

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

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

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 136	28 S., 11 Abb.	Stuttgart, 15. 12. 1987
----------------------------	--------	---------	----------------	-------------------------

Revision von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER (Amphibia: Temnospondyli) aus dem Schilfsandstein von Heilbronn (Baden-Württemberg)

Revision of *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER
(Amphibia: Temnospondyli) from the Schilfsandstein of Heilbronn
(Baden-Württemberg)

Von Hanna Hellrung, Tübingen

Mit 11 Abbildungen

Summary

The holotype and only specimen of *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852 from the Schilfsandstein (Upper Triassic, Middle Karnian) of Heilbronn (Nordwürttemberg) is revised. It is shown that the genus belongs to the Trematosauridae (Amphibia: Temnospondyli). It is closely related to *Tertrema acuta* WIMAN, 1915 from the Lower Triassic of Spitzbergen. *Hyperokynodon* is the first genus of the family Trematosauridae that has been found in the Upper Triassic. The family Trematosauridae is divided into five groups, according to the structure of the palate: (1) *Tertrema*-like forms, (2) *Platystega*-like forms, (3) *Aphaneramma*-like forms, (4) *Trematosaurus*-like forms and (5) *Lyrocephaliscus*-like forms. At present 15 valid genera are recognized in the Trematosauridae.

Zusammenfassung

Die Revision des Holotypus und einzigen Exemplars von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852 aus dem Schilfsandstein (Obere Trias, Mittleres Karn) von Heilbronn (Nordwürttemberg) ergibt eine Zugehörigkeit zu den Trematosauridae (Amphibia: Temnospondyli). Es besteht eine enge Verwandtschaft mit *Tertrema acuta* WIMAN, 1915 aus der Unteren Trias von Spitzbergen. *Hyperokynodon* ist die erste Gattung der Familie Trematosauridae, die in der Obere Trias gefunden wurde. Die Trematosaurier lassen sich aufgrund ihres Gaumenbaus in 5 Gruppen einteilen: (1) *Tertrema*-ähnliche Formen, (2) *Platystega*-ähnliche Formen, (3) *Aphaneramma*-ähnliche Formen, (4) *Trematosaurus*-ähnliche Formen und (5) *Lyrocephaliscus*-ähnliche Formen. Die Familie der Trematosauridae umfaßt zur Zeit 15 Gattungen.

1. Einleitung

Die Bearbeitung von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852 wurde vorgenommen, da die systematische Einordnung der Art unklar war. Dr. S. P. WELLES (Berkeley) und Dr. M. BENTON (Belfast) äußerten mündlich ihre Vermutung einer Zugehörigkeit von *Hyperokynodon* zu den Titanosuchia (Therapsiden) bzw. den Phytosauriern. Inzwischen ordnen sie die Art aber den Temnospondyli (Amphibia) zu. Im Standardwerk von v. HUENE (1956) wird die Gattung *Hyperokynodon* unter den Metoposauriden (Temnospondyli) aufgeführt.

Hyperokynodon keuperinus PLIENINGER, 1852, ist nur durch einen Abdruck eines Teils des Gaumens belegt. Dieses Stück stammt aus dem Schilfsandstein (Obere Trias) von Heilbronn (Nordwürttemberg).

Dank

Die vorliegende Revision von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852 wurde von Dr. R. WILD, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, angeregt. Ich danke ihm und Prof. Dr. F. WESTPHAL (Tübingen), Prof. Dr. W.-E. REIF (Tübingen) und dem Wirbeltierpaläontologischen Arbeitskreis an der Universität Tübingen für ihre begleitende Unterstützung. Herr W. WETZEL (Tübingen) fertigte die Photographien an. Das Original sowie ein Gipsabguß wurden mir leihweise vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart überlassen. Dr. G. BLOOS danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

2. Forschungsgeschichte im Überblick

Der Gaumenabdruck eines Tetrapoden aus dem Schilfsandstein vom Wartberg bei Heilbronn wurde von A. STRAUSS gefunden. Dieser soll den Abdruck ohne Namen 1842 unter dem Titel: „Ein Panzerlurchrest aus dem Schilfsandstein von Heilbronn“ publiziert haben. Dieser Artikel war nicht zu ermitteln. Nach schriftl. Mitt. von R. WILD ist es nicht klar, ob es sich um eine Beschreibung und/oder Abbildung des Stückes handelte.

1848 bildete Oberreallehrer KEHRER den Gaumenabdruck zusammen mit zwei im gleichen Steinbruch gefundenen *Metoposaurus*-Schädelresten ab und deutete sie als „Kopfteile eines großen Reptils“. Er fügte auch eine Karte der Heilbronner Markung bei, auf der der Wartberg mit zwei Steinbrüchen eingetragen ist. In welchem dieser beiden Steinbrüche im NW und im SE des Wartberges die Fossilien gefunden wurden, ist nicht bekannt.

1852 beschrieb PLIENINGER den Abdruck und gab ihm den Namen *Hyperokynodon keuperinus*. Er untersuchte das Stück, um es mit einem Phytosaurier der Gattung *Belodon* zu vergleichen, kam aber zu dem Schluß, daß es sich um einen schmalschnauzigen Labyrinthodonten handelt.

