© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

MAY 4 1988
LIBRARIES

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 131	38 S., 15 Abb., 2 Tab.	Stuttgart, 30. 4. 1987

Neue Funde von *Andrias scheuchzeri* (Cryptobranchidae, Amphibia) aus der süddeutschen Molasse (Miozän)

New findings of *Andrias scheuchzeri* (Cryptobranchidae, Amphibia) from the South German Molasse (Miocene)

Von Ronald Böttcher, Stuttgart

Mit 15 Abbildungen und 2 Tabellen

Zusammenfassung

Zu den bisher bekannten fossilen Skelettfunden von *Andrias scheuchzeri* sind in den letzten Jahren etliche Neufunde von isolierten Skelettelementen hinzugekommen. Es handelt sich dabei um 2 Maxillaria, 1 Dentale, 19 isolierte Zahnkronen und 4 Wirbel, von denen einer anomal ausgebildet ist. Sie werden detailliert beschrieben und mit rezenten Skeletten vom Riesensalamander und außereuropäischen Fossilfunden verglichen. Dabei stellte sich heraus, daß auch die nordamerikanischen und asiatischen Funde von *A. scheuchzeri* morphologisch nicht zu unterscheiden sind. Alle bisher herangezogenen Unterscheidungsmerkmale liegen innerhalb der großen Variabilität der Art.

Da die rezenten Schlammteufel in Nordamerika und die Riesensalamander in Asien in nahezu identischen ökologischen Bereichen leben, wird angenommen, daß auch ihre gemeinsamen Vorfahren diese Lebensbereiche besiedelten. Das heißt, sie lebten ausschließlich in kleineren Fließgewässern mit steinigem Untergrund in einem warm-gemäßigten, humiden Klimabereich, wobei randliche Populationen auch etwas niedrigere Temperaturen vertrugen. Diesem Milieu entspricht recht genau die Fazies der untermiozänen Ulmer Jura-Nagelfluh, in der sich einige gut erhaltene Reste von *Andrias scheuchzeri* fanden.

Summary

In the last years several isolated bones and teeth of the giant salamander *Andrias scheuchzeri* were found in the South German Molasse (Miocene): 2 maxillaries, 1 dentary, 19 isolated tooth crowns, and 4 vertebrae, of which one shows an anomaly. They are described in detail and compared with skeletons of the Recent *Andrias* and with fossil remains from North America and Asia. They show that all previously used differences between the species of *Andrias* lie within the variability of *Andrias scheuchzeri*.

The Recent forms, the helbender in North America and the giant salamander in Asia live in very similar ecological areas, clear streams with rocky or gravelly bottom in a temperate humid climate. Marginal populations also live at somewhat lower temperatures. Very probably the

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

common ancestors lived in similar environments as represented by the gravelly facies of the Lower Miocene Ulmer Jura-Nagelfluh, were some well preserved remains of *Andrias scheuchzeri* were found.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Die Fundstellen und ihr Alter 3
Langenau 4
Eggingen 7
Oberkirchberg 8
Kirchheim 8
3. Stratigraphische Verbreitung 9
4. Beschreibung der Funde 10
Maxillare von Langenau 10
Maxillare von Eggingen 13
Dentale von Kirchheim 13
Zahnkronen von Langenau 16
Wirbel von Langenau (Gelbe Schicht) 18
Wirbel von Langenau (Schwarze Schicht) 20
Wirbel von Eggingen 22
Wirbel von Oberkirchberg 23
5. Diskussion 23
6. Ökologie 31
Lebensraum 31
Klima 33
7. Literatur 34

1. Einleitung

Die seit langem bekannten Funde fossiler Riesensalamander sind von WESTPHAL (1958) einer eingehenden Neubearbeitung unterzogen worden. Als Ergebnis seiner Untersuchungen stellte er fest, daß alle bisher bekannten europäischen fossilen Funde und die heute noch in China und Japan lebenden Riesensalamander im Skelettbau identisch sind und damit einer Art, *Andrias scheuchzeri* (HOLL), angehören. Seine Untersuchungen stützten sich bei dem fossilen Material in erster Linie auf Funde aus Öhningen am Bodensee (Abb. 1), von wo über 20 mehr oder weniger vollständige Skelette bekannt sind (WESTPHAL 1958: 25). Weiteres in jener Arbeit berücksichtigtes Material stammt von Reisensburg bei Günzburg, Jungnau bei Sigmaringen, Rott bei Bonn, Brunn-Vösendorf bei Wien (Österreich, nicht Deutschland, ESTES 1981: 16) und Břešťany (früher: Preschen) in der Tschechoslowakei (Abb. 1).

Die Erhaltung der meisten Skelettfunde ist nicht sehr gut. Sie sind in der Regel flachgedrückt, was sich besonders im Bereich des Schädels nachteilig bemerkbar macht (WESTPHAL 1958: 84). Außerdem haben die Fossilien beim Spalten der Gesteinsplatten oft Beschädigungen erlitten, da die Brüche die Knochen fast immer durchtrennt haben (WESTPHAL 1958: 41). Wegen dieser ungünstigen Erhaltung und wegen der bisher sehr geringen Zahl bekannter Fundstellen hat WESTPHAL (1970) auf die Bedeutung jedes einzelnen Neufundes hingewiesen.

Den Anstoß zu der vorliegenden Arbeit gaben drei neue *Andrias*-Reste, die während einer Grabung bei Langenau gefunden worden sind. Daraufhin wurde der gesamte Sammlungsbestand tertiärer niederer Wirbeltiere des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS) durchgesehen, was drei weitere, bisher unerkannte *Andrias*-Reste er-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

brachte. Hinzu kommen noch isolierte Zahnkronen aus Schlämmrückständen der Grabung Langenau. Insgesamt sind somit heute sechs Skeletteile und zahlreiche Zahnkronen in der Sammlung des SMNS vorhanden. Alle Funde stammen aus der Brackwassermolasse der Gegend von Ulm (Abb. 1). Sie sind nachfolgend tabellarisch zusammengefaßt.

	Fundort	Fundschicht	Inventar-Nr.
1 Maxillare	Langenau	Gelbe Schicht	53925
1 Maxillare	Eggingen	Grimmelfinger Schichten	54793
12 Zahnkronen	Langenau	Gelbe Schicht	55065—55069
6 Zahnkronen	Langenau	Schwarze Schicht	55070—55072
1 Zahnkrone	Langenau	Obere Fundstelle	53944
1 Wirbel	Langenau	Gelbe Schicht	55000
1 Wirbel	Langenau	Schwarze Schicht	53877
1 Wirbel	Eggingen	Grimmelfinger Schichten	50031
1 Wirbel	Oberkirchberg	Kirchberger Schichten	54794

Hinzu kommt noch ein weiterer Neufund, ein Dentale aus der Oberen Süßwassermolasse, der im Heimatmuseum Kirchheim (Landkreis Mindelheim) aufbewahrt wird. Auf dieses Stück hat mich dankenswerterweise H.-J. Gregor aufmerksam gemacht.

Dank

Sehr hilfreich waren die zahlreichen Hinweise bezüglich der Stratigraphie und der Aufschlußverhältnisse der Fundorte Langenau und Eggingen, die die Diskussionen mit Dr. E. P. J. Heizmann, Stuttgart, ergaben. Weitere Hinweise erhielt ich von meinen Stuttgarter Kollegen Dr. G. Bloos, der auch, wie Dr. E. P. J. Heizmann, das Manuskript kritisch durchsah, Dr. M. Warth, Dr. R. Wild und Dr. H.-J. Gregor, München. Prof. Dr. F. Westphal, Tübingen, gab Hinweise auf neuere Literatur und überprüfte die Fundortangabe der Funde von Jungnau. Dr. H.-H. Schleich, München, stellte mir ein rezentes Skelett von *Andrias* aus seiner Sammlung zur Verfügung. Prof. Dr. L. Trunko, Naturkundemuseum Karlsruhe, und Dr. H. Feustel, Hessisches Landesmuseum Darmstadt, ermöglichten mir die Vermessung rezenter Skelette. Herr E. Striebel, Kirchheim gestattete die Ausleihe des Dentale aus dem Heimatmuseum Kirchheim. Prof. Dr. W. Reiff, Dr. E. Wallrauch und Dr. S. von Cube, geologisches Landesamt Baden-Württemberg, ermöglichten mir die Einsicht in Bohrprofile der Ulmer Gegend. Prof. E. Zaho, Chengdu, und Prof. Z. Huang, Peking, beide VR China, übersandten Verbreitungskarten des chinesischen Riesensalamanders. Dr. D. Schlee, Stuttgart, war bei der Bedienung des Rasterelektronenmikroskops des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart behilflich, mit dem die Aufnahmen der Zahnkronen gemacht wurden. Die Fotos wurden in bewährter Weise von H. Lumpe, Stuttgart, angefertigt. Allen genannten Personen sei an dieser Stelle ganz besonders gedankt.

2. Die Fundstellen und ihr Alter

Bei der Beschreibung der Fundschichten und ihrer stratigraphischen Einstufung ergaben sich einige neue, bisher nicht erwähnte Aspekte, die auch im Zusammenhang mit den *Andrias*-Funden von Bedeutung sind. Daher ist es notwendig, diesen Teil der Arbeit etwas ausführlicher abzuhandeln. Da ich die früheren Aufschlüsse nicht aus eigener Anschauung kenne (die Fundstelle bei Langenau ist seit Abschluß der Baumaßnahmen nicht mehr aufgeschlossen, der fossilreiche Teil der Sandgrube bei Eggingen ist zugeschüttet), war ich hierbei vielfach auf Informationen der Kollegen E. P. J. Heizmann und G. Bloos angewiesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Langenau

Auf der Trasse der seinerzeit im Bau befindlichen Bundesautobahn von Ulm nach Würzburg wurde im Sommer 1977 vom Stuttgarter Naturkundemuseum eine Grabung durchgeführt. Die Grabungsstelle liegt etwa 13 km nördlich von Ulm direkt an der Brücke, über die die Straße von Langenau nach Göttingen führt (Abb. 1; HEIZMANN et al. 1980: Abb. 1). Die Grabung erbrachte neben zahlreichen Säugetierresten und anderen Fossilien ein Maxillare und zwei Wirbel vom Riesensalamander. Außerdem wurden im Schlämmrückstand 19 Zahnkronen dieser Tiere gefunden. Diese Zahl wird sich noch erhöhen, da bisher erst ein Teil des umfangreichen Materials geschlämmt und ausgelesen ist.

Die Sedimente, die in einer Höhe von ca. 10 m aufgeschlossen waren, ließen sich in drei Horizonte untergliedern (MARTINI 1983): Die basale „Gelbe Schicht", die überlagernde „Schwarze Schicht" und die „Obere Fundstelle".

Die Gelbe Schicht besteht aus einem gelbbraunen, sandigen bis grobkiesigen Mergel, der lagenweise bis kopfgroße, gut gerundete Weißjura-Gerölle und vereinzelt bis zu kubikmetergroße Weißjura-Blöcke enthält (HEIZMANN 1984). In den Schottern kommen seltener auch graue Kieselknollen des Oberjura und Gerölle eines Süßwasserkalkes aus der Unteren Süßwassermolasse vor. Die Gerölle zeigen zahlreiche durch Drucklösung entstandene Gruben, ein Hinweis auf die dichte Lagerung der Schotter. Derartige Lösungserscheinungen sind auch aus der Jura-Nagelfluh des Hegau bekannt (SCHREINER 1965: 308).

In den Sedimenten fanden sich neben zahllosen Wirbeltierfossilien (HEIZMANN et al. 1980; HEIZMANN 1983: 816) umgelagerte Fossilien des Oberjura (Schwämme, Korallen, Muscheln, Brachiopoden, Stacheln und Coronabruchstücke von Seeigeln, Stiele von Seelilien), der Oberen Meeresmolasse (Bruchstücke von *Crassostrea giengensis* mit Bohrungen von *Polydora*, Bruchstücke verschiedener Pectiniden, Teile von Balaniden) und Steinkerne verschiedener Landschnecken, wie sie in identischer Erhaltung z.B. in der Gegend von Lehr (nördlich von Ulm) in der Unteren Süßwassermolasse vorkommen (Material in der Sammlung des SMNS). Als wahrscheinlich autochthone Fossilien enthielten die Mergel Mollusken (Congerien, Unioniden, verschiedene Gastropoden), Ostrakoden und Characeen-Oogonien.

Die überlagernde, maximal 2 m mächtige Schwarze Schicht ist rinnenartig in die Gelbe Schicht eingetieft. Sie besteht aus einem blaugrauen bis schwarzen, zum Teil pyritreichen Ton (HEIZMANN 1984). Auch diese Schicht ist reich an Wirbeltierresten, wobei vollständige Funde des Fisches *Clupea humilis* hervorzuheben sind (MARTINI 1983). Zu erwähnen sind ferner die zahlreichen Frucht- und Samenfunde (GREGOR 1982: 32) und die autochthonen Mollusken (Unioniden, Cardien, Congerien, verschiedene Gastropoden). Umgelagerte Fossilien des Oberjura (Stielglieder von Seelilien) und der Oberen Meeresmolasse (Teile von Balaniden) sind nur selten vorhanden.

Das Profil wird abgeschlossen von gelblichen bis hellgrauen Mergeln mit Kieslagen im hangenden Teil (Obere Fundstelle). Dieser Horizont ist insgesamt fossilärmer als die unterlagernden Schichten.

Von *Andrias* wurden in der Gelben Schicht ein Maxillare, 12 isolierte Zahnkronen und ein sehr gut erhaltener Wirbel gefunden, in der Schwarzen Schicht 6 Zahnkronen und ein Wirbel, in der Oberen Fundstelle 1 Zahnkrone.

Die schotterreichen Mergel gehören zu dem seit langem bekannten Vorkommen von Jura-Nagelfluh nordöstlich von Ulm, das mit der nördlich von Ulm gelegenen Nagelfluh in Verbindung gebracht wird (Abb. 1; KIDERLEN 1931: 344—346). Sie sind von ENGEL (1882) und LUTZEIER (1922) eingehend beschrieben worden, ihre Vorkommen sind von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

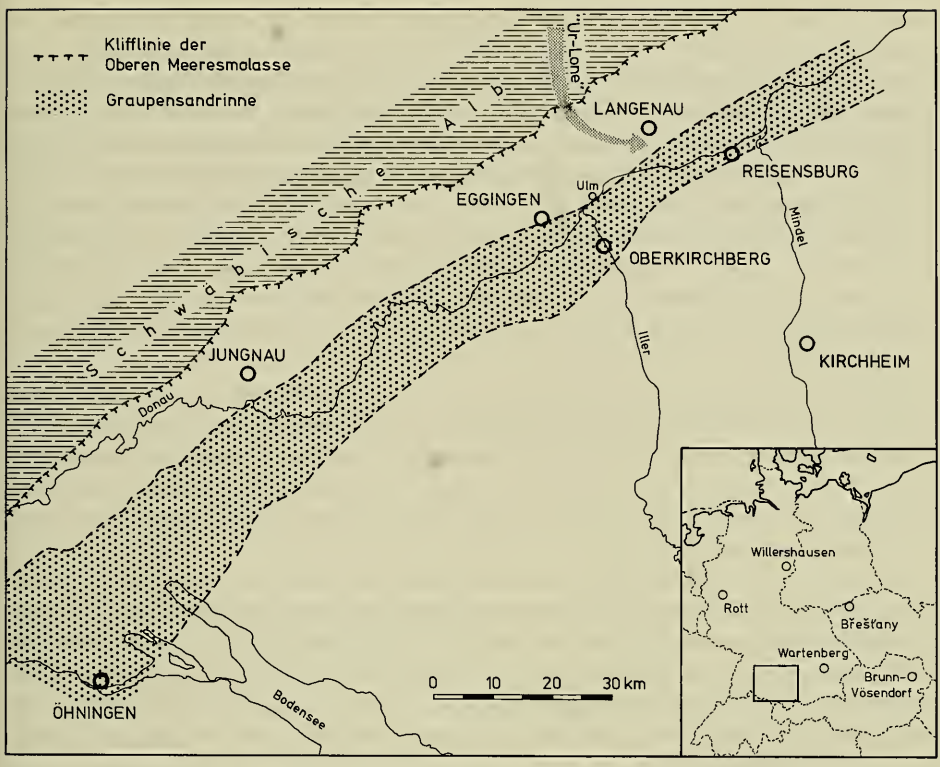


Abb. 1. Paläogeographie des Westteils des süddeutschen Molassebeckens mit Fundpunkten von *Andrias scheuchzeri*.

Dongus (1960, 1974), Schall (1964) und Mall (1968) neu kartiert worden. Dieser Schotterzug, der von Langenau bis auf die Kuppenalb nördlich des Kliffs der Oberen Meeresmolasse zu verfolgen ist, wird als Ablagerung eines Flusses, der „Ur-Lone", gedeutet (Kiderlen 1931: 344).

Die Gerölle unterscheiden sich von denen der Oberen Meeresmolasse, mit denen sie ursprünglich vereinigt worden sind (Engel 1882), vor allem durch das Fehlen von Pholaden-Bohrlöchern (Kranz et al. 1924: 40). Auch Bohrgänge von *Polydora* und vor allem *Cliona*, die in Geröllen am Kliff von Heldenfingen sehr häufig sind, sowie Bewuchs durch Austern und Balaniden fehlen völlig. Die von Engel (1882: 70) erwähnten wenigen angebohrten Gerölle aus der Gegend von Beimerstetten sind vermutlich wie die abgerollten Austern umgelagert. Außerdem liegen die Schotter bei Langenau etwa 60 m unterhalb der Basis der Oberen Meeresmolasse, die hier in einer Höhe von etwa 535 m gelegen haben muß (Moos 1925: Karte). Auch dies spricht gegen eine Zugehörigkeit zur Meeresmolasse.

Die Schotter des Fundortes bei Langenau, die erstmals von Dongus (1960) eingehender beschrieben worden sind, haben die gleiche Zusammensetzung wie die anderen Vorkommen südlich des Kliffs (Dongus 1960: 58). Völlig unbekannt war dagegen bisher der Reichtum an Wirbeltierresten, Mollusken und Pflanzenresten. So schrieb Dongus (1960: 59), daß in den Geröllagern für eine Altersangabe brauchbare Fossilien fehlen. Dementsprechend war die Ulmer Nagelfluh bisher auch nur schwer zeitlich einzustufen. Im allgemeinen wurde sie in die Obere Süßwassermolasse gestellt, etwa an die Grenze Torton/

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sarmat. DONGUS (1960: 59) begründete dies unter anderem mit dem Fehlen einer Erosionsphase zwischen der Oberen Meeresmolasse und der Oberen Süßwassermolasse. Dies widerspricht jedoch der Tatsache, daß zu dieser Zeit die Eintiefung der Graupensandrinne erfolgte, wobei in der Rinne die gesamte Obere Meeresmolasse und ein Teil der Unteren Süßwassermolasse erodiert worden sind. So liegt die Basis der Graupensande bei Eggingen über 100 m tiefer als das 4 km nordöstlich gelegene Vorkommen von Oberer Meeresmolasse bei Ermingen. Die Erosion erfolgte jedoch nicht großflächig, sondern in erster Linie innerhalb der Rinne sowie in ihren Seitentälern. Erst nach Auffüllung der Graupensandrinne durch Ablagerungen der Brackwassermolasse begann in der Ulmer Gegend die Sedimentation der Oberen Süßwassermolasse. Daß die Sedimentation der Ulmer Jura-Nagelfluh dieser Erosionsphase zuzuordnen ist, läßt sich durch die Fossilfunde von Langenau belegen.

