, fig. 6)

Of the chevron bone (length 130 mm) the proximal and distal ends are missing. It is still mostly embedded in a multi-colored limestone conglomerate. The foramen haemalium is ca. 15 mm wide and ca. 25 mm high (contra HUENE 1907-08: 71: „3,5 cm“). MEYER (1855: 153) interpreted the chevron erroneously as „Querfortsatz“ (i. e. processus transversus). GALTON (2000a: 244) had not seen this fragment, but took it as being identical with the rib figured by MEYER (1855: 153, pl. 68, fig. 6).

Fragments of the pubis, UEN (lost)

HUENE (1907-08: 68) listed „Pubisfragmente“ [plural] which are not mentioned anywhere else. GALTON (2000a) suspected

the „pubis fragment“ [singular] being the metatarsal described by MEYER (1855: pl. 68, fig. 8-10) (see below).

Femur, UEN 554 and 555 (pl. 2, fig. 1)

The left femur consists of three fragments of the distal half. Two fragments were fitted together by MEYER to a larger piece (UEN 554, distal two-thirds of the femur). The third fragment (UEN 555, a section of the shaft) does not fit any longer exactly to them. MEYER (1855: pl. 69, fig. 4-5) figured the femur in one piece showing no cleavage. However, as he did describe the mineral infill of the fragments it is clear that the femur was broken into pieces initially (MEYER figured the tibia and the rib in one piece likewise). The mineral infill (baryte, goethite, calcite) is arranged as a geopetal fabric (see pl. 2, fig. 1a). Due to compaction the bone became crushed where the bone was not filled with sediment (cf. pl. 2, fig. 1d) and the condyles were spreaded apart (pl. 2, fig. 1c, f). The original craniocaudal curvature of prosauropod femora was lost also (pl. 2, fig. 1g).

The condyles are heavily eroded but are of the typical prosauropod bauplan. The condylus medialis is separated from the medial surface of the shaft and is slightly distorted mediocaudally. The fossa intercondylaris is half as deep as the craniocaudal thickness of the condylus medialis. The condylus lateralis is incomplete. The crista supracondylaris is rounded and the first transversal fracture is situated at its upper end - a typical weak point of prosauropod femora. The epicondylus lateralis is separated from the condylus lateralis by a shallow groove. In caudal view the epicondylus lateralis does not stick out laterally from the shaft. The femur appears therefore to be distally straight.

In cross section the shaft (UEN 555) is subcircular with a caudal flattening and a cranial rise, thus being nearly triangular. The upper transversal fracture of the small shaft fragment is situated presumably directly beneath the trochanter quartus, at another typical weak point in the femora of prosauropods. The caudal wall of the shaft fragment is incomplete.

Fragment of a femoral head, UEN 559 (pl. 1, fig. 7)

MEYER (1855: 153) mentioned three fragments of larger bones which were indeterminable. One was probably specimen UEN 559 described here. HUENE (1907-08: 71) mentioned it as a poor fragment of the proximal end of a femur, and GALTON (2000a: 244, fig. 7h) figured it as an „eroded anterior or middle caudal vertebra“ [sic], which he thought was not considered by MEYER (1855) or HUENE (1907-08).

The proximal fragment of a left femur (length 130 mm) including the uppermost part of the shaft and femoral head is heavily compressed craniocaudally. The shaft (width (94) mm, thickness only 21 mm) is broken above the trochanter minor. The medially exposed part of the caput femoris is incomplete up to the middle of the cranial side of the femur. On the caudal side of the shaft there is a rather inconspicuous longitudinal ridge typical of *Plateosaurus* and other prosauropods.

The proximal and distal femoral pieces (UEN 559 and 554+555) did not belong together as shown by size difference and different coloration (UEN 559 reddish versus beige-grey in UEN 554+555).

Tibia, UEN 556 (Pl. 2, Fig. 2)

The nearly complete left tibia was found in 4 fragments and contains a geopetal fabric (MEYER 1855), similar to that found in the femur. The tibia was figured by PROBST & WINDOLF (1993: fig. p. 39 in two pieces) and described by HUENE (1907-08: 71, pl. 24, fig. 1) and GALTON (2000a: 246, fig. 9e-h, 10b-c).

The caput tibiae is pointed-triangular, flattened, and subdivided into the facies articularis medialis and facies articularis lateralis for articulation with the femur, and the tuberositas tibiae which is a continuation of the inconspicuous crista cnemialis. The facies articularis fibularis is concave in the proximal shaft area with a continuous transition into the convex shaft. The shaft is eroded and slightly compressed. The distal articulation is typical of prosauropods: The distalmost slender tuberculum laterocaudale is separated from the tuberculum lateromediale of double width by a narrow deep niche. Laterally the tuberculum lateromediale is recessed excessively for articulation with the processus ascendens of the astragalus and the facies articularis tibialis of the fibula, thus limiting their movability considerably.

Dinosauria OWEN, 1842

Saurischia SEELEY, 1887

Theropoda MARSH, 1878

Ceratosauria MARSH, 1884 (sensu ROWE, 1989)

Liliensternus WELLES, 1984

cf. *Liliensternus* sp.

Proximal end of left metatarsal II
(UEN, lost; pl. 1, fig. 9)

MEYER (1855: 154, pl. 69, figs. 8-10) already recognized the bone fragment as piece of a „Mittelhand- oder Mittelfussknochen“ [metapodial] (of *Plateosaurus*). The measurements of the articular surface are reported as 33 mm breadth and 19 mm thickness. The medullar cavity is filled completely with „Kalkspat“ [calcite]. In his plate caption MEYER (1855: 167) designated the bone as „? Mittelfussknochen“ [metatarsal]. HUENE (1907-08) did not mention the bone. In the redescription of the *Plateosaurus* syntypes by GALTON (2000a: 246) one reads: „HUENE (1907-8:68) listed a fragment of a pubis as part of the holotype but it was not described- This was presumably the bone described by MEYER ... as a middle hand bone (identification in caption to plate), or as a middle foot bone (in text), because neither of this elements was listed by HUENE (1907-08:68). This bone (not seen) is not the distal end of the pubis (or ischium) of a prosauropod so it is probably the proximal end of a metapodial. The concave proximal end does not match any metapodial of the referred skeletons of *Plateosaurus* from Trossingen, in which the proximal surface is convex as in other prosauropods. Consequently, this bone

is removed from the syntypes of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837. It is probably the proximal end of the left metatarsal IV of a theropod dinosaur such as the ceratosaurian *Liliensternus liliensterni* ..., in which the proximal end is concave (see HUENE 1934: pl. 15, fig. 18 as *Halticosaurus liliensterni*)“.

Due to inconsistencies in the figuring of metapodial bones by different authors using either direct view (*Ceratosaurs nasicornis* MARSH; MARSH 1884b: fig. 1; GILMORE 1920: pl. 24-25) or a „stamped image“ [*Liliensternus liliensterni* (HUENE); HUENE 1934: pl. 15, fig. 18] and resulting confusion [*Dilophosaurus wetherilli* (WELLES); WELLES 1984: fig. 36, labels of metatarsal II and IV mixed up], the bone is not a left metatarsal IV but a left metatarsal II (cf. fig. 7). A detailed description will be published elsewhere together with additional theropod material from Ellingen.

Testudines BATSCH, 1788

Proganochelyidae gen. et sp. indet.

Piece of plastron (UEN 549)
(fig. 6; pl. 1, fig. 10)

MEYER (1855: 153, pl. 68, fig. 7) could not determine the bone osteologically but gave a good description and assigned it to *Plateosaurus*. Moreover he argued against an attribution as a sternum. HUENE (1907-08: 68-69, fig. 50) insinuated MEYER a determination as a „head bone“ and described it as left frontale of *Plateosaurus*. In 1932 HUENE (1932: 139) changed his mind and regarded the bone as a nasale of *Plateosaurus*. GALTON (1984b: 139) realized that the bone bears no resemblance to any cranial or postcranial bone of *Plateosaurus* and excluded it from the syntypes. He regarded it as an indeterminate dermal scute, which should be prepared free for identification. GALTON (2000: 238, fig. 10a) claimed that MEYER had determined the bone as a sternum and he described the bone as a „flat bone“ and „dermal scute in external view“ not belonging to a prosauropod. A comparison with *Proganochelys* shows that the piece of bone is most similar to a posterior part of the plastron of this turtle (fig. 6). A detailed description and comparison will be published elsewhere.

10.3 THE SACRUM – AN IMPORTANT CARRIER OF CHARACTERS SIGNIFICANT FOR PHYLOGENY

Introduction

History: The sacrum of *Plateosaurus* and other dinosaurs has gained extraordinary interest. HERMANN VON MEYER (1839) was the first to draw attention to it because of being constituted of three vertebrae, a condition which was „outrageous“ for a reptile (usually 2 sacral vertebrae). Probably MEYER's notice made RICHARD OWEN aware of the importance of the number of sacrals, because shortly later he made special mention of

them in a report presented to the British Association for the Advancement of Science. OWEN (1842) then diagnosed a special group of „lizards“ by the character of at least 5 sacralia and named it Dinosauria.

Problem: Later, primitive Triassic forms were included into dinosaurs and a number of at least three sacralia was diagnosed. Recently this was questioned, or more accurately: the homology of the individual sacralia in different dinosaurs was questioned (SERENO & NOVAS 1992, GALTON 1999, 2000b, 2001a, b, GALTON & UPCHURCH 2000). Starting with a primitive sacrum of 2 vertebrae in early amniotes there must have happened a sacralization of an additional vertebra, either a dorsal or a caudal. To avoid confusion the traditionally continuous numbering of sacralia (1, 2, 3, ...) has been abandoned. Only in the primordial sacralia S1 and S2 these numbers are still kept. Additional sacral vertebrae are termed caudosacralia, if they were transformed from caudal vertebrae, and they are numbered from anterior to posterior. In the other case they are termed dorsosacralia and are numbered from posterior to anterior in the order of sacralization. This nomenclature is unambiguous (e.g. DS2, DS1, S1, S2, CS1, CS2) (WELLES 1984). A conforming nomenclature is suggested for the sacral ribs: SR1, SR2, CSR1, etc.

The homology of prosauropod sacra was traditionally assumed to be S1, S2, and CS1 (HUENE 1907-08, 1932, a. o.). But recently SERENO & NOVAS (1992: 1139, Abb. 4) claimed that they found a formula of DS1, S1, S2 in *Plateosaurus*, and they rejected „3 sacralia“ as synapomorphy of the dinosaurs. To the 2 primordial sacralia both Ornithischia and Saurischia should have added rather independently at least one dorso-sacral.

GALTON, in several papers since 1998, used the position of the sacral ribs at the corpus of sacral vertebrae to differentiate the type species *Plateosaurus engelhardti* from other plateosaurs, which he assigned to a single species *Plateosaurus longiceps* (or *P. erlenbergensis*). While in *P. engelhardti* the SR2 is allegedly situated at the posterior 75% of the length of the S2, it should be situated at the anterior 75% of the length in the other species. In complete sacra of articulated specimens from Trossingen and Halberstadt this last character state is undoubtedly present. However, in the lectotype sacrum (UEN 552) of *P. engelhardti* this is a question of the anteroposterior orientation of the specimen. At first glance this seems to be uncertain due to deformation and lack of the neural arch and most portions of the sacral ribs.

The sacrum UEN 552 (pl. 5) consists actually of a relatively complete corpus vertebrae and two corpora fragments fused with it on either end. One is only a small fragment of the rim and the other includes a larger piece together with a portion of a sacral rib. Using the orientation of the sacrum UEN 552 implied by HUENE (1907-08) the position of the sacral ribs is identical to the configuration found in complete sacra from Trossingen, Halberstadt a. o. GALTON (2000a), however, saw evidence for a reverse orientation.

In two other prosauropods, *Melanorosaurus* and *Massospondylus*, an (?) ontogenetic trend was found to develop four sacral vertebrae (see below). Also in previous investigations of basal

sauropods (MCINTOSH 1990, WILSON & SERENO 1998, UPCHURCH 1998, SALGADO et al. 1997) a sacrum of four vertebrae has been found. Therefore, it cannot be excluded a priori that the lectotype sacrum of *P. engelhardti* was not part of a sacrum of 4 vertebrae.

In summary, the topological alternatives of the lectotype sacrum UEN 552 of *Plateosaurus engelhardti* are (in brackets the small corpus rim, underlined the corpus fragment with sacral rib):

1. (S1) S2 CS1 (following HUENE 1907-08 a. o.) or S1 S2 (CS1) (after GALTON 1999)
2. (DS1) S1 S2 or DS1 S1 (S2) (after NOVAS 1993, SERENO & NOVAS 1992)
3. (S2) CS1 CS2 or S2 CS1 (CS2) (in case of a sacrum of 4 vertebrae)

Solution: For solving the problem of identifying the original two amniotic sacralia in a complex multivertebrated sacrum it was necessary to investigate whether a single sacral vertebra or even its corpus alone does reveal its topological position and orientation. For this comparisons with a wide variety of archosauromorphs were necessary. In this chapter first the osteological characteristics and variability of the sacrum of *Plateosaurus* found in complete (articulated) specimens are investigated. Then the homology of sacralia is discussed using unambiguous characters in comparison to other reptiles. Third, the lectotype sacrum UEN 552 of *Plateosaurus engelhardti* is described. Fourth, a comparison to sacra of other prosauropods is conducted, and at last the sacralia of sauropods are homologized, and their phylogeny is discussed.

Description of the sacrum of *Plateosaurus* (referred material)

The description is based on complete sacral material of *Plateosaurus* from Trossingen and Halberstadt (SMNS, GPIT, MB). Small scale variability is considered in the description, more important variations are discussed below. In anticipation of the homology proposed below the terms S1, S2, and CS1 are used. Unless noted otherwise a ventral view is assumed.

General description and distinguishing characters (text-fig. 8, pl. 3, 5, and 6, fig. 1-3)

Os sacrale primum (S1): Facies articularis cranialis of S1 always larger than facies articularis caudalis. Facies ventralis of corpus vertebrae cranially and caudally rounded, in the middle slightly flatter. Sacral rib SR1 fused to S1 deep latero-ventrally, somewhat higher than SR2 to S2 and clearly deeper than CSR1 to CS1. SR1 positioned in the anterior 75% of the length of S1 corpus. Posterior edge of SR1 merges continuously into concavitas lateralis of S1 and describes a spacious circular curve covering a semicircle (and therefore termed here margo semicirculosus). Mostly inconspicuous sutures between sacral rib and corpus running parallel or narrowing posteriorly. Starting from this suture the facies ventralis of SR1 is steeply bent dorsally and then bent laterally. Processus transversus directed straight laterally or slightly cranio-laterally, ventrally covering

SR1 and fused imperceptibly with it. SR1 at first following the direction of processus transversus, but then craniodorsally expanding clearly ahead of the anterior border of the corpus on the one hand, and caudoventrally to merge with SR2. Between SR1 and SR2 as well as the concavitas lateralis of S1 a fenestra intersacrocotalis (new term) is built. Facies articularis ilii of SR1 arced cranioventrally: The cranioventral edge first descends straight ventrally and slightly caudally, then at the level of the facies articularis cranialis of the corpus turning caudally and slightly descending towards the facies articularis ilii of SR2. The dorsocaudal edge builds an S-shape or sinuous wave-shape in right lateral view or is more or less straight. The caudal part of the facies articularis ilii is narrower than the cranial part.

Os sacrale secundum (S2): Facies articularis cranialis of S2 is smaller than facies articularis caudalis. Facies ventralis of corpus cranio-caudal symmetrically divided by a shallow rounded ridge (crista ventralis). Cranial rim of corpus ventrally flatter than caudal rim. SR2 fixed to S2 very deep lateroventrally, only barely above the ventral edge of the facies ventralis in the middle of the corpus, deeper than SR1 to S1 and extraordinarily deeper than CSR1 to CS1. Base of SR2 situated in anterior 75% of corpus length of S2. Along its transversal extension SR2 is heavily constricted at about its middle and medial thereof. Medially of this constriction the posterior edge of the SR2 (or margo caudalis costae) runs straight towards the corpus and meets the laterally expanded ventrolateral facies of the corpus clearly ahead of the caudal rim of the corpus. Arc between posterior edge of SR2 and sagittal line of corpus measures between 20° and 50°. S2 broader than S1. Mostly well appreciable sutures between sacral ribs and corpus diverge caudally. At the caudal end the suture juts out frequently from the laterocaudal wall built by SR2 and S2. Between suture and crista ventralis, and bordered by the cranial rim on the corpus, there is in the cranial half of the corpus a shallow depression, called herein fovea paramediana. This fovea is found only in S2. Processus transversus clearly caudolaterally oriented and fused to SR2 inconspicuously. Laterally the processus transversus merges with the caudally ascending facies articularis ilii of SR2. SR2 is less expanded laterally than SR1 or CSR1, cranially it ends closer to the corpus midline than caudally. On the ventral facies of SR2 is an obliquely laterocaudally running and projecting lineament (crista diagonalis, new term) starting out near the cranial rim of the corpus. Cranial of the crista diagonalis is that part of SR2 which expands cranio-laterally towards SR1, caudal of the crista diagonalis is the part of SR2 which follows the direction of the processus transversus. The facies articularis ossis ilii of SR2 is of irregular oval or kidney-like shape and separated from the facies articularis ossis ilii of the processus transversus by a small niche.

Os caudosacrale primum (CS1): Both facies articulares of corpus are frequently of same size but facies articularis cranialis can also be larger or smaller than facies articularis caudalis. Facies ventralis of corpus divided symmetrically by a crista ventralis which can be shallow to very protruding. Processus transversus and CSR1 laterally oriented. CSR1 fixed to the concavitas lateralis in the middle two thirds of length of corpus. The border rims of corpus are reached by

CSR1 only sometimes (adult), but in these cases both border rims are reached equally. Margo caudalis of CSR1 running straight towards corpus and not merging smoothly into concavitas lateralis which in turn is not domed towards CSR1. CSR1 situated above $\frac{2}{3}$ of height of corpus, no suture visible. CSR1 at the base oval then expanding laterally to a subhorizontal plate. Facies articularis ilii ascending somewhat caudally following the processus postacetabularis of ilium (pl. 3, fig. 9d). Cranio-caudal expansion of CSR1 surpasses length of corpus. CSR1 and SR2 can get in touch distally but do not fuse like SR1 and SR2.

Variations in sacra of *Plateosaurus* (referred material)

Position of sacralia relatively to ilium: The cranio-caudal positioning of sacralia relatively to ilium is variable. Usually the cranial edge of the processus articularis ossis ischii of the ilium neighbours the contact of S1 and S2 (pl. 3, fig. 6, 9). But the contact can be moved ahead near the acetabulum (pl. 3, fig. 3) or even behind the processus articularis ossis ischii (pl. 3, fig. 4). In the latter case this position has consequences for the fixation of SR2 on S2: SR2 is fused such far anteriorly to S2 that it even overlaps and fuses to S1.

Fusion of sacralia among each other: Usually S1 and S2 are firmly fused to each other by a inconspicuous suture marked by the rough and protruding rim surface. S2 and CS1 are usually not fused and have clear articular surfaces towards another. In exceptional cases all sacralia can stay separated (pl. 6, fig. 1-3) or fuse altogether (pl. 3, Fig. 7). The latter is the case also in the lectotype of *Plateosaurus engelhardti* (pl. 5).

Shape and base of caudosacral ribs CSR1: The shape of the base of CSR1 is very variable. In paramedian section the base can have a high, oblique, or flat oval, kidney-shaped or subsquare outline. This is probably a question of the ontogenetic positioning of ossification centers of CSR1 and processus transversus. The fusion of these elements contributes to the shape of the CSR1. Distally the CSR1 is expanded to a wing-like plate which can be subhorizontal or ascend wave-like caudodorsally.

Preparative falsification: Sometimes sacralia have been robbed of or were enriched by characters during preparation, or were falsely mounted. During the last 150 years the holotype sacrum of *Plateosaurus plieningeri* HUENE, 1908 (PLIENINGER 1857: pl. 13, fig. 1-2, s. a. HUENE 1907-08: 121, fig. 112, GALTON 2000b: fig. 6a-b) suffered from breakage and restoration. After the last repair the CS1 was glued together with a remaining C1 piece (anterior half) to the S1 (of which only the posterior half remains), and the missing parts in-between were restored with plaster. GALTON (pers. comm. 2000) recognized the wrong mounting and initiated removal of the plaster, whereby the characters of the sacralia became visible again (pl. 3, fig. 8).

Homology of sacralia of archosauromorphs

In the case that the sacrum is fused to the ilium or is preserved articulated, WELLES (1984) offered the following criterion to

identify sacralia: The processus articularis ossis ischii of the ilium is situated laterally to the contact of the corpora of the symplesiomorph sacra S1 and S2.

In order to identify homology it was investigated whether the above listed characters and distinguishing criteria of *Plateosaurus* sacra can be observed in other reptiles, especially in archosauromorphs. On the basis of this investigation it is concluded that the traditional homology of *Plateosaurus* sacra as S1, S2, and CS1 is the correct one, because only the anterior two sacra of *Plateosaurus* are conformable to the bi-vertebrated sacra of other archosauromorphs. It may be mentioned but not discussed in detail here that these characters can be found partly in other reptiles (Pareisauria: *Bradysaurus*, Placodontia: *Placodus*; BSP) as well.

Stagonosuchus nyassicus HUENE, 1938
(Archosauria: Rauisuchia) (pl. 4, fig. 4)

HUENE (1938: 268f, pl. 10, fig. 17) described the (incomplete) sacrum (GPIT Ka 325) of *Stagonosuchus* (Middle Triassic of Tansania). The description by HUENE is condensed here to essential characters and supplemented by own inspection.

Description: Sacrum (incomplete) consisting of fused S1 and S2, S1 being longer than S2. Sacral ribs fused to corpora at half height. **S1:** Facies ventralis rounded, corpus strongly constricted in caudal half and expanded laterally in cranial half where there is an indistinct suture for SR1. SR1 surpassing cranial border of S1 and fused with SR2. SR1 descends caudoventrally. **S2:** Crista ventralis present, SR2 fixed deeper to concavitas lateralis of S2 than SR1 to S1. SR2 situated in the middle of S2 length and does not reach the cranial rim but surpasses it laterally with the facies articularis ilii. Suture between SR2 and S2 arched (\pm parallel to concavitas lateralis). SR2 ascending caudodorsally and clearly surpassing corpus length caudally.