1857 zeigte JÄGER auf einer Sitzung bei der 33. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Bonn die Abbildung eines Sauriers, den er vorläufig *Hyperotrema keuperianum* nannte. Es wird sich um *Hyperokynodon keuperinus* gehandelt haben, zumal PLIENINGER 1852 schrieb, daß von JÄGER eine nähere Beschreibung und Diagnose dieser Art in Aussicht stände. Diese wurde aber nie publiziert.

1861 erwähnte MEYER *Hyperokynodon keuperinus* und setzte ihn mit *Hyperotrema* gleich.

1931 hielt STETTNER vor dem Unterländer Zweigverein des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg einen Vortrag über *Hyperokynodon*.

1933 führte KUHN *Hyperokynodon keuperinus* im Fossilium Catalogus unter der Familie Trematosauridae auf. Er schrieb, „die Publikation dieser bisher verschollenen Gattung soll laut liebenswürdiger brieflicher Mitteilung von Herrn Dr. BERCKHEMER, Stuttgart, im 15. Band der Pal. Zeitschr. erscheinen.“ Diese Abhandlung ist nie erschienen.

1935 ordnete SÄVE-SÖDERBERGH *Hyperokynodon* den Stereospondyli zu, diskutierte die systematische Zugehörigkeit jedoch nicht, da die Gattung zu unvollständig bekannt sei.

1938 bildete SCHMIDT eine Originalzeichnung von *Hyperokynodon keuperinus* ab und beschrieb ihn als sehr langschnauzigen Labyrinthodonten.

1956 erwähnte v. HUENE *Hyperokynodon* unter den Metoposauridae als stereospondylen Stegocephalen.

1964 listete WURSTER *Hyperokynodon* unter den Amphibien des Schilfsandsteins auf.

1964 setzte ORLOV die Gattung *Hyperokynodon* mit Vorbehalt der Gattung *Metoposaurus* gleich.

1966 führte auch ROMER *Hyperokynodon* bei den Metoposauridae auf.

1968 gab LINCK in den Erläuterungen zu Blatt Heilbronn *Hyperokynodon keuperinus* als das Unikum eines langschnauzigen Stegocephalen an.

Ebenfalls 1968 vertrat ROMER die Auffassung, daß *Hyperokynodon* vom Standpunkt der Priorität her der richtigere Name für die Gattung *Metoposaurus* sein könnte.

1971 bildete KUHN *Hyperokynodon* ab und rechnete ihn wegen der Schmalheit des Gaumens der Familie Trematosauridae zu.

1985 führten WARREN & BLACK *Hyperokynodon keuperinus* auf. Da das Stück aber keine der von ihnen ermittelten Synapomorphien zeigt, ordneten sie es nicht den Trematosauriern oder Capitosauriern zu. Sie erwähnten, daß Dr. W. HAMMER, Rock Island (Ill.) *Hyperokynodon* untersucht.

Die über längere Zeit währende unrichtige Zuordnung von *Hyperokynodon* zu den Metoposauridae ist, vorliegender Aufstellung nach, wohl auf v. HUENE (1956) zurückzuführen.

3. Beschreibung

Hyperokynodon keuperinus PLIENINGER

Abb. 1–4; 6; 10–11

v * 1852 *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, S. 470.

1857 *Hyperokynodon keuperianum*. – JÄGER, S. 26.

1861 *Hyperokynodon keuperianum*. – MEYER, S. 257.

1933 *Hyperokynodon keuperinus*. – KUHN, S. 77.

1935 *Hyperokynodon*. – SÄVE-SÖDERBERGH, S. 22, 86.

1938 *Hyperokynodon keuperinum*. – SCHMIDT, S. 58, Abb. 1070 d.

1956 *Hyperokynodon*. – v. HUENE, S. 97.

1964 *Hyperokynodon*. – ORLOV, S. 117.

1966 *Hyperokynodon*. – ROMER, S. 363.

1968 *Hyperokynodon keuperinum*. – LINCK, S. 53.

1968 *Hyperokynodon*. – ROMER, S. 82.

1971 *Hyperokynodon*. – KUHN, S. 8, Abb. 9a Fig. 2.

1985 *Hyperokynodon keuperinum*. – WARREN & BLACK, S. 308.

Bemerkung. – Nach Art. 34 b der Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur (IRZN) müssen Endungen von Namen der Artgruppe an das Geschlecht des Gattungsnamens

mens angepaßt sein. Die ursprüngliche Schreibweise des Artnamens (*keuperinus*) ist die korrekte, da die Endung *-odon* des Gattungsnamens maskulin ist. Die Endungen *-ianum* und *-inum* des Artnamens müssen nach Art. 33 b IRZN als inkorrekte sekundäre Schreibweise gewertet werden.

Holotypus: Rostraler Teil eines Gaumenabdrucks; einziges Exemplar der Art wie auch der Gattung; Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Inv.-Nr. 16670.



Abb. 1. *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852, Holotypus, Abdruck eines Teils des Gaumens, Nr. 16670 des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (= SMNS).

Locus typicus: Wartberg bei Heilbronn, Baden-Württemberg, Südwestdeutschland.