Biostratigraphisch wird der Fundkomplex an Hand der reichen Fauna terrestrischer Säugetiere der Säugereinheit MN 4 b zugeordnet (Orleanium, Untermiozän, Tab. 1; HEIZMANN et al. 1980; HEIZMANN 1983). Die Fischfauna erlaubt andererseits auch eine Einstufung in das stratigraphische Schema der zentralen Paratethys. Nach MARTINI (1983) läßt sie sich am besten mit der Fauna von Eibenschitz (Ivančice) in Mähren vergleichen, die in die Ottnang-Stufe gestellt wird.

Innerhalb der lithostratigraphischen Abfolge der Molasse lassen sich die Fundschichten den Kirchberger Schichten der Brackwassermolasse zuordnen (HEIZMANN et al. 1980: 10). So zeigt die Fischfauna Ähnlichkeiten mit der von Kirchberg (MARTINI 1983), und auch die Congerien und Cardien sprechen dafür. Da die zum Teil sehr dünnen Schalen dieser Brackwassermuscheln häufig unversehrt erhalten waren, ist es unwahrscheinlich, daß sie umgelagert sind. Wegen ihrer Zerbrechlichkeit sind aber nur relativ wenige Exemplare in die Sammlung gelangt.

GREGOR (1982: 33) ordnete die Kiese den Graupensanden zu, die Tone der Grauen Molasse (Obere Süßwassermolasse). Gegen eine Zuordnung zu den Graupensanden spricht aber der Fossilreichtum und der Kalkgehalt der Sedimente. Die Graupensande sind nahezu fossil- und kalkfrei (KIDERLEN 1931: 285). Da außerdem die Schwarze Schicht von schotterführenden Schichten unter- und überlagert wird, würde hier eine Verzahnung von Graupensanden und Oberer Süßwassermolasse vorliegen. Dies ist jedoch nicht möglich, da die Graue Molasse jünger ist als die Graupensande (Grimmelfinger Schichten) und von diesen durch die Kirchberger Schichten getrennt ist (DOPPLER 1984: Abb. 1). Es handelt sich vielmehr um eine Verzahnung von Jura-Nagelfluh und Kirchberger Schichten. Somit ist die Ulmer Nagelfluh älter als bisher angenommen. Sie entspricht den basalen Schichten der jüngeren Nagelfluh des Hegau, die sich ebenfalls mit Kirchberger Schichten (SCHREINER 1965: 335) und Grimmelfinger Schichten (KIDERLEN 1931: 305) verzahnen.

Die Fundstelle liegt also im Mündungsbereich eines Flusses, der, von der Alb kommend, südlich von Langenau in die Brackwassersee der Graupensandrinne mündete (Abb. 1; s. auch HEIZMANN 1984). Der Fluß hat sich nach Ablagerung der Oberen Meeresmolasse vermutlich zeitgleich mit der Ausräumung der Graupensandrinne in das Gelände eingetieft. Dabei wurden Ablagerungen der Oberen Meeresmolasse und der Unteren Süßwassermolasse erodiert. Das Vorkommen der großen, schwach gerundeten Weißjurablöcke deutet darauf hin, daß in nächster Nähe auch Weißjura abgetragen worden ist. Dies entspricht ziemlich genau der Situation im Hegau (SCHREINER 1965: Abb. 32).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eggingen

Zusammen mit der Sammlung ULMER wurden 1976 ein fragmentäres Maxillare und ein Wirbel von *Andrias* erworben. Die Sammlung umfaßt hauptsächlich Wirbeltierreste, die alle aus einer Sandgrube stammen, die südwestlich von Ulm an der Straße von Eggingen nach Ringingen im Mittelhart liegt (Abb. 1; GREGOR 1985: Abb. 4). Abgebaut werden dort die Graupensande (Grimmelfinger Schichten). An der Basis der Graupensande liegt der nur wenige Zentimeter bis Dezimeter mächtige Geröllhorizont, aus dem die zahlreichen Wirbeltierfossilien stammen (HEIZMANN 1984; GREGOR & LUTZ 1984).

Die Fauna setzt sich zusammen aus Landsäugetieren (Deinotherien: HEIZMANN 1984; Rhinocerotiden: GREGOR & LUTZ 1984), Meeressäugern (Wale: PILLERI 1986; Robben, Seekühe: Bestimmung durch E. P. J. HEIZMANN), Schildkröten, Krokodilen, Haifischen (sehr viele Zähne von *Synodontaspis*, sehr selten *Isurus*) und Knochenfischen. Die Kiese und Schotter enthalten außerdem verkieselte Oberjurafossilien (Schwämme, Bruchstücke von Ammoniten), Süßwasserquarzite und verkieselte Hölzer (GREGOR & LUTZ 1984). Kalkige Gerölle und Molluskenschalen fehlen dagegen.

Sedimentologisch gehört der Kies zu den Grimmelfinger Graupensanden. Dafür spricht das völlige Fehlen von Kalk, das für die Graupensande typisch ist (KIDERLEN 1931: 285). Derartige grobkörnige Sedimente wurden vor allem im unteren Teil der Graupensande und nahe dem nördlichen Rand der Graupensandrinne abgelagert (KIDERLEN 1931: 284). Beides trifft auch für die Fundschicht zu. So ist auch innerhalb der Grube eine Zunahme der Korngröße zum nordwestlichen Rand der Rinne zu beobachten. Die groben Gerölle fanden sich nahe der Straße, wo in den siebziger Jahren abgebaut wurde, während im südöstlichen Teil, wo heute abgebaut wird, nur noch eine dünne Lage Feinkies mit sehr wenig Grobkies vorhanden ist. Auch hier finden sich aber noch Säugerreste und Haifischzähne.

Auch die große Schichtlücke zwischen der unterlagernden Unteren Süßwassermolasse und den Kiesen spricht für eine Zuordnung zu den Graupensanden. Aufgrund der Säugerfauna ist das Liegende der Säugereinheit MN 0 oder MN 1 zuzuordnen (Auskunft E. P. J. HEIZMANN), während die Kiese wegen des Vorkommens der Deinotherien mindestens MN 4a sind (DAAMS & FREUDENTHAL 1981: Abb. 2). Diese Schichtlücke ist durch die Eintiefung der Graupensandrinne entstanden, wobei die gesamte Obere Meeresmolasse und ein Teil der Oberen Süßwassermolasse erodiert worden sind. Eine Zugehörigkeit der Fundschicht zur Oberen Meeresmolasse (HEIZMANN 1984) ist daher nicht möglich.

Problematisch ist jedoch die Herkunft der Fossilien, da die Graupensande der Ulmer Gegend als nahezu fossilleer gelten (KIDERLEN 1931: 289—291). BRACHER (in GREGOR & LUTZ 1984) vermutete, daß die zahlreichen Haifischzähne umgelagert worden sind, was auch für einen Teil der übrigen Fossilien zutreffen könnte, da sie teilweise stark abgerollt sind. Bei der Artenvielfalt der Haie und Rochen in der Meeresmolasse müßte allerdings auch die aufgearbeitete Fauna artenreicher sein. Während Haifischzähne auch schon früher sehr selten in anderen Horizonten der Graupensande gefunden worden sind (KIDERLEN 1931: 291), tauchen Reste von Meeressäugern erst in der Gegend von Schaffhausen auf (KIDERLEN 1931: 291). Auch aus der Zentralen Paratethys sind ähnliche artenarme Faunen des Ottnang bekannt (BRZOBOHATÝ & SCHULTZ 1973; SCHULTZ 1972). Auch hier überwiegen Zähne von *Synodontaspis*, bedeutend seltener sind *Isurus* und einzelne weitere Gattungen durch Zähne vertreten. Auch Krokodilreste und Seekuhrippen werden erwähnt, Molluskenschalen fehlen dagegen ebenfalls völlig (SCHULTZ 1972).

Die marinen Faunenelemente betrachte ich daher zumindest teilweise als autochthon,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wobei besondere Strömungsverhältnisse am Rand der Graupensandrinne zu der ungewöhnlichen Anreicherung der Fossilien geführt haben. Einige dieser Reste können aber auch aus der Oberen Meeresmolasse umgelagert sein.

Wenn man ausschließt, daß die Meeressäuger und die Haie bis ins Süßwasser vorgedrungen sind, muß man daher zumindest für den Beginn der Sedimentation der Graupensande brackische Verhältnisse annehmen. Die Reste der Landwirbeltiere und der Riesensalamander sind durch Flüsse in die Graupensandrinne gelangt. Der Transportweg war dabei recht unterschiedlich, wie die unterschiedlich gute Erhaltung der beiden *Andrias*-Reste belegt.

Oberkirchberg

Im Jahre 1897 ist zusammen mit der Sammlung E. Koch ein Wirbel von *Andrias* erworben worden. Auf dem Originaletikett von Koch steht: „Tertiär, Fischwirbel, O. Kirchberg", auf einem alten Etikett der Stuttgarter Sammlung: „Fischwirbel, Brackwasser-Mol., Oberkirchberg, E. K. 97". Weitere Informationen liegen nicht vor. Demnach stammt der Wirbel aus den Kirchberger Schichten von Oberkirchberg (Abb. 1, Tab. 1). Er ist bereits von Weiler (1955: 99) als «26mm langer, gut erhaltener Wirbel eines großen Knochenfisches» aus der «Brackwasser-Molasse von Oberkirchberg» erwähnt worden. Nach Sedimentresten, die sich noch in den Höhlungen des Wirbels befanden, stammt der Knochen aus einem grauen, teilweise braun verfärbten, glimmerreichen, sehr feinkörnigen Sand, der feinen Schill kleiner Gastropoden enthält. Die Knochensubstanz ist schwarz. Der genaue Fundhorizont läßt sich zwar nicht mehr feststellen, nach den Profilbeschreibungen von Kranz (1904) kommt aber wohl nur der untere Teil der Kirchberger Schichten (Paludinen- bis Dreissenenschichten) in Betracht.

Kirchheim

In der Sammlung des Heimatmuseums Kirchheim, nördlich Mindelheim, befinden sich neben mehreren weiteren Skelettresten verschiedener Wirbeltiere zwei Knochen von *Andrias*. Dabei handelt es sich um ein fast vollständiges linkes Dentale, den besterhaltenen Fossilfund dieser Art überhaupt, und ein kurzes Fragment, das wahrscheinlich von einem rechten Dentale stammt. Letzteres wird wegen seiner schlechten und unvollständigen Erhaltung hier nicht weiter behandelt.

Die beiden Funde stammen aus einer Kiesgrube, die etwa 2 km nördlich von Kirchheim, östlich der Straße zwischen den Orten Derndorf und Tiefenried liegt. Sie dient heute als Mülldeponie (Abb. 1).

Die Ablagerungen gehören zur Oberen Süßwassermolasse. Die Begleitfauna, die aus *Turicius, Anchitherium, Palaeomeryx, Cricetodon, Steneofiber* und *Lagopsis* besteht (Bestimmung durch E. P. J. Heizmann), läßt eine genauere stratigraphische Einstufung nicht zu. Nach ihrer geographischen Lage gehören die Sedimente zur mittleren Serie Dehms (1955) und zur Lithozone L3 von Unger (1983). Das bedeutet, daß die Funde ins Sarmat einzustufen sind. Da für die 10 km nördlich gelegene Fundstelle Thannhausen als Alter unteres bis mittleres Astaracium (MN 6/7) angegeben wurde (Schleich 1981: 371), dürfte für Kirchheim etwa MN 7 in Betracht kommen. Die Funde sind also etwas älter als die bereits im basalen Teil der jüngeren Serie liegenden Funde von Wartenberg (Tab. 1; Westphal 1970).

Nach der Untergliederung der Molasse in Phytozonen durch Gregor (1982: Abb. 32) liegt der Fundort auf der Grenze der Zonen OSM-3a und OSM-3b, also etwa im oberen Baden, was der Säugerzone MN6 entspräche (Gregor 1982: Abb. 26).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Stratigraphische Verbreitung

Seit der Zusammenstellung der seinerzeit bekannten Funde von *Andrias* durch WESTPHAL (1970) sind bei der stratigraphischen Untergliederung der süddeutschen Molasse einige Fortschritte erzielt worden. Daher wird in Tab. 1 erneut eine Übersicht über die oligozänen und miozänen Vorkommen in Mitteleuropa gegeben. Die dargestellte Korrelierung der verschiedenen Untergliederungen des Tertiärs ist aber noch mit zahlreichen Unsicherheiten behaftet (ZÖBELEIN 1983), was z. B. auch für die Fundschicht von Langenau zutrifft. So widerspricht die Zuordnung der Säugereinheit MN 4 b zum Ottnang der Auffassung von RÖGEL & STEININGER (1984), nach der MN 4 b bereits mit dem Karpath zu korrelieren wäre. Auch wird die europaweite Korrelierbarkeit der MN-Einheiten angezweifelt (DAAMS & FREUDENTHAL 1981: 13).

Einige Probleme bereitet auch die Klärung der Herkunft und damit die stratigraphische Einstufung der *Andrias*-Funde von Hochberg bei Jungnau (Abb. 1). Nach WESTPHAL (1970) sollen sie aus den Graupensanden stammen, die bei Hochberg aber anscheinend nicht vorkommen (GOLWER 1978). SCHLOSSER (1902) gibt zwei Fundorte von Wirbeltieren aus dieser Gegend an: Jungnau und Hochberg. Nach KIDERLEN (1931: 220, 327, 352)

Mill. Jahre	Zentrale Paratethys	Stufen	Säugetier-einheiten (MN)	Fundorte von *Andrias*	Vorlandmolasse: fazielle Gliederung	Vorlandmolasse: frühere Stratigraphie	
10	MIOZÄN Ober	Pont	Turatium 12		Obere	PLIOZÄN	Pont
			11				
		Pannon	Vallesium 10	Vösendorf [1]		MIOZÄN Ober	
			9	Wartenberg [2]			Sarmat
		Sarmat	8		Süßwasser-		
			7	Kirchheim			
			Astaracium	Öhningen [3]			
15	MIOZÄN Mittel	Baden	6	Reisensburg [4]	Molasse		Tortan
		Karpat	5	Břešťany [5]			
		Ottnang	4	Langenau	Brackwasser-Molasse	MIOZÄN Mittel	Helvet
			Orleanium	Oberkirchberg			
				Jungnau ?			
20	Unter	Eggenburg	3	Eggingen	Obere Meeres-Molasse		Burdigal
			2				
			Agenium 1		Untere Süßwasser-Molasse	MIOZÄN Unter	Aquitan
25	OLIGOZ.	Eger		Rott [6]		OLIGOZ.	Chatt

Tab. 1: Korrelierung verschiedener Gliederungsschemata des Miozäns mit Fundorten von *Andrias* in Mitteleuropa. Nach FAHLBUSCH 1981, ZÖBELEIN 1983. Stratigraphie der Fundorte von *Andrias*: 1) STEININGER & PAPP 1979; 2) Zuordnung zu den Säugetiereinheiten durch HEIZMANN an Hand der Fossilliste von DEHM in WESTPHAL 1970; 3) ZÖBELEIN 1983: 182; 4) ZÖBELEIN 1983: 170; 5) OBRHELOVÁ 1967; 6) THENIUS 1959: 44. Vösendorf, Břešťany und Rott liegen außerhalb des süddeutschen Molassebeckens.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheinen die beiden Fundorte häufig verwechselt worden zu sein, was auch die Ursache der sogenannten Mischfauna von Hochberg sein soll.

Von Jungnau und Hochberg existieren zwei Faunen unterschiedlichen Alters; eine unteroligozäne (DEHM 1935: 7) und eine miozäne (KIDERLEN 1931: 220). Die Herkunft der unteroligozänen Funde scheint eindeutig zu sein, sie stammen aus den Bohnerzgruben von Hochberg. Unbekannt ist dagegen die Herkunft der miozänen Faunenelemente, zu denen neben Säugerresten auch Reste von großen Krokodilen und Landschildkröten sowie Unioniden und „Paludinen" gehören (KIDERLEN 1931: 327). Aus der Tübinger Sammlung, in der auch die *Andrias*-Reste aufbewahrt werden, erwähnte KIDERLEN (1931: 328) auch Selachierreste mit der Fundortangabe „Hochberg bei Jungnau". (s. auch THENIUS 1959: 78).

Zu diesem Material könnten auch die *Andrias*-Reste gehören. Die Fossilien lagerten in vererzten Sanden mit eingeschwemmtem Bohnerz; die Schicht wurde mit den „Paludinenschichten von Oberkirchberg" verglichen (KIDERLEN 1931: 327). GOLWER (1959: 39) hat in der fraglichen Gegend keine derartigen Ablagerungen gefunden und vermutete eine Verwechslung der Fundortangabe. Da aber bereits ACHENBACH (1859: 108) zwischen Bohnerzvorkommen „auf dem Plateau von Hochberg" und „Jungnau" unterschied und auch QUENSTEDT (1877: 41) Eisensteine voller Süßwassermuscheln mit Zähnen riesiger Krokodile und Panzern von Landschildkröten bei Jungnau erwähnte, ist zu vermuten, daß bei Jungnau Bohnerzvorkommen miozänen Alters existierten. Diese sind vermutlich nach dem Abbau zugeschüttet worden und daher heute nicht mehr auffindbar (QUENSTEDT 1877: 42; ZILLENBILLER 1975: 36, 41). Die Fundschicht könnte auch mit dem Jura-Nagelfluh-Vorkommen zwischen Jungnau und Hochberg in Zusammenhang stehen. Auch KIDERLEN (1931: 328) erwog die Möglichkeit, daß der Fundort zwischen den beiden Orten lag und daher bald Jungnau bald Hochberg für dieselbe Fundstelle angegeben worden ist. Wegen dieser Unsicherheiten lassen sich die Funde von Jungnau stratigraphisch nur bedingt verwerten. Um so größer ist daher die Bedeutung der Funde von Eggingen, da sie eindeutig belegen, daß *Andrias* bereits zu Beginn der Sedimentation der Graupensande im süddeutschen Molassebecken gelebt hat (Unteres Ottnang, Untermiozän, Tab. 1).

Die *Andrias*-Funde und die mit diesen zusammen vorkommende Fischfauna aus den Tonen von Preschen (Břešťany) stammen aus dem Hangenden des Kohleflözes des Chomutov-Most-Teplice-Beckens im Norden der Tschechoslowakei (Abb. 1; OBRHELOVÁ 1967: 142). Diese Schichten werden heute ins Karpat eingestuft (MILOS 1984: 160), womit sie etwas jünger sind als die Funde aus der Brackwassermolasse (Tab. 1). Früher wurden sie ins Aquitan gestellt (LAUBE 1900; WESTPHAL 1958: 70). Als einziger älterer Fund in Europa verbleibt somit der aus dem Oberoligozän von Rott bei Bonn (WESTPHAL 1958). Der jüngste Fund in Mitteleuropa stammt aus dem Oberpliozän von Willershausen am Harz (Abb. 1; WESTPHAL 1967).

4. Beschreibung der Funde

Maxillare von Langenau
Abb. 2, 3a, b, 13f

Das rechte Maxillare ist unverdrückt und fast vollständig erhalten, lediglich ein Teil der Pars facialis (Processus frontalis), die die Verbindung mit den Deckknochen des Schädeldaches herstellt, ist bei der Bergung verlorengegangen. Der Knochen hat eine Länge von 90

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Abb. 2. *Andrias scheuchzeri*; rechtes Maxillare, a) von lingual, b) von ventral, c) von dorsal, d) von labial; Untermiozän, Gelbe Schicht, Langenau; SMNS Inv.-Nr. 53925. — x 1.

mm (Sehnenmaß) und entspricht in seiner Ausbildung im wesentlichen den Beschreibungen des rezenten *Andrias* von OSAWA (1902), PARKER (1882) und WESTPHAL (1958). Dieser Kieferknochen ist das bisher am besten und vollständigsten erhaltene Exemplar aus dem europäischen Tertiär.