Platysuchus multiscrobiculatus (BERCKHEMER, 1929)
(Crocodylia: Teleosauridae) (fig. 9)

Of this skeleton of *Platysuchus multiscrobiculatus* (Lias e of Banz, S Coburg, Bayern; LMC 10268) the ventral armour was removed from the vertebral column which is exposed in ventral view containing 2 sacra.

Description: S1 and S2 not fused (a character related to marine habitat). **S1:** Facies articularis cranialis clearly larger than facies articularis caudalis. Facies ventralis rounded, SR1 fused to cranial half of corpus, caudal half of corpus strongly constricted, margo semicirculosus covering 180°. Suture between SR1 and S1 visible only caudally and not protruding. **S2:** Facies ventralis flat, SR2 positioned at the middle of length of corpus, clearly visible suture separating SR2 and corpus. Fovea paramediana developed medially alongside suture. Sutures diverge caudally.

Spondylosoma absconditum HUENE, 1942
(Archosauria inc. sed.) (pl. 4, fig. 1-3)

The systematic position of *Spondylosoma* is unclear (cf. GALTON 2000b). The type material from the Santa Maria Formati-

on of Brazil has been described as a saurischian by HUENE (1942: 247-256, 325-326, pl. 30, fig. 1-13). It consists of isolated material from one locality which must belong to more than one individual as deduced from size differences (HUENE 1942: 247). On the sacralia HUENE (1942: 250) writes (translated): „There are 3 sacra from locality 44, none is complete. Two are different, they are the Ist and IInd. The IIIrd is similar to the second. While both aforementioned [sacra] are of same size and preservation and are derived certainly from the same individual, the third is smaller and delicate. It is possible that this too is a IInd sacral vertebra yet originating from a younger individual. But as there are smaller differences it is nearly more probable that it is a IIIrd sacral vertebra yet.“ On the third vertebra HUENE (1942: 252) continues: „The delicately built possible IIIrd sacral vertebra..., which is similar to the IInd, stems from a smaller individual“. GALTON (2000b) regarded sacra I and II as S1 and S2 (of the lectotype), and sacral III as a CS1 (of the paralectotype). According to HUENE (1942) and own observations vertebra I and II fit together well, suggesting that these belong to one individual indeed. However, sacral III is identified here as a S2 of a smaller individual. S2 of *Spondylosoma* is characterized by an enlarged protruding crista diagonalis, which is present on vertebra II and III. In result only 2 sacralia of *Spondylosoma absconditum* HUENE, 1942 are known so far.

Sacrum UEN 552

Lectotype of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837
(pl. 5)

MEYER (1839) mentioned the incomplete sacrum UEN 552 at first because three sacra do not fit to the bauplan of reptilian sacra. Later, MEYER (1855: 153, pl. 68, fig. 3-4) produced a short and apt description of the specimen concluding a systematic assignment to the Pachypodes [i. e. Dinosauria OWEN]. However, he was not able to orientate the piece due to the lack of evidence. HUENE (1907-08: pl. 25, fig. 1) let make a drawing and a plaster cast of this specimen in its original state (pl. 5, fig. 1) and indicated an orientation. The fossil consists of two fragments which were glued together by MEYER slightly twisted, so that the bone surface shows a small step ventrally. Afterwards HUENE found in the syntype material another fragment which could be fitted to the sacrum (HUENE 1907-08: 69-70, fig. 52a-b). Due to very small gaps in fitting the canalis dorsalis makes a kink of about 5°. On the interpretation of the element, especially on the character state „three sacral vertebra“, this has no bearing. There is no doubt about the unity of these fragments.

In a redescription of the sacrum GALTON (2000a: 240-242: fig. 3i-m, 4) arrived at an orientation retroverted by 180°, an interpretation that could not be confirmed (see below).

S1: Only a caudal fragment of the corpus maximally 30 mm long is present. At the break line the corpus is only 50 mm wide while at the suture to S2 it is 78 mm wide. Facies ventralis transversally round.

S2: Main part of corpus present, only right laterocaudal corner missing. Corpus 91 mm long, both facies articulares of

same size. Facies ventralis transversally strongly flattened and divided symmetrically by a rounded crista ventralis. Crista ventralis in lateral view arched up to 12 mm above sutural rim. Fovea paramediana in cranial half of facies ventralis 4 mm deep. Suture to SR2 marked by a ridge, sutures diverge laterocaudally. SR2 positioned at cranial 65 mm of corpus (71 %) only slightly above facies ventralis. Caudal edge of SR2 runs towards long axis of S2 under about 45°. Left SR2 only proximal 20 mm wide basis present, cranially incomplete. Right SR2 with 27 mm wide basis but only cranial and ventral side preserved. Crista diagonalis divides right SR2 in a cranial, quickly ascending part continuing the concavitas lateralis of S1 and a caudal, flat part continuing facies ventralis of S2. In HUENE's added fragment spongy parts of the corpus and a small part of the caudal concavitas lateralis can be found. Arcus neuralis missing completely including connection to facies dorsalis of corpus. Canalis neuralis about 20 mm broad and 7 mm deep.

CS1: Corpus consists in the main piece of cranial end fused to S2 showing facies ventralis and in HUENE's added piece with about $\frac{2}{3}$ of length of CS1 showing parts of the right concavitas lateralis and larger spongy areas. Further on the basis of right CSR1 and a small, mainly spongy basal part of arcus neuralis are present. Inside arcus neuralis a complete 28 mm wide filling of red-beige sandy conglomerate present. CSR1 positioned along entire length of concavitas lateralis as preserved and overlapping caudal rim of S2. Starting from cranioventral the basis of CSR1 ascends steeply caudodorsal, nearly vertically.

Post mortem compression and the orientation of UEN 552: The sacrum was strongly compressed post mortem. At a cranial width of 78 mm the height of the corpus of S2 is only 66 mm. In the middle of the corpus the base of the canalis neuralis is only 40 mm above crista ventralis. The right concavitas lateralis of CS1 is folded inwards in a 8 mm deep fracture zone directly beneath the basis of CSR1 (pl. 5, fig. 2f,g). Therefore in lateral view CSR1 is positioned at CS1 only slightly higher than SR2 at S2 (pl. 5, fig. 2d). Presumably this diminished height difference led GALTON (2000a) to assume that the CS1 was a S1, as in all known complete sacra of *Plateosaurus* from Trossingen, Halberstadt and others a CSR1 is situated clearly above the niveau of SR1 and SR2. Similar high fixing in consecutive sacral ribs argues for an identification as SR1 and SR2. The inward folding of CS1 due to sedimentary compression was recognized by GALTON (2000a: 242), but its significance was dismissed. His figure (GALTON 2000a: fig. 4b) does not show the folding as the photograph was taken in front light rather than in oblique light (cf. pl. 5, fig. 2f). Thus GALTON (2000a) arrived at an inverted orientation of the sacrum suggesting characters distinct from all plateosaurs of other localities. In conclusion GALTON distinguished *Plateosaurus engelhardti* from all other prosauropods by unique autapomorphic characters of the sacrum.

Sacrum of other prosauropods

Sacrum of *Sellosaurus*

In a series of recent works GALTON (GALTON 1999, 2000b, 2001b, GALTON & UPCHURCH 2000) interpreted the sacrum of

prosauropods from the Stubensandstein of Württemberg which he all had assigned to the species *Sellosaurus gracilis* HUENE, 1908 (GALTON 1990). This wide range of synonymy shall not be discussed here, I will follow here the usage of GALTON (1990). GALTON found two types of sacra in *Sellosaurus*, which he interpreted in his earlier work (GALTON 1999) as a type I: sacrum with 2 vertebrae (S1, S2) and a type II: sacrum with three vertebrae (S1, S2, CS1), and in his newer work (GALTON 2001b) as type I: sacrum with a dorsosacral (DS1, S1, S2) and type II: sacrum with a caudosacral (S1, S2, CS1). The differences were understood either as sexual dimorphism (GALTON 1999, 2000b) or as genetic individual variability of the localisation of the sacralisation („homeotic transformation“ / „frame shift“, GALTON & UPCHURCH 2000, GALTON 2001b). Some examples should be discussed here.

Sacrum of GPIT „Aixheim“ (pl. 4, fig. 5-6)

The partial skeleton from the Middle Stubensandstein of Aixheim near Spaichingen has been described and figured by HUENE (1907-08: 157-168, figs. 162-175, pl. 64, figs. 2-5, pls. 65, 66, figs. 1-4, pls. 67, 68, fig. 1) under the name of (?) *Teratosaurus suevicus* H. v. MEYER.

The sacrum consists of a fragment of a left SR1 (HUENE 1907-08: fig. 162), corpus of S2 with caudal half of S1 and SR2 attached, and isolated complete CS1 with both CSR1. S1 and S2 are fused. S1 is broken at its narrowest point at the posterior constriction of the concavitas lateralis. S2 shows all typical features found in *Plateosaurus*: Flat facies ventralis, protruding diverging sutures between SR2 and S2, proximal posterior wall of SR2 runs towards corpus at 45°, SR2 with crista diagonalis, facies articularis ossis ilii of SR2 ascending caudolaterally in lateral view. The corpus of CS1 is somewhat compressed at left side but otherwise complete and well preserved. CSR1 is fixed to corpus at ca. $\frac{2}{3}$ of height and does not reach the anterior or posterior rim of corpus, the base is obliquely oval, ascending caudodorsally - as the platelike distal extremity of CSR1, too. The facies articularis ossis ilii is situated at the ventral side of CSR1 (pl. 4, fig. 6a, vgl. HUENE 1907-08: fig. 163). It may be mentioned that with a S2 length of ca. 120 mm this is a larger animal than the lectotype of *Plateosaurus engelhardti*.

Sacrum of SMNS 12685 (figs. 10e-f)

The sacrum of SMNS 12685 has been described and figured by HUENE (1932: 129, 132f, pl. 22, fig. 8a-b) who interpreted the two sacralia as IInd and IIIrd sacral, i. e. as S2 and CS1. However, GALTON (1999: figs. 1P-R, 3A-B as SMNS 12684) interpreted the two sacralia as S1 and S2, as well as in another study (GALTON 2000b: 414 as SMNS 12685, figs. 14H-I as SMNS 12684), while not excluding the presence of a dorsosacral as the more anterior vertebrae are missing. In his latest paper GALTON (2001b: 693, fig. 2D as SMNS 12685) even saw evidence for a dorsosacral, as the left SR1 shows an articulation facet for a more anteriorly situated sacral rib which must be from a dorsosacral.

The anterior sacral shows typical features of a S2: facies ventralis flat, no crista ventralis, Base of SR in anterior 75% of

corpus length, suture clearly developed and posteriorly diverging. SR fixed deep, caudodorsally ascending and connected by a lamella with the processus transversus; crista diagonalis present. The posterior sacral shows typical features of a CS1: Facies ventralis rounded, SR fixed to the mid of corpus not reaching anterior or posterior rim, base of SR flat oval and distally expanding to winglike plate, ascending from cranioventral to caudodorsal.

Sacrum of SMNS 12684 (figs. 10a-d)

The sacrum of SMNS 12684 has been described and figured by HUENE (1932: 129, 132f, pl. 16, figs. 8-9). HUENE interpreted the three preserved sacralia as I+II (fused together) and III (isolated), i. e. as S1, S2 and CS1. GALTON (1999: 21, fig. 2 as SMNS 12669; 2000b: 413, fig. 14C-E) followed this interpretation. However, recently GALTON (2001b: 692f, fig. 3) described the isolated vertebra (previous CS1) as a dorsosacral! His arguments are based on 1) a vertical orientation of the sacral rib not conforming to the horizontal orientation of sacral ribs in *Sellosaurus* and *Plateosaurus*, 2) the presence of a clearly developed processus transversus, which is unknown in caudosacrals, and 3) the presence of a facies articularis at the posterior side of the dorsosacral rib, for articulation with the SR1.

Contrary to these arguments it must be considered that a vertically oriented sacral rib of a presumed dorsosacral cannot articulate with the processus praeacetabularis or any other part of the ilium. Further on the facies articularis in question is identical to the facies articularis ossis ilii at the ventral side of the CSR1 described in specimen GPIT „Aixheim“ by HUENE (see above). Due to a significant cranio-caudal compression of the vertebra the originally \pm horizontal sacral rib was transformed into a vertical orientation.

Caudosacral of SMNS 12354 (fig. 10g)

HUENE (1932: pl. 19, fig. 8) figured this vertebra as a third sacral. GALTON (1999: 21, in discussion of SMNS 12684 = SMNS 12669) reidentified it as S2. This vertebra is nearly identical with the CS1 (GALTON'S DS) of SMNS 12684 (fig. 10d).

Discussion

There is no direct evidence of an articulated DS as stated by GALTON (2001b) for his second type of sacrum with a dorsosacral - allegedly present in 5 specimens of *Sellosaurus*. In all cases the assumption of a dorsosacral is based on indication, namely: an articulation facet on SR1 for a more anterior DSR; or: an articulation facet on the ilium for a DSR (not actually filled); or: the reinterpretation of an isolated caudosacral as a dorsosacral. A CS1, when dorsoventrally compressed, can approach a S2 in appearance, especially in the caudodorsally ascending sacral rib (figs. 10c, f. Attention may be given in the anterior vertebra to the ascending lamella of the sacral rib to the processus transversus: in S2 the lamella is situated in the caudal area of the corpus while in S1 it is situated cranially). At cranio-caudal compression a CSR1 may show a

more vertical orientation and thus does not fit to the „typical“ more or less horizontal orientation (figs. 10d, g).

Sacrum of *Gresslyosaurus* (pl. 6, fig. 4-5)

Of *Gresslyosaurus ingens* RÜTIMEYER, 1856 (NMB) from the Upper Keuper of Niederschönthal near Basel (Switzerland) several isolated bones have been described (RÜTIMEYER 1856a, b, 1857, HUENE 1907-08: 105-111, figs. 97-100, pls. 40-41), which can be assigned to several individuals and several taxa (HUENE 1907-08; pers. obs.). This is also true for material from the same locality found by STRÜBIN (1901a, b). The sacrum is handed down in two no longer fitting fragments. Fragment I consists of the caudal part of the corpus of S1, the corpus of S2 with left SR2, and the left processus transversus. Fragment II consists of the caudalmost part of the corpus of S2 and most part of the corpus of CS1 with bases of CSR1. S1 with S2 and S2 with CS1 are fused together completely. No diagnostic features could be derived from the small S1 piece. S2 corresponds superficially to the bauplan of plateosaurid S2 with the following characters: flattened facies ventralis, crista ventralis, fovea paramediana, crista diagonalis, base of SR2 positioned in anterior ca. 75% of length of corpus, SR2 at caudal end ascending to processus transversus which builds a roof over SR2. But at the ventral side of the left SR2 (this part of right SR2 missing) there is a deep groove, which extends onto the corpus and is bordered caudally by a strong lamella (pl. 6, fig. 5b-e). This character is not found in *Plateosaurus* and *Sellosaurus*, therefore it is accepted as a diagnostic character for a separate genus *Gresslyosaurus* from the Rhaetian. At CS1 the CSR1 is attached above half height of corpus. The base is flat oval and ascends caudodorsally nearly vertical.

Sacrum of *Massospondylus*

Type material (pl. 4, fig. 8): COOPER (1981) included 13 species of 8 genera in synonymy of *Massospondylus carinatus* OWEN, 1854. In the material from the type locality NW Beaufort Abbey (District Harrismith, South Africa) OWEN (1854) originally distinguished three genera and species (*Massospondylus carinatus*, *Pachyspondylus orpenii*, *Leptospondylus capensis*) based on vertebrae, and assigned to these also non congruent material. However, the assignment of the entire material to prosauropods is questionable and in need of revision. Part of the original material is a corpus vertebrae (RCS 346 ?, plaster casts BMNH R3035, GPIT uncatalogued, SAM 944), which OWEN (1854: 100) described as „apparently a posterior sacral vertebra of the *Pachyspondylus Orpenii*“. SEELEY (1895: 106, fig. 2) figured the vertebra for the first time and assigned it to *Massospondylus carinatus*, rejecting the name of *Pachyspondylus orpenii*. SEELEY remarks that anterior to this sacral another one must have existed due to the anterior facies articularis which laterally is built partly by the sacral ribs (missing). HUENE (1906: 133, pl. 21, fig. 1a-b) gives a short description and remarks that the piece must have belonged to a smaller individual than the rest of OWEN'S material of *Massospondylus*. HUENE identified the vertebra as a S2. COOPER (1981: 799) reidentified it as a „?3rd sacral centrum“.

The piece (pl. 4, fig. 8) is a dorsoventrally slightly compressed corpus of a S2. Facies ventralis flat with a very faint crista ventralis. Both SR2 broken away at base near sutur. Shallow fovea paramediana present. Basis of SR situated in anterior ca. 60% of corpus length. Posterior wall of SR runs obliquely towards concavitas lateralis. These characters affiliate the specimen with prosauropods.

Referred material (fig. 11): COOPER (1981: 714, figs. 12-14) described the articulated posterior vertebral column of skeleton QVMS 1159. He found three sacralia (S1, S2, S3) and a last dorsal, which he characterized as „incipient fourth sacral in the process of being absorbed from the dorsal series“ („S1a“). GALTON (1999: 32, fig. 6) identifies sacralia 2 and 3 of COOPER as S1 and S2, the following caudal as unmodified, sacral 1 of COOPER as a dorsosacral and the „incipient fourth sacral“ as too much ahead to contact the ilium. GALTON therefore reconstructed the sacrum to consist of DS1, S1 and S2.

A comparison of the sacrum of *Massospondylus* (fig. 11) with sacra of *Sellosaurus* (fig. 10) shows, that the identification of sacralia S1 and S2 by GALTON is correct. The vertebra following S2 appears to be an unmodified caudal as the processus transversus has no facies articularis ossis ilii. The two vertebra in front of S1 have an extremely broadened lateral facies articularis, built through fusion of the fovea costalis of the processus transversus (diapophysis) and the fovea costalis of the laterally expanded eminentia costolateralis (parapophysis). This fusion of the two elements is indicated already in the third presacral vertebra ahead of S1 (presumably a D13) (fig. 11). This makes clear that these broadened lateral facies articularis in the last three presacral vertebrae was at least not originally used for articulation with the ilium. Furtheron the processus transversus are too short to reach the ilium (fig. 11c). Therefore these dorsalia are not sacralized and in conclusion the sacrum of *Massospondylus* only consists of the primordial sacralia S1 and S2 which were not fused together.

Further prosauropods with a so-called dorsosacral

GALTON (1999) lists several prosauropods with a „dorsosacral“ which shall be discussed shortly.

Riojasaurus: After BONAPARTE (1971: 136, fig. 57) the sacrum of *Riojasaurus* consists of three vertebrae, the fused first and second and an isolated third sacral. In contrast to *Plateosaurus* and *Sellosaurus* the sacral ribs are at least distally not connected to the processus transversus, which has a separate facies articularis ossis ilii. Ventrally SR1 and SR2 together build a garland-like articular surface for the ilium. GALTON (1999: 32, fig. 5A) takes sacral 3 from behind ahead and interprets it as a dorsosacral following NOVAS (1996: fig. 7G-H). NOVAS (1996: 731) argues that the positioning of the primordial sacralia 1 and 2 relatively to the ilium is identical to the positioning of sacralia 2 and 3 of sauropodomorphs in different non-dinosaurs among archosauromorphs and early theropods (*Herrerasaurus*) [with sacrum of two vertebrae]. Furthermore the last sacral ribs in these groups have a similar fan-shaped morphology and articulate along the medial surface of the posterior ilium blade. – On the confusion of sacral ribs

of CS1 and S2 see discussion of *Sellosaurus*. NOVAS homologized the caudosacral with the ancestral S2 based on this confusion. Independent evidence for this wrong interpretation of the third sacral vertebra as a dorsosacral is seen in the craniocaudal length of the processus spinosus, which is in dorsals and the sacralia 1 and 2 nearly the length of the corpus, while in the „dorsosacral“ the processus spinosus is only half that length, as is typical for caudalia of *Riojasaurus*. The sacrum of *Riojasaurus* consists of S1, S2, and CS1.

Lufengosaurus: The „dorsosacral“ from the type of *Lufengosaurus huenei* YOUNG, 1941 (YOUNG 1941a: fig. 7, GALTON 1999: fig. 7A-B) is a S1 of a second individual. This is clearly seen in the thick sacral rib which is connected cranially by a lamella to the processus transversus, a bauplan which is identically present in the vertebra following. The sacral rib of the second S1 meets with the sacral rib of the first S1 in a way that prevents the articular surfaces of the corpora of S1(1) and S1(2) to get in touch even in closest arrangement (remaining gap about 2 cm) and therefore cannot belong together.

Gypso-saurus: The genus has been synonymized by ROŽHDESTVENSKIJ (1964) and GALTON (1990) with *Lufengosaurus*. After YOUNG (1941b: 212, pl. 1, fig. 6) the sacrum of *Gypso-saurus sinensis* YOUNG, 1941 consists of three isolated sacralia, „so that we are not absolutely sure that they represent a single individual“. The first of the three vertebrae is more slender than the other two and the base of sacral rib is unusually high and at the anterior border; this bauplan is found in S1 of theropods, although the facies ventralis is not keeled (crista ventralis) in theropods. The two following vertebrae are (probably) a S2 and a CS1.

A referred additional complete and articulated series of vertebrae with attached ilium consisted of sacralia 1-3 (YOUNG 1948: pl. 2, copied in GALTON 1999: fig. 7F). GALTON (1999: 36) confused the caudosorsally ascending CSR1 with a SR2 visible in the figures in lateral and ventral view (see *Sellosaurus* discussion).