Stratum typicum: Schilfsandstein, Mittlerer Keuper, Ob. Trias (Karn).

Material: Nur das Typusexemplar ist bekannt.

Diagnose

Schmales, rechteckiges, verlängertes Rostrum; 2 Paar prächoanale, große Fangzähne; mindestens 2 Paar postchoanale, große Fangzähne; keine Reihe von kleinen Zähnen innen entlang den Choanen. Aufgrund der bruchstückhaften und schlechten Erhaltung ist eine weitergehende Diagnose nicht möglich.

Erhaltung

Ein Fragment der Gaumenseite der Schnauze ist als Abdruck in feinkörnigem Schilfsandstein erhalten (Abb. 1). Das graubraune Sediment ist an den Stellen des Abdrucks rotbraun verfärbt. Die Einbettungslage läßt sich nicht rekonstruieren, da eine Gradierung des Sandsteins nicht festzustellen ist. Abb. 2 zeigt den Gipsabguß des Gaumenabdrucks mit den beiden großen prächoanal Fangzähnen.

Die Form des erhaltenen Gaumens stellt beinahe ein Rechteck dar. Die Kieferaußen-seiten verlaufen vom hinteren Ende zur Mitte leicht nach innen, von dort etwas nach außen und verengen sich zum Vorderende des Abdrucks hin wieder etwas. Die Vorder- und Hinterenden des Fossils sind, durch den Bruch des Gesteins bedingt, unregelmäßig begrenzt.

Maße

Größte Länge des Abdrucks:	23,0 cm
Größte Breite des Abdrucks:	11,6 cm
Abstand zwischen den Fangzähnen (D 1):	1,3 cm
Abstand zwischen den Prämaxillarforamina:	4,1 cm
Abstand zwischen den Choanen:	4,1 cm
Höhe der prächoanal Fangzähne (D 1):	3,5 cm
Höhe der marginalen Zähne:	0,7–1,3 cm

Bezeichnung

Das auffallendste Merkmal des Stückes (Abb. 1) sind die großen Vertiefungen, die die Fangzähne hinterlassen haben. Auf ihnen beruht auch der Name *Hyperotrema* (gr. *trema* = Loch), ein Synonym, das JÄGER 1857 für diese Gattung schuf.

Die Fangzähne weisen an ihrer Basis eine starke Kannelierung auf, was sowohl am Original (Abb. 1) als auch am Gipsabguß (Abb. 2) gut zu erkennen ist. Abb. 4 zeigt die Kannelierung der Fangzähne (D 1) am Original. Diese Rillen stammen von einer Einfaltung des Dentins her, wie sie vom labyrinthodonten Zahnbau der Temnospondyli bekannt ist.

Radiale Falten in der Zahnbasis gibt es nach PEYER (1968) auch bei anderen Wirbeltiergruppen, z. B. bei Chondrosteern, Crossopterygiern, Ichthyosauriern und Squamaten.

BYSTROW (1938) veröffentlichte zwei Abbildungen labyrinthodenter Zähne, die hier in Abb. 5 wiedergegeben sind. Im oberen Teil der Abbildung sind ein junger und ein alter marginaler Zahn im Längsschnitt wiedergegeben: im unteren Teil des Zahnes ist das Dentin (Plicidentin) in Falten gelegt, während es zur Spitze hin soviel Raum einnimmt, daß einzelne Falten nicht mehr erkennbar sind und sich eine zentrale Pulpa-höhle bildet. Deshalb ist eine Kannelierung des Zahnes im oberen Teil nicht vorhan-



Abb. 2. *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852, Gipsabguß des Holotypus, Nr. 16670 SMNS.

den. Um das Dentin ist eine dünne Schmelz-ähnliche Enamelschicht ausgebildet. Bei den alten Zähnen sind die Dentinfalten sehr verdickt, sodaß das Pulpagewebe ganz nach innen gedrängt wird. Dies ist im rechten Längsschnitt und in den Querschnitten E und G von BYSTROW dargestellt.

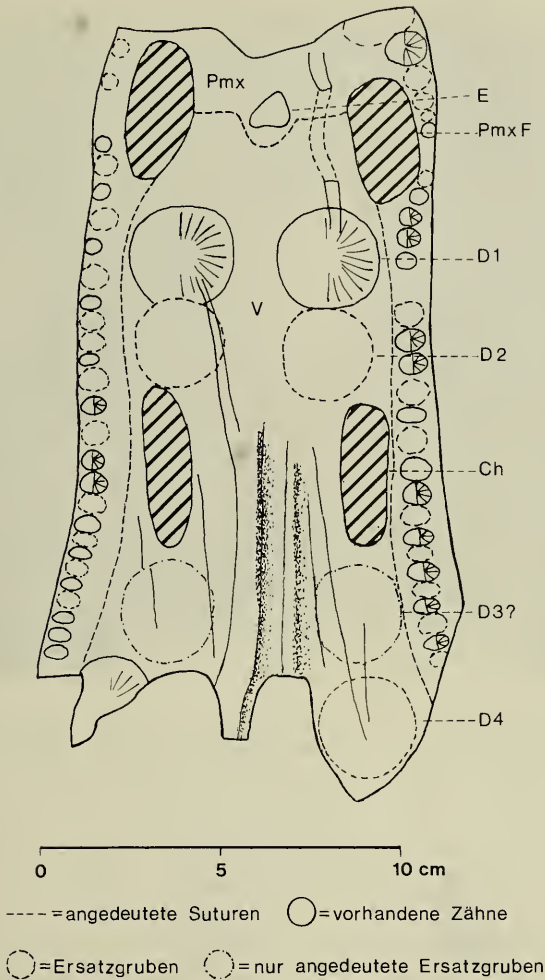


Abb. 3. Zeichnung des Gipsabgusses von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852, Nr. 16670 SMNS.