Den Hauptteil des Knochens bildet die Pars dentalis, an deren weit herabgezogenem, zugeschärften Kieferrand lingual die pleurodonten Zähne befestigt waren. Die Zahnkronen sind nicht mehr vorhanden. Da sie wie bei fast allen Schwanz- und Froschlurchen durch eine Sutur vom basalen Teil getrennt sind, fallen sie leicht ab (PARSONS & WILLIAMS 1962). Die knöchernen Sockel sind in ihrer ganzen Länge am Kieferrand festgewachsen. Durch das Aufbrechen dieser hohlen Röhren entsteht die charakteristische senkrechte Streifung der Kieferränder, wie sie auch an dem vorliegenden Maxillare in seiner gesamten Länge vorhanden ist (Abb. 2 a). Die Gesamtzahl der Zähne hat etwa 70 betragen. Die Höhe des Kieferrandes beträgt durchgehend 6 mm, erst am hinteren Ende wird sie niedriger (Abb. 2 a).

An der Basis des Kieferrandes verläuft lingual eine Rinne (Abb. 2 b, 3 a, b), die etwa 15 mm hinter dem Vorderende des Maxillare beginnt und fast bis an das freie Ende des Knochens reicht. Am lingualen Rand dieser Rinne befinden sich einige halbkreisförmige Eindrücke, die offensichtlich von der Basis der Zahnsockel verursacht worden sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

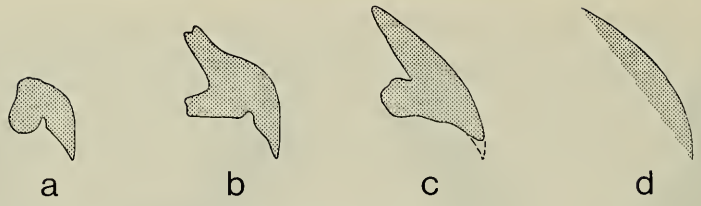


Abb. 3. Querschnitte verschiedener Maxillaria von *Andrias*.
a—b) *Andrias scheuchzeri*; rechtes Maxillare, a) 35 mm vor dem Hinterende, b) 30 mm hinter dem Vorderende. Untermiozän, Gelbe Schicht, Langenau; SMNS Inv.-Nr. 53925. — x 1.
c) *Andrias scheuchzeri*; linkes Maxillare. Querschnitt im hinteren Bereich der Pars facialis. Untermiozän, Grimmelfinger Schichten, Eggingen; SMNS Inv.-Nr. 54793. — x 1.
d) *Andrias japonicus*; Krümmung der Oberfläche des rechten Maxillare im Bereich der Pars facialis; rezent, Japan. Hessisches Landesmuseum Darmstadt. — x 1.

Die freie Hälfte der Pars dentalis hat durchgehend eine Höhe von 12 bis 13 mm. Auf ihrer inneren Dorsalseite befindet sich hinten eine etwa 24 mm lange Vertiefung, die zur Aufnahme der bindegewebsartigen Verbindung mit dem Pterygoid diente (Abb. 2a). In dieser Vertiefung verlaufen, wie auch auf der Außenseite des Maxillare-Hinterendes (Abb. 2d), zahlreiche feine Längsrillen. Diese vertiefen sich nach vorn, dringen in den Knochen ein und verlaufen innerhalb des Knochens als feine Röhren weiter nach vorne.

Während die Außenseite der Pars dentalis gleichmäßig konvex gekrümmt ist, ist die Innenseite oberhalb des Kieferrandes zu einer dicken, gerundeten Leiste aufgebläht (Abb. 3a). Diese geht nach vorne in die Pars palatina über, die die Verbindung zum Gaumen herstellt (Abb. 3b). Die Sutur gegen den Vomer ist 25 mm lang. Auf der ventralen Fläche der Pars palatina liegen nahe dem Kieferrand drei Foramina (Abb. 2b).

Die Sutur gegen das Prämaxillare besteht aus einigen zugeschärften Knochenlamellen und entsprechenden tiefen Zwischenräumen, was auf eine sehr feste Verbindung dieser zwei Kieferknochen hindeutet. Beim rezenten *Andrias* können sie bei alten Tieren sogar miteinander verwachsen (Parker 1882: 173; Westphal 1958: 27).

Dorsal der Pars palatina erstreckt sich auf etwa gleicher Länge die Pars facialis zum Schädeldach hin (Abb. 2a, d, 3b). Sie beginnt ca. 7 mm hinter dem Vorderende des Maxillare, wo sie den lateralen Rand der rechten äußeren Nasenöffnung bildet, und hat eine basale Länge von etwa 30 mm. Von ihrem dorsalen Rand ist nur ein kurzes Stück nahe dem hinteren Ende erhalten, das die Sutur gegen das Präfontale zeigt. Am hinteren Ende des Knicks zwischen der Pars palatina und der Pars facialis liegt ein größeres Foramen. Es ist die Öffnung des Canalis infraorbitalis, durch den der Nervus infraorbitalis den Knochen nach vorn durchquert und auf der Außenseite unterhalb der Pars facialis aus den Foramina infraorbitalia austritt (Osawa 1902: 236, 304). Das Maxillare ist in seiner Längsrichtung nur schwach gekrümmt mit konvexer Labialseite, wobei die Krümmung von hinten nach vorn zunimmt (Abb. 2a, b, 13f).

Aus der Maxillarelänge läßt sich näherungsweise auch die Körperlänge des zugehörigen Tieres berechnen. Nach Meszoely (1966: 507) ist das Verhältnis von Maxillarelänge zu Körperlänge etwa 1:15 bis 1:16. Er bemerkte bereits, daß das Verhältnis mit zunehmender Körperlänge abnimmt. Diese Tendenz scheint durch die beiden rezenten Skelette aus Karlsruhe und Darmstadt bestätigt zu werden. So beträgt das Verhältnis beim Karlsruher Skelett 4,05:56 = 1:13,8, beim Darmstädter Skelett 8,2:107 = 1:13,0. Von den Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gleichsskeletten von MESZOELY (1966) sind zwei sehr klein (28 cm, 1:16,0; 29 cm, 1:15,5), eins ist etwas größer als das Karlsruher Skelett (70 cm, 1:14,9). Als Länge des zugehörigen Tieres zum Langenauer Maxillare ist daher etwa 1,2 m anzunehmen. Für das von MESZOELY (1966) beschriebene Maxillare errechnet sich eine Länge von 1,3 bis 1,4 m. Das Tier war also nicht ungewöhnlich groß.

Maxillare von Eggingen
Abb. 3c, 4

Von diesem linken Maxillare ist nur der vordere Teil mit einem Teil der Pars facialis, der Pars palatina und einem kurzen Stück des Kieferrandes erhalten. Auch das Vorderende des Maxillare fehlt. Die Brüche sind zum Teil frisch, zum Teil alt und abgerundet. Auch die senkrechte Streifung des Kieferrandes ist nur noch schwach zu erkennen, was auf einen längeren Transportweg hindeutet. Die Länge des Bruchstücks beträgt 32 mm, die Höhe 22 mm.

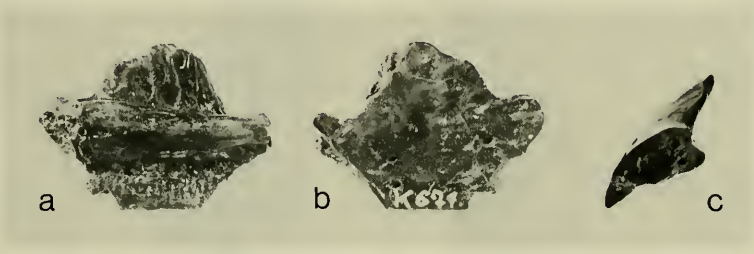


Abb. 4. *Andrias scheuchzeri*; fragmentäres linkes Maxillare, Bereich der Pars facialis, a) von lingual, b) von labial, c) von hinten; Untermiozän, Grimmelfinger Schichten, Eggingen. SMNS Inv.-Nr. 54793. — x 1.

Von der Pars facialis ist nur die hintere Hälfte erhalten. Auf ihrer Innenseite ist die Suturfläche gegen die Knochen des Schädeldachs zu erkennen, die eine kräftige, schräg dorsocaudad gerichtete Streifung zeigt (Abb. 4a). Ihre glatte Außenfläche geht mit einer gleichmäßig zunehmenden Krümmung in die Pars dentalis über (Abb. 3c, 4c). Der Winkel zwischen beiden ist flacher als beim Maxillare von Langenau, was zur Folge hat, daß die Zahnreihe stärker nach außen geneigt ist (Abb. 3b, c). Die Pars palatina ist kräftig ausgebildet und durch eine tiefe Furche von der Pars facialis getrennt. Der Übergang in die Pars dentalis ist dagegen recht flach, eine Zahnrinne ist nur schwach angedeutet (Abb. 3c). Am hinteren Ende der Pars facialis liegt das große, zweigeteilte Foramen für den Nervus infraorbitalis, auf der labialen Seite der Pars dentalis sind vier Foramina infraorbitalia vorhanden. Außerdem befinden sich noch zwei Foramina in der Zahnrinne.

Die Größe des Bruchstücks deutet auf ein Maxillare hin, das noch größer war als der Langenauer Fund, so daß das zugehörige Tier über 1,2 m lang gewesen sein dürfte.

Dentale von Kirchheim
Abb. 5, 6

Das linke Dentale ist unverdrückt und fast vollständig erhalten, lediglich das hintere Ende ist teilweise abgebrochen. Da diese Brüche jedoch frisch sind, muß der Knochen in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

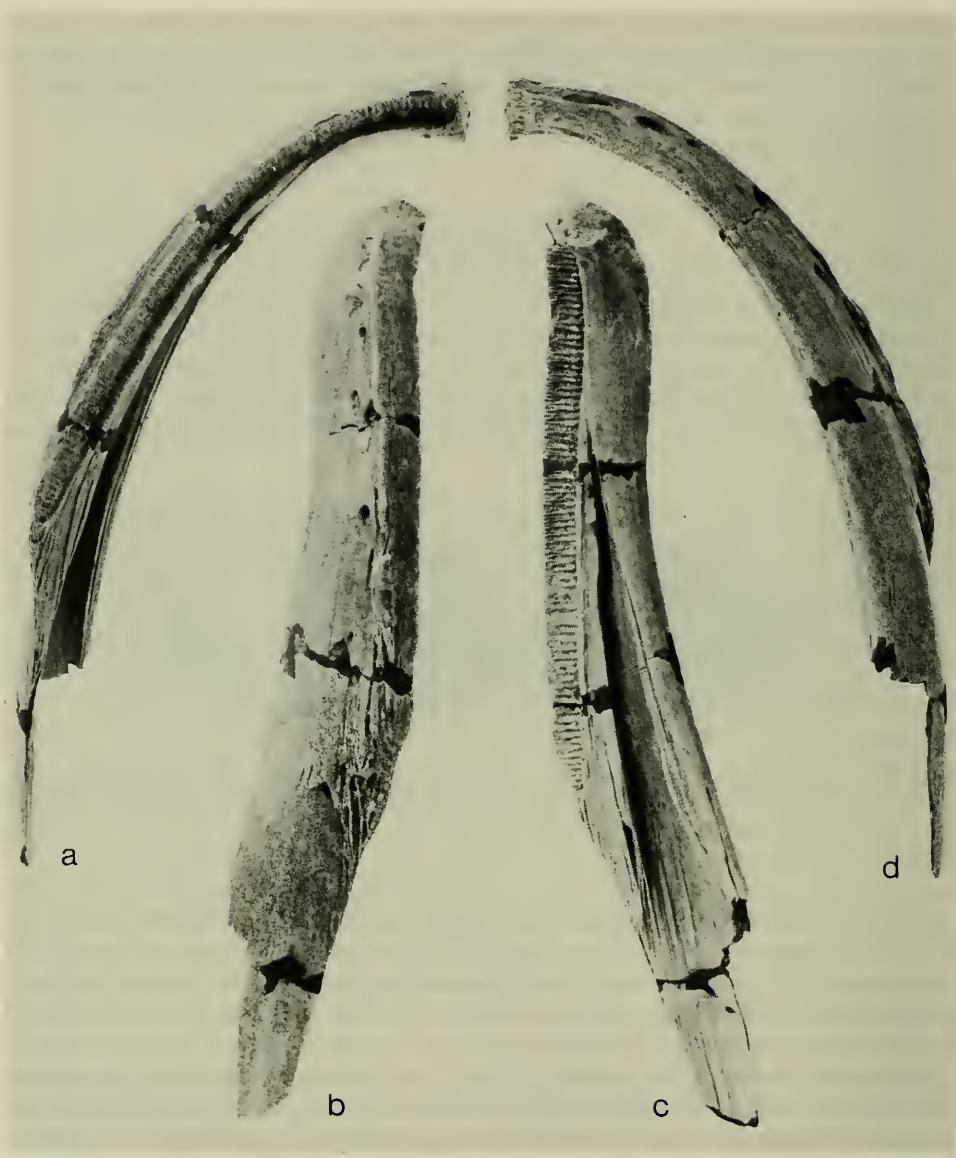


Abb. 5. *Andrias scheuchzeri*; linkes Dentale, a) von dorsal, b) von labial, c) von lingual, d) von ventral. Mittelmiozän, Obere Süßwassermolasse, Kirchheim; Heimatmuseum Kirchheim. — x 1.

vollständigem Zustand eingebettet worden sein, was auf einen nur kurzen Transportweg hindeutet. Die vorhandene Länge beträgt 124 mm (Sehnenmaß), von der ursprünglichen Gesamtlänge fehlen wahrscheinlich nur wenige Millimeter.

Das Dentale ist an der Symphyse stark labio-lingual verdickt, wodurch die Symphysenfläche einen gerundet viereckigen Umriß bekommt (Abb. 6a). Die Fläche ist fast glatt und stark dorso-ventral konvex gekrümmt. Die labiale Oberfläche des Knochens ist im wesent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lichen glatt, lediglich unmittelbar hinter der Symphyse ist sie in Längsrichtung gestreift. Etwa 8 mm hinter der Symphyse beginnt ein Längskiel, der parallel zum dorsalen Kieferrand verläuft und am Ende der Zahnreihe in zahlreiche Leisten und Furchen ausfranst (Abb. 5b). Diese Ausbildung ähnelt der am hinteren Ende des Maxillare von Langenau. Wie dort vertiefen sich die Furchen nach vorn und dringen als feine Kanäle in den Knochen ein. Unterhalb des Kiels liegen 6 Foramina, von denen die beiden vorderen rinnenartig in die Länge gezogen sind (Abb. 5b).

Der zugeschärfte dorsale Kieferrand, an dem innen die pleurodonten Zähne befestigt waren, hat durchgehend eine Höhe von 5,5 mm, lediglich auf den hinteren 8 mm ist der Rand schräg abgestutzt (Abb. 5c). Die Zahnkronen sind wie üblich nicht erhalten, und auch die Zahnsockel sind alle aufgebrochen, wodurch die charakteristische senkrechte Streifung entstanden ist. Die Gesamtzahl der Zähne betrug 82, die Länge der Zahnreihe beträgt 79 mm (Sehnenmaß). An der Basis der Zahnsockel verläuft durchgehend eine flache Rinne, in der unregelmäßig verteilt mehrere Foramina liegen (Abb. 5a, 6b—d)). Die Rinne wird vorn durch die Symphysenfläche abgeschlossen (Abb. 5a). Da sie auch hinten abgeschlossen ist, ist es unwahrscheinlich, daß sich die Zahnreihe auf dem Coronoid (Spleniale PARKER) fortgesetzt hat, wie dies PARKER (1882: 175) erwähnte. Außerdem wird der Processus coronoideus nicht vom Dentale gebildet (PARKER 1882: 174), sondern vom Coronoid (OSAWA 1902: 244). Er ist dementsprechend auch an dem vorliegenden Dentale nicht ausgebildet.

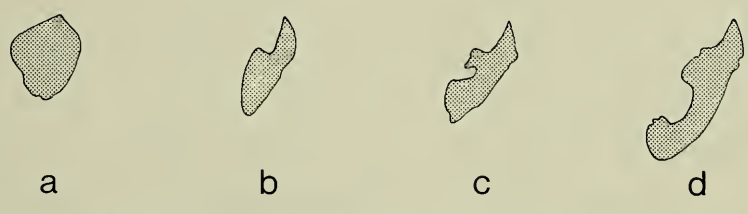


Abb. 6. *Andrias scheuchzeri*; linkes Dentale, a) Symphysenfläche, b—d) Querschnitte, b) 18 mm hinter der Symphyse, c) 46 mm hinter der Symphyse, d) 7 mm vor dem Ende der Zahnreihe. Mittelmiozän, Obere Süßwassermolasse, Kirchheim; Heimatmuseum Kirchheim. — x 1.

Die Höhe des Dentale unterhalb des zahntragenden Teils beträgt im vorderen Viertel 8,8 mm. Sie nimmt nach hinten deutlich zu, erreicht ihr Maximum am hinteren Ende der Zahnreihe mit 20 mm und nimmt danach wieder ab.

Auffällig ist die große Grube für den Meckelschen Knorpel auf der Innenseite des Dentale (Abb. 5c). Am hinteren Ende bedeckte das Dentale die Außenseite des Knorpels nur noch als dünne Lamelle, weshalb der Knochen hier auch abgebrochen ist. Am erhaltenen Ende beträgt die Knochenstärke nur noch 1 mm. Die Grube wird nach vorn schmaler, nähert sich dem Dorsalrand, der die Grube zunehmend auch von lingual überdeckt (Abb. 5c, 6c, d), bis er sich schließlich mit dem Ventralrand vereinigt, so daß der Meckelsche Knorpel vorn vollkommen vom Dentale umhüllt ist. Die Naht zwischen Dorsal- und Ventralrand der Grube verläuft in einer Rille weiter nach vorn, wo sie etwa 20 mm vor der Symphyse in die Zahnrinne mündet. Die Grube wurde lingual vom Coronoid abgedeckt, worauf noch die zum Teil kräftige Längsstreifung des Dentales oberhalb und unterhalb der Grube hindeutet. Das Coronoid endete etwa 3 cm vor der Symphyse.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Am Dorsalrand der Grube, etwa in Höhe des Hinterendes der Zahnreihe, dringt ein Kanal in Längsrichtung in den Knochen ein (Abb. 5c). In ihm verlief wahrscheinlich der Nervus alveolaris (OSAWA 1902: 306), dessen Enden vorn auf der labialen Seite aus den Foramina mentalia und aus den Foramina in der Zahnrinne wieder aus dem Knochen austraten. Der Nerv wurde begleitet vom Ramus alveolaris der Arteria temporalis (OSAWA 1902: 355).

Die Ventralseite des Dentale ist im vorderen Drittel zugeschärft, im hinteren Teil gerundet (Abb. 6b—d). Sie steigt zur Symphyse hin an (Abb. 5c), verläuft im vorderen Viertel etwa parallel zum Dorsalrand und biegt dann leicht nach unten ab.

Die ursprüngliche Gesamtlänge des Dentale läßt sich durch Vergleiche mit den rezenten Skeletten errechnen. So beträgt die Länge des zahntragenden Teils 60 bis 65% der Gesamtlänge des Dentale, was für den Kirchheimer Fund eine Länge von etwa 130 mm ergibt. Da Coronoid und Dentale hinten etwa in gleicher Höhe enden (OSAWA 1902: Taf. 14, Fig. B), ergibt sich eine Länge für das Coronoid von etwa 100 mm. Das Coronoid ist also länger als die halbe Kieferlänge (WESTPHAL 1958: 29) und stimmt hierin sehr gut mit den rezenten Skeletten überein (Länge des Coronoids = 73—78% der Länge des Dentale).

Das Dentale von Kirchheim ist geringfügig kürzer als das des Darmstädter Skeletts (139 bzw. 141 mm bei 107 cm Gesamtlänge), was auf eine Länge von etwa einem Meter für das Tier von Kirchheim schließen läßt.