Yunnanosaurus: The holotype sacrum of *Yunnanosaurus huangi* is described by YOUNG (1942: 77-78, Abb. 6). All three sacralia are separated from each other. The first is a craniocaudally inverted S1, the sacral ribs of which jut out laterally more than those of the following two sacralia and also its corpus is clearly higher. The second sacral is a S1, the third a S2, which fit together and probably belong to the same individual. GALTON (1999: fig. 7G-I) inverts the first S1 but leaves it at its place as a „dorsosacral“.

Conclusion: In conclusion there are no dorsosacrals in prosauropods with a large, ventrally attached dorsosacral rib.

Sacrum of *Melanorosaurus* with a true dorsosacral (DS1, S1, S2, CS1)

An articulated sacrum of four sacralia referred to *Melanorosaurus* has been described by HEERDEN & GALTON (1997: 42-44, fig. 2A-D) and GALTON (1999: fig. 5D). It consists of the typical prosauropod sacrum of S1, S2, and CS1 and a last dorsal modified to be a DS1. The processus transversus of the dorsal vertebra articulates distally with the ilium and ventrally

with the SR1. GALTON (1999: 32) describes the DS1 as „incipient dorsosacral that, because it has only a small contact with the ilium, is in the process of being incorporated into the sacrum“. The corpora of DS1 and CS1 are separated from the firmly (even at processus spinosus and sacral ribs) fused S1 and S2. In difference to the so-called dorsosacrals, the true DSR1 possesses only a small facies articularis ossis ilii which is situated dorsally and not cranially of the facies articularis ossis ilii of the SR1.

The sacrum of sauropods

At least four sacral vertebrae is deemed a synapomorphy of basal sauropods (MCINTOSH 1990, WILSON & SERENO 1998, UPCHURCH 1998). By general agreement these four vertebrae are DS1, S1, S2, and CS1. However, WILSON & SERENO (1998: 58, fig. 47) assume that this synapomorphy originated by a sacralization of the first caudal, while UPCHURCH (1998: 61) assumes a sacralization of the last dorsal. According to WILSON & SERENO (1998) in later evolution a further 1-2 dorsalia were incorporated into the sacrum, so that in the terminal stage of 6 sacrals found in titanosaurs a sacral formula of DS3, DS2, DS1, S1, S2, CS1 results. This is in contrast to the reasoned statement by BORSUK-BIALYNICKA (1977: 13-15) for *Opisthocoelicaudia* (a probable titanosaur), where to the classical prosauropod sacrum only one dorsosacral but two caudosacrals were added, i. e. DS1, S1, S2, CS1, CS2, CS3. MCINTOSH (1990: 362) on the other hand identified the 6 sacralia found in titanosaurs and old individuals of other sauropod families as DS2, DS1, S1, S2, CS1, CS2. MCINTOSH et al. (1996: 81ff) confirmed this for an ontogenetic series of more than a dozen sacra of *Camarasaurus*. UPCHURCH (1998: 63) therefore assumes a convergent evolution of six sacrals within titanosaurs (including *Opisthocoelicaudia*), but stated, that the homology of sacralia cannot be confirmed or refuted by independent characters (UPCHURCH 1998: 63, tab. 1). Two genera are discussed below: *Apatosaurus*, to show that the characters found in prosauropods can be used in advanced sauropodomorphs as well; and *Vulcanodon*, to investigate its basal position between prosauropods and sauropods.

Sacrum of *Apatosaurus* (fig. 12)

Of *Apatosaurus* several skeletons with sacrum are known. Two sacra representing the variability of these and also the more or less typical bauplan of sacra of Jurassic and post-Jurassic sauropods (MCINTOSH 1990) are reviewed here.

Sacrum of YPM 1860 (fig. 12a): Sacrum YPM 1860 (incomplete) is described as part of the holotype of *Apatosaurus ajax* MARSH, 1877 (republished in MARSH 1896: 166-167, pl. 17, fig. 2, cf. OSTROM & MCINTOSH 1966, pl. 29 for a larger representation). It consists of three fused sacralia. **S1:** Facies articularis cranialis broader than facies articularis caudalis, SR1 fixed to corpus more cranially not reaching the posterior rim. Suture clearly developed, smoothly running into concavitas lateralis. SR1 slightly caudally oriented. **S2:** Facies articularis cranialis more slender than facies articularis caudalis. SR2 fixed to corpus along entire length and oriented straight laterally. Strong crista diagonalis reaches from cranial rim to caudal

fenestra intersacrocostalis. **CS1:** Facies articularis cranialis broader than facies articularis caudalis. Base of CSR1 covers whole length of corpus. CSR1 craniolaterally oriented.

Sacrum of YPM 1980 (fig. 12b): The sacrum of five sacralia and a dorsal fused to it belongs to the holotype of *Brontosaurus excelsus* MARSH, 1879 (description: MARSH 1896: 170-171, pl. 23, s. a. OSTROM & MCINTOSH 1966, pl. 27). Characters (from MARSH's figures): **D:** Corpus of last presacral dorsal is fused to corpus of DS1. **DS1:** Facies articularis cranialis larger than facies articularis caudalis, DSR1 consists of a strong main cord proximally fixed to the cranial rim and distally running into the synsacral facies articularis ossis ilii. Proximocaudally the main cord passes into a flat lamella. **S1:** Shorter and more slender than DS1, SR1 ventrally flat, stronger and laterally oriented. Posterior wall of SR1 describes a quarter of a circle while approaching corpus. SR1 with cranial crista diagonalis. **S2:** Shortest vertebra of sacrum, SR2 laterally and somewhat craniolaterally oriented. Strong crista diagonalis, reaching from cranial rim to caudal fenestra intersacrocostalis. At the straight laterocaudal border of SR2 a tiny protrusion shows position of suture of SR2 with corpus. **CS1:** Longest vertebra of sacrum. CSR1 craniolaterally oriented. **CS2:** Corpus broader than long. CSR2 subdivided into a long cranio-laterally oriented apophysis, which contributes barely to the synsacral facies articularis ossis ilii, and a short laterally oriented blind ending apophysis.

Discussion of characters: Proportions of length and width of vertebrae are variable; S2 tends to be the shortest sacral, S1 is cranially broader than caudally. The main cord of DS1 can be explained as a modified eminentia costolateralis (parapophysis) originating at the anterior rim of the former dorsal. Crista diagonalis and an eventually recognizable suture at S2 are the most reliable characters to homologize sacrals. At the SR1 there is also a short diagonally oriented ridge (crista diagonalis minor), which however does reach neither corpus nor posterior border of SR1. Apart from the number of sacrals also the number of fused sacrals could be discussed phylogenetically. The example of *Apatosaurus* shows (like *Plateosaurus*) that the degree of fusion varies widely among individuals. In the two similar sized individuals there are three fused vertebrae in one specimen (YPM 1860) and six in the other (YPM 1980, 5 Sacralia, 1 Dorsale).

Sacrum of *Vulcanodon* (fig. 13)

Vulcanodon karibaensis RAATH, 1972 from the basal Lower Jurassic of Zimbabwe is the oldest representative of sauropods known by sacrum. RAATH (1972: 4-7, fig. 3e, pl. 1) described remnants of a dorsoventrally compressed sacrum with three vertebrae, of which only the ventral surface is preserved. He assumed the existence of a fourth sacral anterior to the cranially incomplete first one, because the first sacral is too flat ventrally to contact directly to a normal dorsal vertebra. He admitted a certain deformation due to breakage, however this could not explain the peculiarity of the vertebra. The flat relief on the ventral side of the sacrum resembles more closely that of a sauropod than of a prosauropod. He estimated the length of a reconstructed sacrum of four vertebrae as 550 mm at a width of 400 mm.

A better illustrated redescription adopting these conclusions was produced by COOPER (1984: 211-212, fig. 12A). He argued for four sacrals using the assumed articulation of the last two preserved sacrals next to the processus articularis ossis ischii of the ilium: There would be enough space for a fourth sacral at the ilium. Unfortunately this argument is based in turn on the assumption that the preserved iliac acetabular fragment had originally a sauropod-like long and strong processus praecetabularis, of which no remnants are preserved. If in contrast it is assumed that the ilium had a prosauropod-like short processus praecetabularis then there would be no room left for a fourth sacral to articulate with the ilium.

The following description is based on the figure in COOPER (1984: fig. 12A). **S1:** About the cranial half of corpus missing, caudal half cranially constricted to 50% of the breadth of caudal rim which is fused to S2. **S2:** Corpus complete, facies ventralis flat, SR2 originates at cranial rim and along 90% of length of corpus, but does not reach caudal rim. Fovea paramediana present. Suture between SR2 and corpus indicated by small protrusion of caudal wall of SR2. Caudal wall runs with ca. 45° straight towards concavitas lateralis. SR2 narrowing laterally till breakage line at presumably the smallest width. **CS1:** Corpus and right CSR1 nearly complete, of left CSR1 only base preserved. CSR1 originates above half the height of corpus (as much as can be said, RAATH 1972: fig. 3f) and does reach neither anterior nor posterior rim.

A later found topotype sacral rib with some affixed fragments of the corpus (fig. 13b) has been identified correctly as a SR2 by COOPER (1984: 212, fig. 12B). However, in his figure it is craniocaudally reverted and „su“ is not the suture but a cleft while the arrow („distinct geniculation“) points at the caudally protruding suture. It is a right SR2 of a smaller individual than the holotype of *Vulcanodon karibaensis*. Of the corpus less than half the right side is preserved, but the cranial rim built by fusion with S1 and the facies articularis caudalis for a separated CS1 are recognizable. SR2 originates in anterior 75 % of corpus, posterior border runs with 45° straight into concavitas lateralis. Sutura is bowed and diverges caudolaterally from midline. The distal thickening and broadening is incomplete, but it is clear that the cranial part of SR2 describes a narrower arch than reconstructed by COOPER for the holotype sacrum.

Discussion: A comparison of sacra of *Vulcanodon* and prosauropods shows complete correspondence in bauplan. The following arguments are in favour of a close relationship of *Vulcanodon* with other known prosauropods: especially the caudal constriction of S1, which is so typical for prosauropods and frequently the point of breakage (cf. *Plateosaurus* pl. 5, 3, fig. 8; *Sellosaurus*: pl. 4, fig. 5) and unknown in sauropods; the lack of the base of a sacral rib reaching into the caudal half of S1 (sauropod character); the presence of a suture at base of SR2 and its straight laterocaudal wall (in prosauropods and sauropods); finally the high originating CSR1 (only in prosauropods). In the sacrum of *Vulcanodon* no exclusively sauropod character is present. If based on other characters an affiliation of *Vulcanodon* to sauropods has more probability, then at least the character state four sacral vertebrae (DS1, S1, S2, CS1) is not a synapomorphy of the Sauropoda, as in *Vulcanodon* there are only three sacralia (S1, S2, CS1) evident.

10.4 LOCALITY ELLINGEN – DIGGING, GEOLOGY, TAPHONOMY, DIAGENESIS, AND AGE

Discovery and exploitation in Ellingen 1962

During work for new buildings in Ellingen the first bones were discovered in August 1962 in Feuerletten marls. One of the land owners, WILHELM PÖSCHL, immediately informed the responsible scientists and an excavation campaign by the Bavarian State Collection for Palaeontology and Historical Geology was started on 28th August, 1962. In the following 38 days more than 1000 bone(-fragments) were unearthed in an area of 40 square meters. Some of material was dislocated due to previous mechanical channel dig. A site map was produced in the field showing bone location and horizon; three horizons were distinguished arbitrarily. All bones got field numbers in the following manner: A numeral for grid square meter („Planquadrat“ PQ, enumerated in order of excavation, Roman numerals: upper horizon, Arabian numerals: lower horizon, both Roman & Arabian numerals: lowermost horizon) and a letter for identification with site map (fig. 16).

Geology of Ellingen

The locality „Am Tiergärtle“ in Ellingen (near Weissenburg, Middle Franconia; fig. 3, 14) yielded sediments of the uppermost Feuerletten (uppermost Middle Keuper). The Feuerletten is typically red (like fire, hence the name) or if chemically altered graygreen. In these marly sediments frequently lenses of sandstones, conglomerates, and breccias are intercalated, and also regionally important carbonate layers. These were produced by secondary pedogeneous carbonatization as well as by primary carbonate precipitation. The typical pedogenous carbonate nodules led to the equivalent term Knollenmergel (nodular marl) used in Württemberg (SW-Germany).

In the Ellingen area the Feuerletten is 25 m thick and contains numerous sandstone lenses. Below is the Upper Burgsandstein (30-35 m, contains also marls) and above the Arietenkalksandstein containing ammonites of the Lias $\alpha 3$ (lower Sinemurian). Therefore a considerable hiatus between the Feuerletten (Norian) and Lias $\alpha 3$ (Sinemurian) is present. The profile of the locality was investigated by DEHM and URLICHS (fig. 15)

Taphonomy of Ellingen locality

During the uppermost Middle Keuper the Germanic Basin was dominated by playa-sediments indicative of semiarid climate with seasonal changing moisture. Ellingen lies in the fluvial hinterland area of the playa with meandering rivers and ox-bows filled with mud and marls, and after occasional catastrophic flooding with conglomerates and breccias (BEUTLER et al. 1999).

The locality „Am Tiergärtle“ represents most probably such an ox-bow in which during flooding sediment, partial carcasses, and weathered and gnawed bones from nearby were accumulated. Changes in color of the marly sediment (pl. 9, fig. 5) and an intercalated sandstone lense show remnants of the original layering and indicate a considerable timespan of deposition.

Therefore the MNI (minimum number of individuals) of 12 *Plateosaurus* individuals probably does not reflect the actual number of individuals represented by isolated bones. Only very rarely bones that fit together and that were not deposited too far apart could be identified (pl. 9, fig. 1). The analysis of long bone orientation yielded no preferences (fig. 16). An exception to this general pattern is the associated partial skeleton of PQ 40 (and XL, respectively), which served as the basis of a skeletal reconstruction by WELLNHOFER (1994). This animal must have died at or very close to the deposition site since an articulated preservation of an 8 meter animal makes longer transport unlikely.

A comparison with mass accumulations of *Plateosaurus* in other localities is warranted. The most important of these with complete skeletons are found in Trossingen (Baden-Württemberg, Germany), Halberstadt (Sachsen-Anhalt, Germany), and Frick (Kanton Aargau, Switzerland) (fig. 3). The taphonomy of these localities was most recently reviewed by SANDER (1992: 255) who created for these three mass accumulations the term „*Plateosaurus* bonebed“, and defined it as follows: „A *Plateosaurus* bonebed is a monospecific mass accumulation of articulated remains of this dinosaur, including complete skeletons. Skeletons of the turtle *Proganochelys* may be present as the only other articulated vertebrate remains, and shed theropod teeth can always be found. The areal extent of the *Plateosaurus* bonebeds is considerable, on the order of hectares“. Applying this definition the locality Ellingen cannot be called a „*Plateosaurus* bonebed“, as it contains about 30% non-plateosaur faunal elements (rauisuchians, theropods), no articulated complete skeletons of *Plateosaurus*, no *Proganochelys* remains, and only one single isolated carnivorous tooth.

Diagenesis of fossil bones from Ellingen and other localities

Taxonomic meaning of diagenesis: In palaeontology morphological differences of different individuals of one species are interpreted as biological variability, for which four causes are distinguished: individual genetic variability, sexual dimorphism, ontogenetic allometry, and pathologies (fig. 17). A mostly underestimated factor in the appearance of fossils is caused by different diagenetic processes including scavenging, rotting, transport, weathering, pedogenesis, compaction, cementation, chemical alteration, tectonical deformation, and erosion. These alterations do not only affect color and chemistry but also morphology and must be considered in taxonomical studies.

Effect of compaction depending on sediment: Bones from the Steinmergelkeuper of Halberstadt show cleavage parallel and perpendicular to the long axis of the bone in nearly regular distances (pl. 11, fig. 1). In general bones keep their three-dimensional shape and are insignificantly compressed. This is the typical effect of sedimentary compaction (and/or microtectonics) if the surrounding sediment is softer and more ductile than the bone.

In contrast bones from the Stubensandstein of Württemberg are strongly deformed without leaving macroscopically conspicuous kinks or cracks. These bones are compressed

significantly vertically while horizontal extension does not change. This can be explained by firstly that sediment and bones have a similar potential for plastic deformation, the sandstone does not give way the rigid bone as easy as the marl, and secondly that part of the sediment (feldspar and micas) is dissolved during pedogenetic chemical weathering. The bone loses its internal structural integrity, i. e. on a microscopic scale the bony meshwork collapses filling the pores. This effect is best exemplified by the „two-dimensional“ bones of „*Sellosaurus*“. In particular the originally bilateral symmetrical vertebrae can be used to estimate the amount of the effect depending on the orientation in the sediment (pl. 19, fig. 1-2).

Palaeopedogenesis with carbonatization and its effects: Only recently palaeopedogenesis was recognized as a factor of morphological variability leading to taxonomic consequences. In reptiles from the Middle Triassic of Brazil (Santa Maria Formation) HOLZ & SCHULTZ (1998) found changes of morphology due to the growth of calcite in the pores of bones, ultimately leading to a replacement of bone apatite with soil carbonate, and most significantly an irregular increase in size. Even the dense structure of teeth can be involved. Earlier these altered bones were interpreted by HUENE (several works, last: 1935-1942) and others as morphologically different from unaltered bones, and were referred to as different species or even genera. HOLZ & SCHULTZ (1998) showed that these specimens belong to one species and experienced different degrees of diagenetic processes. LUCAS (2001) suggested to call a taxon of which the type material was morphologically falsified by diagenesis a „taphotaxon“, to characterize it as taxonomically worthless or invalid. This suggestion must be rejected because all fossils have a diagenetic history in which shape is more or less affected. This would mean that potentially all fossil taxa were taphotaxa. However, contrary to LUCAS (2001) a morphometrically falsified shape does not exclude the recognition of diagnostically useful characters.

In general, pedogene carbonate precipitation depends on horizon, inhomogenies of soil and rock, climate, and water table. It can include carbonate dust, incrustations, nodules, and massive carbonate bodies (HINTERMAIER-ERHARD & ZECH 1997). Also in Ellingen several degrees of carbonatization can be recognized (fig. 18), and the following preservation types and characteristics are distinguished somewhat arbitrarily as there exist all transitions (e. g. pl. 10, figs. 4, 5). **Preservation type I:** Bone surface cracked into crumbs fitting together probably due to compression, microbial or root activity and chemical weathering lead to sub-rounded pieces (pl. 10, fig. 1). Surface in places covered with fluffy carbonate, internal cavities (pores) usually not completely filled with carbonate (pl. 14, figs. 4, 5). **Preservation type II:** Bones well preserved. Surface intact except for cleavage. Pores and cavities completely filled with carbonate, surface encrusted with thin fluffy carbonate (e.g. pl. 10, fig. 4, 5, partly with preservation type III). **Preservation type III:** Bones blown up (= inflated) and decomposed into a mosaic of fragments with gaps filled with carbonate masses. Fragments frequently displaced and rotated. Surface with large irregular cracks (pl. 10, figs. 2, 6) and with proliferous concretionary carbonate (pl. 10, fig. 2). **Preservation type IV:** Bone substance in part chemically weathered or

even dissolved. Remaining bone pieces (dark) „float“ in a carbonate matrix (pl. 10, fig. 8). Surface with „pathologic“ carbonate protuberances and very large cracks (pl. 10, fig. 7). Excess carbonate can make neighbouring bones „grow together“. In the end these bones are hardly identifiable as such. – Carbonatization also influenced the compressional deformation. With less carbonate (type I) deformation is strong, with increasing carbonate compressional deformation is barely detectable. In later stages of diagenesis sparite may fill in some cracks (pl. 10, fig. 2).

Palaeopedogenesis with clay precipitation and its effects: HUENE (1907-08) figured mosaic-like jigsawed bone surfaces of dinosaurs from the Knollenmergel of Württemberg. This pattern was previously interpreted as a result of „sun-cracking“ (e. g. GALTON 1990: 341), which is unlikely though, as drying out would lead to only a few large radially or longitudinally oriented clefts. Many dinosaur skeletons from the Knollenmergel were regarded by HUENE (1907-08, 1932) as separate species and even genera of which some got very suspicious names: *Pachysaurus* („thick lizard“) with *P. magnus* („large“) and *P. giganteus* („giant“), as well as *Gresslyosaurus robustus* („robust“). But although the Knollenmergel yields carbonate nodules none of the bones are encrusted or infiltrated by carbonate. Nevertheless they are inflated due to another palaeopedogenetic effect: the clay precipitation and welling process.

The facies of the Knollenmergel including its palaeopedogenesis has been summarized by BEUTLER, HAUSCHKE & NITSCH (1999). The palaeopedogenetic weathering of feldspars and micas in underlying Stubensandstein and intercalated sandstones lead to the precipitation of clay minerals in the pore space of the overlying Knollenmergel. Therefore even the finest porous space of the bones is filled with clay (pl. 12, fig. 2b). The welling potential of these clays is present till today, and therefore the Knollenmergel and Feuerletten are an unsafe building ground: The sudden moistening of the ground following a considerable period of draught results in an increase of volume of the clay minerals that makes trees fall down or houses break. FINCKH (1912) remarked once that the Knollenmergel „is the most slippery and inclined to landslides type of soil of our country“ (translated).

The pressure of the welling clays made the bones burst resulting in the irregular polygonal mosaic of fragments (<1 mm to >5 mm). Usually the more easily displaced smaller fragments got lost during preparation (pl. 12, fig. 1a, pl. 13, fig. 3c). In comparison to carbonate blowing up the clay welling is an altogether evenly occurring process. Only in exceptional cases parts of a bone can be affected much more, as in the case of the „pathological“ (PLIENINGER 1857: 498f., pl. 10, fig. 3 and HUENE 1907-08: fig. 114) humerus of *Gresslyosaurus plieningeri* HUENE, 1908 (pl. 28, fig. 6). The result of the clay precipitation and welling was the increase of volume of the bone. The size of the clefts between mosaic fragments allows to estimate the amount of the effect. The largest femur of a *Plateosaurus* from the Knollenmergel is the 98 cm long left femur of *Pachysaurus wetzelianus* HUENE, 1932 from Trossingen (pl. 12, fig. 4), which probably was enlarged by 25-30% of its original length. Initial estimates of the length of

this animal being 10 m (BERCKHEMER in FRAAS & BERCKHEMER 1926, SANDER 1992) must therefore be reduced.