Ch = Choane, D1–4 = Fangzähne bzw. Fangzahnersatzgruben, E = Ethmoid, Pmx = Prämaxillare, Pmx F = Prämaxillarforamen, V = Vomer.

Die kleinen Zähne zeigen an ihrer Spitze eine fast runde Querschnittsform und werden nach unten zu immer stärker elliptisch. Sie stehen mit ihrer Längsachse senkrecht zum Knochenrand. Fangzähne haben auf jedem Niveau einen kreisförmigen Querschnitt.

Die Fangzähne des hier besprochenen Stücks, *Hyperokynodon keuperinus*, zeigen allerdings keinen kreisförmigen Querschnitt, sondern zwei Kanten (vgl. Abb. 2), was aber wohl auf sekundäre Vorgänge, möglicherweise Deformation des Sedimentes nach Auflösung des Knochens und des Dentins, zurückzuführen ist: die beiden Gipsabgüsse der Fangzähne sind unterschiedlich geformt. Der Gipsabguß des linken Zahns (in der Abb. rechts) ist an der Spitze flacher und nach innen gebogen und deshalb wohl stärker deformiert.



Abb. 4. *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852, Holotypus, Ausschnitt des Gaumens mit den großen prächoanalen Fangzähnen (D 1), Nr. 16670 SMNS.

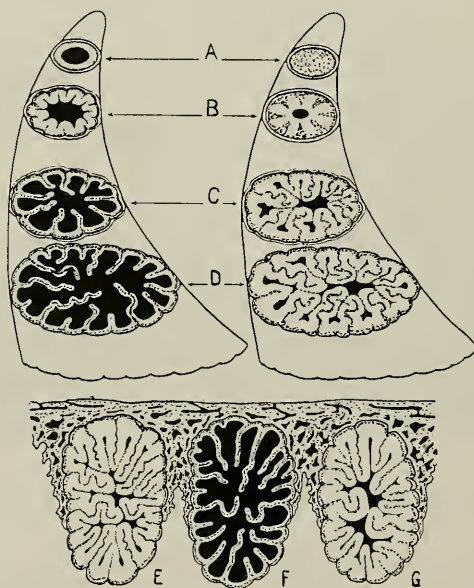


Abb. 5. Längsschnitte und Querschnitte durch junge und alte labyrinthodonte Zähne (nach BYSTROW 1938).

Bei *Hyperokynodon keuperinus* sind 3 Fangzähne und 5 Gruben für die Ersatzzähne vorhanden. Die Zeichnung des Gipsabgusses (Abb. 3) zeigt dies deutlicher als das Foto des Originals, da bei diesem der Rest eines Fangzahnes in der rechten unteren Ecke nur schlecht zu erkennen ist. Er weist aber die typische Kannelierung auf. Die Gruben für die Ersatzfangzähne sind durch kreisrunde Strukturen nur leicht angedeutet.

Die Temnospondyli des Perm hatten (nach CHASE 1963) auf Vomer, Palatinum und Ectopterygoid jeweils 1 Paar Fangzähne. Die ectopterygoidalen Fangzähne wurden im Laufe der Evolution parallel in mehreren Gruppen reduziert. Da sich bei dem Stück nur einzelne Strukturen als Knochennähte interpretieren lassen, die meisten Suturen aber nicht einmal angedeutet sind, ist eine Zuordnung der Fangzähne zu den einzelnen Knochen nur bedingt möglich. Die vorderen Fangzähne (vor den Choanen) sitzen wahrscheinlich auf den Vomeris, die hinteren wohl auf den Palatina.

Die Größe der Fangzähne ist mit einer Höhe von 3,5 cm sehr auffällig. Ein vergleichbares Ausmaß auch unter den Trematosauriern erreichen nur diejenigen von *Tertrema acuta* WIMAN, einer Form aus den Untertrias von Spitzbergen.

Die marginalen Zähne auf Prämaxillare und Maxillare sind im Abdruck schlecht kenntlich. Die vorderen prämaxillaren Zähne waren möglicherweise etwas größer als die maxillaren. Darauf deutet ein vergrößerter Zahn an der rechten vorderen Seite (s. Abb. 3) hin. Die Anzahl der randlichen Zähne ist bei allen langschnauzigen Trematosauriern gegenüber kurzschnauzigen Typen vermehrt (vgl. CHASE 1963). Bei *Hyperokynodon* saßen auf dem vorhandenen Schnauzenteil anscheinend beiderseits jeweils ca. 30 Zähne.