Zahnkronen von Langenau
Abb. 7

Alle bisher in Langenau gefundenen Zahnkronen von *Andrias* zeigen recht deutlich zwei Spitzen, eine Hauptspitze und eine nur schwach ausgebildete, niedrigere und schmalere Spitze auf der labialen Seite der Hauptspitze. Die zur Mundhöhle hin gekrümmte, zungenförmige Hauptspitze ist apical labio-lingual abgeflacht und läuft beiderseits in eine zugeschärfte Kante aus. Die Länge der Schneidekanten variiert zwischen der Hälfte und einem Drittel der Kronenhöhe. Auch die Stärke ihrer Krümmung ist unterschiedlich (Abb. 7/1b, 2b). Die Schneiden sind jedoch immer der labialen Seite näher als der lingualen. Die zweite, bedeutend kleinere Spitze ist ebenfalls zungenförmig und läuft wie die Hauptspitze seitlich in Schneidekanten aus. Diese sind aber nicht so deutlich ausgeprägt, da die Sekundärspitze nur als dünne Lamelle an die Hauptspitze angeschmiegt ist. Die Sekundärspitze ist, von der Basis der Zahnkrone aus gerechnet, stets ca. 20% kürzer als die Hauptspitze, wobei aber die Länge der Schneidekanten entsprechend derjenigen der zugehörigen Hauptspitze variiert (Abb. 7/1b, 2b). Die Zahnkronen sind nicht immer symmetrisch ausgebildet, das heißt, die Hauptspitze kann nach einer Seite geneigt sein (Abb. 7/2a). Bei der Nebenspitze wirkt sich diese Neigung nicht aus. Diese Zähne stammen aus den hinteren Teilen der Zahnreihen, wo die Zahnspitzen zum Rachen hin geneigt sind (SCHMIDT 1958: 48). Die labiale Oberfläche der Nebenspitze ist gewöhnlich konvex gewölbt, bei einigen Exemplaren ist sie jedoch vollkommen eben. Die Zahnspitze ist mit Schmelz überzogen, der bis etwas unterhalb der Schneiden reicht. Labial und lingual reicht die Schmelzkappe nicht ganz so weit herab. Die Grenze Schmelz/Dentin ist an den hier abgebildeten, mit Gold beschichteten Exemplaren kaum zu erkennen, an den unbeschichteten Kronen ist sie dagegen recht deutlich sichtbar. An einigen Zähnen ist eine dunkelbraune Färbung zu erkennen, die an der Kronenspitze am intensivsten ist, und die etwas

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

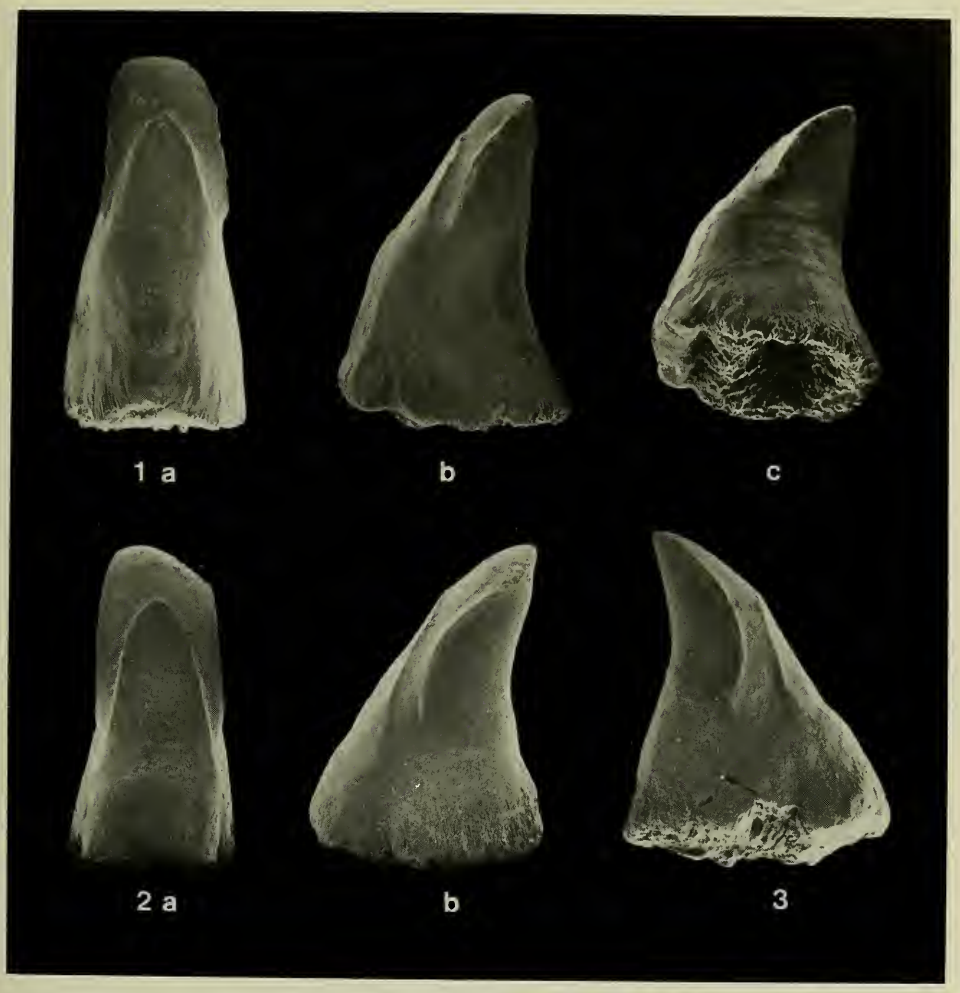


Abb. 7. *Andrias scheuchzeri*; Zahnkronen. Untermiozän, Langenau. — x 20.
1) Schwarze Schicht; SMNS 55071; a) von labial, b) von lateral, c) schräg von basal-lateral;
2) Gelbe Schicht, SMNS Inv.-Nr. 55069; a) von labial, b) von lateral;
3) Gelbe Schicht, SMNS Inv.-Nr. 55068; von lateral.

die beiden Seiten hinab verläuft. Entsprechende Färbungen sind auch von rezenten Zähnen bekannt (SCHMIDT 1958).

Unterhalb der Schneiden ist die Krone leicht seitlich eingeschnürt (Abb. 7/1 a, 2 a). Die Oberfläche des unteren Kronenteils ist im wesentlichen glatt, lediglich im basalen Teil sind zahlreiche feine Längsfurchen vorhanden (Abb. 7/1 c, 2 b). Im Gegensatz zur Kronenspitze ist die Kronenbasis seitlich komprimiert, was vor allem durch eine massive, von der übrigen Krone leicht abgesetzte Verdickung auf der labialen Seite hervorgerufen wird (Abb. 7/1 c). Die Verdickung kann bei einzelnen Exemplaren recht stark ausfallen (Abb. 7/3). Diese Morphologie der Kronenbasis hängt mit der gelenkigen Verbindung von Krone und Sockel zusammen, die im Detail von GREVEN & CLEMEN (1980) beschrieben worden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist, und die offensichtlich auch beim fossilen Riesensalamander ausgebildet gewesen ist. Die Öffnung der Pulpa (Abb. 7/1 c) ist bedeutend kleiner als bei den von GREVEN & CLEMEN (1980) abgebildeten rezenten Zähnen, was möglicherweise mit dem unterschiedlichen Alter der Individuen zusammenhängt. Bei etlichen Zahnkronen (nicht bei den abgebildeten) ist der basale Teil mehr oder weniger stark von dem nachfolgenden Ersatzzahn resorbiert worden, und zwar immer lingual stärker als labial.

Aufgrund der großen Ähnlichkeit mit den von SCHMIDT (1958) und GREVEN & CLEMEN (1980) beschriebenen und abgebildeten Zahnkronen von rezenten Riesensalamandern und ihrer Größe (Höhe der Kronen bis 2,2 mm) ist eine Zugehörigkeit der fossilen Kronen zu *Andrias scheuchzeri* offensichtlich.

Wirbel von Langenau (Gelbe Schicht)
Abb. 8, 10a

Der Wirbel ist vollständig erhalten und nur geringfügig verdrückt. Das Zentrum hat eine Länge von 29 mm, ist tief amphizöl und in der Mitte seitlich komprimiert. Seine Gelenkgruben haben eine Höhe von 20 mm. Die Spitzen der Hohlkegel liegen nicht so weit dorsal wie bei den anderen Wirbeln, was auch in dem stärker nach unten durchgebogenen Boden des Neuralrohres zum Ausdruck kommt (Abb. 10a). Der Ventralkiel ist hinten und besonders vorn wulstig aufgebläht, ein kleines Foramen für die Arteria abdominalis, die die Verbindung zwischen der Aorta und den Arteriae vertebrales collaterales herstellt (OSAWA 1902: 246), liegt rechts von ihm. Die großen Querfortsätze haben eine Länge von 28 mm und stehen in einem Winkel von etwa 70° zur Körperlängsachse. Nach Bruchstellen an ihrer Basis zu urteilen war der ursprüngliche Winkel jedoch etwas spitzer. Die ventralen Kanten der Fortsätze liegen waagrecht, die dorsalen Kanten verlaufen unter einem Winkel von 20° nach oben (Abb. 8a). Dadurch vergrößert sich die Höhe der Querfortsätze von 10 bis 11 mm an der Basis auf 20 mm an den distalen Enden. Während der Querschnitt der Fortsätze an der Basis dreieckig ist, sind die distalen Enden stark cranio-caudad komprimiert und nach hinten geneigt (Abb. 8c). Die Basis wird vom Canalis transversarius durchbrochen, durch den die Arteria vertebralis collateralis verläuft (OSAWA 1902: 247). Oberhalb der vorderen Öffnungen der Canales transversarii erheben sich die beiden Präzygapophysen schräg dorso-craniad. Die Gelenkflächen sind länglich-oval und konkav gekrümmt, ihre Längsachsen divergieren craniad. Auf den Flächen liegen zahlreiche feine Poren (Abb. 8b). Der Vorderrand des Neuraldaches, der sich zwischen ihnen erstreckte, ist nicht mehr erhalten. Auf ihm entsprang ein scharfer Kiel, der unter einem Winkel von ca. 40° nach hinten ansteigt und dort den First der dachförmigen Vorderfläche des Processus spinosus bildet (Abb. 8a). Der Dornfortsatz, der den Wirbelkörper erheblich nach hinten überragt, endet offen (Abb. 8b). Seitlich am Dornfortsatz liegen in halber Höhe die beiden Postzygapophysen, deren Gelenkflächen länglich-oval und konvex gekrümmt sind. Auch sie liegen noch hinter dem Rand des Zentrums (Abb. 8c).

Die Wirbelbreite mit den Querfortsätzen beträgt 76 mm. Wenn man die Stellung der Querfortsätze, die durch Verdrückung etwas zu weit abgespreizt sind, korrigiert, beträgt sie 72 mm. Die Höhe bis zur Spitze des Dornfortsatzes beträgt 52 mm.

Obwohl an einem einzelnen Wirbel nur schwer feststellbar ist, aus welchem Bereich der Rumpfwirbelsäule er stammt (WESTPHAL 1958: 31; MESZOELY 1966: 503), spricht hier einiges dafür, daß es sich um einen Sacralwirbel handelt. Zum Vergleich dienten vor allem die beiden rezenten Skelette in Karlsruhe und Darmstadt, deren Herkunft (Japan oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Abb. 8. *Andrias scheuchzeri*; Sacralwirbel, a) von vorn, b) von dorsal, c) von rechts; Untermiozän, Gelbe Schicht, Langenau; SMNS Inv.-Nr. 55000. — x 1.

China) allerdings nicht bekannt ist. Nach der ovalen Form der Augenhöhlen könnte es sich um japanische Riesensalamander handeln (Estes 1981: 16).

Für die Deutung als Sacralwirbel sprechen folgende Punkte:

1. Am auffälligsten ist die große Höhe der distalen Enden der Querfortsätze (Abb. 8 a), die am Sacralwirbel gewöhnlich deutlich größer ist als an allen anderen Wirbeln (Osawa 1902: 248). Dies trifft auch für das Karlsruher Skelett zu; bei dem aus Darmstadt ist die Situation nicht ganz so eindeutig. Hier besitzen auch die vorderen Rumpfwirbel recht hohe Querfortsätze, beim Sacralwirbel ist nur der rechte Fortsatz hoch, der linke ist relativ niedrig. Im Verhältnis zur Wirbellänge ist die Höhe der Querfortsätze beim Langenauer Wirbel jedoch größer als bei allen Wirbeln der Vergleichsskelette.

2. Die Gelenkflächen der Zygapophysen stehen relativ schräg (Abb. 8 a), was besonders im vorderen und hinteren Rumpfbereich der Fall ist.

3. Die Gelenkflächen sind schmal, was ebenfalls nur für den vorderen und besonders den hinteren Rumpfbereich und den vorderen Schwanzbereich zutrifft. Im mittleren Rumpfbereich sind sie bedeutend breiter und fast kreisrund (Westphal 1958: Abb. 3).

4. Der Dornfortsatz überragt die Postzygapophysen deutlich nach hinten. Bei den rezenten Skeletten ist im gesamten Rumpfbereich das Gegenteil der Fall (Westphal 1958: Abb. 3), beim Sacralwirbel enden sie in gleicher Höhe, und erst beim ersten Schwanzwir-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bel, der sonst einem Rumpfwirbel gleicht, ist der Dornfortsatz länger, wie auch bei den folgenden Schwanzwirbeln (WESTPHAL 1958: Abb. 3).

5. Die unterschiedliche Höhenlage der Zygapophysen (Abb. 8c). Die Innenränder der Gelenkflächen liegen bei den Präzygapophysen 5 mm über dem Dorsalrand des Zentrums, bei den Postzygapophysen 9 mm. Dies weist darauf hin, daß auch die Präzygapophysen des nachfolgenden Wirbels höher gelegen haben müssen. Derartige Verhältnisse wurden nur am zweiten Schwanzwirbel des Darmstädter Skeletts vorgefunden, also nahe dem Sacralwirbel.

Der Wirbel stammt von einem sehr großen Tier, das möglicherweise das bisher größte bekannte Exemplar aus dem europäischen Tertiär, das Exemplar 1 aus Zürich mit einer geschätzten Länge von 1,35 m (WESTPHAL 1958: 59), an Größe noch übertraf (Abb. 14).

Wirbel von Langenau (Schwarze Schicht)
Abb. 9, 10c

Dem Wirbel, der einige Anomalien zeigt, fehlen der linke Querfortsatz, die rechte Präzygapophyse und die linke Postzygapophyse. Der Neuralbogen mit dem Processus spinosus ist verdrückt.

Das caudale Ende des Wirbelzentrums zeigt die typische Ausbildung eines *Andrias*-Rumpfwirbels mit dem tiefen, asymmetrischen Hohlkegel, dessen Spitze weit nach dorsal verschoben ist (Abb. 9d). Die Höhe der Gelenkgrube beträgt 20 mm. Der rechte Processus

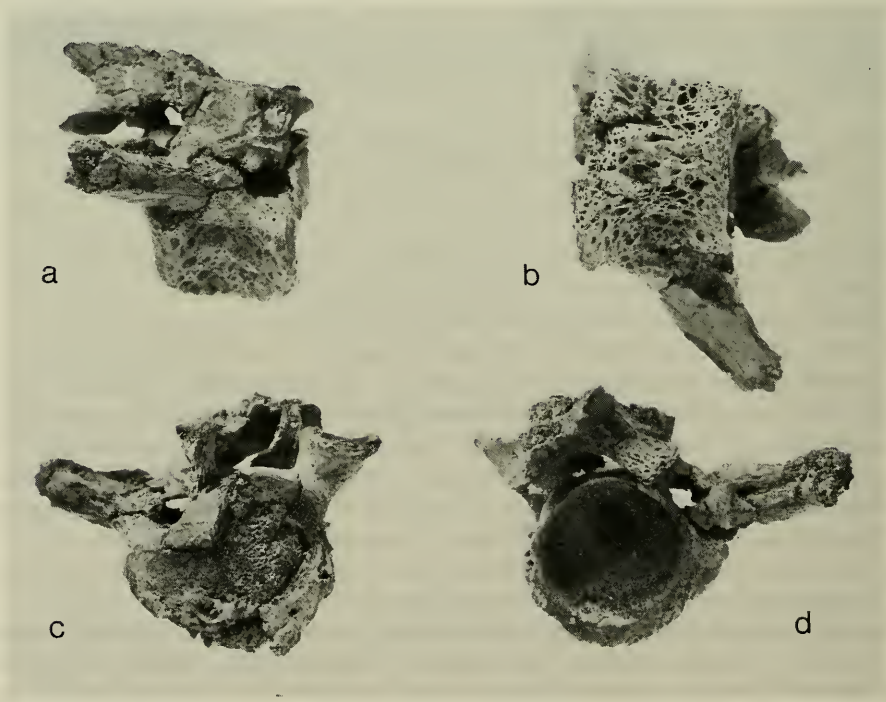


Abb. 9. *Andrias scheuchzeri*; anomaler Rumpfwirbel, a) von rechts, b) von ventral, c) von vorn, d) von hinten. Untermiozän, Schwarze Schicht, Langenau; SMNS Inv.-Nr. 53877. — x 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

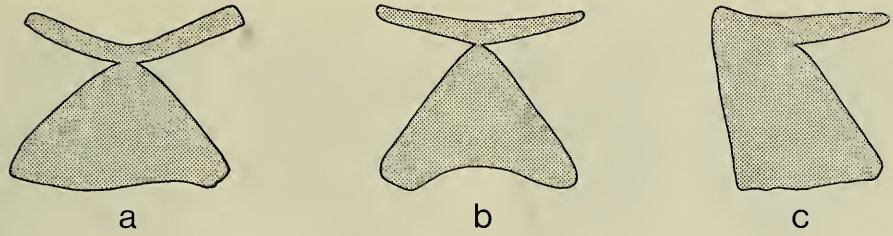


Abb. 10. *Andrias scheuchzeri*; Längsschnitte verschiedener Wirbelzentra, von links gesehen; x 1; a) Sacralwirbel, Untermiozän, Gelbe Schicht, Langenau; SMNS Inv.-Nr. 55000; b) Rumpfwirbel, Untermiozän, Kirchberger Schichten, Oberkirchberg, SMNS Inv.-Nr. 54794; c) anomaler Rumpfwirbel, Untermiozän, Schwarze Schicht, Langenau; SMNS Inv.-Nr. 53877.

transversus, der das Wirbelende deutlich nach hinten überragt, steht in einem Winkel von ca. 60° zur Körperlängsachse (Abb. 9b). Wie bei *Andrias* üblich, ist die Basis durch den Canalis transversarius zweigeteilt. Der dorsale Rand der Basis liegt etwa in Höhe des Dorsalrandes des Wirbelzentrums und damit tiefer als gewöhnlich (Abb. 9c). Außerdem beginnt der Querfortsatz direkt am Hinterrand des Zentrums (Abb. 9b), und nicht etwas von diesem abgerückt, wie es bei rezenten (WESTPHAL 1958: Abb. 3) und auch bei fossilen Wirbeln von *Andrias* üblicherweise der Fall ist (Abb. 8c, 11b, 12b). Der Processus spinosus war, soweit noch zu erkennen ist, recht groß und überragte, wie die Postzygapophyse, das Wirbelende beträchtlich (Abb. 9a). Die Präzygapophyse endet am Vorderrand des Wirbelkörpers. Ihre Gelenkfläche ist genauso ausgebildet wie die an dem Wirbel aus der Gelben Schicht.