The diagenetic destruction of the bone structure makes bones from the Knollenmergel susceptible of easy and repeated breakage which was „healed“ always by the work of preparators adding a preparational component to the natural variability (fig. 17). The multiple synthetic infills are more or less skilfully colored like the original bone thus making identification of the original morphology even more difficult (pl. 12, fig. 1; pl. 32).

Age of the Ellingen deposits

Biostratigraphy: Fauna and flora of the Feuerletten are paucispecific and can hardly be used for a time correlation.

Lithostratigraphic correlation of the Feuerletten: The lithofacial subdivision of the Keuper has always been the basis for the correlation of Triassic sediments of the Germanic Basin. The most comprehensive facial subdivision and cyclostratigraphic interpretation was presented by AIGNER & BACHMANN (1992, see also BEUTLER 1998, BEUTLER et al. 1999). The Feuerletten belongs to the Trossingen Formation, which can be correlated with the tethyal Upper Norian by means of sequence-stratigraphy (the problem of diachrony of terrestrial clastic sediments is not solved to date).

Biostratigraphic bracketing of the age of the Feuerletten: The Bavarian Feuerletten (resp. its equivalent the Knollenmergel in Württemberg) overlies the Burgsandstein (resp. the Stubensandstein in Württemberg), and is overlain in turn by the Rhätsandstein, both of which can be correlated with the tethyal Triassic by weak biostratigraphic evidence.

Correlation of the Lower Stubensandstein using *Aetosaurus ferratus*: A correlation date of the Middle Keuper with the tethyal Triassic is the common conspecific occurrence of *Aetosaurus ferratus* O. FRAAS, 1877 (Archosauria, Aetosauria, Stagonolepididae; up to 90 cm body length) in the Lower Stubensandstein (Württemberg) and in the Calcare di Zorzino (N-Italy: Cene b. Bergamo) (WILD 1989). After LUCAS (1998) the Calcare di Zorzino correlates with the younger part of the *Himavatites columbianus* Zone [Upper-Alaunian, Middle Norian, Upper Triassic] near the Alaunian-Sevatian-boundary.

Other occurrences of small stagonolepidids have been widely used for stratigraphic correlation. These include: 1) *Aetosaurus crassicauda* E. FRAAS (ca. 150 cm) from the Middle Stubensandstein, 2) *Aetosaurus ferratus* from the Fleming Fjord Formation of Greenland (JENKINS et al. 1994) which purportedly was found together with the large stagonolepidid *Paratypothorax* (known only from the Lower Stubensandstein) and *Plateosaurus* (known only from the Knollenmergel). 3) A small stagonolepidid (*Aetosaurus* sp., WILD 1989) from a fissure filling in England represented by one single paramedian osteoderm (s. a. FRASER 1988, 1994, LUCAS et al. 1999). 4) *Aetosaurus* sp. from the Chinle Formation in Colorado (SMALL 1998). 5) *Stegomus arcuatus* MARSH, 1896 from Connecticut, New Jersey, and North Carolina.

All these finds listed above were assigned by LUCAS et al. (1998, 1999 etc.) to *Aetosaurus*, and proposed as to represent the same age. It must be remembered, however, that most of these fossils are very fragmentary single pieces which, in their original description, have been regarded as distinct from *Aetosaurus ferratus* or as indeterminable remains.

Correlation of the Rhätsandstein using *Rhaetavicula contorta*: The Germanic and Alpine (Tethyal) Rhaetian have been correlated since ALBERTI (1834) by the common occurrence of the bivalve *Rhaetavicula contorta*. At the time being the first appearance dates of *Rhaetavicula contorta* in the Germanic Mittelrät (*contorta*-Schichten) and at the base of the tethyal (alpine) Rhaetian are still considered time-equivalent (HARDENBOL et al. 1998: Chart 8). Earlier doubts about details of correlation influenced the traditional subdivision of the Upper Triassic into stages (WIEDMANN et al. 1979). As a result some prosauropods were assigned a Rhaetian age instead of a Norian (cf. BUFFETAUT & WOUTERS 1986, CUNY & RAMBOER 1991, BENTON 1993b). After revision of datings and fossil assignments *Plateosaurus* is known in Middle Europe in articulated skeletons in Upper Norian beds only. Isolated remains are known from the Rhaetian but may be reworked (CUNY 1995b, 1996, GODEFROIT & CUNY 1997).

Numerical age of the Feuerletten: Until very recently nearly the whole Triassic lacked datable sediments, interpolated numerical ages were calculated using few fixpoints (MENNING 1995, HARLAND et al. 1990, GRADSTEIN et al. 1995). Newest datings are now available for the Triassic-Jurassic boundary ($199,6 \pm 0,3$ Ma, PÁLFY et al. 2000a) which appears to be much younger than previously suggested (203 up to 208 Ma after HARLAND et al. 1990, MENNING 1995, GRADSTEIN et al. 1995, ODIN 1994), and the Anisian-Ladinian boundary at about $241,2 +0,8 -0,6$ Ma (BRACK et al. 1999) which is much older than the 234 Ma age as hitherto assumed (MENNING 1995, GRADSTEIN et al. 1995: 118). Using stage intervalls of GRADSTEIN et al. (1995) and MENNING (1995) the following estimations for the dating of stage boundaries of the Middle and Upper Triassic can be given: Triassic/Jurassic 200 Ma, Norian/Rhaetian 205-206 Ma, Carnian/Norian 221-222 Ma, Ladinian/Carnian 231-233 Ma, Anisian/Ladinian 241 Ma.

Using recent sequence stratigraphical results the Lower Stubensandstein correlates with the Upper Lacin and the Knollenmergel around the Alaunian/Sevatian boundary (GIANOLLA & JACQUIN 1998). Stubensandstein and Knollenmergel would span therefore about 7-8 Ma (using new datings of above).

Using the biostratigraphic results discussed above the whole sequence from the Lower Stubensandstein to the Knollenmergel would have been deposited during the upper(most) Alaunian to (before end of) the Sevatian, corresponding to about only a 2 Ma time span. (cf. HARDENBOL et al. 1998, Chart 8). It is therefore concluded that the correlation based on single occurrences of *Aetosaurus ferratus* has no high significance for age estimation considering that the species had probably existed for several million years. However, whatever correlation one may trust, the Knollenmergel and its equivalents are securely dated as Upper Norian (Sevatian) and have probably a numerical age around 207 to 208 Ma.

Prosauropods as index fossils: Due to a general lack of marine ingressions or volcanoclastic sedimentation that could be used for dating, Triassic-Jurassic basins worldwide have been geochronologically tied to the Germanic Basin using its vertebrate fauna biostratigraphically. Especially occurrences of the rather common prosauropods - known in the Germanic Basin only from the Middle Keuper - were always first considered to be Upper Triassic in age (e.g. India, KUTTY & ROY-CHOWDHURY 1972, China, YOUNG 1940). However, more recent studies showed that prosauropods existed from about the Carnian until the Pliensbachian. Nevertheless many age correlations are still based on vertebrate faunas. However, much uncertainties and ambiguities are involved as for example with the Elliot Formation of Southern Africa (South Africa, Lesotho, Zimbabwe). Originally dated as Upper Triassic (since HUXLEY 1866; e. g. HUENE 1932) the Upper Elliot Formation is now considered to be Lower Jurassic in age (OLSEN & GALTON 1984: Hettangian to ?Pliensbachian). However, the Lower Elliot Formation is considered by OLSEN & GALTON (1984) to be Upper Carnian or Lower Norian, by GAUFFRE (1993b) as Lower Carnian, and by COOPER (1982), LUCAS (1998), HANCOX (2000), and LUCAS & HANCOX (2001) as Norian in age based on weak arguments from the vertebrate fauna. It is doubtful, whether the same genus of vertebrate apparently common to different continents indicates an equivalent age for their respective host sediments. It is even more questionable, whether different, although related genera (e. g. *Plateosaurus* and *Enskelosaurus*) indicate a time equivalency. It must be carefully tested whether the original dating transferred to a new region was itself accurate as the multiple correlations have now reached the border of circular conclusions. A particular suspicion is justified with regards to the tendency of lumping all prosauropods from the same formation and same region (and more) together into one single species (e.g. HEERDEN 1979, COOPER 1981, GALTON 1990). Only more recent works differentiated more than one prosauropod species in some faunas (BONAPARTE 1999, ZHANG & YANG 1995) or remind of a need of revision (WELMAN 1998). Furtheron it was shown, that prosauropod genera can be very questionable index fossils, as according to GAUFFRE (1993a) *Melanorosaurus* is found in the Lower and Upper Elliot Formation.

10.5 PLATEOSAURUS ENGELHARDTI H. V. MEYER, 1837 – REFERRED MATERIAL FROM ELLINGEN

In this chapter referred material from the locality „Am Tiergärtle“ in Ellingen near Weißenburg (Bavaria, S-Germany) is described. This summary discusses features of more general interest, for particular details of bones see German text.

Part of the material starting out with the associated partial skeleton of PQ 40/XL had been arranged by WELLNHOFER (1994) to yield a preliminary skeletal reconstruction. This material (BSP 1962 I 153) is called „skeletal arrangement“ hereafter and contains about 40% of a complete skeleton supplemented by enlarged copies of Trossingen specimens. During my own investigations it became clear that some of

the original elements used for the skeletal arrangement belong to a theropod dinosaur. Casts - except theropod bones and the sacrum - of the skeletal arrangement were used to build a skeletal mount discussed in chapter 10.6.

The main part of the Ellingen material (containing about 1000 pieces) is housed in Munich under BSP 1962 XLVI with separate numbers per piece. About 30% belong to non-prosauropod archosaurs. WELLNHOFER (1994) already found jaw-elements, teeth, and small vertebrae of rauisuchians and theropods (cf. *Liliensternus*). Investigation of all material shows the presence of two theropod taxa, of which one attains at least 7 m body size. The non-prosauropod material will be discussed elsewhere.

Cranium (skull): The skull is represented by a poorly preserved basicranium (BSP 1962 XLVI 1, pl. 14, fig. 1) which in its discernable characters corresponds to *Plateosaurus* skulls.

Mandibula (lower jaw): Several jaw fragments of *Plateosaurus* with lost or eroded, and germinating teeth are present.

Presacral vertebrae. The vertebrae of the skeletal arrangement (BSP 1962 I 153) are partly reidentified topologically (see German text). Ontogenetic variability of dorsals: Many (not all) of the dorsals from Ellingen consist of only the neural arc, which is not fused to its corpus, because of a sutural articular surface. As this is seen also in very large individuals, the tendency to interpret unfused sutures in bones and especially vertebrae of dinosaurs as sign of immaturity or of a certain evolutionary stage must be questioned.

Sacralia: Skeletal arrangement (BSP 1962 I 153): Sacral „1“ (pl. 21, fig. 2): In comparison to the general description of sacralia of *Plateosaurus* (chapter 10.3) it is clear that this is in fact a S2 with all typical characters. Corpus and sacral ribs completely preserved. Sacral „2“ (pl. 21, fig. 1) is in fact a S1, of which only the corpus and the left sacral rib are preserved. Sacral 3 is molded using an indeterminable fragment of a dorsal corpus. Additional sacral material from Ellingen. Sacrum (BSP 1962 XLVI 40, pl. 22, fig. 1): Corpus of S1, anterior half of corpus of S2, and right SR2 present, but only ventral side well preserved. S1 broken typically at posterior constriction of corpus. Sacrum (BSP 1962 XLVI 41, fig. 2) of a younger individual with corpora of S1 and S2, including base for SR1 and complete SR2. Dorsoventrally extremely compressed. Sacral 2 (BSP 1962 XLVI 42, pl. 22, fig. 3): dorsoventrally compressed corpus and both SR2, pedogenously affected. Sacral 2 (BSP 1962 XLVI 43, pl. 22, fig. 4): very small, only corpus with open sutural articulation surface for SR2. Typical diagnostic features that allow an immediate assignment to prosauropods are missing, but its relative broad and flat corpus with a low setting of the SR are more typical for prosauropods than e.g. theropods, which have slender sacral corpora and SR situated high on corpus and much more anteriorly. This S2 is only tentatively assigned to *Plateosaurus*. Costa sacralis prima dextra (BSP 1962 XLVI 44, pl. 20, fig. 10) of a large individual is nearly complete and well preserved.

Caudalia. Skeletal arrangement (BSP 1962 I 153): For functional morphology see chapter 10.6. The topological assignment must be reinterpreted and also the assignment to

individuals, as is shown by the discontinuous sequence of caudal lengths (C2 to C13 in mm: 129, 130, 118, 113, 129, 112, 117, 123, 113, 109, 108, 108). The characteristic length/height proportion (tab. 4, cf. HUENE 1926, tab. p. 163) make the vertebrae used as caudals 1-6 and 8 more likely to be 2nd to 5th caudals, caudal 7 and 9-11 are probably 6th to 8th caudals and caudal 13 was probably a ninth. The proportions of middle and posterior caudals are less significant.

Pubis (fig. 20): WELLNHOFER (1994) reconstructed the pubes of the skeletal arrangement (BSP 1962 I 153) with an „open“ foramen obturatorium i. e. not enclosed by bone. (The terms „open“ and „closed“ are misleading and should be avoided). He interpreted this character as a difference between the *Plateosaurus* from Ellingen and Trossingen (where the foramen is enclosed). A reinvestigation of specimens in Trossingen, Halberstadt, Frick, etc. showed that the enclosing ring of bone is missing frequently, as it is the thinnest (some mm) and most exposed part of the pubis. Two additional pubes from Ellingen (BSP 1962 XLVI 81, pl. 30, fig. 3 and BSP 1962 XLVI 82, pl. 30, fig. 4) showed, that the enclosed state was originally present in Ellingen specimens too.

Ischium: Ischia of the skeletal arrangement (BSP 1962 I 153, pl. 30, fig. 5). The processus terminalis ischii has been figured by BUFFETAUT et al. (1995: 741, fig. 4c) in distal view, however the present state of fusion of the ischia was not present originally but now is due to preservation and preparation as shown by non fused additional ischia from Ellingen (pl. 30).

Femora. See chapter 10.7.

10.6 GAIT AND TAIL POSTURE OF *PLATEOSAURUS*

History of investigations on posture of *Plateosaurus*

The question of posture and gait of prosauropods is still discussed controversially. The first partial reconstruction of a prosauropod skeleton was given by PIDANCET (fig. 23a, PIDANCET 1873: pl. [3]). This reconstruction shows *Plateosaurus* with a horizontal vertebral column and a reptile-like double bended hindlimb. While still considering dinosaurs as plantigrade quadrupeds COPE (1870a, b) was the first to point out that the feet of prosauropod *Anchisaurus* („*Megadactylus*“) were quite similar to feet of birds. COPE (1870a) also considered sitting marks of dinosaurs from Connecticut and Massachusetts, which he interpreted as indicating a *Megadactylus*-like animal jumping and resting inbetween in plantigrade posture. More complete finds of *Anchisaurus* and *Ammosaurus* made MARSH (1893a: pl. 6, 1893b: fig. 1, 1896: 151, pl. 4) to assume a bipedal and digitigrade gait (fig. 22). MARSH argued that the arms were not too short to assist in quadrupedal gait, but the sharp claws were more suitable for grasping. Also MARSH (1893a, b) pointed out, that the well known „bird-tracks“ from Connecticut show mainly bipedal gait, seldom quadrupedal gait or tail drag marks. Following MARSH HUENE (e.g. 1907-08, 1926) reconstructed all prosauropods as high erected bipeds, with the vertebral column 45° or more to groundlevel, tail dragged or slightly

elevated. HUENE was also the first to try a partial reconstruction of the skeletal musculature of a dinosaur (HUENE 1907-08: 271-297, pl. 111). However, JAEKEL (1910: 276) assumed for saurpods and its ancestors a lizard-type gait, also using the legs for scratching. He reconstructed a hindlimb (JAEKEL 1910: 274, Abb. 2: MB Skelett I) with bowed knees and plantigrade foot. This view was incorporated in the first skeletal mount of a *Plateosaurus* JAEKEL (1912b: 11-12). Shortly afterwards JAEKEL (1911: 157-158, 1912a: 1095-6, fig. 4-7, MB Skelett I and XXV) proposed an (although very) cumbersome kangaroo-like jumping locomotion (fig. 23b). FRAAS (1912, 1913a, see also TORNIER 1912: 4) brought forward another argument in favour of a lizard-type limb posture: the finding position of plateosaurs from Trossingen in well articulated complete skeletons. Already in 1913, the year of its excavation, the skeleton of SMNS 13200 was mounted in Stuttgart almost exactly in its finding position showing a sprawling gait (fig. 24, FRAAS 1913a; FRAAS & BERCKHEMER 1926; followed by MÜLLER-STOLL 1935). HUENE (fig. 23c; 1926) nevertheless maintained his bipedal reconstruction and after digging up partial skeletons from Trossingen in 1921-23 he mounted two skeletons in the „Sauriersaal“ of the Tübingen University in upright and bowed posture, but both bipedal and digitigrade (GPIT I and II, fig. 25, cf. HUENE 1932: pl. 25). Most life reconstructions of *Plateosaurus* were influenced by these mounts and a painting published by HUENE (1928). Another well known group of skeletal mounts is shown in the Stuttgart Museum, where four casts of SMNS 13200 represent several imaginable variations of posture, all with erect limbs (fig. 4).

In more recent studies (WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986, GALTON 1990, PAUL 1997) *Plateosaurus* is shown as a facultatively quadrupedal but otherwise bipedal, digitigrade walking dinosaur with horizontal vertebral column, partly based on investigations on functional morphology of other dinosaur groups (fig. 23d-f). However, WELLNHOFER (1994) argued for an obligatory quadrupedality (fig. 26) based on characters of the caudal vertebrae from the Ellingen *Plateosaurus* (see below).

A modern biomechanical analysis of the hip shape and hindlimb posture was conducted by CHRISTIAN et al. (1996). In conclusion - supplemented by some own findings - the following can be ascertained: 1) The hindlimbs were positioned in (nearly) straight posture below the body. (Deduced from the knee joint morphology with condylus lateralis and medialis of femur of same size, and an articular surface on the tibia which is perpendicular to its shaft, finally from the acetabulum opening towards the ground thus not supporting the femoral head medially). 2) The ilium - and therefore the vertebral column in this area - must have had a horizontal orientation (otherwise the processus articularis ossis ischii would prevent the femur from swinging backward beyond the vertical line or expell the femur from the acetabulum; in fig. 23c the femur is in its caudalmost position and cannot swing further back. This arrangement would force *Plateosaurus* to tripping).

The tail of *Plateosaurus*

WELLNHOFER (1994) found in the anterior caudals of the skeletal arrangement (Ellingen material) articular surfaces

which are not paralleling each other but are converging ventrally or building an angle to each other, thus making the vertebrae wedge-shaped (fig. 26a, cf. pl. 23-24). WELLNHOFER (1994) interpreted this as a specific difference to plateosaurs from Trossingen. Therefore GALTON (2000a) separated the Bavarian *Plateosaurus engelhardti* (type and Ellingen) taxonomically from other *Plateosaurus* findings, which he referred to *Plateosaurus longiceps* JAEKEL. The arrangement of caudal vertebrae as suggested by WELLNHOFER assuming a constant gap between them for the discus intervertebralis results in a strongly bowed downward tail in its proximal section. From this WELLNHOFER concluded that *Plateosaurus* must have been obligatory quadrupedal, as the tail would not have allowed an erection on the hindlimbs.

A thorough investigation of all Ellingen caudal material leads to reject the hypothesis of WELLNHOFER (1994): Both facies articulares (caudalis and cranialis) converge in all caudals ventrally (tab. 4). In proximal caudals this is more obvious due to their shortness. Arranging all caudals with constant intervertebral gaps would result in a tail which is curved below ground level. Also, the middle caudals should - if constant intervertebral gaps are assumed and the middle tail is curved into the horizontal plain - have articular surfaces which converge dorsally; but the reverse is the case. Therefore the discus intervertebralis must have been counter wedge-shaped. Articulated skeletons do not indicate the shape of the discus intervertebralis because of postmortal shortening of tendons. Nearly all complete skeletons are found with the backbone curved upwards, so that the head is near the tip of the tail (SANDER 1992).

A detailed look reveals that WELLNHOFER (1994) in fact had published two reconstructions of the tail: one in which the chevrons were omitted showing a very strongly curved tail (fig. 26b, WELLNHOFER 1994: fig. 4), and a second, the whole skeleton, in which the tail is less curved because the intervertebral gap is partly filled in by chevrons (fig. 26c, WELLNHOFER 1994: fig. 5). In skeletons documented in original finding positions (MSF, SANDER 1992; SMNS, own investigation) the chevrons have two articular surfaces which are fitted into the intervertebral gap (fig. 27).

The angle between articular surfaces of caudals varies widely (tab. 4). WELLNHOFER (1994) was especially misled by selecting more strongly wedge-shaped vertebrae for the skeletal arrangement. It is true that WELLNHOFER (1994: 268) pointed out, that the extremely wedge-shaped caudals C3, C5, C6, and C7 are almost certainly derived from the same individual, but despite of this the figure of the skeletal arrangement (fig. 26c, WELLNHOFER 1994: fig. 5) shows that caudals C2, C4, C6, and C7 belong purportedly to the same individual, while C3, C5, C8, and C9 do not. This last statement is in agreement with the original notes written onto the caudals: C2 (PQ XXXIX), C4 and C6 (PQ XL), and C7 (PQ 40); C3, C5, C8, and C9 are all not located (PQ A).

Furtheron in other *Plateosaurus* skeletons wedge-shaped and in cases extremely wedge-shaped proximal caudals are known, e. g. the first four caudals in the skeleton in the Senckenbergmuseum (SMF, exhibition; from Halberstadt). Some of the

complete skeletons (SMNS, GPIT, MB) possess single wedge-shaped caudals in all tail sections (e. g. fig. 27, pl. 26, fig. 3). This character obviously depends on variation.