Gaumenöffnungen

Hyperokynodon besitzt wie alle Trematosaurier 2 Paar Öffnungen im Gaumenbereich der Schnauze: die vorderen Prämaxillaröffnungen und die dahinter liegenden Choanen. Die Prämaxillaröffnungen werden von den meisten Autoren als Gruben, die die Unterkieferfangzähne aufnahmen, gedeutet. Diese Erklärung wird auch durch den Schädel von *Mastodonsaurus* gestützt, bei dem die Unterkieferfangzähne durch je eine Öffnung in der Schnauze bis auf die Dorsalseite des Schädels reichen. Gleichfalls weist die randliche Lage der Prämaxillaröffnungen auf diese Funktion hin, da die Unterkieferfangzähne auf den Unterkieferästen sitzen.

Knochennähte

Wie bereits oben erwähnt, sind die Knochennähte nur schlecht, teilweise überhaupt nicht erhalten. Der Vergleich mit *Tertrema* (Abb. 6 B) wird dadurch etwas erschwert. Wenn die Suturen ähnlich wie bei anderen Trematosauriern verlaufen würden, läge der hintere Teil des Stückes im Bereich der Palatina. Die Ectopterygoide, meist unterhalb der Vorderkante der Interpterygoidalöffnungen beginnend, sind anscheinend nicht vorhanden. Im Bereich zwischen den Prämaxillaröffnungen liegt eine Struktur auf Höhe des Ethmoids, die die Suture zwischen Prämaxillare und Vomeris darstellen könnte. Auch die Nähte zwischen Maxillaren und Vomeris bzw. Palatina sind andeutungsweise vorhanden. Andere Suturen lassen sich nicht erkennen.

Ethmoid

Die ungefähr dreieckige, im Gipsabguß erhabene, in der Mediane gelegene Struktur im vorderen Bereich des Gaumens war möglicherweise ein Ethmoid (vgl. Abb. 2).

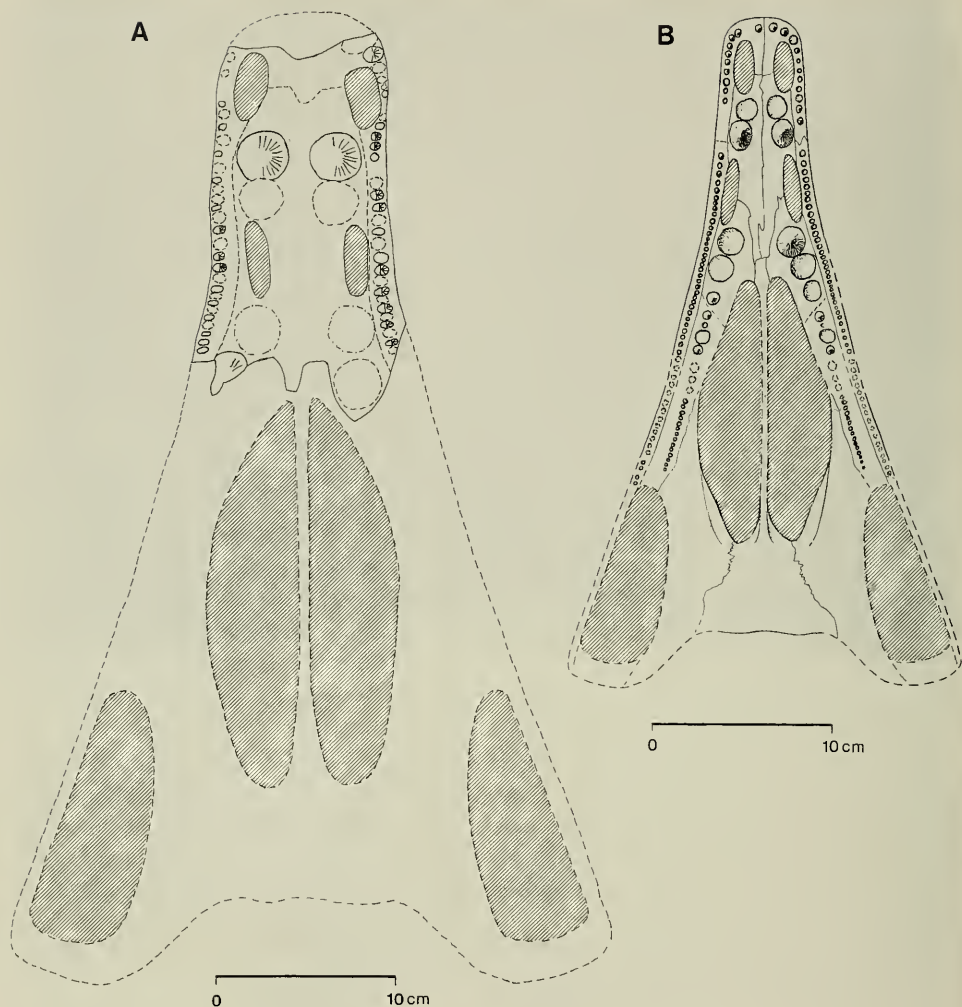


Abb. 6. A: Rekonstruktion von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852; B: Zeichnung von *Tertrema acuta* WIMAN, 1915 (nach SÄVE-SÖDERBERGH 1936).