Während diese Ausbildungen nur geringe Unterschiede zu einem typischen Wirbel von *Andrias* erkennen lassen, ist das Vorderende des Zentrums, das leider nicht ganz vollständig erhalten ist, sehr ungewöhnlich gestaltet (Abb. 9c, 10c). So ist es nicht wie üblich tief konisch ausgehöhlt, sondern besitzt eine fast ebene Endfläche. Diese craniale Endfläche ist auch nicht kreisrund, sondern sie zeigt nach rechts (auf Abb. 9c nach links) eine deutliche Ausbuchtung. Die gesamte Oberfläche des Zentrums ist unterhalb der Querfortsätze von zahllosen kleineren und größeren Foramina durchbrochen (Abb. 9b), wodurch der Knochen ein schwammiges Aussehen bekommt, wie es ähnlich auch ein von CHKHIKVADZE (1982: Taf. 2, Fig. 6) abgebildeter Wirbel von *Zaisanurus beliajevae* CHERNOV zeigt. Auch an dem rezenten *Andrias*-Skelett von SCHLEICH hat ein Wirbel eine ähnlich poröse Oberfläche, während die übrigen Wirbel „normal" ausgebildet sind. Ein größeres Foramen für die Arteria abdominalis ist nicht vorhanden.

Ungewöhnlich ist auch die Länge des Zentrums, denn es ist bedeutend kürzer als die Zentra der in der Größe vergleichbaren Wirbel aus der Gelben Schicht von Langenau und von Oberkirchberg (Abb. 10, 14). Hinzu kommt, daß es ventral 4 mm kürzer ist als dorsal. Derartige Längenunterschiede innerhalb eines Wirbels sind ungewöhnlich, treten in ähnlichem Umfang aber auch an einem Wirbel des rezenten *Andrias*-Skeletts von SCHLEICH auf. Dies ist (zufällig?) derselbe Wirbel, der auch die poröse Knochenoberfläche zeigt.

Wahrscheinlich war der Wirbel durch eine unvollkommene Synostose mit dem vorhergehenden Wirbel verbunden. Das Wirbelende war zwar abgeflacht, was mit einer Verkürzung des Wirbels einhergegangen ist, aber die Verwachsung war nicht sehr innig. Daher haben sich die Wirbel nach dem Zerfall des Skeletts wieder voneinander getrennt. Beim rezenten Riesensalamander treten Synostosen innerhalb der gesamten Wirbelsäule auf.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auch hierbei ist eine Verkürzung der Wirbel zu beobachten (CLAUS 1877: 815, Abb. 10, 11; SHIMADA 1911: 7; WESTPHAL 1958: 33). Entsprechendes ist auch von den rezenten *Salamandra salamandra* und *Salamandra terdigitata* bekannt (LIST 1884; WIEDERSHEIM 1875: 118).

Auch dieser Wirbel stammt von einem recht großen Tier von vermutlich etwa 1,3 m Länge (Abb. 14).

Wirbel von Eggingen

Abb. 11

Dem Wirbel fehlen ein Teil des Neuralbogens sowie Teile der Zygapophysen und die distalen Enden der Querfortsätze. Das Wirbelzentrum hat eine Länge von 20 mm und zeigt die für einen Rumpfwirbel von *Andrias* typische Ausbildung. Die Gelenkgruben haben eine Höhe von 11,5 mm. Auffällig ist die sehr starke laterale Einschnürung des ventralen Teils des Wirbelkörpers. Dadurch ist ein recht scharfer Ventralkiel entstanden, auf dessen rechter Seite ein kleines Foramen für die Arteria abdominalis liegt (Abb. 11b). Eine Gabelung der Transversalkanäle, wie sie THENIUS (1954) beschrieben hat, ist weder an diesem noch an einem der anderen Wirbel zu beobachten. Da sie auch von rezenten Wirbeln unbekannt ist, ist die Gabelung wohl als Ausnahme zu betrachten. Sie wurde vermutlich verursacht durch die Gabelung der Vertebralarterie, die sich normalerweise jedoch erst außerhalb des Knochens gabelt (OSAWA 1902: 358).

Der Wirbel zeigt eine Ausbildung, die bisher nur von Wirbeln des rezenten *Andrias* beschrieben worden ist. Auf beiden Seitenwänden des Neuralrohres befindet sich in der Mitte zwischen Vorder- und Hinterrand auf halber Höhe je eine kurze, zugeschärfte Knochenleiste, die sich in Längsrichtung erstreckt. Bei diesem Wirbel ist nur die rechte Leiste erhalten (Abb. 11c, d). Es handelt sich um den Seitenbandfortsatz (Processus ligamenti longitudinalis, SHIMADA 1911: 12), an dem das Seitenband des Rückenmarks (Ligamentum longitudinale laterale, SHIMADA 1911: 75) befestigt ist. Auch an dem Wirbel aus Brunn-Vösendorf ist einer dieser Fortsätze erhalten (THENIUS 1954: Abb. 1c). Unterhalb der Leisten liegen einige kleine Foramina. Wie auch an rezenten Wirbeln zu beobachten ist, münden die feinen Kanälchen in die Transversalkanäle. Es bestehen also außer durch die Foramina intervertebralia weitere Verbindungen zwischen dem Neuralkanal und den beiden Transversalkanälen.

Der Wirbel stammt von einem etwa 0,9 m langen Tier (Abb. 14).

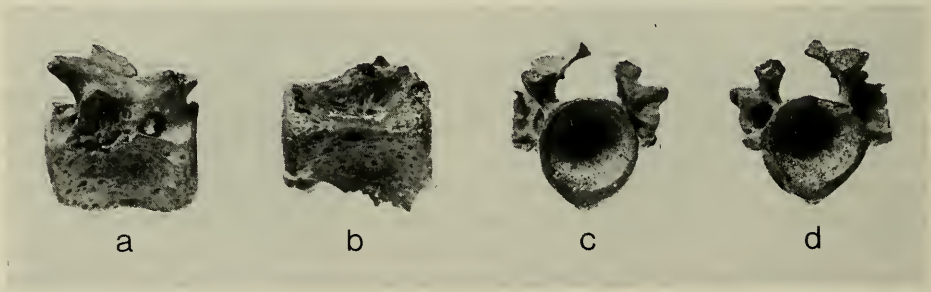


Abb. 11. *Andrias scheuchzeri*; Rumpfwirbel, a) von rechts, b) von ventral, c) von vorn, d) von hinten. Untermiozän, Grimmelfinger Schichten, Eggingen. — SMNS Inv.-Nr. 50031. — x 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

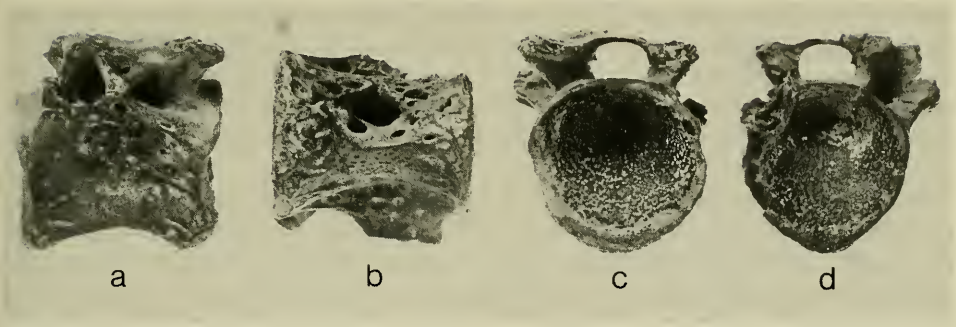


Abb. 12. *Andrias scheuchzeri*; Rumpfwirbel, a) von rechts, b) von ventral, c) von vorn, d) von hinten. Untermiozän, Kirchberger Schichten, Oberkirchberg; SMNS Inv.-Nr. 54794. – x 1.

Wirbel von Oberkirchberg
Abb. 10b, 12

Dem sehr großen Wirbel fehlt fast das gesamte Neuraldach mit dem Dornfortsatz und den Postzygapophysen, die Querfortsätze und ein Teil des caudalen Endes des Zentrums. Das Zentrum hat eine Länge von 27 mm, die vordere Gelenkgrube ist 21 mm hoch. Es ist in der für *Andrias* typischen Weise tief amphizöl, wobei die Kegelspitzen weit nach dorsal verschoben sind (Abb. 10b). Auf der Ventralseite des Zentrums, etwas links von der Mitte, liegt neben einem kleineren Foramen das sehr große Foramen für die Arteria abdominalis (Abb. 12b). Bemerkenswert ist die große Zahl der Foramina, besonders unterhalb der Querfortsätze (Foramina nutritiva, SCHUMACHER 1956), sowie eine größere Vertiefung dorsal der Fortsätze, wie sie SCHUMACHER (1956: 728) auch vom rezenten *Andrias* beschrieben hat.

In der übrigen Ausbildung stimmt der Wirbel im wesentlichen mit den anderen Wirbeln überein. Auch die Foramina und einer der beiden Seitenbandfortsätze im Neuralkanal sind vorhanden (Abb. 12c, d). Das Dach des Neuralrohres ist zwischen den beiden Präzygapophysen noch nahezu eben (Abb. 12c) und noch nicht hochgewölbt wie bei dem vollständigen Wirbel von Langenau (Abb. 8a). Der Anstieg des Dornfortsatzes, der nicht erhalten ist, kann daher frühestens in der Mitte des Wirbels begonnen haben. Dies könnte darauf hindeuten, daß der Wirbel aus dem mittleren Rumpfbereich stammt.

Das zugehörige Tier hat nach den von WESTPHAL (1958: 72) angegebenen Wirbellängen eine Länge von etwa 1,3 m besessen, womit es etwa dem großen Züricher Exemplar entspricht, dessen Wirbel ebenfalls eine Länge von 27 mm haben (HEER 1865: 403).

5. Diskussion

Zur Familie Cryptobranchidae FITZINGER, 1826, gehören zwei Gattungen mit drei rezenten Arten, die asiatischen Riesensalamander mit der japanischen Art *A. japonicus* (TEMMINCK) und der sehr ähnlichen chinesischen Art *A. davidianus* (BLANCHARD) und die nordamerikanischen Schlammteufel *Cryptobranchus alleganiensis* (DAUDIN) (FROST 1985). Die morphologischen Unterschiede und auch die Unterschiede in der Lebensweise dieser Tiere sind jedoch so gering, daß THENIUS (1954) und später auch NAYLOR (1981) vorschlugen, beide Gattungen zusammenzufassen. WESTPHAL, der 1958 die bis heute

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ausführlichste Bearbeitung der Fossilfunde dieser Tiergruppe vorlegte, behielt jedoch die Trennung in zwei Gattungen bei, ebenso wie später auch ESTES (1981) und FROST (1985). Da die Unterteilung in *Cryptobranchus* und *Andrias* inzwischen in zunehmendem Maße auch in die Sekundärliteratur übernommen worden ist, bin ich dafür, diese jetzt erreichte Vereinheitlichung der Systematik nicht durch erneuten Wechsel der Gattungsnamen zunichte zu machen.

Wie bereits bei den Beschreibungen deutlich geworden ist, bestätigen die neuen Knochenfunde die bereits durch WESTPHAL (1958) festgestellte Übereinstimmung zwischen den fossilen mitteleuropäischen und den rezenten ostasiatischen Formen der Riesensalamander. Dabei ergänzen die Neufunde wegen ihrer zum Teil sehr guten Erhaltung die Beschreibungen von WESTPHAL (1958, 1970) in einigen Punkten, die an den flachgedrückten Skeletten nicht zu beobachten waren, wodurch sie einen Vergleich der fossilen und rezenten Formen in zusätzlichen Punkten ermöglichen. Besonders wird hierdurch auch ein Vergleich mit dem nordamerikanischen und asiatischen Fossilmaterial möglich, das sich zum Teil durch eine ähnlich gute Erhaltung auszeichnet.

Als diagnostisches Merkmal des Maxillare wurde von MESZOELY (1966) vor allem die Form der Pars facialis verwendet, da diese bei *Cryptobranchus* nur mit dem Präfrontale und dem Frontale in Kontakt steht, bei *Andrias* dagegen zusätzlich noch mit dem Nasale. Innerhalb der Gattung hielten TIHEN & CHANTELL (1963) und MESZOELY (1966) bei *A. matthewi* aus dem Miozän der USA die Krümmung des Maxillare und die relative Höhe des freien Teils der Pars dentalis für bedeutend. In beiden Merkmalen besteht vollkommene Übereinstimmung zwischen *A. matthewi* und dem Maxillare von Langenau. Die Pars dentalis ist bei *A. matthewi* 13,2 bis 15 mm hoch bei einer Gesamtlänge des Maxillare von 101,7 mm (MESZOELY 1966), 12 bis 13 mm hoch bei 90 mm Gesamtlänge beim Langenauer Maxillare. Die Krümmung ist an den beiden rezenten Skeletten von *Andrias* dagegen stärker als bei *A. matthewi* und dem Langenauer Maxillare (Abb. 13). So entspricht die Krümmung des Maxillare aus Karlsruhe (Maxillare-Länge = 40,5 mm) exakt der eines Exemplars von *C. alleganiensis* (L = 48,0 mm, TIHEN & CHANTELL 1963: Abb. 2 Mitte), und die des Maxillare aus Darmstadt (L = 82,0 mm) der eines anderen Exemplars von *C. alleganiensis* (L = 34,0 mm, TIHEN & CHANTELL 1963: Abb. 2 links). Der Grad der Krümmung hat daher für die Systematik hier keine Bedeutung, da die Differenzen zu gering sind und die Variationsbreite beider Gattungen nahezu übereinstimmt. Das gleiche gilt wohl auch für die Tiefe der Zahnrinne, die bei *A. matthewi* geringer sein soll als bei den fossilen europäischen und den rezenten Formen (MESZOELY 1966: 514). So hat das Maxillare von Langenau eine tiefe Zahnrinne (Abb. 3a, b), ebenso wie das Karlsruher Skelett, das fragmentäre Maxillare von Eggingen zeigt dagegen nur die Andeutung einer Rinne (Abb. 3c), ebenso das rezente Skelett aus Darmstadt. Auch der Querschnitt im Bereich der Pars facialis scheint recht variabel zu sein (Abb. 3b, c). Besonders die Eindellung auf der Außenseite ist nur beim Langenauer Maxillare vorhanden, bei keinem anderen fossilen oder rezenten Skelett wurde sie in dieser Deutlichkeit festgestellt.

Bei dieser Variabilität ist es fraglich, ob die Unterschiede im Querschnitt, die die kleinen Fragmente von *A. saskatchewanensis* aus dem Paläozän von Nordamerika zeigen (NAYLOR 1981: Abb. 3F, G), ausreichen, um eine artliche Abtrennung zu rechtfertigen. Auch die Maxillaria von *A. karelcapeki* und *Zaissanurus beliajevae* aus dem Tertiär Asiens (CHKHIKVADZE 1982) zeigen keine signifikanten Unterschiede gegenüber dem Maxillare von Langenau oder dem des rezenten *Andrias*.

Die Anzahl der Zähne je Maxillare beträgt nach WESTPHAL (1958: 29) beim rezenten *Andrias* 80—100. Dies stimmt mit dem Skelett von Darmstadt überein (92), am Karlsruher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

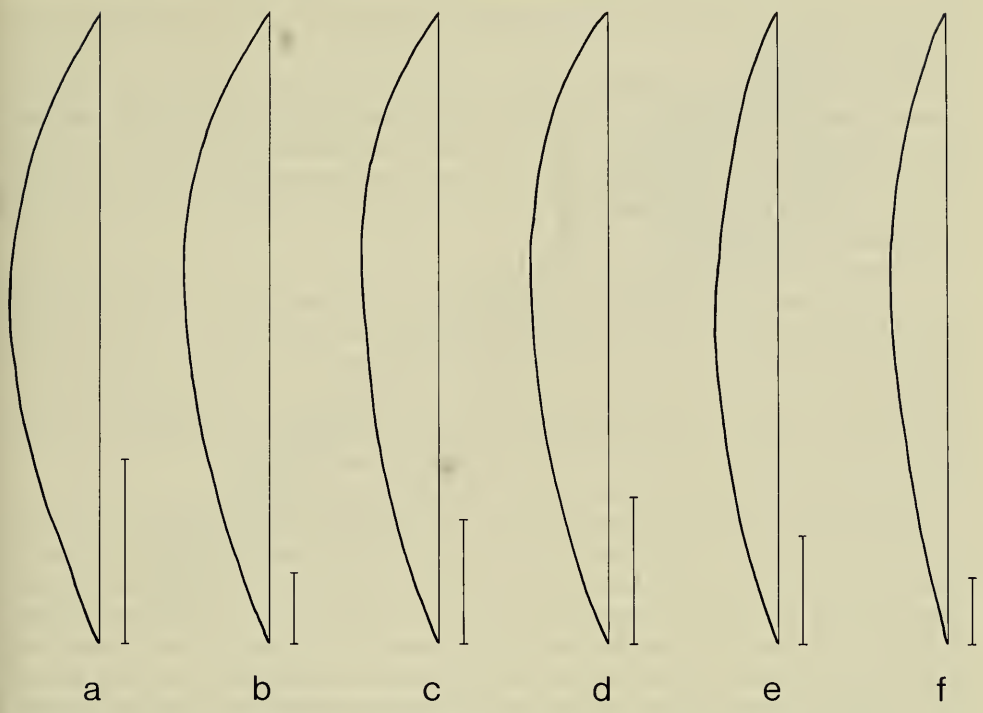


Abb. 13. Krümmung verschiedener Maxillaria von *Cryptobranchus* und *Andrias*.
a) *C. alleganiensis*, rezent (TIHEN & CHANTELL 1963: Abb. 2 links).
b) *A. japonicus*, rezent, Darmstadt.
c) *C. alleganiensis*, rezent (TIHEN & CHANTELL 1963: Abb. 2 mitte).
d) *A. japonicus*, rezent, Karlsruhe.
e) *A. scheuchzeri* (= *C. mccalli*, = *A. matthewi*), Obermiozän (TIHEN & CHANTELL 1963: Abb. 2 rechts).
f) *A. scheuchzeri*, Untermiozän, Gelbe Schicht, Langenau; SMNS Inv.-Nr. 53925.
Maßstab = 1cm

Skelett sind es jedoch nur 65 Zähne. Auch zwei rezente Skelette aus Bern zeigen jeweils nur etwa 60 Zähne (GREVEN & CLEMEN 1980: Abb. 1 b, c). Die Anzahl der Zähne scheint nur bedingt größenabhängig zu sein, da das große Berner Skelett nur 15 cm kleiner ist als das Darmstädter Exemplar, aber trotzdem 30 Zähne weniger aufweist. Auch bei *Cryptobranchus* sind Anzahl der Zähne und Größe des Tieres nicht exakt korrelierbar (TIHEN & CHANTELL 1963: 508). Somit liegt das Maxillare von Langenau mit ca. 70 Zähnen im Bereich des rezenten *Andrias*. Dies trifft auch auf die nordamerikanische Art *A. matthewi* zu, wo bei einem Tier von ca. 0,8 m Länge 75 Zähne, bei einem Tier von ca. 1,4 m Länge 107 Zähne vorhanden sind (MESZOELY 1966: 506, 509). Die Anzahl der Zähne auf dem Maxillare schwankt also zwischen 60 und 110, wobei eine gewisse Größenabhängigkeit feststellbar ist. Bei dem kleineren *Cryptobranchus* liegen die Zahlen noch niedriger, etwa zwischen 38 und 60 je Maxillare (REESE 1906: 287; TIHEN & CHANTELL 1963: 508).

Entsprechend dem Maxillare sind auch die Unterschiede in der Ausbildung des Dentale zu unwesentlich, um eine artliche Trennung der verschiedenen Vorkommen vornehmen zu können. Dies gilt für geringe Unterschiede in der Längskrümmung ebenso, wie für die Tiefe der Zahnrinne (MESZOELY 1966). Während die Zahnrinne am Karlsruher Skelett in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihrer Ausbildung etwa dem Kirchheimer Dentale entspricht, ist sie am Darmstädter Skelett sehr breit und flach.