In conclusion the taxonomic separation of plateosaurs from Ellingen and elsewhere (WELLNHOFER 1994, GALTON 2000a), as well as the obligatory quadrupedality (WELLNHOFER 1994) based on the shape of caudals must be rejected.

Tracks of prosauropods

Many tracks from the Upper Triassic and Lower Jurassic were interpreted earlier as being derived from prosauropods. Some of the already mentioned tracks from Connecticut and Massachusetts led to the ichnotaxon *Anchisauripus* LULL (cf. HAUBOLD 1974) after the prosauropod genus *Anchisaurus*. HUENE (1932) interpreted a track from South Africa as produced by *Euskelosaurus* and named it *Ichnites euskelosauroides*. Later thousands of tracks were found in South Africa and determined by ELLENBERGER (1972, 1973, 1974) as prosauropods which are common there also by skeletal material. The difficulties of identifying fossil track-makers has been emphasized by others (e. g. HAUBOLD 1974, LOCKLEY & MEYER 2000). Most „prosauropod“ tracks are now considered as footprints of theropods or other (unknown) archosaurs, as the specific morphology of the toes does not match perfectly the track morphology. Remaining candidates for prosauropod tracks are the ichnogenera *Otozoum*, *Tetrasauropus*, and *Pseudotetrasauropus* (LOCKLEY & MEYER 2000). In Europe tracks of this type are known [?] so far only from the Upper Triassic of Wales and Switzerland, and otherwise from North America and South Africa (LOCKLEY & MEYER 2000). These tracks show small and large prosauropods walking bipedally and quadrupedally. In contrast to all previous skeletal reconstructions these tracks proof that claws of hand and foot were turned inward, and that the forelimb was more laterally extended than the hindlimb (fig. 28).

A new skeletal mount

The skeleton of the Ellingen *Plateosaurus* previously mounted in the Palaeontological Museum in Munich under the supervision of WELLNHOFER (fig. 29) was recently replaced by a new mount which includes some of the new results of the present study. Due to pressing time and high costs some desirable changes could not be realized, e. g. shape of first dorsals, torsion of fibula, shape of modelled tarsals and sacrum. Changes realized include length of cervical ribs and a rigorous rearrangement of the posture (especially tail). Starting out from a scaled up copy of presumed prosauropod tracks the limbs were set in. Afterwards a certain arrangement for the vertebral column resulted automatically, leading to a more dynamic appearance. The fingers and toes are turned inward which appears somewhat strange in comparison to straight fingers and toes found (?) in articulated skeletons. This may indeed mean that the tracks mentioned above were not produced by prosauropods. Incidentally in contrast to prosauropods many sauropods have their fingers and toes turned outward.

10.7 TAXONOMY OF *PLATEOSAURUS*

Elder development in taxonomy of *Plateosaurus*

Initial Phase - monospecificity (1837 to 1905): After the preliminary introduction of *Plateosaurus engelhardti* by MEYER, 1837 an initial phase of amazing stability began erroneously because MEYER let a considerable time pass by before he finally published an extensive and figured description (MEYER 1855). Other incompletely known genera like *Thecodontosaurus* and *Palaeosaurus* RILEY & STUTCHBURY, 1836 from the Upper Triassic of England - described and figured early (RILEY & STUTCHBURY 1840) - became collective pool genera for various materials of all ages (Permian, Cretaceous) worldwide. In Germany this role as collective pool was played for prosauropod material by the phytosaur *Belodon* MEYER and the archosaur (inc. sed.) *Zanclodon* PLIENINGER. PLIENINGER (1847) and QUENSTEDT (1851) started the tradition to use the name *Zanclodon* (originally from the Lettenkohle, Lower Keuper). Out of this tradition the Feuerletten and Knollenmergel were also termed *Zanclodonletten*. FRAAS (1896) and mainly HUENE (1905) corrected the mistake with *Zanclodon* and HUENE was also the first to apply the name *Plateosaurus* for finds from Württemberg.

Second Phase - diversification and confusion (1905-1980): While investigating dinosaurs from the Triassic HUENE (1907-08) found that there are more species (of *Plateosaurus* and *Gresslyosaurus*) and genera (*Sellosaurus*, *Pachysaurus*) present. In the following years HUENE changed his mind repeatedly regarding assignments of finds to species and allocation of species to genera, and the number of these taxa. One time he united *Sellosaurus* and *Pachysaurus* with *Plateosaurus* (HUENE, 1915, 1926) and afterwards he combined species first assigned to *Plateosaurus* and *Gresslyosaurus* once again with *Pachysaurus* (HUENE 1932). The nomenclatorial confusion arising from this is best exemplified with finds from Trossingen and Halberstadt (see German text).

Recent development in taxonomy of *Plateosaurus*

WEISHAMPEL (1984) argued against multiple species (8 species, HUENE) recorded from Trossingen on reasons of taphonomy. He assumed a catastrophic origin of the lagerstätte by which a herd of individuals of the same species were carried away by mud currents. Also the ecological probability argued against the possibility that several related species of same morphology and ecological adjustment would occupy the same habitat.

GALTON, in a series of publications (1984, 1985d, 1986, 1990) became convinced that the Trossingen prosauropods, and moreover all prosauropods from the Knollenmergel of Germany, Switzerland, and France, belong to one species: *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837. But GALTON had a loophole in his chain of argumentation because his synonymy was based on cranial characters, but no skull material was part of the type material of *Plateosaurus engelhardti*. GALTON's conclusions were therefore based on incongruent material, which was criticized and rejected by WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) and WELLNHOFER (1994).

HUENE argued for many species in semiquantitative statements (more slender, more robust, thicker, smaller, etc.), which are subjective. WEISHAMPEL therefore chose the method of morphometry using skeletal landmarks, and then analysed them by applying principal components analysis. WEISHAMPEL published only a partial result of his investigations (WEISHAMPEL & WESTPHAL 1986, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990). Using the femur (fig. 31) it was not possible by morphometric means to distinguish the various plateosaurs of Trossingen and/or of all Keuper localities although the analysis included nearly all known femora (fig. 32).

WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) remarked that due to cracks and taphonomic deformation a high degree of variability exists. In conclusion they accepted only one species (not named), in which two moderately different morphotypes (sexual dimorphism) are indicated (fig. 32, WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990, CHAPMAN et al. 1997a, b). WELLNHOFER (1994) included one femur of the skeletal arrangement (Ellingen) into this analysis, and based on a significant deviation concluded that the Franconian (Bavarian) *Plateosaurus* including the type of *Plateosaurus engelhardti* is different from the also slightly older *Plateosaurus* from Trossingen. However, the study of WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990) had an argumentative weakness: It was not shown that by means of morphometric analysis it is possible to distinguish *Plateosaurus* from other genera. If the analysis fails to discriminate *Plateosaurus* from e.g. *Riojasaurus* (Argentina), *Euskelosaurus* (South Africa), and *Lufengosaurus* (China) then the method is not taxonomically significant.

In his latest papers GALTON (1997, 1998a, b, 2000a) also evaluates the morphology of femora and distinguished distally bowed and distally straight shafts on which he based diagnoses of species and genera.

Evaluation of the taxonomy of *Plateosaurus*

New ideas on the diagenesis of fossil lagerstätten in the Knollenmergel and Feuerletten (chapter 10.4) and especially the locality Ellingen (chapter 10.5) revealed a completely new possibility to interpret the taxonomy, variability and distinctness of plateosaurids from the Keuper area. Different diagenetic processes (and also preparation) can result in a much higher morphological variability than the natural biological variability would suggest. This is exemplified here with the femora.

Influence of compaction: Left and right femur of the same individual SMNS 13200 (pl. 31-32) are morphologically distinct due to their embedding orientation. The right femur is therefore craniocaudally compressed while the left is compressed transversally. In result the right femur appears (pl. 31, fig. 1h) much broader and flatter than the slender and higher left femur (pl. 32, fig. 1h). A blind morphometric analysis of both these femora would possibly lead to a distinction at the species level. Another effect of compaction is the change of bending of femora. The original craniocaudal sigmoidal curvature of femora present in archosauromorphs (HUTCHINSON 2001) changes depending on embedding orientation. So one can find femora with the original curvature preserved while others are subject to torsion so that in the end the sigmoidal bending becomes transversally oriented. This is found in

plateosaurs from Trossingen and Ellingen where extremely bent and nearly completely straight femora can be found depending on embedding orientation (pl. 33-35). Also placement of bones on each other leads to a falsification of shape. A differentiation of species using the degree of shaft bending suggested by GALTON (1997, 1998a, b, 2000a) must therefore be rejected.

The families Melanorosauridae and Plateosauridae were diagnosed by GAUFFRE (1993) and GALTON (1998b) using shaft proportions of the femur (longest = lateromedial, and shortest = craniocaudal diameter measured below trochanter quartus). In melanorosaurids this proportion is significantly higher (1,25 to 1,5 after GALTON 1998b) than in plateosaurids (0,7 to 1,0 after GAUFFRE 1993, GALTON 1998b). Additional measurements using Ellingen and other material do not confirm this hypothesis. *Plateosaurus* from Ellingen (BSP 1962 XLVI und I 153) yielded proportions from 1,09 to 1,56, the paralectotype of *Plateosaurus engelhardti* (UEN) had 1,17, the type material of the plateosaurid *Euskelosaurus* (BMNH): 1,25. A comparison of left and right femur of SMNS 13200 again shows that this proportion of shaft measurements is correlated with the embedding orientation.

Influence of palaeopedogenesis: As shown in previous chapters, two processes of palaeopedogenesis lead to a volumetric change of sedimentary bodies including embedded bones: Clay welling and concretionary carbonate growth. In both cases the result is a not exactly quantifiable enlargement of the bones. The largest femur from Trossingen (of *Pachysaurus wetzeliannus*, 98 cm long) shows also the largest cracks (pl. 12, fig. 4). It is quite understandable, that this femur (letter C in fig. 32) deviates most from the general variability in the morphometric analysis by WEISHAMPEL & CHAPMAN (1990).

Taxonomic consequences: After this considerations outlined above the numerous species and genera erected by HUENE and others can no longer be justified. Rather all these finds of prosauropods from the upper Middle Keuper area belong to a single species, i. e. *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837. However, the observed variations are not due to biological variability of the species (WEISHAMPEL & CHAPMAN 1990) but are the result of diagenetic influence on the morphology.

It now turns up the question, whether diagnostic characters can be found at all that justify the separation of *Plateosaurus* from other genera. WELLNHOFER (1994) found great similarity between femora of Ellingen and one of *Camelotia borealis* GALTON, 1985b from the Rhaetian of England. This form was referred by GALTON (1985b, 1998b, 2000a) to the melanorosaurids, which was questioned by WELLNHOFER (1994). GALTON (1998b, 2000a) points to the different morphology of dorsals of these genera and also the different shaft diameter proportions (see discussion above). However, there are also qualitative differences in the tibia and femur of *Camelotia*. The tibia (pl. 27, fig. 12) in *Camelotia* is proximally more trapezoidal than oval shaped or triangular (*Plateosaurus*, pls. 2, 11, 36-37). The femur shows a distal crista supracondylaris lateralis which runs not parallel to the lateral side of the shaft (*Plateosaurus*, pl. 2, 13, 31) but diagonal to the medial shaft side accompanied by a lateral deep furrow (pl. 27, fig. 13).

In the chapter on sacra (chapter 10.3) a diagnosis for the sacrum of *Plateosaurus* was presented, of which most features can be directly observed on the lectotype of *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837. It was further emphasized that most finds attributed to *Sellosaurus* from the Stubensandstein are indistinguishable from *Plateosaurus* based on characters of the sacrum and considering also size. Therefore the presence of a separate genus *Sellosaurus* is questioned. However, preliminarily differences to the sacrum of *Gresslyosaurus*, *Riojasaurus*, *Massospondylus*, *Vulcanodon*, and other prosauropods and sauropods are observed after figures.

Finally it may be mentioned that not all prosauropods from the Stubensandstein and Knollenmergel can be attributed to *Plateosaurus engelhardti*. Part of these forms are in need of revision, and new taxa may be expected. *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 includes the following subjective junior synonyms: *Dimodosaurus poligniensis*, *Gresslyosaurus robustus*, *Gresslyosaurus torgeri*, *Pachysaurus ajax*, *Pachysaurus giganteus*, *Pachysaurus magnus*, *Pachysaurus wetzelianus*, *Plateosaurus erlenbergensis*, *Plateosaurus longiceps*, *Plateosaurus plieningeri*, *Plateosaurus reinigeri*, and *Plateosaurus trossingensis*. More extensive work on the nomenclature and taxonomy will be found elsewhere (GALTON in Manuscript, MOSER in prep.).

10.8 ADDITIONAL MATERIAL OF PLATEOSAURIDS FROM BAVARIA

The German text includes a review of published plateosaurid material from Bavaria, its taxonomic history, and a description of material seen by the author. Most earlier finds originally housed in the Naturhistorische Gesellschaft Nürnberg (NHGN) or the Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München (BSP) were subsequently destroyed completely during Second World War (signed with a ☛ in German text). Only of two bones casts are kept in Tübingen (GPIT). Other material is housed in Erlangen (UEN), Lauf (SAL), Eichstätt (JM), and München (BGLA; BSP, new material). Several fossil bones were attributed to the „Lower Burgsandstein“ by GALTON (1984), which is an equivalent term for „Semionotus-Sandstein“ cited by HUENE (1907-08). This, however, was in turn derived from labels reading „Semionotus-Keuper“ (HARTWIG 2000), i. e. Middle Keuper. The black color of the bones and the unmistakable statement of a derivation from the *Plateosaurus*-Konglomerat by BLANCKENHORN (1898), and the fact that tetrapod remains from the Burgsandstein are unknown, and finally that the Burgsandstein is not exposed at the localities in question do not leave doubts about the origin and younger age of these specimens.

LITERATUR

- ABEL, O. (1919): Die Stämme der Wirbeltiere. – xviii + 914 S., 669 Abb.; Berlin, Leipzig (de Gruyter).
- AGASSIZ, L. (1844): Nomenclator Zoologicus, continens nomina systematica generum animalium tam viventium quam fossilium, secundum ordinem alphabeticum disposita, adjectis auctoribus, libris in quibus reperiuntur, anno editionis, etymologia et familiis, ad quas pertinent, in singulis classibus (1842-1846). Fasciculus vi continens Reptilia. Recognoverunt C. L. BONAPARTE, C. DUMÉRIL, ED. GRAY, J. J. KAUP et H. V. MEYER. – (1844) v + 48 S., Addenda (1846) i+8 S.; Soloduri (Jent et Gassmann).
- (1846): Nomenclatoris zoologici index universalis, continens nomina systematica classium, ordinum, familiarum et generum animalium omnium, tam viventium quam fossilium, secundum ordinem alphabeticum unicum disposita, adjectis homonymiis plantarum, nec non variis adnotationibus et emendationibus. – 393 S.; Soloduri (Jent et Gassmann).
- AIGNER, T. & BACHMANN, G. H. (1992): Sequence-stratigraphic framework of the German Triassic. – *Sedimentary Geology*, **80** (2): 115-135, illustr.; Amsterdam.
- ALBERTI, F. VON (1834): Beitrag zu einer Monographie des Bunten Sandsteins, Muschelkalks und Keupers, und der Verbindung dieser Gebilde zu einer Formation. – xx + 366 S., 2 Taf.; Stuttgart (Cotta). [Reprint: Ingelfingen (Friedrich von Alberti Stiftung der Hohenloher Muschelkalkwerke), 1998].
- (1864): Überblick über die Trias, mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. – xx + 353 S., 7 Taf.; Stuttgart (Cotta).
- ANDREWS, C. W. (1921): On some remains of a theropodous dinosaur from the Lower Lias of Barrow-on-Soar. – *Annals and Magazine of Natural History*, (9) **8**: 570-576, 2 Abb.; London.
- ANONYMUS (1835a): Kurzer Bericht über die in der mineralogisch-geognostischen Sektion der Versammlung Deutscher Naturforscher im September 1834 in Stuttgart abgehandelten Gegenstände. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, **1835**: 46-56; Stuttgart.
- (1835b): Hof- und Staats-Handbuch des Königreichs Bayern, 1835: [unpag.]; München.
- (1836): Die technischen Lehranstalten in Nürnberg. Enthaltend den Jahresbericht über dieselben für 1835/36 und das Programm: Ein Blick in Nürnbergs Gewerbsgeschichte. [von JOHANNES SCHARRER]. – xi + 52 S.; Nürnberg (Riegel & Wießner).
- (1839): Dr. JOHANN FRIEDRICH PHILIPP ENGELHART. [Biographie Nr. 209]. – *Neuer Nekrolog der Deutschen*, **15** (1): 628-632; Weimar (Voigt).
- ARCUCCI, A. B. & CORIA, R. A. (1997): Primer registro de Theropoda (Dinosauria-Saurischia) de la Formación Los Colorados (Triásico superior, La Rioja, Argentina). – *Ameghiniana*, **34** (4): 531; Buenos Aires.
- BANDYOPADHYAY, S. & ROYCHOWDHURY, T. K. (1996): Beginning of the continental Jurassic in India: a paleontological approach. – *Museum of Northern Arizona Bulletin*, **60**: 371-378, 4 Abb., 4 Tab.; Flagstaff.
- BAUMEL, J. J., KING, A. S., BREAZILE, J. E., EVANS, H. E. & VAN DEN BERGE, J. C. (1993): Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Second Edition. – *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, **23**: xxiv + 779 S., 191 Abb., 2 Tab.; Cambridge (USA).
- BAUR, G. (1887): Panzer aus dem Stubensandstein Württembergs. – *Jahresbericht und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereins*, **20**: 18; Stuttgart.
- BENTON, M. J. (1990): Origin and interrelationships of dinosaurs. – In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (Hrsg.): *The Dinosauria*: 11-30, 6 Abb.; Berkeley (University of California).
- BENTON, M. J., JUUL, L., STORRS, G. W. & GALTON, P. M. (2000): Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of Southwest England. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20** (1): 77-108, 20 Abb., 1 Tab., 4 App.; Northbrook.