WIMAN (1917) deutet eine ähnliche Struktur bei *Tertrema acuta*: „... eine Stelle, wo sich ein Ethmoideum zwischen die Deckknochen hervordrängt“. Die bei anderen Formen an dieser Stelle z. T. vorhandene Grube erklärt er damit, daß dort das Ethmoideum nicht verknöchert war und deshalb fossil als Grube überliefert ist. LEHMAN (1979) hingegen vertritt die These einer Intermaxillardrüse in einer Grube, speziell auch bei *Tertrema acuta* (Exemplar aus dem Sassental), obwohl WIMAN (1917) schreibt, daß dort vor der Präparation keine Grube, sondern ein maschiges, knochenähnliches Gewebe gewesen sei.

Allgemein sind nur bei Landwirbeltieren Speicheldrüsen, die das Durchfeuchten und Schlucken der Nahrung vereinfachen, zu erwarten (ROMER & PARSONS 1983).

Längliche Strukturen

Andere, nur schwer erklärbare Strukturen sind längliche Rinnen und Wülste im Gaumenbereich (Abb. 1 und 2). Die nächstliegende Erklärung ist ihre Deutung als Wühlgefüge bodenbewohnender Organismen. Ihre Entstehung durch die Abbildung von Blutgefäßen oder Nerven, bzw. Knochenrinnen, die diese aufnahmen, ist nur schwer vorstellbar, da dann zum Zeitpunkt der Diagenese noch Weichteile existiert haben müßten: teilweise sind im Abdruck Rinnen, teilweise aber auch Wülste vorhanden. Die Strukturen gehen z. T. abrupt ineinander über.

Die großen, längsverlaufenden Wülste im hinteren Bereich der Schnauze bilden wahrscheinlich primäre Knochenstrukturen ab. Eine vergleichbare längsverlaufende Vertiefung im Palatinalbereich läßt sich auf einer Abbildung von *Gonioglyptus longirostris* HUXLEY, 1865, erkennen. Sie ist in Abb. 7 (Pfeil) wiedergegeben.

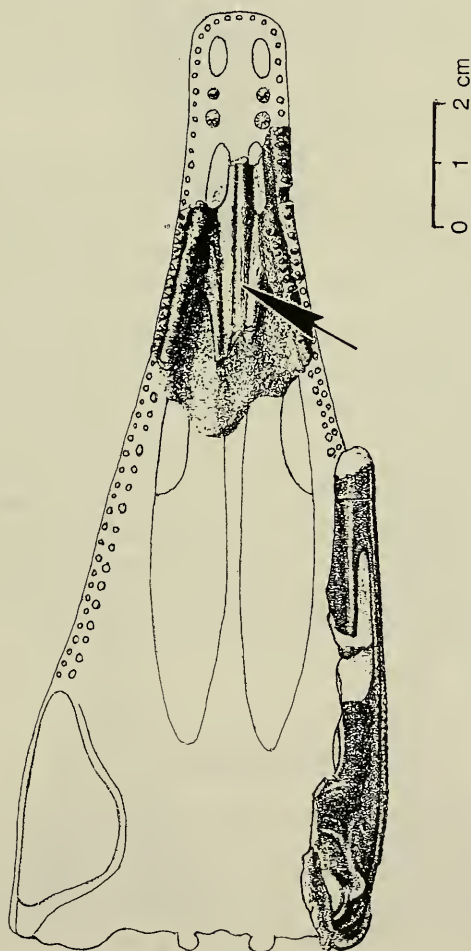


Abb. 7. *Gonioglyptus longirostris* HUXLEY, 1865 (nach HUXLEY 1865). Der Pfeil weist auf längsverlaufende Wülste (vgl. Abb. 1).

4. Vergleiche

Die in Betracht gezogenen Phytosaurier und Therapsiden haben als wichtigstes Merkmal eine labyrinthodonte Bezahnung.

Die Gaumenzähne der Titanosuchier (Therapsida) sind nicht als Fangzähne ausgebildet und kommen nur auf den Palatina vor. Die Vomerer sind nicht bezahnt. Die großen Eckzähne sitzen wie bei den Mammalia auf den Maxillaria (vgl. Abb. 8).

Die Phytosauria (Thecodontia, Archosauria) haben eine lange, fast nur aus den Prämaxillaria aufgebaute Schnauze, die im vorderen Bereich keine Öffnungen aufweist (Abb. 9). Die Choanen liegen ungefähr in der Gaumenmitte in einer Längsvertiefung.

Unter den „Labyrinthodontia“ hat die langschnauzige Familie der Trematosauridae den ähnlichsten Gaumenaufbau (Abb. 10). Charakteristisch sind getrennte Prämaxillarforamina, eine mehr oder weniger ausgeprägte Verlängerung der Schnauze, ein dünner Processus cultriformis, lange gemeinsame Nähte zwischen Parasphenoid und Pterygoiden, große Interpterygoidalfenster und ein Parasphenoid, das bis unter die Exoccipitalia reicht. Im Gegensatz zu anderen triadischen Stegocephalen sind die Schädel verhältnismäßig hoch und im Schnauzenbereich recht schmal.