Außer diesen beiden Merkmalen wurde vor allem das Verhältnis von Höhe des zahntragenden Teils zur Gesamthöhe im vorderen Teil des Dentale für die Systematik herangezogen (HOLMAN 1977). Während am rezenten *Andrias* das Verhältnis nach HOLMAN (1977) 1:2 ist, beträgt es am Karlsruher Skelett 1:2,4 und am Darmstädter Skelett 1:3. Da alle fossilen Dentalia innerhalb dieser Variationsbreite liegen, hat auch dieses Merkmal keine systematische Bedeutung.

Als weiteres Unterscheidungsmerkmal wurde von HOLMAN (1977) das Vorhandensein oder Fehlen einer länglichen Grube entlang der Foramina mentalia auf der labialen Seite des Dentale erwähnt. Auch dies ist jedoch nur eine individuelle Variation. In diese Grube münden die Enden des Nervus alveolaris (WESTPHAL 1958: 29). Dabei kann diese Grube in voller Länge offen sein oder teilweise geschlossen, wie dies beim Kirchheimer Dentale der Fall ist. Die verbleibenden Öffnungen haben daher auch meist eine längliche Form. Eine ähnliche Erscheinung wird auch von der Zahnrinne beschrieben, die über eine gewisse Länge von Knochen überwachsen sein kann (MESZOELY 1966: 508).

Die Anzahl der Zähne am Dentale beträgt nach WESTPHAL (1958: 29) 80—100. Wie am Maxillare sind jedoch auch hier die Differenzen größer (Karlsruhe 65 und 69, Darmstadt 96 und 101), so daß die Anzahl kaum von systematischer Bedeutung ist. Das Kirchheimer Dentale besaß 82 Zähne, das große Dentale von *A. matthewi* ca. 110 (MESZOELY 1966: 508). Die Zunahme der Zahnzahl bei zunehmender Größe kommt beim Dentale also deutlicher zum Ausdruck. Das fast vollständige Dentale aus dem Pleistozän von Japan soll nur 33 Zähne besessen haben, was mir, verglichen mit der Abbildung, allerdings wesentlich zu niedrig erscheint (SHIKAMA & HASEGAWA 1962). Beim rezenten *Cryptobranchus* wurden 45 Zähne gezählt (REESE 1906: 297), beim fossilen *C. guildayi* aus dem Pleistozän Nordamerikas etwa 35 bis 55 (HOLMAN 1977, 1982).

Die nur in seltenen Fällen an den Kiefern der Skelette von Öhningen erhalten gebliebenen Zähne sind von WESTPHAL (1958) nicht näher beschrieben worden. Wie hier gezeigt werden konnte, stimmen auch sie bis in Einzelheiten mit denen des rezenten *Andrias* überein. Es sind bicuspide, durch eine Ringnaht in Sockel und Krone geteilte Zähne. Wegen der äußerst schwachen Ausbildung der zweiten Spitzen sind diese von WESTPHAL (1958: 29) übersehen worden. Auch die Art der gelenkigen Verbindung von Krone und Sockel war in gleicher Weise ausgebildet.

Derartige zweispitzige Zähne kommen nur bei metamorphosierten Amphibien vor (GREVEN & CLEMEN 1980: 57). Sie belegen daher, daß der miozäne *Andrias* wie der rezente in diesem Punkt die Metamorphose vollzog, während er in anderen Merkmalen larvale Züge beibehielt. Dies bestätigt die bereits von WESTPHAL (1958: 63) anhand der Kiemenbogenknochen gewonnene Feststellung, daß die fossilen und rezenten Formen den gleichen Grad der Neotenie repräsentieren.

Auch bei den Wirbeln ergaben sich zusätzliche Übereinstimmungen zwischen den fossilen und rezenten Formen, wie z. B. die identische Befestigung des Rückenmarks im Neuralrohr. Auf eine mögliche systematische Bedeutung des Winkels, den der Dornfortsatz mit der Körperlängsachse bildet, hat MESZOELY (1966) hingewiesen. Er hat bei einem Skelett des rezenten *Andrias* 28° bis 32° gemessen, beim rezenten *Cryptobranchus* aus Nordamerika 15° bis 20° (MESZOELY 1966: 503). Der Wirbel von Langenau (Gelbe Schicht) entspricht mit seinen 40° also eher *Andrias* als *Cryptobranchus*. Andererseits haben SHIKAMA & HASEGAWA (1962) einen Rumpfwirbel von *Andrias japonicus* abgebildet (Taf. 29, Fig. 9), der in seinem extrem flach liegenden Dornfortsatz dem von MESZOELY

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

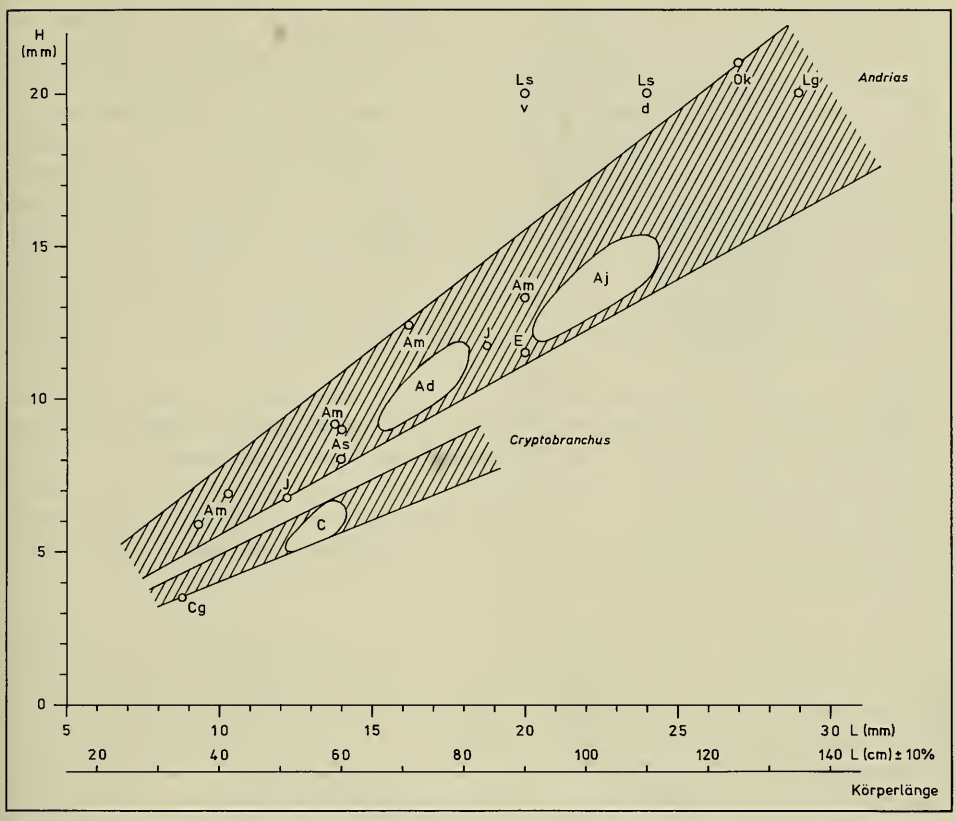


Abb. 14. Graphische Darstellung der Längen der Wirbelzentra (L, mm) und der Höhen der zugehörigen Gelenkgruben (H) aus dem präcaudalen Bereich von *Andrias* und *Cryptobranchus* in Korrelation zur Gesamtlänge der zugehörigen Tiere (L, cm). Wegen der Variation innerhalb der Wirbelsäule und zwischen den verschiedenen Individuen ist die Körperlänge mit einem Fehler von ± 10% behaftet.
Ad. = *A. davidianus*, alle Rumpfwirbel eines Individuums (MESZOELY 1966); Aj = *A. japonicus*, Skelett aus Darmstadt; Am = *A. matthewi* (MESZOELY 1966); As = *A. saskatchewanensis* (NAYLOR 1981); C = *C. alleganiensis*, alle Rumpfwirbel eines Individuums (MESZOELY 1966); Cg = *C. guildayi* (HOLMAN 1982: Abb. 3); E = *A. scheuchzeri* von Eggingen; J = *A. japonicus* aus dem Pleistozän von Japan (SHIKAMA & HASEGAWA 1962); Ls = *A. scheuchzeri* von Langenau, Schwarze Schicht, d = Länge dorsal, v = Länge ventral; Lg = *A. scheuchzeri* von Langenau, Gelbe Schicht; Ok = *A. scheuchzeri* von Oberkirchberg.

(1966: Fig. 5c) abgebildeten Wirbel von *Cryptobranchus alleganiensis* vollkommen gleicht. Das andere Extrem zeigte SCHUMACHER (1956: Fig. 5), dessen abgebildeter 5. Wirbel von *Andrias japonicus* einen senkrecht aufgebogenen Dornfortsatz zeigt. Die Brauchbarkeit dieses Merkmals für die Systematik erscheint daher fraglich. Ebenso ist die Ausbildung eines Ventralkiels nicht nur auf die Wirbel von *Cryptobranchus* beschränkt (MESZOELY 1967: 347), sondern ist gelegentlich auch bei *Andrias* vorhanden. Dies ist an dem rezenten Skelett in Basel im mittleren Rumpfbereich zu erkennen (WESTPHAL 1958: Taf. 3, Fig. 1), und auch der hier beschriebene Wirbel aus Eggingen besitzt einen deutlich ausgebildeten Kiel (Abb. 11b).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

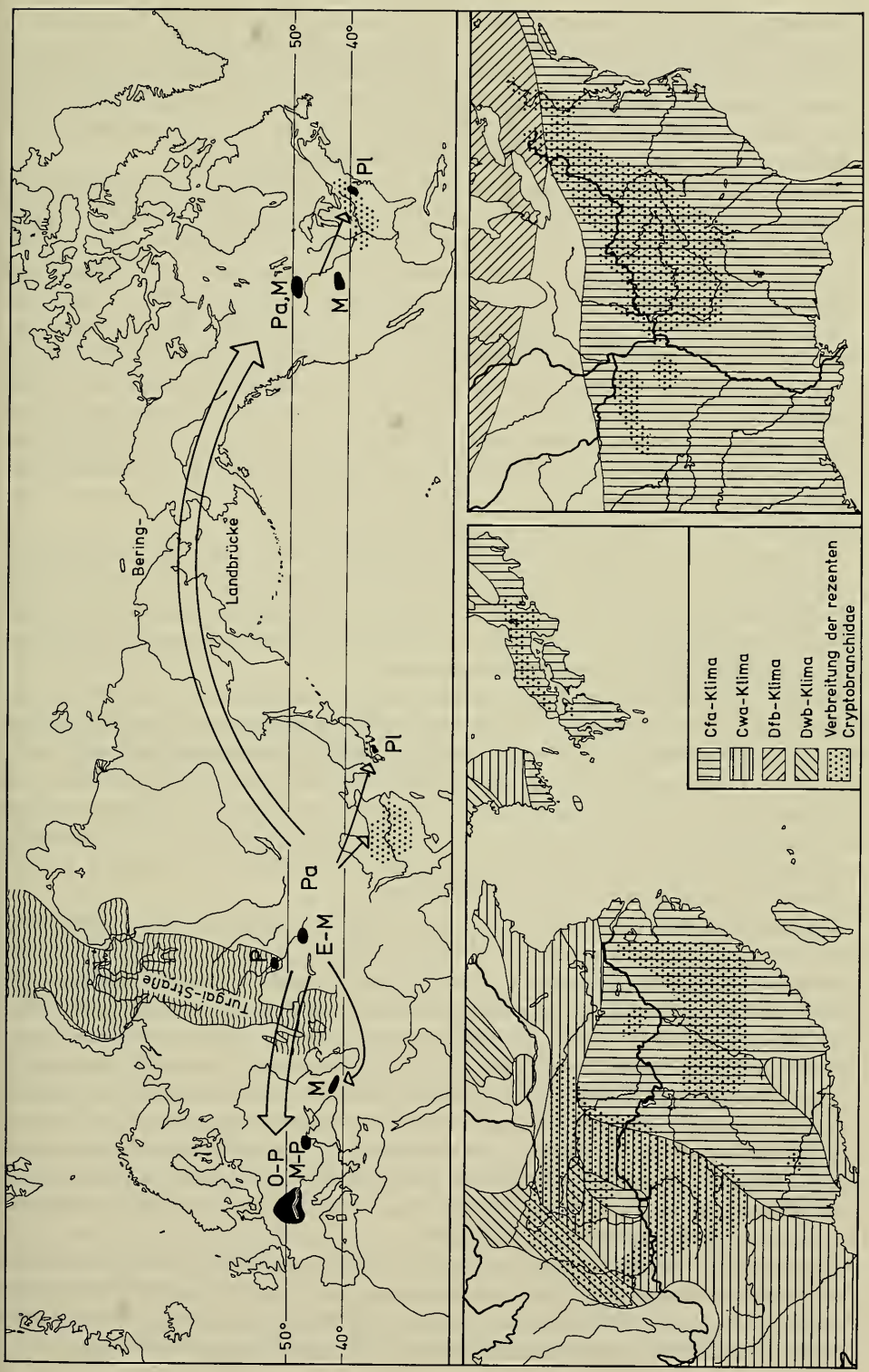
Als weiteres Bestimmungsmerkmal hat MESZOELY (1966: 514) das Verhältnis von Zentrumslänge zu Höhe der Gelenkgrube verwendet. Dies ist bei der Unterscheidung der Gattungen möglich, wobei *Cryptobranchus* die im Verhältnis längeren Wirbel besitzt (Abb. 14). Innerhalb der Gattungen ist dieses Merkmal wegen der Variabilität dagegen kaum brauchbar. So ergeben die von MESZOELY (1966) und NAYLOR (1981: 80) gemessenen Werte von *Andrias matthewi* Quotienten von 1,31 bis 1,57, die nur geringfügig unter denen von *A. davidianus* liegen (1,51 bis 1,71, MESZOELY 1966: Tab. 2). Die Quotienten der in dieser Arbeit beschriebenen Wirbel liegen bei 1,29 (Oberkirchberg), 1,45 (Langenau, Gelbe Schicht) und 1,74 (Eggingen). Auch die Wirbel aus dem Pleistozän von Japan liegen innerhalb dieses Bereichs (Abb. 14; SHIKAMA & HASEGAWA 1962), ebenso wie die Wirbel der ältesten amerikanischen Art *A. saskatchewanensis* (1,56 bzw. 1,75, NAYLOR 1981: 79).

Auch das Verhältnis von Breite zu Höhe (mit Querfortsätzen und Dornfortsatz) des Langenauer Wirbels (1,38:1) liegt innerhalb der Variationsbreite der rezenten Wirbel von *A. japonicus* (1.171 bis 1,88:1), wobei die Extremwerte in der Beckenregion liegen (WESTPHAL 1958: 73). Ein ähnliches Verhältnis zeigt auch ein vollständiger Wirbel von *A. matthewi* (1,50:1, MESZOELY 1966: Abb. 6b). Die Länge des Langenauer Wirbels ist im Verhältnis zur Gesamtbreite dagegen etwas zu kurz (0,40 gegenüber 0,45 bis 0,59:1, WESTPHAL 1958: 72). Auch hierin besteht große Ähnlichkeit zu dem Wirbel von *A. matthewi* (0,41:1, MESZOELY 1966: Abb. 5a, 6b).

Wegen der bereits von HERRE (1935) und WESTPHAL (1958) festgestellten und hier bestätigten großen Variabilität der Skelette der Riesensalamander fällt es daher schwer, einzelne Arten zu unterscheiden. Das gleiche gilt übrigens auch für *Cryptobranchus*, dessen Skelett ebenfalls extrem variabel ist (ESTES 1981: 14). Nach WESTPHAL (1958: 80) müßten eigentlich alle fossilen und rezenten Arten von *Andrias* wegen nicht vorhandener osteologischer Unterschiede zu der einen Art *A. scheuchzeri* zusammengefaßt werden. Dem ist man in der Praxis jedoch nicht gefolgt (ESTES 1981: 16). Bezüglich des süddeutschen Materials ist die Klärung dieses Problems unerheblich, da die Funde aufgrund der Priorität auf jeden Fall den Artnamen *scheuchzeri* erhalten müssen. Die Frage ist nur, ob man die rezenten und fossilen Arten vereinigen soll oder nicht. ESTES (1981) faßte wegen runder Augenhöhlen *A. scheuchzeri* und *A. davidianus* zu einer Art zusammen und stellte sie *A. japonicus* mit ovalen Augenhöhlen gegenüber. Die ehemalige Form der Augenhöhlen an einem flachgedrückten Schädel festzustellen, ist jedoch kaum möglich. Dies wird schon bei der Abbildung 2 bei ESTES (1981) deutlich, wo der fossile Schädel von Rott deutlich ovale Augenhöhlen zeigt, der Schädel von *A. davidianus* dagegen runde. Beide sollen jedoch wegen der einheitlichen Form zu einer Art gehören. Außerdem würde dies bedeuten, daß für eine rezente Art ein für eine fossile Art aufgestellter Artname verwendet werden müßte. Wie die vergangenen fast dreißig Jahre seit der Veröffentlichung von

Abb. 15. Geographische Verbreitung aller bisher bekannten Vorkommen fossiler und rezenter Cryptobranchidae und ihre mutmaßlichen Ausbreitungswege. Verteilung der Klimazonen im Verbreitungsgebiet der rezenten Vorkommen.
Pa = Paläozän, E = Eozän, O = Oligozän, M = Miozän, P = Pliozän, Pl = Pleistozän. Nachweise für die Verbreitung der fossilen Vorkommen siehe Erläuterungen zu Tab. 2; Verbreitung der rezenten Vorkommen in Nordamerika nach NICKERSON & MAYS (1973), in Japan nach SHIKAMA & HASEGAWA (1962) und in China nach einer Verbreitungskarte, die E. ZAHO freundlicherweise zugesandt hat. Klimazonen nach W. KÖPPEN & R. GEIGER in MÜLLER (1980) und STRAHLER (1973). Lage der Turgai-Straße im Eozän nach GROSSHEIM & KHAIN (1967: Kt. 5).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

WESTPHAL (1958) jedoch gezeigt haben, wird dies nicht akzeptiert. Der Gattungsname *Andrias* hat sich zwar für die fossilen und rezenten Arten durchgesetzt, als Artnamen werden für die rezenten Formen aber weiterhin ausschließlich *davidianus* und *japonicus* benutzt (DUELLMAN & TRUEB 1986, ESTES 1981, FROST 1985, ZAHO & HU 1984). Es ist daher wahrscheinlich zweckmäßiger, die fossilen Arten von den rezenten getrennt zu halten, obwohl sie im Skelettbau keine Unterschiede aufweisen.

Nach der Zusammenstellung von ESTES (1981) gibt es von *Andrias* zwei fossile Arten: *A. scheuchzeri* in Europa und Asien (= *Zaissanurus beliajevae* CHERNOV) und *A. matthewi* im Miozän von Nordamerika. Wie bereits festgestellt wurde, stimmt *A. matthewi* in allen bisher bekannten Merkmalen mit dem süddeutschen Material überein, so daß sich eine Abtrennung von *A. scheuchzeri* vorläufig morphologisch nicht begründen läßt. Auch die Art *A. saskatchewanensis* gehört nach Größe und Proportion der Wirbel eindeutig zu *Andrias* (Abb. 14) und nicht zu *Cryptobranchus*, wie ESTES (1981: 14) meinte. NAYLOR (1981: 79) stellte diese Art zu *Cryptobranchus*, weil er *Andrias* als Synonym zu *Cryptobranchus* betrachtete. Die wenigen bisher bekannten Fossilien dieser Art lassen jedoch ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zu *A. scheuchzeri* erkennen. Auch *A. karelcapeki* CHKHIKVADZE (1982) aus dem Miozän von Kasachstan ist wohl zu *A. scheuchzeri* zu stellen. Weitere Vorkommen von Cryptobranchiern in Asien sind von CHKHIKVADZE (1982) ohne nähere Angaben bekannt gemacht worden (Tab. 2).