- BERCKHEMER, F. (1934): Bericht der Württ. Naturaliensammlung in Stuttgart. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 1934: xii-xxxiii, 2 Abb.; Stuttgart.
- BERGER, K. (1977): Geologische Karte 1 : 50 000, Nürnberg-Fürth-Erlangen und Umgebung. – München (Bayerisches Geologisches Landesamt).
- (1982): Geologische Karte von Bayern 1 : 25 000, Erläuterungen zum Blatt Nr. 6931 Weißenburg i. Bay., [m. Beitr. v. APEL, R., BADER, K., KRÖGER, J., SCHMIDT-KALER, H., WELLNHOFER, P., WITTMANN, O.]: 136 S., 20 Abb., 3 Tab., 2 Beil., 1 geol. Kte.; München (Bayerisches Geologisches Landesamt).
- BEUTLER, G. (1998): The Keuper of Germany: An overview. Results of the German Keuper Working Group. – Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, Reihe B: Geologie, Paläontologie, Mineralogie, Beiheft 5: 15-16, 1 Tab.; Halle a. d. Saale.
- BEUTLER, G., HAUSCHKE, N. & NITSCH, E. (1999): Faziesentwicklung des Keupers im Germanischen Becken. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter: 129-174, 31 Abb.; München (Pfeil).
- BLANCKENHORN, M. (1898): Saurierfunde im Fränkischen Keuper. – Sitzungsberichte der Physikalisch-medizinischen Societät in Erlangen, 29 (1897): 67-91; Erlangen.
- BÖHME, G. (1989): OTTO JAEKEL und das Museum für Naturkunde der Berliner Universität. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe, 38 (1-2): 18-21; Greifswald.
- BONAPARTE, J. F. (1972): Los tetrapodos del sector superior de la Formacion Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico Superior). I Parte. – Opera Lilloana, 22 (pro 1971): 183 S., 74 Abb., 4 Taf.; Tucuman.
- (1979): *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formacion Los Colorados, Triásico Superior de La Rioja, Argentina. – Ameghiniana, 15 (3-4): 327-332, 3 Abb.; Buenos Aires.
- (1999): Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. – Ameghiniana, 36 (2): 115-187, 42 + 4 Abb.; Buenos Aires.
- BONAPARTE, J. F. & PUMARES, J. A. (1995): Notas sobre el primer craneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanosauridae) del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. – Ameghiniana, 32 (4): 341-349, 5 Abb.; Buenos Aires.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. (1977): A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelecaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. – Palaeontologia Polonica, 37: 5-64, 19 Abb., 17 Tab., 14 Taf.; Warszawa.
- BRACK, P., RIEBER, H. & URLICHS, M. (1999): Pelagic successions in the Southern Alps and their correlation with the Germanic Middle Triassic. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I, 1998 (7-8): 853-876, 8 Abb.; Stuttgart.
- BRITT, B. B., CHURE, D. J., HOLTZ, T. R. JR., MILES, C. A. & STADTMAN, K. L. (2000): A reanalysis of the phylogenetic affinities of *Ceratosaurus* (Theropoda, Dinosauria) based on new specimens from Utah, Colorado, and Wyoming. – Journal of Vertebrate Paleontology, 20 (3, Suppl.): 32A; Chicago.
- BROIN, F. DE (1984): *Proganochelys rucha* n. sp., chélonien du Trias supérieur de Thaïlande. – Studia Geologica Salmanticensia, vol. especial 1: 87-97, 2 Taf.; Salamanca.
- BROIN, F. DE, INGAVAT, R., JANVIER, P. & SATTAYARAK, N. (1982): Triassic turtle remains from northeastern Thailand. – Journal of Vertebrate Paleontology, 2 (1): 41-46, 2 Abb.; Norman.
- BROWN, B. & SCHLAIKJER, E. M. (1940): A new element in the Ceratopsian jaw with additional notes on the mandible. – American Museum Novitates, 1092: 13 S., 13 Abb.; New York.
- BUFFETAUT, E., MARTIN, V., SATTAYARAK, N. & SUTEETHORN, V. (1995): The oldest known dinosaur from southeast Asia: a prosauropod from the Nam Phong Formation (late Triassic) of northeastern Thailand. – Geological Magazine, 132 (6): 739-742, 4 Abb., 1 Tab.; Cambridge.
- BUFFETAUT, E. & WOUTERS, G. (1986): Amphibian and reptile remains from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (eastern France) and their biostratigraphic significance. – Modern Geology, 10 (2-3): 133-145, 2 Abb.; London.
- BURMEISTER, K. C., FLYNN, J. J., PARRISH, M. J. & WYSS, A. R. (1999): New fossil vertebrates from the Northern Morondava Basin, Madagascar, and the recovery of microvertebrates from coprolites. – Paleobios, 19 (1, Suppl.): 3; Berkeley.
- CAMP, C. L. (1936): A new type of small bipedal dinosaur from the Navajo Sandstone of Arizona. – University of California Publications. Bulletin of the Department of Geological Sciences, 24 (2): 39-56, 8 Abb., Taf. 3-4; Berkeley.
- CARPENTER, K. (1997): A giant coelophysoid (Ceratosauria) theropod from the Upper Triassic of New Mexico, USA. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 205 (2): 189-208, 8 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.
- CHAPMAN, R. E., WEISHAMPEL, D. B., HUNT, G. & RASSKIN-GUTMAN, D. (1997a): On using the shapes of dinosaurs. – In: WOLBERG, D. L., STUMP, E. & ROSENBERG, G. (Hrsg.): Dinofest International: Proceedings of a Symposium held at Arizona State University: 31-37, 9 Abb.; Tempe (Dinofest).
- (1997b): Sexual dimorphism in dinosaurs. – In: WOLBERG, D. L., STUMP, E. & ROSENBERG, G. (Hrsg.): Dinofest International: Proceedings of a Symposium held at Arizona State University: 83-93, 11 Abb.; Tempe (Dinofest).
- CHRISTIAN, A., KOBERG, D. & PREUSCHOFT, H. (1996): Shape of the pelvis and posture of the hindlimbs in *Plateosaurus*. – Paläontologische Zeitschrift, 70 (3/4): 591-601, 10 Abb.; Stuttgart.
- COLBERT, E. H. (1989): The Triassic dinosaur *Coelophysis*. – Museum of Northern Arizona Bulletin, 57: 160 S., 104 Abb.; Flagstaff.
- COLBERT, E. H. (1990): Variation in *Coelophysis bauri*. – In: CARPENTER, K. & P. J. CURRIE, P. J. (Hrsg.): Dinosaur Systematics, Perspectives and Approaches: 81-90, 8 Abb., 9 Tab.; Cambridge (Cambridge University Press).
- COOPER, M. (1981): The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* OWEN from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. – Occasional Papers of the National Museums and Monuments, Series B, Natural Sciences, 6 (10): 689-840, 95 Abb., 10 Tab.; Bulawayo.
- (1982): A mid-Permian to earliest Jurassic tetrapod biostratigraphy and its significance. – Arnoldia Zimbabwe, 9 (7): 77-103, 3 Abb.; Bulawayo.
- (1984): A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* RAATH (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. – Palaeontologia africana, 25: 203-231, 40 Abb., 1 Tab.; Johannesburg.
- COPE, E. D. (1866): On anatomical peculiarities of some Dinosauria. – Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1866: 316-317; Philadelphia.
- (1870a): Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia, and Aves of North America. – Transactions of the American Philosophical Society, new series, 14 (1): i-viii + 1-252, 55 Abb., Taf. 1-14a; Philadelphia.
- (1870b): On the *Megadactylus polyzelus* of HITCHCOCK. – The American Journal of Science and Arts, (2), 49 (147): 390-392; New Haven.
- CUNY, G. (1995): Revision des faunes de vertèbres du Site de Provencheres-sur-Meuse (Trias terminal, nord-est de la France). – Palaeovertebrata, 24 (1-2): 101-134, 6 Abb., 3 Taf.; Montpellier.
- (1996): Evolution des faunes de vertèbres à la limite Trias-Jurassique: apports de la Lorraine. – Bulletin de la Société belge de Géologie, 104 (1-2) (1995): 55-65, 5 Abb., 1 App.; Bruxelles.
- CUNY, G. & RAMBOER, G. (1991): Nouvelles données sur la faune et l'âge de Saint Nicolas de Port. – Revue de Paléobiologie, 10 (1): 69-78, 3 Abb., 1 Tab.; Genève.
- DALMAN, J. W. (1828): Über die Palaeaden oder die sogenannten Trilobiten. [Aus d. Schwedischen übersetzt von FRIEDR. ENGLHART]. – 84 S., 6 Taf.; Nürnberg.
- DATTA, P. M., MANNA, P., GHOSH, S. C. & DAS, D. P. (2000): The first Jurassic turtle from India. – Palaeontology, 43 (1): 99-109, 5 Abb., 2 Tab.; London.
- DE BROIN S. BROIN, F. DE
- DEHM, R. (1935): Beobachtungen im oberen Bunten Keuper Mittelfrankens. – Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B, Geologie und Paläontologie, 1935 (4): 97-109, 3 Abb.; Stuttgart.

- DORN, P. (1930): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000. Blatt Erlangen-Süd Nr. 180. – 43 S., 6 Abb., 1 geol. Kte.; München.
- ELLENBERGER, P. [1972]: Les niveaux paléontologiques de première apparition des Mammifères primordiaux en Afrique du Sud et leur Ichnologie établissement de zones stratigraphiques détaillées dans le Stormberg du Lesotho (Afrique du Sud) (Trias supérieur à Jurassique). – In: Second Gondwana Symposium South Africa, July to August 1970, Proceedings and Papers: 343-370, 12 Taf.; Pretoria. [Publikationsdatum fide Bull. sign. (1972) 224, E, 33 (11-12), No. 2430].
- (1973): Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stormberg d’Afrique du Sud (I). – Palaeovertebrata, [vol. 5, Supplement] Memoire extraordinaire 1972: 104 + [30] S., 144 Abb., 18 Taf.; Montpellier.
- (1974): Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stormberg d’Afrique du Sud (II^{ème} Partie: Le Stormberg supérieur - I. Le biome de la zone B/1 ou niveau de Moyeni: ses biocénoses). – Palaeovertebrata, Memoire extraordinaire 1974: 141 + [11] S., Pläne a-n, Taf. A-R + 1-31; Montpellier.
- ENGELHARDT (1833): Nürnberg’s Umgebung in geognostischer Hinsicht. – Archiv für die gesammte Naturlehre, 25 : 174; Nürnberg (J. A. Stein).
- FICKENSCHER, K. (1930): Erläuterungen zu der geologischen Karte des Stadtgebietes von Nürnberg. Maßstab 1: 25000. – 40 S., 5 Profile, 2 Taf.; Nürnberg.
- FINCKH, A. (1912): Der Knollenmergel des oberen Keupers. Ein Beitrag zur Bodenkunde und Sedimentpetrographie. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 68: 29-32, 1 Tab.; Stuttgart.
- FREY, E. (1988): Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* DAUDIN. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie), 424: 106 S., 62 Abb.; Stuttgart.
- FRAAS, E. (1896): Die Schwäbischen Trias-Saurier nach dem Material der Kgl. Naturalien-Sammlung in Stuttgart zusammengestellt. Mit Abbildungen der schönsten Schaustücke. – 18 S., 10 Abb., 6 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).
- (1912): Die schwäbischen Dinosaurier. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 68: lxxvi-lxxvii; Stuttgart.
- (1913a): Die neuesten Dinosaurierfunde in der schwäbischen Trias. – Die Naturwissenschaften, 1 (45): 1097-1100; Berlin.
- (1913b): *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 69: 13-30, 9 Abb., 1 Tab., Taf. 3-4; Stuttgart.
- (1914): Die neuesten Dinosaurierfunde in der schwäbischen Trias. – Verhandlungen der Gesellschaft der Deutschen Naturforscher und Ärzte, 85 II (1): 125-132; Leipzig.
- FRAAS, E. [†] & BERCKHEMER, F. (1926): Führer durch die Naturaliensammlung zu Stuttgart. I. Die Geognostische Sammlung Württembergs, zugleich ein Leitfaden für die geologischen Verhältnisse und zur Kenntnis der vorweltlichen Bewohner Württembergs. – 5. Auflage, 88 S., 48 Abb., 1 Plan; Stuttgart (Schweizerbart).
- FRASER, N. C. (1988): Latest Triassic terrestrial vertebrates and their biostratigraphy. – Modern Geology, 13 (2): 125-140, 5 Abb.; London.
- (1994): Assemblages of small tetrapods from British Late Triassic fissure deposits. – In: FRASER, N. C. & SUES, H.-D. (Hrsg.): In the Shadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic Tetrapods: 214-226, 10 Abb.; Cambridge (UK) (University Press).
- GAFFNEY, E. S. (1985): The shell morphology of the Triassic turtle *Proganochelys*. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 170 (1): 1-26, 7 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- (1986): Triassic and Early Jurassic turtles. – In: PADIAN, K. (Hrsg.): The beginning of the age of dinosaurs: 183-187, 3 Abb., 1 Tab.; Cambridge (USA) (Cambridge University Press).
- (1990): The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. – Bulletin of the American Museum of Natural History, 194: 263 S., 176 Abb., 25 Tab.; New York.
- GAFFNEY, E. S., HUTCHISON, J. H., JENKINS, F. A. JR. & MEEKER, L. J. (1987): Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. – Science, 237 (4812): 289-291, 2 Abb.; Washington.
- GAFFNEY, E. S. & KITCHING, J. W. (1994): The most ancient African turtle. – Nature, 369 (6475): 55-58, 4 Abb.; London.
- (1995): The morphology and relationships of *Australochelys*, an Early Jurassic turtle from South Africa. – American Museum Novitates, 3130: 29 S., 25 Abb., 2 Tab.; New York.
- GALL, H. (1973): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 8. Konkretionäre Aufblähung von Gastropodengehäusen. – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, 13: 3-18, 1 Abb., 3 Tab., 1 Taf.; München.
- GALTON, P. M. (1984): Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from Trossingen/Württ. with comments on the diet. – Geologica et Palaeontologica, 18: 139-171, 5 Abb., 6 Taf.; Marburg.
- (1985a): The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. MEYER, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), 166: 29 S., 5 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.
- (1985b): Notes on the Melanorosauridae, a family of large prosauropod dinosaurs (Saurischia: Sauropodomorpha). – Geobios, 18 (5): 671-676, 1 Abb.; Lyon.
- (1985c): Diet of prosauropod dinosaurs from the late Triassic and early Jurassic. – Lethaia, 18: 105-123, 7 Abb.; Oslo.
- (1985d): Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and details of soft-part anatomy. – Geologica et Palaeontologica, 19: 119-159, 9 Abb., 2 Tab., 6 Taf.; Marburg.
- (1985e): Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Sellosaurus gracilis* from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg, West Germany. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), 118: 39 S., 5 Abb., 1 Tab., 9 Taf.; Stuttgart.
- (1986): Prosauropod dinosaur *Plateosaurus* (= *Gresslyosaurus*) (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Switzerland. – Geologica et Palaeontologica, 20: 167-183, 5 Abb., 3 Taf.; Marburg.
- (1990): Basal Sauropodomorpha - Prosauropoda. – In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (Hrsg.): The Dinosauria: 320-344, 9 Abb., 1 Tab.; Berkeley (University of California).
- (1997): Comments on sexual dimorphism in the prosauropod dinosaur *Plateosaurus engelhardti* (Upper Triassic, Trossingen). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 1997 (11): 674-682, 1 Abb.; Stuttgart.
- (1998a): The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* (*Dimodosaurus*) *poligniensis* (PIDANCET & CHOPARD, 1862) (Upper Triassic, Poligny, France). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 207 (2): 255-288, 10 Abb.; Stuttgart.
- (1998b): Saurischian dinosaurs from the Upper Triassic of England: *Camelotia* (Prosauropoda, Melanorosauridae) and *Avalonianus* (Theropoda, ?Carnosauria). – Palaeontographica, (A), 250 (4-6): 155-172, 4 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
- (1999): Sex, sacra and *Sellosaurus gracilis* (Saurischia, Sauropodomorpha, Upper Triassic, Germany) - or why the character „two sacral vertebrae“ is plesiomorphic for Dinosauria. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 213 (1): 19-55, 10 Abb.; Stuttgart.
- (2000a): The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* MEYER, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha). I. The syntypes of *P. engelhardti* MEYER, 1837 (Upper Triassic, Germany), with notes on other European prosauropods with „distally straight“ femora. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 216 (2): 233-275, 14 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (2000b): Are *Spondylosoma* and *Staurikosaurus* (Santa Maria Formation, Middle-Upper Triassic, Brazil) the oldest saurischian dinosaurs? – Paläontologische Zeitschrift, 74 (3): 393-423, 15 Abb.; Stuttgart.

- (2001a): Valid species of prosauropod dinosaurs from the Upper Triassic of Germany. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21** (3, Suppl.): 52A; Northbrook.
- (2001b): Prosauropod dinosaur *Sellosaurus gracilis* (Upper Triassic, Germany): Third sacral vertebra as either a dorsosacral or a caudosacral. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **2001** (11): 688-704, 4 Abb.; Stuttgart.
- GALTON, P. M. & BAKKER, R. T. (1985): The cranial anatomy of the prosauropod dinosaur „*Efraasia diagnostica*“, a juvenile individual of *Sellosaurus gracilis* from the Upper Triassic of Nordwürttemberg, West Germany. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **117**: 15 S., 4 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- GALTON, P. M. & UPCHURCH, P. (2000): Prosauropod dinosaurs: homeotic transformations („frame shifts“) with third sacral as a caudosacral or a dorsosacral. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20** (3, Suppl.): 43A; Chicago.
- GAUFFRE, F.-X. (1993a): The most recent Melanosauridae (Saurischia, Prosauropoda), Lower Jurassic of Lesotho, with remarks on the prosauropod phylogeny. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1993** (11): 648-654, 3 Abb.; Stuttgart.
- (1993b): Biochronostratigraphy of the Lower Elliot Formation (Southern Africa) and preliminary results on the Maphutseng dinosaur (Saurischia: Prosauropoda) from the same Formation of Lesotho. – *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*, **3**: 147-149, 2 Abb.; Albuquerque.
- GAUTHIER, J. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds. – *Memoirs of the California Academy of Sciences*, **8**: 1-55, 9 Abb., 2 App.; San Francisco.
- GEHLEN, K. v. (1959): Ermikroskopische Beobachtungen an einem Saurierknochen aus dem Feuerletten. – *Geologische Blätter für Nordost-Bayern und angrenzende Gebiete*, **9** (1): 32-36, 3 Abb.; Erlangen.
- GIANOLLA, P. & JACQUIN, T. (1998): Triassic sequence stratigraphic framework of western European basins. – *The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, **60**: 643-650, 1 Abb.; Tulsa.
- GILMORE, C. W. (1920): Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurs*. – *Bulletin of the United States National Museum*, **110**: xi + 154 S., 79 Abb., 36 Taf.; Washington.
- GLUT, D. F. (1997): Dinosaur. *The Encyclopedia*. – xi + 1076 S., illustr.; Jefferson (McFarland).
- GODEFROIT, P. & CUNY, G. (1997): Archosauriform teeth from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (Northeastern France). – *Palaeovertebrata*, **26** (1-4): 1-34, 4 Abb., 4 Taf.; Montpellier.
- GRADSTEIN, F. M., AGTERBERG, F. P., OGG, J. G., HARDENBOL, J., VAN VEEN, P., THIERRY, J. & HUANG ZEHUI (1995): A Triassic, Jurassic and Cretaceous time scale. – *The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, **54**: 95-126, 9 Abb., 4 Tab., 2 App.; Tulsa.
- GÜMBEL, C. W. (1865): Die geognostischen Verhältnisse des fränkischen Triasgebiets. – *Bavaria*, **4** (1): 1-77, 1 Tab.; München.
- (1887): Kurze Erläuterungen zu dem Blatte Bamberg (Nr. XIII) der Geognostischen Karte des Königreiches Bayern. [1: 100000]. – 55 S., 1 Kte.; ¹Cassel (Fischer) 1887. ²München (Piloty & Loehle) 1908.
- (1888): Geologie von Bayern. Erster Theil: Grundzüge der Geologie. – i-xvi + 1-1144, 504 Abb.; Kassel (Fischer).
- (1891): Geognostische Beschreibung der Fränkischen Alb (Frankenjura) mit dem anstossenden fränkischen Keupergebiete. – i-ix + 1-763, illustr., 5 geognost. Karten, 1 Übersichtskarte; Kassel (Fischer). [Facsimile-Reprint, 1998, München (Pfeil)].
- (1894): Geologie von Bayern. Zweiter Band. Geologische Beschreibung von Bayern. i-viii + 1-1184, illustr., 1 geol. Karte; (T. Fischer) Cassel.
- HAARLÄNDER, W. (1966): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1: 25000, Blatt Nr. 6432 Erlangen Süd. [mit Beiträgen von BERGER, K. und BRUNNACKER, K.]. – 146 S., 19 Abb.; München (Bayerisches Geologisches Landesamt).
- HAGEN, M. (1886): Die geologischen Verhältnisse der Umgegend Nürnbergs (der mittelfränkischen Keuperfläche und des Frankenjura). – *Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg*, **8** (1885): 1-27, 2 geol. Ktn.; Nürnberg.
- HÄNEL, R. (1974): Geologische Karte von Bayern 1: 25000 Erläuterungen zum Blatt Nr. 6433 Lauf a. d. Pegnitz. [mit Beiträgen von APEL, R., BADER, K., BERGER, K. & RÜCKERT, G.]. – 109 S., 13 Abb., 3 Tab., 2 Beil., 1 Kte.; München (Bayerisches Geologisches Landesamt).
- HANCOX, P. J. (2000): The continental Triassic of South Africa. – *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I*, **1998**, (11-12): 1285-1324, 8 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- HARDENBOL, J., THIERRY, J., FARLEY, M. B., JACQUIN, T., GRACIANSKY, P.-C. DE, & VAIL, P. R. (1998): Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European basins. – *The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, **60**: 3-13, 9 Ktn.; Tulsa.
- HARLAND, W. B., ARMSTRONG, R. L., CRAIG, L. E., SMITH, A. G. & SMITH, D. G. (1990): A geological time scale 1989. – 265 S., illustr.; Cambridge (USA) (Cambridge University Press).
- HARTWIG, W. (2000): Der Dinosaurier *Plateosaurus engelhardti*. Ein Dinosaurier-Skelett für das Naturhistorische Museum der NHG Nürnberg. – *Natur und Mensch*, **1999**: 5-12, 5 Abb.; Nürnberg.
- HASEGAWA, Y., MANABE, M., HIRANO, H. & TAKAHASHI, F. (1998): A turtle from the Early Jurassic Toyora Group, Yamaguchi, Japan. – *Memoirs of the National Science Museum*, **31**: 67-72, 3 Abb.; Tokyo.
- HAUBOLD, H. (1974): Die fossilen Saurierfährten. – 108 S., 94 Abb., 11 Tab.; Wittenberg (Ziemsen).
- HECKERT, A. B. & LUCAS, S. G. (1998): Taxonomy, phylogeny, biostratigraphy, biochronology, and paleogeography of the Aetosauria (Archosauria: Crurotarsi). – *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, B, Beiheft* **5**: 71-72; Halle a. d. Saale.
- (1999): Global correlation and chronology of Triassic theropods. – *Albertiana*, **23**: 22-35, 3 Abb.; Utrecht.
- HEERDEN, J. VAN (1979): The morphology and taxonomy of *Euskelosaurus* (Reptilia: Saurischia; Late Triassic) from South Africa. – *Navorsing van die Nasionale Museum, Bloemfontein*, **4** (2): 21-84, 23 Abb., 6 Tab., 67 Taf.-Abb.; Bloemfontein.
- HEERDEN, J. VAN & GALTON, P. M. (1997): The affinities of *Melanorosaurus* - a Late Triassic prosauropod dinosaur from South Africa. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1997** (1): 39-55, 6 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- HINTERMAIER-ERHARD, G. & ZECH, W. (1997): Wörterbuch der Bodenkunde. – 338 S.; Stuttgart (Enke).
- HITCHCOCK, E. [?] (1865): Supplement to the Ichnology of New England. A report to the Government of Massachusetts, in 1863 [ed. HITCHCOCK, CHARLES HENRY]. [includes: HITCHCOCK, C. H.: Descriptive catalogue of the specimens in the HITCHCOCK Ichnology Cabinet of Amherst College]. – x + 96 S., 20 Taf.; Boston (Wright & Potter).
- HOLZ, M. & SCHULTZ, C. L. (1998): Taphonomy of the South Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. – *Lethaia*, **31** (4): 335-345, 7 Abb.; Oslo.
- HUENE, F. v. (1902): Übersicht über die Reptilien der Trias. – *Geologische und Paläontologische Abhandlungen, Neue Folge*, **6** (ganze Reihe: 10) (1): 1-84, 78 Abb., Taf. 1-9; Jena.
- (1905): Über die Nomenklatur von *Zanclodon*. – *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1905** (1): 10-12; Stuttgart.
- (1906): Über die Dinosaurier der außereuropäischen Trias. – *Geologische und Paläontologische Abhandlungen, Neue Folge*, **8** (ganze Reihe: 12) (2): 97-156, 102 Abb., Taf. 8-23; Jena.
- HUENE, F. v. (1907-1908): Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkommnisse. – *Geologische und Paläontologische Abhandlungen, Supplement-Band I*, Text: xii + 419 S., 351 Abb.; Atlas: 111 Taf. – 1. Lief. (1907): 1-64, Abb. 1-47, Taf. 1-21; 2. Lief. (1908): 65-128, Abb. 48-124, Taf. 22-52; 3. Lief. (1908): 129-192, Abb. 125-205, Taf. 53-75; 4. Lief. (1908): 193-272, Abb. 206-279, Taf. 76-98; 5. Lief. (1908): 273-344, Abb. 280-321, Taf. 99-111; 6. Lief. (1908): i-xii + 345-419, Abb. 322-351; Jena.