Die im Gaumenbereich *Hyperokynodon* ähnlichste Gattung ist *Tertrema* WIMAN, 1915. In Abb. 6 sind *Tertrema* und eine Rekonstruktion des Gaumenbereiches von *Hyperokynodon* im gleichen Maßstab wiedergegeben.

Der Schädel von *Tertrema acuta* WIMAN ist ungefähr halb so groß wie der von *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER. Die Bezahnung scheint, zumindest im vorderen Bereich des Gaumens, bei beiden Arten dieselbe zu sein. Bei *Tertrema* sind die hinteren Fangzähne der vorderen Paare erhalten, bei *Hyperokynodon* die vorderen. Bei *Tertrema* ist der rechte vordere Zahn der hinteren Fangzahnpaare überliefert, bei *Hyperokynodon* der linke hintere.

Die Knochennähte sind bei *Tertrema acuta* wesentlich besser überliefert. Sie verlaufen dort ähnlich wie bei *Platystega depressa* WIMAN (vgl. Abb. 10 F): Die Prämaxillaria reichen in der Gaumenmitte bis ungefähr zur Mitte der Prämaxillarforamina. Sie stoßen randlich auf der Höhe des 2. vorderen Fangzahnpaars auf die Maxillaria. Die Vomerer werden ab der Mitte der Choanen von den Palatina begrenzt. Die Suture zwischen Vomerer und Parasphenoid verläuft noch oberhalb der Interpterygoidalfenster. Wahrscheinlich verliefen die Suturen bei *Hyperokynodon* ähnlich wie bei *Tertrema* und *Platystega*. Dies wird jedenfalls durch die vergleichbare Bezahnung nahegelegt. *Platystega* unterscheidet sich in der Bezahnung hauptsächlich durch die vorhandene Reihe von kleinen, labial gelegenen Zähnen auf Vomerer und Palatina.

5. Systematik

Die herkömmliche Klassifikation der „Labyrinthodontia“ richtet sich nach dem Bau der Wirbelkörper, da der Schädelbau, im Gegensatz zu den „Reptilien“, recht einheitlich ist. Man unterscheidet zwischen den apsispondylen Wirbeln (Bogenwirbeln) der „Labyrinthodontia“ und den lepospondylen Wirbeln (Hülsenwirbeln) der Lepospondyli. Die Wirbel sind meist aus Interzentrum, Pleurozentrum und Neuralbogen aufgebaut, bestehen also noch nicht aus einem einheitlichen Wirbelkörper. Wirbel mit Interzentrum und (kleinerem) Pleurozentrum bezeichnet man als rhachitom, solche ohne Pleurozentrum als stereospondyl.



Abb. 8. *Titanophoneus potens* EFREMOV (nach TSCHUDINOV 1983).

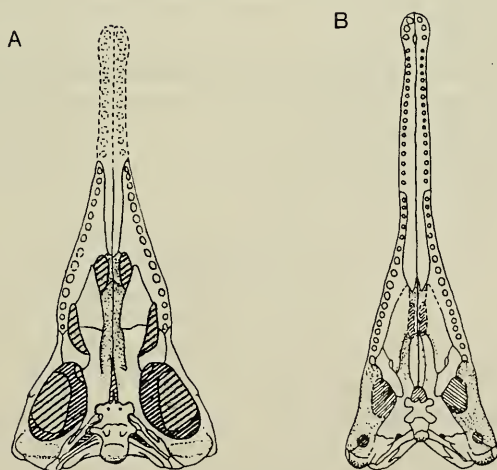


Abb. 9. Gaumenseite von Phytosauriern. A: *Mesorhinus fraasi* JAEKEL, Länge ca. 0,48 m (nach O. JAEKEL 1910, aus MÜLLER 1968); B: *Palaeorhinus bransoni* WILLISTON, Länge ca. 0,80 m (nach J. H. LEES 1907, aus MÜLLER 1968).

Die Familie Trematosauridae wird (nach ROMER 1966) folgendermaßen in die Klasse der Amphibien eingeordnet:

Unterklasse Labyrinthodontia

Überordnung	Ichthyostegalia
Überordnung	Temnospondyli
Ordnung	Rhachitomi
	Familie Trematosauridae
Ordnung	Stereospondyli
Ordnung	Plagiosauria
Überordnung	Batrachosauria (= Anthracosauria)

Unterklasse Lepospondyli

Unterklasse Lissamphibia (moderne Amphibien)

GARDINER (1983) versuchte, die Phylogenese in die Systematik miteinzubeziehen und stellte folgende Klassifikation auf, in der das Plesion Temnospondyli, das auch die Familie Trematosauridae umfaßt, eine Schwestergruppe der Division Amphibia darstellt:

Superdivision Tetrapoda

+ Plesion Ichthyostegidae

+ Plesion Loxommatidae

+ Plesion Temnospondyli

Division Amphibia

+ Plesion Adelospondyli

+ Plesion Nectridea

Subdivision Lissamphibia

Das Taxon Plesion definiert GARDINER (1982) folgendermaßen: „... monophyletic extinct taxa are accorded the status Plesion which substitutes for categorical ranks. When sequenced in a combined Recent-fossil classification a plesion is the sistergroup of all other terminal taxa within its clade and below it in the classification.“ Er entwickelt auch ein Cladogramm der Temnospondyli, welches aber nicht vollständig ist (es fehlen z. B. die Rhytidosteidae).