Es lassen sich also innerhalb der Cryptobranchidae zwei Gattungen unterscheiden, *Cryptobranchus* und *Andrias*, und innerhalb der Gattung *Andrias* drei Arten: die fossile Art *A. scheuchzeri* mit Vorkommen in Europa, Asien und Nordamerika, und die rezenten Arten *A. japonicus* und *A. davidianus* (Tab. 2). Dabei ist jedoch anzumerken, daß diese drei Arten im Skelettbau nicht unterscheidbar sind.

ESTES (1981) und MILNER (1983) nahmen als Ursprungsland der Cryptobranchidae Asien an, was durch die Neufunde aus Asien bestätigt wird (CHKHIKVADZE 1982). Da in Europa Vorkommen aus dem Paläozän und Eozän bisher nicht bekannt sind, erfolgte die Besiedlung Nordamerikas wahrscheinlich über die Bering-Landbrücke und nicht über Grönland (Abb. 15). Nach Europa konnte *Andrias* erst im Oligozän vordringen, nachdem die Turgai-Straße, die bis dahin Europa von Asien getrennt hatte (RUSSEL 1975), verlandet war. Dadurch erlangten die Riesensalamander im Miozän etwa zwischen 40° und 50° nördlicher Breite weltweite Verbreitung (Abb. 15).

Von den tertiären Verbreitungszentren im zentralen Nordamerika und in Zentralasien haben sich die Riesensalamander dann wegen der Klimaverschlechterung im Pleistozän jeweils in südöstlicher Richtung in ihre heutigen Verbreitungsgebiete zurückgezogen (Abb. 15). In Europa dagegen war ihnen dies wegen der geographischen Situation nicht möglich, so daß sie hier ausgestorben sind. Innerhalb der Flora auf den drei Kontinenten läßt sich ähnliches beobachten (THENIUS 1972: 159). So sind z.B. die fossilen und die rezenten Verbreitungsgebiete des Tulpenbaumes *Liriodendron* (FUKAREK et al. 1980: 208) mit denen von *Andrias* (Abb. 15) fast identisch. Wegen der relativ wenigen Fossilfunde ist die Rekonstruktion der Ausbreitungsgeschichte der Cryptobranchidae jedoch noch mit manchen Unsicherheiten behaftet. So skizzierten DUELLMAN & TRUEB (1986: 484) z.B. ein vollkommen anderes Bild, wobei sie jedoch die von CHKHIKVADZE (1982) erwähnten Vorkommen in Asien unberücksichtigt ließen.

Es wird daher auch in Zukunft notwendig sein, alle neuen Funde von Riesensalamandern bekanntzumachen, zumindest wenn sie neue zeitliche oder regionale Vorkommen darstellen. Auch eine Beschreibung und genaue Lokalisierung der von CHKHIKVADZE (1982) nur erwähnten Funde aus dem Paläozän der Mongolei wäre wünschenswert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

	EUROPA	ASIEN	NORDAMERIKA
HOLOZÄN		*A. japonicus* *A. davidianus*	*C. alleganiensis*
PLEISTOZÄN		*A. scheuchzeri* *(=A. japonicus)*	*C. guildayi*
PLIOZÄN	*A. scheuchzeri*	*A. sp.*	
MIOZÄN	*A. scheuchzeri*		*A. scheuchzeri* *(=A. matthewi)*
	A. scheuchzeri		*A. scheuchzeri* *(=A. matthewi)*
	A. scheuchzeri *(=A. bohemicus)*	*A. scheuchzeri* *(=A. karelcapeki)*	
OLIGOZÄN	*A. scheuchzeri* *(=A. tschudii)*		
		A. sp. *(=Zaissanurus sp.)*	
		A. scheuchzeri *(=Z. beliajevae)*	
EOZÄN		*A. sp.* *(=Z. sp.)*	
			A. scheuchzeri *(=C. saskatchewanensis)*
PALÄOZÄN		*Cryptobranchidae gen. indet.*	*A. scheuchzeri* *(=C. saskatchewanensis)*

Tab. 2. Stratigraphische Verbreitung aller bisher bekannten Vorkommen der Cryptobranchidae, nach CHKHIKVADZE (1982), HOLMAN (1977, 1982), MESZOELY (1966), NAYLOR (1981) und SHIKAMA & HASEGAWA (1962).

6. Ökologie

Lebensraum

Sowohl die japanischen als auch die chinesischen Riesensalamander leben in klaren, fließenden Berggewässern mit felsigem oder steinigem Untergrund, wo sie sich häufig unter großen Steinen oder in Höhlen aufhalten (REIN & RORETZ 1876; HUANG 1982). Da die nordamerikanischen Schlammteufel in fast dem gleichen Milieu leben (SMITH 1907), ist anzunehmen, daß auch die gemeinsamen Vorfahren entsprechend gelebt haben.

Da die meisten europäischen Fossilfunde aus Seeablagerungen stammen, ist bisher angenommen worden, daß die fossilen Formen auch in anderen Bereichen gelebt haben als die rezenten (THENIUS 1954; WESTPHAL 1958: 84). Mit den Funden aus der Ulmer Jura-Nagelfluh liegen nun erstmals Fossilien vor aus einem Faziesbereich, der dem der rezenten Vorkommen stark ähnelt. Es haben sich zwar keine Skelette im Zusammenhang gefunden, aber die sehr gute Erhaltung trotz Einbettung in einem groben Schotter spricht für einen nur sehr kurzen Transportweg von dem rein limnischen Milieu in das schwach brackische Milieu des Ablagerungsraumes. Bemerkenswert ist auch, daß alle Funde von Langenau von sehr großen Tieren stammen. Dies stimmt mit Beobachtungen bei den heutigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Riesensalamandern überein, bei denen die größeren Tiere in den Unterläufen der Gewässer leben, die Jungtiere dagegen in höher gelegenen, kleineren Gewässern (ISHIKAWA 1904).

Auch die Fundschichten von Břešťany in Böhmen werden als Ablagerungen des Unterlaufes oder Deltas eines Flusses gedeutet, in denen aber — im Gegensatz zu Langenau — nur feinkörnige Sedimente abgelagert wurden. Allerdings bevorzugen auch einige der hier zusammen mit *Andrias* gefundenen Fische klares Wasser und sandigen oder steinigen Boden (OBRHELOVÁ 1967: 177). Ein entsprechendes Milieu dürfte daher nicht allzuweit entfernt vorhanden gewesen sein. OBRHELOVÁ (1966: 402) nahm an, daß die fischführenden Sedimente zusammen mit „verfaulten Fischen" im Strömungsschatten abgelagert worden sind, was auch für *Andrias* zutreffen könnte. Nach HURNIK (zitiert in OBRHELOVÁ 1967: 177) kam dieser Fluß wahrscheinlich von Süden, womit die Zweifel von THENIUS (1954) an der Annahme von LIEBUS (1929: 119), daß der *Andrias* von Břešťany in Gebirgsbächen des Erzgebirges gelebt habe, bestätigt werden. Die Funde von Eggingen und Oberkirchberg sind wahrscheinlich durch Flüsse in die Graupensandrinne transportiert worden, wobei der Wirbel von Oberkirchberg aus einem von Süden einmündenden Gewässer stammen könnte (KIDERLEN 1931: 320; LEMCKE et al. 1953: Abb. 6). Ähnlich verhält es sich mit den Funden aus dem schwach brackischen See von Brunn-Vösendorf (THENIUS 1982: 700).

Die Einzelfunde aus dem Oligozän von Rott und dem Pliozän von Willershausen (WESTPHAL 1967) stammen dagegen aus Seeablagerungen. Da die Sedimente auf ein anoxisches Milieu hindeuten (SCHWARZBACH 1952: 17; MEISCHNER & PAUL 1982), können die benthonisch lebenden Tiere hier allenfalls an den Seeufern gelebt haben, oder sie sind zusammen mit den Leichen der Landwirbeltiere in die Seen gedriftet. SCHWARZBACH (1968: 52) vermutete wegen des Fischreichtums des kleinen Sees bei Rott, daß eine fluviatile Verbindung mit anderen Gewässern bestand. Die Gewässer könnten aus dem nahen vulkanischen Siebengebirge gekommen sein, für das SCHWARZBACH (1968) eine damalige maximale Höhe von 900 bis 1000 m annahm. Dies entspräche der Höhe der Gebirge im heutigen Lebensraum von *Andrias* in Südjapan. Auch in den See von Willershausen mündete ein rasch fließender Bach, aus dem zahlreiche Tiere in den See gelangten (REMANE 1970).

Am Boden des Sees bei Öhningen hat zeitweilig ebenfalls ein stark sauerstoffarmes Milieu geherrscht (THENIUS 1972: 158). Da die Cryptobranchidae zu über 90% durch die Haut atmen — zumindest *Cryptobranchus* (GUIMOND & HUTCHISON 1973), wahrscheinlich wohl auch *Andrias* — und da der See außerdem von einem breiten Schilfgürtel umgeben war (RUTTE 1956: 169), ist anzunehmen, daß der See nicht der Lebensort von *Andrias* gewesen ist. Wegen der artenreichen Fischfauna muß, wie bei dem Rotter See, eine Verbindung zum übrigen Gewässernetz vorhanden gewesen sein, in dem *Andrias* wahrscheinlich gelebt hat.

Die Fundhäufigkeit in Seeablagerungen läßt sich wohl eher mit den guten Erhaltungsbedingungen in diesen Gewässern erklären, in denen kaum Strömungen vorhanden waren und in denen kein Benthos die Leichen zerstören konnte. Außerdem sind die entsprechenden Gesteine über lange Zeit überwiegend von Hand abgebaut worden, was ebenfalls zur Fundhäufigkeit beigetragen hat. Die gleichalten fluviatilen Ablagerungen sind dagegen, wenn sie überhaupt noch erhalten sind, kaum abgebaut worden.

Man kann daher annehmen, daß der fossile *Andrias*, wie der rezente, in Bächen und Flüssen mit steinigem Untergrund gelebt hat (Langenau, Schotter), aus welchen er dann nach größeren Unwettern oder aus anderen Ursachen in Totarme oder ruhige Buchten (Langenau, Schwarze Schicht; Břešťany), in kleine Seen (Öhningen, Rott, Willershausen)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oder in größere brackische Gewässer (Brunn-Vösendorf, Eggingen, Oberkirchberg) verdriftet ist. Dabei konnten sich vollständige Skelette nur unter den ruhigen Sedimentationsbedingungen der Seen und Totarme erhalten.

Klima

Wie die Lebensbereiche sind auch die Klimabereiche, in denen die rezenten Cryptobranchidae leben, weitgehend identisch (Abb. 15). Die Schlammteufel Nordamerikas leben überwiegend in einem warm-gemäßigten Regenklima (C) ohne Trockenzeiten (f) mit Temperaturen im Monatsdurchschnitt zwischen −3° und 22°C (a, = Cfa-Klima nach Köppen in Blüthgen 1980: 668ff.). Wie die Klimadiagramme von Walter et al. (1975) zeigen, liegen die Monatsmittel im Verbreitungsgebiet von *Cryptobranchus* aber überall über 0°C. Nur ein sehr kleiner Teil des Verbreitungsgebietes im Nordosten liegt im Bereich des Dfb-Klimas, das sich im wesentlichen nur durch die etwas niedrigeren Temperaturen vom Cfa-Klima unterscheidet.

Die Riesensalamander in Japan und im östlichen Teil ihres Verbreitungsgebietes in China leben ebenfalls im Cfa-Klima. Die westliche Population lebt dagegen im Cwa-Klima, das wintertrocken (w) ist. Die Niederschläge sind aber auch hier immer noch höher als die Verdunstung, so daß es nicht zu ariden Verhältnissen kommt (Walter et al. 1975). Auch hier kommen die Tiere, wie in Nordamerika, randlich im kühleren Dwb-Klima vor. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß diese Klimaeinteilungen nur Durchschnittswerte angeben. So liegen die westlichsten Vorkommen in einer sehr gebirgigen Landschaft mit Höhen von über 5000 m. Da die Riesensalamander jedoch nur in den bedeutend tiefer liegenden Tälern vorkommen, sind die Temperaturunterschiede gegenüber dem östlich angrenzenden Cwa-Klima wahrscheinlich nicht so gravierend.

Die Angaben über die Verbreitung der chinesischen Riesensalamander unterscheiden sich je nach Autor nicht unerheblich (Chang 1936; Rimpp 1985; Thorn 1968). Diese Unterschiede wurden zum Teil dadurch verursacht, daß nur eine geringe Anzahl von gesicherten Informationen zur Verfügung stand. So hat Chang (1935) auch Hinweise verwendet, die er sehr alten Schriften entnommen hat (Konfuzius und andere). Solche Angaben sollten aber wegen ihrer Unsicherheit und wegen möglicher Klimaveränderungen, die seitdem eingetreten sein könnten, nicht benutzt werden. Hinzu kommt, daß anscheinend seit langer Zeit die Tiere innerhalb Chinas gehandelt und sogar von Japan in größerer Zahl importiert worden sind (Schnee 1900), da sie in beiden Ländern gern gegessen oder als Kuriositäten gehalten worden sind (Pope & Boring 1940: 19). Auch heute noch werden die Tiere in China für kommerzielle Zwecke gezüchtet (Adler 1986). Durch entkommene oder ausgesetzte Tiere kann es daher zu einer Verfälschung der natürlichen Verbreitung kommen, was besonders für die Küstenregionen und die Großstädte gilt (Pope & Boring 1940: 19). Die hier angegebene Verbreitung (Abb. 16) beruht auf Angaben, die Professor Ermi Zaho, Chengdu, freundlicherweise zur Verfügung gestellt hat. Nach seiner Auskunft reicht die Verbreitung möglicherweise noch weiter nach Nordosten, jedoch liegen hier keine genauen Fundortangaben vor. Auch diese Vorkommen lägen im kühleren Dwb-Klima.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die rezenten Cryptobranchidae überwiegend in einem warm-gemäßigten Regenklima leben, in dem Trockenzeiten entweder fehlen oder im Winter auftreten können, in dem aber durchgehend humide Verhältnisse herrschen. Die Jahresniederschlagsmenge liegt etwa zwischen 1000 und 1600 mm. Die Temperaturen liegen im monatlichen Mittel etwa zwischen +2° und 28°C, an den Rändern

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Verbreitungsgebiete können sie etwas niedriger sein. Die Jahresmitteltemperatur liegt zwischen 13° und 20° C, wobei im Winter Fröste auftreten können.

Dieser Klimabereich stimmt gut mit den bisherigen Klimarekonstruktionen für die fossilen Vorkommen von *Andrias* in Europa überein. So wird für die meisten Vorkommen (Molasse, Rott, Brunn) ein Cfa-Klima angenommen (GREGOR 1982; SCHWARZBACH 1968; THENIUS 1982). Lediglich im Oberpliozän von Willershausen herrschte ein etwas kühleres, humides Klima (GOTTWALD 1981; KOVAR & GREGOR 1984; MOHR 1986), was der allgemeinen Klimaentwicklung im Tertiär entspricht (SCHWARZBACH 1968). Diese Verschlechterung der Lebensbedingungen konnten die Tiere aber durchaus verkraften, wie auch ihre heutige Verbreitung zeigt. Erst die weitere Abkühlung im Pleistozän zwang sie, andere Lebensbereiche aufzusuchen, die sowohl in Nordamerika als auch in Asien in Küstennähe lagen (Abb. 15).

Im Gegensatz hierzu steht allerdings die Klimadeutung von SCHLEICH (1983), der aufgrund des Vorkommens von Chamäleon in der Oberen Süßwassermolasse (MN6) von Sandelzhausen ein Cs-Klima annahm, wobei im Sommer aride Verhältnisse herrschen. Hier taucht ein ähnliches Problem auf, wie es auch bei der Klimarekonstruktion anhand der Pflanzen existiert, wo das Vorkommen von trockenheitsliebenden Pflanzen gewisse Schwierigkeiten bereitet (GREGOR 1980).

7. Literatur

ACHENBACH A. (1859): Ueber Bohnerze auf dem südwestlichen Plateau der Alp. — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **15**: 103—125; Stuttgart.

ADLER, K. (1986): Travel notes of a herpetologist's journey to China. — British herpetol. Soc. Bull., **16**: 17—19; London.

BLÜTHGEN, J. (1980): Allgemeine Klimageographie. 720 S., 213 Abb., 101 Tab., 4 Kt.; Berlin (de Gruyter).

BRZOBOHATÝ, R. & SCHULTZ, O. (1973): Die Fischfauna der Innviertler Schichtengruppe und der Rzehakia Formation. — *In*: PAPP, A., RÖGL, F. & SENEŠ, J.: Chronostratigraphie und Neostratotypen. Miozän der zentralen Paratethys. 3. M_2 Ottnangien. Die Innviertler, Salgótarjaner, Bántapusztaer Schichtengruppe und die Rzehakia Formation: 652—693, 5 Taf.; Bratislava (Slowakische Akad. Wiss.).

CHANG, M. L. Y. (1935): Sur la Salamandre géante de la Chine. — Bull. Soc. Zool. France, **60**: 347—353; Paris.

— (1936): Contribution à l'étude morphologique, biologique, et systématique des amphibiens urodèles de la Chine. 156 S., 20 Abb., 5 Taf., 3 Kt.; Paris (Picart).

CHKHIKVADZE, V. M. (1982): On the findings of fossil Cryptobranchidae in the USSR and Mongolia. — Vertebrata hungarica, **21**: 63—67, 3 Taf.; Budapest.

CLAUS, C. (1877): Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. — Sitzungsber. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., **74**: 1. Abth.: 785—818, 3 Taf.; Wien.

DAAMS, R. & FREUDENTHAL, M. (1981): Aragonian: the stage concept versus Neogene Mammal Zones. — Scripta Geologica, **62**: 17 S., 3 Abb.; Leiden.

DEHM, R. (1935): Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., N.F. **29**: 86 S., 10 Abb., 5 Taf.; München.

— (1955): Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. — *In*: Erläuterungen zur geologischen Übersichtskarte der süddeutschen Molasse 1 : 300 000: 81—88; München (Bayer. geol. Landesamt).

DONGUS, H. (1960): Das Alter der Taleintiefung auf der Niederen Flächenalb. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N.F. **42**: 55—62, 2 Abb.; Stuttgart.

— (1974): Die Oberflächenformen der Schwäbischen Ostalb. — Abh. Karst- u. Höhlenkde., A, **11**: 114 S., 1 Kt.; München.

DOPPLER, G. (1984): Der tertiäre Teil der Wasserbohrung des Bezirkskrankenhauses Günz-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

burg-Reisensburg (Nordschwaben) mit mikropaläontologischen Bestimmungen von HANS RISCH . — Heimatl. Schr.-R. Landkr. Günzburg, **2**: 28—35, 3 Abb.; Günzburg.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. (1986): Biology of amphibians. 670 S., 350 Abb., 66 Tab.; New York (McGraw-Hill).

ENGEL, T. (1882): Ueber die sogenannte „jurassische Nagelfluhe" auf der Ulmer Alb. — Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württemberg, **38**: 56—85; Stuttgart.

ESTES, R. (1981): Handbuch der Paläoherpetologie. 2. Gymnophiona, Caudata. 115 S., 31 Abb.; Stuttgart (G. Fischer).

FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän — Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121—127, 1 Tab.; München.