- (1914): Saurischia et Ornithischia triadica („Dinosauria“ triadica). – Fossilium Catalogus, I: Animalia. Pars 4: 1-21, 1 Abb.; Berlin (W. Junk).
- (1915): Beiträge zur Kenntnis einiger Saurischer der schwäbischen Trias. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1915**, I (1): 1-27, 17 Abb., Taf. 1-7; Stuttgart.
- (1920): Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. – Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, **22**: 209-212; Leipzig.
- (1923): Exkursion nach Trossingen. – Palaeontologische Zeitschrift, **5** (3): 369-373; Berlin.
- (1926): Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen Keuper. – Geologische und Paläontologische Abhandlungen, Neue Folge, **15** (2): 139-179, 4 Abb., Taf. 7-13; Jena.
- (1928): Lebensbild des Saurischer-Vorkommens im obersten Keuper von Trossingen in Württemberg. – Palaeobiologica, **1**: 103-116, 2 Abb., Taf. 10-11; Wien.
- (1932): Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. [Teil I. Text mit 41 Abbildungen. Teil II. 56 Tafeln nebst Erklärungen.] – Monographien zur Geologie und Paläontologie, Serie I, **4**: vi + 361 S., 41 Abb., 56 Taf.; Leipzig.
- (1933): [Referat über F. v. HUENE (1932)]. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Referate. III. Historische und regionale Geologie, Paläontologie, **1933** (1): 197-200; Stuttgart.
- (1934): Ein neuer Coelurosaurier in der thüringischen Trias. – Palaeontologische Zeitschrift, **16** (3-4): 145-170, Taf. 13-16; Berlin.
- (1938): Ein großer Stagonolepide aus der jüngeren Trias Ostafrikas. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Band, **80**, Abteilung B, Geologie und Paläontologie: 264-278, Taf. 10-11; Stuttgart.
- (1942): Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. 3. und 4. Lieferung: Pseudosuchia, Saurischia, Rhynchosauridae und Schlußabschnitt. – 161-332, Abb. 28-66, Taf. 18-38; München (Beck).
- (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. – 716 S., 690 Abb.; Jena (Fischer).
- HUTCHINSON, J. R. (2001): The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line of extant birds (Neornithes). – Zoological Journal of the Linnean Society, **131** (2): 169-197, 9 Abb., 3 Tab., 3 App.; London.
- HUXLEY, T. H. (1866): On some remains of large dinosaurian reptiles from the Stormberg Mountains, South Africa. – Geological Magazine, **3** (30): 563; London.
- JÄGER, M. (1986): Die Dinosaurier der Schweiz und der Bundesrepublik Deutschland. – Schriften des Bodensee-Naturmuseums, Konstanz, [ohne Nr.]: 40 S., 67 Abb., 2 Taf.; Konstanz (Seekreis Verlag Konstanz).
- JAEKEL, O. (1910): Die Fussstellung und Lebensweise der grossen Dinosaurier. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Monatsberichte, **62** (4): 270-277, 3 Abb.; Berlin.
- (1911): Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. – viii + 252 S., 281 Abb.; Berlin (Borntraeger).
- (1912a): Eine neue Fundgrube der deutschen Wissenschaft. – Die Woche, **14** (26): 1093-1097, 7 Abb.; Berlin.
- (1912b): Über die neuen Dinosaurierfunde bei Halberstadt. – Mitteilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Verein für Neuvorpommern und Rügen in Greifswald, **43** (1911): 10-12; Greifswald.
- (1913-1914): Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. – Paläontologische Zeitschrift, **1** (1) [6.1913]: 155-160, Abb. 1-2, Taf. 3; Paläontologische Zeitschrift, **1** (2) [1.1914]: 161-215, Abb. 3-34, Taf. 4-5; Berlin.
- (1915): Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel. – Anatomischer Anzeiger, **48** (1): 1-19, 6 Abb.; Jena.
- JENKINS, F. A. JR., SHUBIN, N. H., AMARAL, W. W., GATESY, S. M., SCHAFF, C. R., CLEMMENSEN, L. B., DOWNS, W. R., DAVIDSON, A. R., BONDE, N. & OSBÆCK, F. (1994): Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. – Meddelelser om Grønland, Geoscience, **32**: 1-25, 17 Abb., 1 Tab.; Copenhagen.
- JENKINS, F. A. JR., SHUBIN, N. H., AMARAL, W. W., GATESY, S. M., SCHAFF, C. R., DOWNS, W. R., CLEMMENSEN, L. B., BONDE, N., DAVIDSON, A. R. & OSBÆCK, F. (1993): A Late Triassic continental vertebrate fauna from the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. – New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, **3**: 74; Albuquerque.
- KARL, H.-V. & TICHY, G. (2001): *Murrhardtia staeschei* n. gen. n. sp. – eine neue Schildkröte aus der Oberen Trias von Süddeutschland. – Joannea – Geologie und Paläontologie, **2** (2000): 57-72, 2 Abb., 1 Tab., 7 Taf., 1 Beil.; Graz.
- KIELMEYER, C. VON & JÄGER, G. (1835): Amtlicher Bericht über die [12.] Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Stuttgart im September 1834. – 133 S., 1 Abb.; Stuttgart (Metzler).
- KRUMBECK, L. (1931): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern. 1: 25000. Blatt Erlangen-Nord. Nr. 161. [mit einem bodenkundlichen Beitrag von MÜNICHSDORFER, F.]. – 86 S., [1 Abb.], [2 Tab.]; [1 Taf. m. Profilen (9 Abb.)]; München (Bayerisches Oberbergamt).
- KUHN, O. (1939a): Saurischia. – Fossilium Catalogus, I: Animalia. Pars 87: 124 S.; 's-Gravenhage (Junk).
- (1939b): Beiträge zur Keuperfauna von Halberstadt. – Palaeontologische Zeitschrift, **21** (4): 258-286, 7 Abb., Taf. 16-23; Berlin.
- (1939c): Neue Saurierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. – Die Umschau, **43** (33): 772-774, 5 Abb.; Frankfurt.
- KUTTY, T. S. & ROY-CHOWDHURY, T. [1972]: The Gondwana sequence of the Pranhita-Godavari Valley, India, and its vertebrate faunas. – In: Second Gondwana Symposium South Africa, July to August 1970, Proceedings and Papers : 303-308, 4 Tab.; Pretoria. [Publikationsdatum fide Bull. sign. (1972) 224, E, **33** (11-12), No. 2430].
- LINDSAY, E. H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Hrsg.) (1990): European Neogene mammal chronology. – NATO ASI Series, Series A, Life Sciences, **180**: 658 S.; New York (Plenum Press).
- LOCKLEY, M. & MEYER, C. (2000): Dinosaur Tracks and other fossil footprints of Europe. – x + 323 S., illustr.; New York (Columbia University).
- LUCAS, S. G. (1996): Vertebrate biochronology of the Jurassic of China. – Museum of Northern Arizona Bulletin, **60**: 23-33, 6 Abb., 1 Tab.; Flagstaff.
- (1998): Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **143** (4): 347-384, 14 Abb.; Amsterdam.
- (1999): Tetrapod-based correlation of the nonmarine Triassic. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I, **1998**, (7-8): 497-521, 6 Abb.; Stuttgart.
- (2001): Taphotaxon. – Lethaia, **34** (1): 30; Oslo.
- LUCAS, S. G. & HANCOX, P. J. (2001): Tetrapod-based correlation of the nonmarine Upper Triassic of Southern Africa. – Albertina, **25**: 5-9, 1 Abb.; Utrecht.
- LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (2000): Taxonomy, phylogeny, biostratigraphy, biochronology, paleobiogeography, and evolution of the Late Triassic Aetosauria (Archosauria: Crurotarsi). – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I, **1998**, (11-12): 1539-1587, 9 Abb., 1 App.; Stuttgart.
- LUCAS, S. G., HECKERT, A. B., FRASER, N. C. & HUBER, P. (1999): *Aetosaurus* from the Upper Triassic of Great Britain and its biochronological significance. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1999** (9): 568-576, 3 Abb.; Stuttgart.
- LUCAS, S. G., HECKERT, A. B. & HUBER, P. (1998): *Aetosaurus* (Archosauromorpha) from the Upper Triassic of the Newark Supergroup, Eastern United States, and its biochronological significance. – Palaeontology, **41** (6): 1215-1230, 6 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; London.
- LUCAS, S. G., HECKERT, A. B. & HUNT, A. P. (2000): Probable turtle from the Upper Triassic of East-Central New Mexico. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **2000** (5): 287-300, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- LUO ZHIXI & WU XIAO-CHUN (1994): The small tetrapods of the Lower Lufeng Formation, Yunnan, China. – In: FRASER, N. C. & SUES, H.-D. (Hrsg.): In the shadow of the dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods: 251-270, 15 Abb., 2 Tab.; Cambridge (UK) (University Press).

- LYDEKKER, R. (1888): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part I. containing the orders Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria. – xxxviii + 309 S., 69 Abb.; London.
- (1889): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. containing the order Chelonia. – 239 S., 53 Abb.; London.
- MARKTHALER, R. (1937): Die Feuerlettenkonglomerate und das Transgressionsproblem im Mittleren Keuper Frankens. – Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg, **26** (3): 51-164, 5 Tab.; Nürnberg.
- MARSH, O. C. (1884a): Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The order Theropoda. – American Journal of Science, (3), **27**: 329-340, Taf. 7-14; New Haven.
- (1884b): On the united metatarsal bones of *Ceratosaurus*. – American Journal of Science, (3), **28**: 161-162, 2 Abb.; New Haven.
- (1884c): The classification and affinities of dinosaurian reptiles. – Nature, **31** (786): 68-69; London.
- (1893a): Restoration of *Anchisaurus*. – American Journal of Science, (3), **45**: 169-170, Taf. 6; New Haven.
- (1893b): Restorations of *Anchisaurus*, *Ceratosaurus*, and *Clao-saurus*. – Geological Magazine, (3), **10** (4): 150-157, 1 Abb., Taf. 6-7; London.
- (1895): On the affinities and classification of the dinosaurian reptiles. – American Journal of Science, (3), **50** (300): 483-498, 11 Abb., Taf. 10; New Haven.
- (1896): The dinosaurs of North America. – Annual Report of the U. S. Geological Survey, **16** (1): 133-244, 66 Abb., Taf. 2-85; Washington.
- MCINTOSH, J. S. (1990): Sauropoda. – In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (Hrsg.): The Dinosauria: 345-401, 20 Abb., 1 Tab.; Berkeley (University of California).
- MENNING, M. (1995): A numerical time scale for the Permian and Triassic periods: an integrated time analysis. – In: SCHOLLE, P. A., PERYT, T. M. & ULMER-SCHOLLE, D. S. (Hrsg.): The Permian of Northern Pangea, 1, Paleogeography, Paleoclimates, Stratigraphy: 77-97, 5 Abb.; Berlin (Springer).
- MEYER, H. V. (1832): Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. – 560 S.; Frankfurt a. M. (Schmerber).
- (1837): [Brief an Prof. BRONN vom 4. April 1837]. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, **1837**: 314-316; Stuttgart.
- (1839): [Brief an Prof. BRONN vom 1. Dezember 1838]. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, **1839**: 76-79; Stuttgart.
- (1841): *Thaumatosauros oolithicus*, der fossile Wunder-Saurus aus dem Oolith. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, **1841**: 176-184; Stuttgart.
- (1845): System der fossilen Saurier. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, **1845**: 278-285; Stuttgart.
- (1855, in: 1847-1855): Zur Fauna der Vorwelt. [II. Abtheilung.] Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus Buntem Sandstein und Keuper. – viii + 167 S., 70 Taf. 1. + 2. Lief. (1847): 1-20, 21-40, Taf. 1-8, 11, 13, 15-18, 24-26, 30, 35-36, 45, 48, 58. – 3. Lief. (1852): 41-60, Taf. 9-10, 12, 14, 19, 28, 32-33, 38-39, 60. – 4. Lief. (1853): 61-80, Taf. 20-23, 27, 29, 31, 37, 40, 46-47. – 5.-6. Lief. (1855): 81-120, Taf. 34, 41-44, 49-53, 55-57, 59, 63, 65-69. – 7. Lief. (1855): i-viii, 121-167, Taf. 54, 61-62, 64, 70; Frankfurt a. M. (Keller).
- (1863): [Brief an Prof. GEINITZ vom 15.6.1863]. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie, **1863** (4): 444-450; Stuttgart.
- (1865): Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. (Dritte Folge). – Palaeontographica. Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt, **14** (3): 99-124, Taf. 23-29, Cassel.
- MÜLLER-STOLL, H. (1935): Studie zur biologischen Anatomie der Gattung *Plateosaurus*. – Verhandlungen des Naturhistorisch-Medizinischen Vereins zu Heidelberg, **18** (1): 16-30, 8 Abb.; Heidelberg.
- NOVAS, F. E. (1992): Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. – Palaeontology, **35** (1): 51-62, 6 Abb., 1 Tab.; London.
- (1993): Diagnósis y filogenia de los Dinosauria. – Ameghiniana, **30** (1): 110; Buenos Aires.
- (1996): Dinosaur monophyly. – Journal of Vertebrate Paleontology, **16** (4): 723-741, 11 Abb., 1 App.; Chicago.
- OLSEN, P. E. & GALTON, P. M. (1984): A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. – Palaeontologia africana, **25**: 87-110, 7 Abb., 1 Tab., 1 App.; Johannesburg.
- OSTROM, J. H. (1981): *Procompsognathus* - theropod or thecodont? – Palaeontographica, A, **175** (4-6): 179-195, 9 Abb., 3 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.
- OSTROM, J. H. & MCINTOSH, J. S. (1966): MARSH's dinosaurs. The collections from Como Bluff. – 388 S., 65 Taf.; New Haven (Yale University).
- OWEN, R. (1842): Report on British fossil reptiles. Part II. – Report of the eleventh meeting of the British Association for the Advancement of Science; held at Plymouth in July 1841: 60-204; London (Murray).
- (1854): Descriptive catalogue of the fossil organic remains of Reptilia and Pisces contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England. – xix + 184 S.; London (Taylor & Francis).
- PADIAN, K., HUTCHINSON, J. R. & HOLTZ, T. R. JR. (1999): Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). – Journal of Vertebrate Paleontology, **19** (1): 69-80, 5 Abb.; Chicago.
- PADIAN, K. & MAY, C. L. (1993): The earliest dinosaurs. – New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, **3**: 379-381; Albuquerque.
- PAIK, I. S., KIM H. J., PARK, K. H., SONG, Y. S., LEE, Y. I., HWANG, J. Y. & HUH, M. (2001): Palaeoenvironments and taphonomic preservation of dinosaur bone-bearing deposits in the Lower Cretaceous Hasandong Formation, Korea. – Cretaceous Research, **22** (5): 627-642, 14 Abb., 2 Tab.; London.
- PÁLFY, J., MORTENSEN, J. K., CARTER, E. S., SMITH, P. L., FRIEDMAN, R. M. & TIPPER, H. W. (2000a): Timing the end-Triassic mass extinction: First on land, then in the sea? – Geology, **28** (1): 39-42, 2 Abb., 2 Tab.; Boulder.
- PÁLFY, J., SMITH, P. L. & MORTENSEN, J. K. (2000b): A U-Pb and ⁴⁰Ar/³⁹Ar time scale for the Jurassic. – Canadian Journal of Earth Sciences, **37** (6): 923-944, 3 Abb., 3 Tab., 1 App.; Ottawa.
- PARRISH, J. M. (1994): Cranial osteology of *Longosuchus meadei* and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. – Journal of Vertebrate Paleontology, **14** (2): 196-209, 7 Abb., 2 Tab.; Lincoln.
- PAUL, G. S. (1997): Dinosaur models: the good, the bad, and using them to estimate the mass of dinosaurs. – In: WOLBERG, D. L., STUMP, E. & ROSENBERG, G. (Hrsg.): Dinofest International: Proceedings of a Symposium held at Arizona State University: 129-154, 8 Abb., 1 App.; Tempe (Dinofest).
- PERETZSCHNER, H.-U. (2001): Pyrite in fossil bone. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **220** (1): 1-23, 8 Abb.; Stuttgart.
- PIDANCET, J. & CHOPARD, S. (1862): Note sur un Saurien gigantesque appartenant aux marnes irisées. – Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, (1), **54** (24): 1259-1262; Paris.
- PIDANCET, J. (1873): La Géologie du Jura. Considérations préliminaires sur les environs de Poligny. – Bulletin de la Société d'Agriculture, Sciences et Arts de Poligny, **14**: 105-125, 3 Taf., Poligny.
- PLIENINGER, T. (1847): Verzeichniss der Reptilien Württembergs. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **3** (2): 194-208; Stuttgart (Ebner & Seubert).
- (1857): *Belodon Plieningeri* H. v. MEYER. Ein Saurier der Keuperformation. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **8** (pro 1852) (4 = Suppl.): 389-524, Taf. 8-13; Stuttgart.

- POMPECKJ, J. F. (1915): Zur Erinnerung an EBERHARD FRAAS und an sein Werk. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **71**: xxxiii-lxxx; Stuttgart.
- PROBST, E. & WINDOLF, R. (1993): Dinosaurier in Deutschland. – 316 S., illustr.; München (Bertelsmann).
- QUENSTEDT, F. A. (1851): Handbuch der Petrefaktenkunde. – iv + 792 S., 62 Taf.; Tübingen (Laupp).
- QUENSTEDT, W. † (1963): Clavis bibliographica. – Fossilium Catalogus I: Animalia (ed. F. WESTPHAL). Pars **102**: 118 S.; 's Gravenhage (Junk).
- RAATH, M. A. (1972): Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia: Saurischia) from near the Trias-Jurassic boundary. – *Arnoldia* (Rhodesia), **5** (30): 1-37, 13 Abb., 11 Tab., 8 Taf.; Salisbury.
- (1990): Morphological variation in small theropods and its meaning in systematics: evidence from *Syntarsus rhodesiensis*. – In: CARPENTER, K. & CURRIE, P. J. (Hrsg.): *Dinosaur Systematics, Perspectives and Approaches*: 43-51, 3 Abb., 4 Tab.; Cambridge (Cambridge University Press).
- RETAILLACK, G. J. (1997): Dinosaurs and dirt. – In: WOLBERG, D. L., STUMP, E. & ROSENBERG, G. (Hrsg.): *Dinofest International: Proceedings of a Symposium held at Arizona State University*: 345-359, 9 Abb.; Tempe (Dinofest).
- RICHTER, D. K. (1985): Die Dolomite der Evaporit- und der Dolcrete-Playasequenz im mittleren Keuper bei Coburg. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **170** (1): 87-128, 16 Abb., 5 Tab.; Stuttgart.
- RILEY, [H.] & STUTCHBURY, [S.] (1836): A description of various fossil remains of three distinct saurian animals, discovered in the magnesian conglomerate on Durdham Down, near Bristol, in the autumn of 1834. – *The Athenaeum. Journal of English and Foreign Literature, Science, and the Fine Arts*, **1836** (439): 226; London.
- (1840): A description of various fossil remains of three distinct saurian animals, recently discovered in the Magnesian Conglomerate near Bristol. – *Transactions of the Geological Society of London*, (2), **5** (2): 349-357, Taf. 29-30; London.
- ROMER, A. S. (1956): *Osteology of the reptiles*. – xxi+772 S., 248 Abb.; Chicago (University of Chicago Press).
- ROUGIER, G. W. & DE LA FUENTE, M. S. (1993): Una tortuga de la Formacion Los Colorados (Norian), Provincia de la Rioja; el primer registro de Testudines del Triasico de Gondwana. – *Ameghiniana*, **30** (3): 338; Buenos Aires.
- ROUGIER, G. W., DE LA FUENTE, M. S. & ARCUCCI, A. B. (1995): Late Triassic turtles from South America. – *Science*, **268** (5212): 855-858, 3 Abb., 1 Tab.; Washington.
- ROWE, T. (1989): A new species of the theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **9** (2): 125-136, 8 Abb.; Los Angeles.
- ROWE, T. & GAUTHIER, J. (1990): *Ceratosaurs*. – In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (Hrsg.): *The Dinosauria*: 151-168, 10 Abb., 1 Tab.; Berkeley (University of California Press).
- ROZDSTVENSKIJ, A. K. (1964): Podoträd Prosauropoda. Prosauropody. – *Osnovy paleontologii. Spravocnik dla paleontologov i geologov SSSR*, **12**: 540-543, Abb. 579-581; (Isdatel“stvo NAUKA) Moskva. [Translit. n. ISO 9 1995]
- RÜTIMEYER (1856a): [RÜTIMEYER présente à la Société des ossements gigantesques de reptiles que M. GRESSLY ... a trouvé dans les marnes keupériennes des environs de Bâle]. – *Bibliothèque universelle de Genève. Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, (4), **33** (129): 53; Genève.
- (1856b): [Herr RÜTIMEYER legt der Versammlung fossile Reptilknochen aus dem Keuper vor, welche von Herrn GRESSLY in der Nähe von Liestal gefunden worden sind]. – *Verhandlungen der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft*, **41**: 62-64; Basel.
- (1857): Über die im Keuper zu Liestal bei Basel aufgefundenen Reptilien-Reste von *Belodon*. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde*, **1857** (1): 141-152; Stuttgart.
- SALGADO, L., CORIA, R. A. & CALVO, J. O. (1997): Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. – *Ameghiniana*, **34** (1): 3-32, 19 Abb., 1 App.; Buenos Aires.
- SANDBERGER, F. (1884): Bemerkungen über die Grenzregion zwischen Keuper und Lias in Unterfranken. – *Sitzungsberichte der Würzburger Physikalisch-medicinischen Gesellschaft*, **1884**: 36-41; Würzburg.
- (1894): *Zanclodon* im obersten Keuper Unterfrankens. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie*, **1894**, I, (2): 203-204; Stuttgart.
- SANDER, P. M. (1992): The Norian *Plateosaurus* bonebeds of central Europe and their taphonomy. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **93** (3-4): 255-299, 17 Abb., 7 Tab.; Amsterdam.
- SCHARRER, J. (1837): Dr. JOH. FRIED. PHIL. ENGELHART, Professor der Chemie an der polytechnischen- und an der Kreis-Landwirthschafts- und Gewerbsschule in Nürnberg. Eine biographische Skizze. – *Die technischen Lehranstalten in Nürnberg im Jahr 1837*, Beilage: 8 S.; Nürnberg (Campe).
- SCHMIDT, M. (1938): Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag 1938. – 143 S., illustr., 1 Tab.; Oehringen (Hohenlohe'sche Buchhandlung F. Rau).
- SEEGIS, D. B. & GOERIGK, M. (1992): Lakustrine und pedogene Sedimente im Knollenmergel (Mittlerer Keuper, Obertrias) des Mainhardter Waldes (Nordwürttemberg). – *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines, neue Folge*, **74**: 251-302, 2 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.
- SEELEY, H. G. (1887): On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. – *Proceedings of the Royal Society of London*, **43** (260): 165-171, 1 Abb., 1 Tab.; London.
- (1895): On the type of the genus *Massospondylus*, and on some vertebrae and limb-bones of *M. (?) Browni*. – *The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology*, (6), **15** (85): 102-125, 14 Abb.; London.
- SEEMANN, R. (1933): Das Saurischierlager in den Keupermergeln bei Trossingen. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **89**: 129-158, 3 Taf.; Stuttgart.
- SERENO, P. C. (1999): The evolution of dinosaurs. – *Science*, **284** (5423): 2137-2147, 5 Abb., 1 Tab.; Washington.
- SERENO, P. C. & NOVAS, F. E. (1992): The complete skull and skeleton of an early dinosaur. – *Science*, **258** (5085): 1137-1140, 4 Abb.; Washington.
- SERENO, P. C. & WILD, R. (1992): *Procompsognathus*: theropod, „thecondont“, or both? – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12** (4): 435-458, 14 Abb., 1 Tab., 2 App.; Lincoln.
- SMALL, B. J. (1998): The occurrence of *Aëtosaurs* in the Chinle Formation (Late Triassic, USA) and its biostratigraphic significance. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1998** (5): 285-296, 5 Abb.; Stuttgart.
- STARCK, D. (1979): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Band 2: Das Skelettsystem. Allgemeines, Skelettsubstanzen, Skelet der Wirbeltiere einschließlich Lokomotionstypen*. – xii + 776 S., 567 Abb., Berlin (Springer).
- STROMER, E. (1909): Über Fossilfunde im Rhät und im unteren Lias bei Altdorf in Mittelfranken. – *Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg*, **18** (1): 71-76; Nürnberg.
- (1912): *Lehrbuch der Paläozoologie. II. Teil: Wirbeltiere*. – viii + 325 S., 234 Abb.; Leipzig (Teubner).
- STRÜBIN, K. (1901a): Neue Aufschlüsse in den Keuper-Liaschichten von Niederschönthal (Basler Tafeljura). – *Eclogae geologicae Helvetiae*, **7** (2): 119-123, 1 Profiltaf.; Lausanne.
- (1901b): Neue Untersuchungen über Keuper und Lias bei Niederschönthal. (Basler Tafeljura). – *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, **13** (3): 586-602, 4 Abb.; Basel.
- SULLIVAN, R. M. & LUCAS, S. G. (1999): *Eucoelophysis baldwini*, a new theropod dinosaur from the Upper Triassic of New Mexico, and the status of the original types of *Coelophysis*. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19** (1): 81-90, 10 Abb., 1 Tab.; Chicago.
- THÜRACH, H. (1889): Übersicht über die Gliederung des Keupers im nördlichen Franken im Vergleiche zu den benachbarten Gegenden. Zweiter Theil. – *Geognostische Jahreshefte*, **2**: 1-90, 1 Kte.; München.

- TORNIER, G. (1912): [ohne Titel]. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **64**, B, Monatsberichte, 1912 (1): 2-4; Stuttgart.
- (1913): Reptilia. Paläontologie. – Handwörterbuch der Naturwissenschaften, **8**: 337-376, 53 Abb.; Jena (Fischer).
- TYKOSKI, R. S. (1997): A new ceratosaurid theropod from the Early Jurassic Kayenta Formation of Northern Arizona. – Journal of Vertebrate Paleontology, **17** (3, Suppl.): 81A-82A; Chicago.
- UPCHURCH, P. (1998): The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. – Zoological Journal of the Linnean Society, **124** (1): 43-103, 23 Abb., 4 Tab., 3 App.; London.
- URLICHS, M. (1966): Zur Fossilführung und Genese des Feuerletten, der Rhät-Lias-Grenzschieben und des unteren Lias bei Nürnberg. – Erlanger Geologische Abhandlungen, **64**: 42 S., 12 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Erlangen.
- VISSCHER, HENK (1992): The new STS Triassic stage nomenclature. – Albertina, **10**: 1-5; Utrecht.
- VOLLRATH, A. (1959): Schichtenfolge (Stratigraphie). – Erläuterungen zur Geologischen Karte von Stuttgart und Umgebung 1: 50 000 [mit Beiträgen von KIRCHHEIMER, F., VOLLRATH, A., STRÖBEL, W., MÜLLER, S. & CARLÉ, W.]: 27-89, Abb. 8-20, 1 Profil, Taf. 1-5; Freiburg (Geologisches Landesamt in Baden-Württemberg).
- VON ALBERTI s. ALBERTI, F. VON
VON HUENE s. HUENE, F. VON
VON MEYER s. MEYER, H. VON
- WEISHAMPEL, D. B. (1984): Trossingen: E. FRAAS, F. VON HUENE, R. SEEMANN, and the „Schwäbische Lindwurm“ *Plateosaurus*. – In: REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. (Hrsg.): Third Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems, Short Papers: 249-253, 1 Abb., 2 Tab.; Tübingen (Attempto).
- WEISHAMPEL, D. B. & CHAPMAN, R. E. (1990): Morphometric study of *Plateosaurus* from Trossingen (Baden-Württemberg, Federal Republic of Germany). – In: CARPENTER, K. & CURRIE, P.-J. (Hrsg.): Dinosaur Systematics, Perspectives and Approaches: 43-51, 3 Abb., 4 Tab.; Cambridge (USA) (Cambridge University Press).
- WEISHAMPEL, D. B. & WESTPHAL, F. (1986): Die Plateosaurier von Trossingen im Geologischen Institut der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. – Ausstellungskataloge der Universität Tübingen, **19**: 1-27, 11 Abb., 4 Taf.; Tübingen.
- WELLES, S. P. (1984): *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda). Osteology and comparisons. – Palaeontographica, **A**, **185** (4-6): 85-180, 37 Abb.; Stuttgart.
- WELLNHOFER, P. (1982): Die Saurierfunde aus dem Feuerletten von Ellingen. – In: BERGER, K. (Hrsg.): Geologische Karte von Bayern 1 : 25 000, Erläuterungen zum Blatt Nr. 6931 Weißenburg i. Bay.: 28-29; München (Bayerisches Geologisches Landesamt).
- (1994): Prosauropod dinosaurs from the Feuerletten (Middle Norian) of Ellingen near Weissenburg in Bavaria. – Revue de Paléobiologie, Vol. spéc. 7 (1993): 263-271, 5 Abb.; Genève.
- (1999): Prosauropode Dinosaurier aus dem Feuerletten von Ellingen bei Weißenburg in Bayern. – Ellinger Hefte. Schriftenreihe des Stadtarchivs Ellingen, **11**: 20-29, 5 Abb.; Ellingen.
- WELMAN, J. (1999): The basicranium of a basal prosauropod from the *Euskelosaurus* range zone and thoughts on the origin of dinosaurs. – Journal of African Earth Sciences, **29** (1): 227-232, 4 Abb., 1 App.; London.
- WHITE, T. E. (1973): Catalogue of the genera of dinosaurs. – Annals of Carnegie Museum, **44** (9): 117-155; Pittsburgh.
- WIEDMANN, J., FABRICIUS, F., KRYSZYN, L., REITNER, J. & URLICHS, M. (1979): Über Umfang und Stellung des Rhaet. Diskussionsbeitrag zur Sitzung der Internationalesn Subkommission für Trias-Stratigraphie in München, Juli 1978. – Newsletter on Stratigraphy, **8** (2): 133-152, 6 Abb., 2 Tab.; Berlin.
- WILD, R. (1974): *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI). – Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, **95** (1973): 162 S., 101 Abb., 9 Tab., 20 Taf.; Basel (Birkhäuser).
- (1975): *Tanystropheus* H. v. MEYER, 1855 (Reptilia): Request for conservation under the plenary powers. Z. N. (S.) 2084. – Bulletin of Zoological Nomenclature, **32** (2): 124-126; London.
- (1987): Die Trossinger Dinosaurier-Grabungen. – Schönes Schwaben. Die aktuelle Zeitschrift für Freizeit, Heimat, Kultur und Natur, **1987** (1): 66-68, 3 Abb.; Eutringen.
- (1989): *Aëtosaurus* (Reptilia: Thecodontia) from the Upper Triassic (Norian) of Cene near Bergamo, Italy, with a revision of the genus. – Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali „Enrico Caffi“, **14**: 1-24, 5 Abb.; Bergamo.
- WILSON, J. A. & SERENO, P. C. (1998): Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. – Journal of Vertebrate Paleontology, **18** (2, Suppl.): v+68 S., 49 Abb., 2 Taf.; Chicago.
- YEH HSIANGKUEI (1978): [The earliest fossil chelonian from our country]. [chines.]. – Vertebrata Palasiatica, **16** (3): [Innenseite Rückendeckel, oben]; Beijing.
- (1988): The early records of fossil turtles from China. – Acta Zoologica Cracoviensia, **31** (2): 451-456, 3 Abb.; Warszawa.
- (1996): The Jurassic turtles of China. – Museum of Northern Arizona Bulletin, **60**: 201-211, 13 Abb.; Flagstaff.
- YOUNG, C.-C. (1940): Preliminary notes on the Lufeng vertebrate fossils. – Bulletin of the Geological Society of China, **20** (2): 235-239; Pehpei.
- (1941a): A complete osteology of *Lufengosaurus huenei* YOUNG (gen. et sp. nov.) from Lufeng, Yunnan, China. – Palaeontologia Sinica, whole series 121, new series C, **7**: 53 S., 25 Abb., 6 Taf.; Pehpei.
- (1941b): *Gyposaurus sinensis* YOUNG (sp. nov.) a new Prosauropoda from the Upper Triassic beds at Lufeng, Yunnan. – Bulletin of the Geological Society of China, **21** (2-4): 205-252, 9 Taf.; Pehpei.
- (1942): *Yunnanosaurus huangi* YOUNG (gen. et sp. nov.), a new Prosauropoda from the Red Beds at Lufeng, Yunnan. – Bulletin of the Geological Society of China, **22** (1-2): 63-104, 17 Abb., 1 Taf.; Nanking.
- (1947): On *Lufengosaurus magnus* YOUNG (sp. nov.) and additional finds of *Lufengosaurus huenei* YOUNG. – Palaeontologia Sinica, (No. 132), n. s., C, **12**: 52 S., 14 Abb.; Nanking.
- (1948b): Further Notes on *Gyposaurus sinensis* YOUNG. – Bulletin of the Geological Society of China, **28** (1-2): 91-103, 5 Taf.; Nanking.
- (1951): The Lufeng saurischian fauna in China. – Palaeontologia Sinica, (No. 134), n. s., C, **13**: ii + 19-96, 19 Abb., 12 Taf.; Beijing.
- ZHANG Y.-H. & YANG Z.-L. (1995): [A complete osteology of the new prosauropod *Jingshanosaurus* from the Lufeng Basin, Yunnan, China]. (Chinesisch). – 100 S., 40 Abb., 21 Tab., 24 Taf.; Kunming.

Einige Arbeiten zur Taxonomie und Phylogenie von *Plateosaurus* sind erst nach Abschluss der Dissertation erschienen und konnten nicht mehr berücksichtigt werden:

- GALTON, P. M. (2001c): Prosauropod dinosaurs from the Upper Triassic of Germany. – In: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas, C. A. S (Hrsg.): Actas de las I Jornadas internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno: 25-92, 20 Abb., 4 Tab., 1 Addendum; Burgos.
- GALTON, P. M. (2002): The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* MEYER, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha; Upper Triassic). II. Notes on the referred species. – Revue de Paléobiologie, **20** (2) (pro 2001): 435-502, 28 Abb., 3 Tab., 3 Taf.; Genève. [erwähnt im Text als: GALTON in Manuskript].
- YATES, A. M. (2003a): A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs. – Journal of Systematic Palaeontology, **1** (1): 1-42, 27 Abb., 4 Tab., 4 App; London.
- YATES, A. M. (2003b): The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. – Palaeontology, **46** (2): 317-337, 11 Abb., 1 Tab.; London.

HINWEISE FÜR AUTOREN

Die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie (BSP) in München publiziert die Zeitschrift *Zitteliana*, benannt nach dem früheren Direktor der Staatssammlung KARL ALFRED RITTER VON ZITTEL (1839-1904). Den Schwerpunkt bilden Original-Abhandlungen und -Mitteilungen aus dem gesamten Gebiet der Paläontologie, bevorzugt werden Arbeiten, die Material aus der Staatssammlung oder aus Bayern und angrenzenden Gebieten oder ein langjähriges Forschungsgebiet der Staatssammlung betreffen. Themen der regionalen und historischen Geologie oder rezenten Biologie kommen in Betracht, wenn sie für paläontologische Fragestellungen relevant sind. Die *Zitteliana*, **Reihe A: Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie**, erscheint jährlich und enthält kürzere Arbeiten und Mitteilungen. Die *Zitteliana*, **Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie**, erscheint in unregelmäßigen Abständen und enthält Arbeiten größeren Umfangs, z. B. Dissertationen, Monographien und Themenbände (Symposienbände).

Einreichung von Manuskripten

Manuskripte sollten bei der Einreichung zu nachstehenden Instruktionen konform sein. Es wird gebeten, dass der (Erst-) Autor sich vorab mit der Redaktion (Redaktion *Zitteliana*, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München) in Verbindung setzt, um finanzielle und technische Fragen und die thematische Annahmefähigkeit zu klären. Mit der Einreichung erklärt der Autor verbindlich, dass seine Arbeit nicht anderweitig ganz oder teilweise publiziert wurde oder zur Publikation eingereicht ist. Alle Manuskripte werden von zwei Fachgutachtern durchgesehen (peer review) und anschließend redaktionell bearbeitet. Zur Einreichung werden 3 Papier-Kopien vom Text und allen Abbildungen, Tabellen und Tafeln sowie Erläuterungen benötigt. Für die redaktionelle Bearbeitung ist die Einreichung in elektronischer Form erwünscht (Diskette oder CD, Mac- oder PC-Format). Einsendeschluß für den Jahresband der *Zitteliana* A ist jeweils der 31. Mai.

Text

Die Arbeiten können in deutsch, englisch oder französisch verfasst sein. Das folgende Organisationsschema muss vor allem bei längeren Arbeiten eingehalten werden: Titel der Arbeit (kurz und informativ); Autor(en) mit Adresse(n); Zahl der Abbildungen, Anhänge, Tabellen und Tafeln; Kurzfassung (in Deutsch und Englisch, weitere Sprachen möglich); Schlüsselwörter; Einleitung (incl. Danksagung); ggf. Material und Methoden; Hauptteil (z. B. Systematische Paläontologie, Stratigraphie, Palökologie, Diskussion etc.); Zusammenfassung; Literatur. Die Arbeit ist durch arabische Numerierung hierarchisch zu gliedern (max. 4 Ebenen, z. B. 1.4.3.2).

Systematische Beschreibungen von neuen Taxa sowie die Legenden zu allen abgebildeten Objekten müssen Informationen über deren Aufbewahrung in einer öffentlichen, der

Wissenschaft zugänglichen Sammlung, geographische und stratigraphische Herkunft und ggf. über den Typenstatus beinhalten. Im Zusammenhang mit allen erwähnten Taxa sind die Regeln und Empfehlungen der jeweiligen International Codes on Zoological bzw. Botanical Nomenclature bzw. Nomenclature of Bacteria zu beachten. Gattungs- und Artnamen sind *kursiv*, Personennamen in **KAPITÄLCHEN** zu formatieren. Es gibt keine Fußnoten. Zitate sind nach folgendem Beispiel (Koma zwischen Autor und Jahreszahl nur bei Autoren von Taxa) zu behandeln:

Plateosaurus engelhardti MEYER, 1837, zuerst ausführlich beschrieben von MEYER (1855 in 1847-1855: 152 ff.) ist im Feuerletten von Mittelfranken sowie äquivalenten Schichten in Deutschland, Frankreich, der Schweiz und Grönland weit verbreitet (HUENE 1907-1908, 1932, WELLNHOFER in BERGER 1982, GALTON 1985b, 1990, JENKINS et al. 1994, MOSER im Druck).

Im Literaturverzeichnis müssen alle Zitate, die im Text, Abbildungen, Anhängen, Tabellen oder Tafeln vorkommen, eingeschlossen sein. Auf vollständige Angaben (in der Sprache des Haupttextes) und die Einhaltung des Formates nach folgenden Beispielen ist zu achten:

- RIEPEL, O. (1980): The edopoid amphibian *Cochleosaurus* from the Middle Pennsylvanian of Nova Scotia. – *Palaeontology*, **23** (1): 143-149, 4 Abb.; London.
- RICH, P. V., RICH, T. H., WAGSTAFF, B. E., McEWEN MADISON, J., DOUTHITT, C. B., GREGOPRY, R. T. & FELTON, E. A. (1988): Evidence for low temperatures and biologic diversity in Cretaceous high latitudes of Australia. – *Science*, **242** (4884) (9.12.1988): 1403-1406, 4 Abb.; Washington.
- MEYER, H. v. (1837): [Brief an Prof. BRONN vom 4. April 1837]. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, **1837**: 314-316; Stuttgart.
- MEYER, H. v. (1847-1855): Zur Fauna der Vorwelt. [II. Abtheilung.] Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus Buntem Sandstein und Keuper. – viii + 167 S., 70 Taf.; Frankfurt a. M. (H.Keller).
- WEISHAMPEL, D. B. (1984): Trossingen: E. FRAAS, F. VON HUENE, R. SEEMANN, and the „Schwäbische Lindwurm“ *Plateosaurus*. – In: REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. (Hrsg.): Third Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems, Short Papers: 249-253, 1 Abb., 2 Tab.; Tübingen (Attempo).
- BERGER, K. (1982): Geologische Karte von Bayern 1 : 25 000, Erläuterungen zum Blatt Nr. **6931** Weißenburg i. Bay., [m. Beitr. v. APEL, R., BADER, K., KRÖGER, J., SCHMIDT-KALER, H., WELLNHOFER, P., WITTMANN, O.]: 136 S., 20 Abb., 3 Tab., 2 Beil., 1 geol. Kte.; München (Bayerisches Geologisches Landesamt).
- MOSER, M. (im Druck): *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern. – *Zitteliana*, (B), **24**.

Synonymielisten sollen folgenden Beispielen entsprechen:

- * v 1867 *Anas natator*, nov. sp. – MILNE-EDWARDS, vol. 1: 148, Taf. 25, Fig. 14-22.
- non 1980 cf. *Prosantorhinus* sp. D – GUÉRIN: 203, 392, 401, 1052, 1054, 1057.
- part. v 1967 *Marginotruncana concavata* (BROTZEN) – PESSAGNO: 304-305, Taf. 58, Fig. 1-3, 7-9; [Dünnschliffe; non Taf. 58, Fig. 4-6].

Abbildungen, Tabellen, Tafeln

Alle Abbildungen, Tabellen und Tafeln sind als saubere Originale und/oder in digitalisierter Form einzureichen. Alle Darstellungen dürfen Maße von 174 x 250 mm bei Tafeln und 170 x 250 mm (Text-Satzspiegel) bei Abbildungen und Tabellen nicht überschreiten, andernfalls werden sie proportional verkleinert. Bei Tabellen und Abbildungen soll möglichst die Spalten- oder Seitenbreite von 82 bzw. 170 mm ausgenützt werden; ggf. muss die Vorlage vergrößert oder verkleinert werden. Abbildungen (Text-figures) werden fortlaufend in der Reihenfolge des Auftretens im Text numeriert, Einzeldarstellungen darin mit Buchstaben versehen (z. B. Abb. 3b). Tabellen werden fortlaufend numeriert und ggf. über mehrere Seiten fortgesetzt [Tab. 1, Tab. 1 (Fortsetzung), ...]. Tafeln werden fortlaufend arabisch numeriert, ebenso die Figuren einer Tafel. Verschiedene Objekte erhalten verschiedene Nummern (Taf. 1, Fig. 1, 2, 3, ...), verschiedene Ansichten des gleichen Objektes erhalten Buchstaben unter der gleichen Nummer (z. B. Fig. 2a, 2b, 2c). Zu allen Objekten ist der Maßstab in der Abbildung bzw. Tafel einzufügen und in der Legende anzugeben. Die Schriftgröße in Tafeln soll 10 Punkt und in Abbil-

dungen und Tabellen 8-10 Punkt betragen, keinesfalls aber unter 6 Punkt (insbesondere bei nötiger Verkleinerung); eine Schriftart ohne Serifen soll gewählt werden (z. B. Arial, Helvetica). Photographische Abbildungen müssen scharf, gut kontrastiert und wenn möglich von links oben beleuchtet sein. Die Figuren einer Tafel sollen gleichmäßig in Helligkeit und Kontrast sein.

Hinweise für elektronische Abgabe

Text und Tabellen sollten in gängigen Formaten (MS-Word, Excel, CorelDraw oder dgl.) geliefert werden. Unterstützt werden rtf, doc, xls, cdr (weitere auf Anfrage). Um Software-Versions-Inkompatibilitäten zu vermeiden, ist rtf (Rich Text Format) erwünscht. Text und Bilder und Tabellen sollen voneinander getrennt geliefert werden.

Folgende elektronische Bild- und Graphikformate (verlustfreie/ohne Komprimierung) werden angenommen: tiff, eps, cdr, psd (weitere auf Anfrage; nicht: jpeg/jpg). Auflösungen bei Strichzeichnungen: min. 600 dpi; bei Graustufenbildern: min. 400 dpi (keine Farbbilder).