FROST, D. R. (Hrsg.) (1985): Amphibian species of the world: a taxonomic and geographical reference. 732 S.; Lawrence/Kansas (Allen Press).

FUKAREK, F., HEMPEL. W., HÜBEL, H., MÜLLER, G., SCHUSTER, R. & SUCCOW, M. (1980): Pflanzenwelt der Erde. 290 S., 279 Abb.; Köln (Aulis).

GOLWER, A. (1959): Stratigraphie und Tektonik im südlichen Lauchertgebiet (Schwäbische Alb). — Arb. geol.-paläont. Inst. Techn. Hochschule Stuttgart, N.F. **22**: 94 S., 2 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.

— (1978): Geologische Karte von Baden-Württemberg 1 :25 000. Erläuterungen zu Blatt 7821 Veringenstadt. 151 S., 9 Abb., 8 Taf., 5 Beil.; Stuttgart.

GOTTWALD, H. (1981): Anatomische Untersuchungen an Pliozänen Hölzern aus Willershausen bei Göttingen. — Palaeontographica, B, **179**: 138—151, 1 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; Stuttgart.

GREGOR, H.-J. (1980): Ein neues Klima- und Vegetations-Modell für das untere Sarmat (Mittelmiozän) Mitteleuropas unter spezieller Berücksichtigung floristischer Gegebenheiten. — Verh. geol. Bundesanst., **1979**: 337—353, 1 Abb., 4 Tab.; Wien.

— (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands: Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. 278 S., 34 Abb., 16 Taf.; Stuttgart (Enke).

— (1985): Neue Fossilfundstellen in den Molasseablagerungen Süddeutschlands. — Ber. naturwiss. Ver. Schwaben, **89**: 57—69, 4 Abb., 6 Taf.; Augsburg.

GREGOR, H.-J. & LUTZ, H. (1984): Süßwasserquarzite mit Palmenresten aus dem Miozän von Eggingen (Ulm). — Heimatl. Schr.-R. Landkr. Günzburg, **2**: 58—61, Abb. 166—179; Günzburg.

GREVEN, H. & CLEMEN, G. (1980): Morphological studies on the mouth cavity of urodeles. VI. The teeth of the upper jaw and palate in *Andrias davidianus* (BLANCHARD) and *A. japonicus* (TEMMINCK) (Cryptobranchidae: Amphibia). — Amphibia-Reptilia, **1**: 49—59, 4 Abb.; Wiesbaden.

GROSSHEIM, V. A. & KHAIN, V. E. (Hrsg.) (1967): Paleogene, Neogene and Quarternary. — *In*: VINOGRADOV, A. P. (Hrsg.): Atlas of the lithological-paleogeographical maps of the USSR, 4: 55 Kt.; Moskau (Ministry of Geology and Academy of Sciences of the USSR).

GUIMOND, R. W. & HUTCHISON, V. H. (1973): Aquatic respiration: An unusal strategy in the hellbender *Cryptobranchus alleganiensis alleganiensis* (DAUDIN). — Science, **182**: 1263—1265, 1 Abb., 1 Tab.; Washington.

HEER, O. (1865): Die Urwelt der Schweiz. 622 S., 368 Abb., 11 Taf., 1 Kt.; Zürich (Schultheß).

HEIZMANN, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands. — Eclogae geol. Helv., **76**: 781—825, 17 Abb.; Basel.

— (1984): *Deinotherium* im Unter-Miozän von Langenau und seine Bedeutung für die Untergliederung der Molasse. — Heimatl. Schr.-R. Landkr. Günzburg, **2**: 36—39, Abb. 133—136; Günzburg.

HEIZMANN, E. P. J., GINSBURG, L. & BULOT, C. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **58**: 27 S., 7 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

HERRE, W. (1935): Die Schwanzlurche der mitteleocänen (Oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluß der fossilen Formen. — Zoologica, **87**: 85 S., 36 Abb.; Stuttgart.

HOLMAN, J. A. (1977): The Pleistocene (Kansan) herpetofauna of Cumberland Cave, Maryland. — Ann. Carnegie Mus., **46**: 157—172, 3 Abb.; Pittsburgh/Penn.

— (1982): The Pleistocene (Kansan) herpetofauna of Trout Cave, West Virginia. — Ann. Carnegie Mus., **51**: 391—404, 6 Abb.; Pittsburgh/Penn.

HUANG, Z. (1982): The Chinese salamander. — Oryx, **16**: 272—273, 1 Abb.; London.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ISHIKAWA, C. (1904): Beiträge zur Kenntnis des Riesen-Salamanders (*Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL). — Proc. Dep. nat. Hist., Tokyo imp. Mus., **1**: 19—37, Taf. 1—4; Tokyo.

KIDERLEN, H. (1931): Beiträge zur Stratigraphie und Paläogeographie des süddeutschen Tertiärs. — N. Jb. Min., Geol., Paläont., Beil.-Bd., B, **66**: 215—384, 15 Abb., Taf. 20—21; Stuttgart.

KOVAR, J. & GREGOR, H. J. (1984): Eine neue oberpliozäne *Trapa*-Art aus den Willershausener Seeablagerungen (Niedersachsen, BRD). — Ann. naturhist. Mus. Wien, A, **86**: 63—70, 1 Tab., 1 Taf.; Wien.

KRANZ, W. (1904): Stratigraphie und Alter der Ablagerungen bei Unter- und Oberkirchberg, südlich Ulm a.D. — Centralbl. Min., Geol. Palaeont., **1904**: 481—502, 528—540, 545—566, 5 Abb.; Stuttgart.

KRANZ, W., BERZ, K. C. & BERCKHEMER, F. (1924): Begleitworte zur geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim mit der Umgebung von Heidenheim, Steinheim a.A., Weissenstein, Eybach, Urspring-Lonsee, Dettingen-Heuchlingen, Gerstetten. 2. Aufl., 138 S., 18 Abb., 1 Kt.; Stuttgart.

LAUBE, G. C. (1900): Neue Schildkröten und Fische aus der böhm. Braunkohlenformation. — Abh. deutsch. naturwiss.-med. Ver. Böhmen „Lotos", **2**: 37—56, Taf. 2—4; Prag.

LEMCKE, K., ENGELHARDT, W. v. & FÜCHTBAUER, H. (1953): Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen im Westteil der ungefalteten Molasse des süddeutschen Alpenvorlandes. — Beih. geol. Jb., **11**: 110 + A 64 S., 31 Abb., 72 Tab., 9 Taf.; Hannover.

LIEBUS, A. (1929): Neue *Andrias*-Reste aus dem böhmischen Tertiär. — Paläont. Z., **11**: 102—120, 1 Abb., Taf. 5—6; Berlin.

LIST, J. H. (1884): Über eine Wirbelsynostose bei *Salamandra maculosa* LAUR. — Sitzungsber. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., **88**: 1269—1271, 1 Taf.; Wien.

LUTZEIER, H. (1922): Beiträge zur Kenntnis der Meeresmolasse in der Ulmer Gegend. — N. Jb. Min., Geol. Paläont., Beil.-Bd. **46**: 117—180, 3 Abb.; Stuttgart.

MALL, W. (1968): Die Geologie der Blätter Dettingen am Albuch und Giengen an der Brenz 1:25000 (Schwäbische Alb). — Arb. geol.-paläont. Inst. Techn. Hochsch. Stuttgart, N.F. **54**: 210 S., 24 Abb., 6 Taf., 2 Kt.; Stuttgart.

MARTINI, E. (1983): Die Fischfauna von Langenau bei Ulm (Unter-Miozän, Ottnang-Stufe). — Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **91**: 25 S., 13 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

MEISCHNER, D. & PAUL, J. (1982): Die Pliozäne Fossilfundstelle Naturdenkmal Tongrube Willershausen. — Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, **56**: 147—152, Abb. 7—10; Frankfurt a.M.

MESZOELY, C. A. M. (1966): North American fossil cryptobranchid salamanders. — Amer. Midland Naturalist, **75**: 495—515, 6 Abb.; Notre Dame/Ind.

— (1967): A new cryptobranchid salamander from the Early Eocene of Wyoming. — Copeia, **1967**: 346—349, 3 Abb.; Washington.

MILNER, A. R. (1983): The biogeography of salamanders in the Mesozoic and early Caenozoic: a cladistic-vicarinance model. — Systematics Assoc. spec. Vol., **23**: 431—468, 8 Abb., 2 Tab.; London.

MILOS, S. (Hrsg.) (1984): Geological history of the territory of the Czech Socialist Rebublic. 396 S., 196 Abb., 9 Tab.; Prague (Geol. Surv.).

MOHR, B. (1986): Die Mikroflora der oberpliozänen Tone von Willershausen (Kreis Northeim, Niedersachsen). — Palaeontograhica, B, **198**: 133—156, 3 Abb., 1 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.

MOOS, A. (1925): Beiträge zur Geologie des Tertiärs im Gebiet zwischen Ulm a.D. und Donauwörth. — Geognostische Jh., **37**: 167—252, 2 Taf., 1 Kt.; München.

MÜLLER, M. J. (1980): Handbuch ausgewählter Klimastationen der Erde. 346 S., 12 Kt.; Trier (Universität Trier).

NAYLOR, B. G. (1981): Cryptobranchid salamanders from the Paleocene and Miocene of Saskatchewan. — Copeia, **1981**: 76—86, 8 Abb., 1 Tab.; Washington.

NICKERSON, M. A. & MAYS, C. E. (1973): The hellbenders: North American „giant salamanders". — Publ. Biol. Geol., **1**: 106 S., 26 Abb., 10 Tab.; Milwaukee.

OBRHELOVÁ, N. (1966): Die Karpfenfisch-Faunen der nord- und westböhmischen Braunkohlenbecken. — Cas. Min. Geol., **11**: 401—407; Praha.

— (1967): Cyprinoidei (Pisces) aus dem Hangenden des miozänen Braunkohlenflözes Nordböhmens. — Palaeontographica, A, **126**: 141—179, 27 Abb., 8 Tab., Taf. 28—35; Stuttgart.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

OSAWA (1902): Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. — Mitt. med. Fac. Univ. Tokio, **5**: 221—427, Taf. 11—54; Tokio.

PARKER, W. K. (1882): On the structure and development of the skull in urodeles. — Trans. zool. Soc., **11**: 171—214, Taf. 36—41; London.

PARSONS, T. S. & WILLIAMS, E. E. (1962): The teeth of amphibia and their relation to amphibian phylogeny. — J. Morphology, **110**: 375—383, 3 Taf.; Philadelphia.

PILLERI, G. (1986): The Cetacea of the western Paratethys upper marine molasse of Baltringen. 70 S., 5 Abb., 56 Tab., 40 Taf.; Ostermundingen (Gehirnanatomisches Institut, Universität Bern).

POPE, C. H. & BORING, A. M. (1940): A survey of chinese amphibia. — Peking nat. Hist. Bull., **15**: 13—86, 1 Kt.; Peking.

QUENSTEDT, F. A. (1877): Begleitwort zu der Geognostischen Specialkarte von Württemberg. Atlasblätter Balingen und Ebingen. 48 S.; Stuttgart (Kgl. stat.-topogr. Bureau).

REESE, A. M. (1906): Anatomy of *Cryptobranchus allegheniensis*. — Amer. Naturalist, **40**: 287—326, 14 Abb.; Boston.

REIN, J. J. & RORETZ, A. v. (1876): Beitrag zur Kenntnis des Riesensalamanders (*Cryptobranchus japonicus* HOEV.). — Zool. Garten, **17**: 33—37, 1 Taf.; Frankfurt a. M.

REMANE, J. (1970): Zusammenfassung der bisherigen palökologischen Ergebnisse über das limnische Pliozän von Willershausen (Kr. Osterode/Harz). — Ber. naturhist. Ges. Hannover, **114**: 49—59; Hannover.

RIMPP, K. (1985): Salamander und Molche. 207 S., 32 Abb., 150 Kt.; Stuttgart (Ulmer).

RÖGEL, F. & STEININGER, F. F. (1984): Neogene Paratethys, Mediterranean and Indo-pacific seaways. Implications for the paleobiogeography of marine and terrestrial biotas. — *In*: P. BRANCHLEY (Hrsg.): Fossilis and climate: 171—200, 13 Abb.; New York (Wiley).

RUSSEL, D. E. (1975): Paleoecology of the Paleocene-Eocene transition in Europe. — Contrib. Primat., **5**: 28—61, 7 Abb.; Basel.

RUTTE, E. (1956): Die Geologie des Schienerberges (Bodensee) und der Öhninger Fundstätten. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **102**: 143—282, 24 Abb., 1 Tab., Taf. 6—10, 5 Beil.; Stuttgart.

SCHALL, W. (1964): Die Geologie der Blätter Deggingen, Geislingen a. d. Steige und Weidenstetten (Nr. 7424, 7325 und 7425) 1 : 25000 (Schwäbische Alb). — Arb. geol.-paläont. Inst. Techn. Hochsch. Stuttgart, N.F. **46**: 260 S., 2 Abb., 3 Tab., 10 Taf.; Stuttgart.

SCHLEICH, H.-H. (1981): Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. — Courier Forschungsinst. Senckenberg, **48**: 372 S., 28 Abb., 19 Taf.; Frankfurt a. M.

— (1983): Die mittelmiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 13. *Chamaelo bavaricus* sp. nov., ein neuer Nachweis aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. — Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 77—81, 2 Abb., 1 Taf.; München.

SCHLOSSER, M. (1902): Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den Süddeutschen Bohnerzen. — Geol. paläont. Abh., N.F. **5**: 115—258, 3 Abb., Taf. 6—10; Jena.

SCHMIDT, W. J. (1958): Zur Histologie und Färbung der Zähne des japanischen Riesensalamanders. — Z. Zellforsch., **49**: 46—57, 9 Abb.; Berlin.

SCHNEE, A. (1900): Zwei japanische Molche. — Natur und Haus, **8**: 245—247; Stuttgart.

SCHREINER, A. (1965): Die Juranagelfluh im Hegau. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **7**: 303—354, Abb. 26—35, Tab. 12—17, Taf. 21—22; Freiburg im Breisgau.

SCHULTZ, O. (1972): Eine Fischzahn-Brekzie aus dem Ottnangien (Miozän) Oberösterreichs. — Ann. naturhist. Mus. Wien, **76**: 485—490, 1 Abb., 1 Taf.; Wien.

SCHUMACHER, G. H. (1956): Anatomische Studien an der Schulter- und Halsregion des japanischen Riesensalamanders. — Wiss. Z. Ernst Moritz Arndt-Univ. Greifswald, math.-naturwiss. R., **5**: 735—782, 35 Abb.; Greifswald.

SCHWARZBACH, M. (1952): Das Rheinland zur Braunkohlenzeit. — Kölner geol. H., **3**: 32 S., 14 Abb.; Köln.

— (1968): Das Klima des rheinischen Tertiärs. — Z. deutsch. geol. Ges., **118**: 33—68, 9 Abb., 5 Tab.; Hannover.

SHIKAMA, T. & HASEGAWA, Y. (1962): Discovery of the fossil giant salamander (*Megalobatrachus*) in Japan. — Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S. **45**: 197—200, Taf. 29; Tokyo.

SHIMADA, K. (1911): Über die Wirbelsäule und die Hüllen des Rückenmarks von *Cryptobranchus japonicus*. — Anat. H., **44**: 1—91, 12 Abb., Taf. 1—4; Wiesbaden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

SMITH, B. G. (1907): The life history and habits of *Cryptobranchus allegheniensis*. — Biol. Bull., **13**: 5—39, 14 Abb.; Lancaster/Penn.

STEININGER, F. & PAPP, A. (1979): Current biostratigraphic and radiometric correlations of Late Miocene Central Paratethys stages (Sarmatian s. str., Pannonian s. str., and Pontian) and Mediterranean stages (Tortonian and Messinian) and the Messinian Event in the Paratethys. — Newsl. Stratigr., **8**: 100—110, 1 Abb., 1 Tab.; Berlin, Stuttgart.

STRAHLER, A. N. (1973): Introduction to physical geography. 3. Aufl. 468 S., 579 Abb., 7 Taf.; New York (Wiley & Sons).

THENIUS, E. (1954): Über das Vorkommen von Riesensalamandern (Cryptobranchia, Amphibia) im Unterpliozän (Pannon) des Wiener Beckens. — Paläont. Z., **28**: 172—177, 1 Abb.; Stuttgart.

— (1959): Handbuch der stratigraphischen Geologie. 3. Tertiär, 2. Wirbeltiere. 328 S., 12 Abb., 32 Tab., 10 Taf.; Stuttgart (Enke).

— (1972): Versteinerte Urkunden. — Verständliche Wiss., **81**: 221 S., 89 Abb.; Berlin (Springer).

— (1982): Zur Paläoklimatologie des Pannon (Jungmiozän) in Niederösterreich. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1982**: 692—704; Stuttgart.

THORN, R. (1968): Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. — Encyclopédie pratique du naturaliste, **35**: 376 S., 56 Abb., 16 Taf., 11 Kt.; Paris.

TIHEN, J. A. & CHANTELL, C. J. (1963): Urodele remains from the Valentine Formation of Nebrasca. — Copeia, **1963**: 505—510, 4 Abb.; Washington.

UNGER, H. J. (1983): Versuch einer Neugliederung der Oberen Süßwassermolasse. — Geol. Jb., A, **67**: 5—35, 6 Abb., 3 Tab.; Hannover.

WALTER, H., HARNICKEL, E. & MUELLER-DOMBOIS, D. (1975): Klimadiagramm-Karten der einzelnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung der Erde. 36 S., 14 Abb., 9 Kt.; Stuttgart (Enke).

WEILER, W. (1955): Untersuchungen an der Fischfauna von Unter- und Oberkirchberg bei Ulm vornehmlich an Hand von Otolithen in situ. — Paläont. Z., **29**: 88—102, 14 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

WERNER, F. (1912): Brehms Tierleben, Lurche und Kriechtiere. 1. 572 S., 127 Abb., 25 Taf.; Leipzig, Wien (Bibliogr. Inst.).

WESTPHAL, F. (1958): Die tertiären und rezenten eurasischen Riesensalamander (Genus *Andrias*, Urodela, Amphibia). — Palaeontographica, A, **110**: 92 S., 4 Abb., 7 Taf.; Stuttgart.

— (1967): Erster Nachweis des Riesensalamanders (*Andrias*, Urodela, Amphibia) im europäischen Jungpliozän. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1967**: 67—73, 1 Abb.; Stuttgart.

— (1970): Neue Riesensalamander-Funde (*Andrias*, Amphibia) aus der Oberen Süßwassermolasse von Wartenberg in Bayern. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **10**: 253—260, 3 Abb.; München.

WIEDERSHEIM, R. (1875): *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus*. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen mit besonderer Berücksichtigung der Skelett-Verhältnisse. — Ann. Mus. Civ. St. nat. Genova, **7**: 1—207, 3 Abb., 17 Taf.; Genova.

ZAHO, E. &HU, Q. (1984): Studies on Chinese tailed amphibians. 68 S., 14 Abb., 9 Tab., 3 Taf.; Chengdu (Sichuan Sci. Tech. Publ. House).

ZILLENBILLER, E. (1975): Bohnerzgewinnung auf der Schwäbischen Alb. 50 S., 17 Abb.; Gammertingen (Acker).

ZÖBELEIN, H. K. (1983): Die Vorlandmolasse bei Günzburg a.Donau und Heggbach bei Biberach a.d. Riß im Rahmen des süddeutschen Jungtertiärs. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **23**: 151—187, 2 Tab.; München.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Ronald Böttcher, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B [Paläontologie]

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: 131_B

Autor(en)/Author(s): Böttcher Ronald

Artikel/Article: Neue Funde von Andrias scheuchzeri (Cryptobranchidae, Amphibia) aus der süddeutschen Molasse (Miozän) 1-38