Für die triadischen Temnospondyli (ohne Plagiosauridae) erstellten WARREN & BLACK (1985) aufgrund synapomorpher Schädelmerkmale ein Cladogramm, das hier als Klassifikation wiedergegeben wird:

Trematosaurian Group

?

Trematosauroida

Trematosauridae

Rhytidosteidae

Brachyopoidea

Brachyopidae

Chigutisauridae

Lydekkerinidae

Capitosaurian Group

Ein Überbegriff für Trematosauroida und Brachyopoidea als Adelphotaxon (= Schwestergruppe, vg. AX 1984) der Lydekkerinidae fehlt allerdings.

GARDINER und WARREN & BLACK stellen den Trematosauriern eine Schwestergruppe der Capitosaurier gegenüber, die u. a. Capitosauridae, Mastodontosauridae und

Metoposauridae umfaßt. Die phylogenetische Deutung der Brachyopidae ist bei diesen Autoren allerdings unterschiedlich.

Die Systematik der fossilen Amphibien ist also auch heute noch, bzw. wieder im Fluß. Es werden immer wieder neue Familien aufgestellt, wie z. B. die Familien Luzocephalidae SHISHKIN, 1980 und Heylerosauridae SHISHKIN, 1980, die dann aber teilweise von anderen Autoren, wie z. B. in diesem Fall von GARDINER (1983), nicht berücksichtigt worden sind.

Die Wirbel der Trematosaurier sind nach NILSSON (1943 a) neorhachitom, z. T. echt rhachitom ausgebildet. Die Bezeichnung neorhachitom besagt, daß keine knöchernen Pleurozentren mehr vorhanden, die Interzentren aber noch rhachitom (hufeisenförmig) ausgebildet sind.

Ganze Skelette wurden von Trematosauriern bisher noch nicht gefunden. Postcraniale Skelettreste, wie Schultergürtel, einzelne Wirbel, Rippen und Extremitäten kennt man von folgenden Gattungen: *Aphaneramma*, cf. *Tertrema*, cf. *Platystega*, *Lyrocephalus euri* und *Trematosaurus* (vgl. MAZIN & JANVIER 1983, NILSSON 1943 a und SÄVE-SÖDERBERGH 1936).

6. Über die Familie Trematosauridae

6.1. Name und Definition der Familie

Die Gattung, auf der der Familienname beruht, wurde schon Mitte des letzten Jahrhunderts aufgestellt: *Trematosaurus* v. BRAUN 1842. Der Art *Trematosaurus brauni* BURMEISTER, 1849, liegt ein Stück zugrunde, das eines der ersten Stegocephalen-Überreste war, die überhaupt bekannt wurden. Die Bezeichnung *Trematosaurus* bezieht sich nach BURMEISTER 1849 auf das Pinealforamen (gr. trema = Loch).

Um 1910 fand man in Spitzbergen Vertreter mehrerer Stegocephalen-Gattungen, die aufgrund der Schmalheit ihrer Schnauze und der meist dreieckigen Schädelform von WATSON 1919 in der Familie Trematosauridae zusammengefaßt wurden. WATSON gab folgende Definition der Trematosauridae: „Stereospondyls with relatively high skulls, with narrow elongated snouts. Orbits of small or medium size, placed laterally. Proc. cultriformis of the parasphenoid very narrow. Posterior end of the parasphenoid carried very far back and with the pterygoid forming a floor to the middle ear region.“

WARREN & BLACK (1985) grenzen die Trematosauridae aufgrund folgender 3 Synapomorphien gegen die Rhytidosteidae ab:

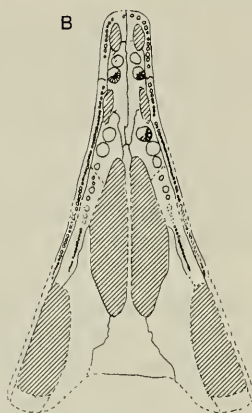
- das Parasphenoid verdeckt aus ventraler Sicht die Exoccipitalia
- lange Pterygoid-Parasphenoid-Sutur
- Proc. cultriformis tief und schmal

Diese Merkmale beziehen sich zwar alle auf den Gaumen, trotzdem konnten WARREN & BLACK (1985) *Hyperokynodon* nicht den Trematosauriern zuordnen, da dem Stück der hintere Teil des Gaumens fehlt, der diese Merkmale trägt. Andererseits wandten sie ihre Merkmale aber nicht konsequent an: *Latiscopus disjunctus* WILSON, 1948 aus der Dockum Formation (Obere Trias) in Texas rechneten sie zu den Trematosauridae, obwohl WILSON als Gattungs- und Artdiagnose einen breiten Proc. cultriformis angibt. Aufgrund dieses Mermals und wegen des kurzen Schädels stelle ich *Latiscopus* nicht zu den Trematosauridae.

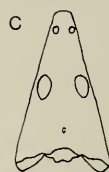
Tertrema - ähnliche Formen



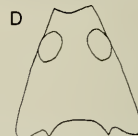
Hyperokynodon keuperinus



Tertrema acuta

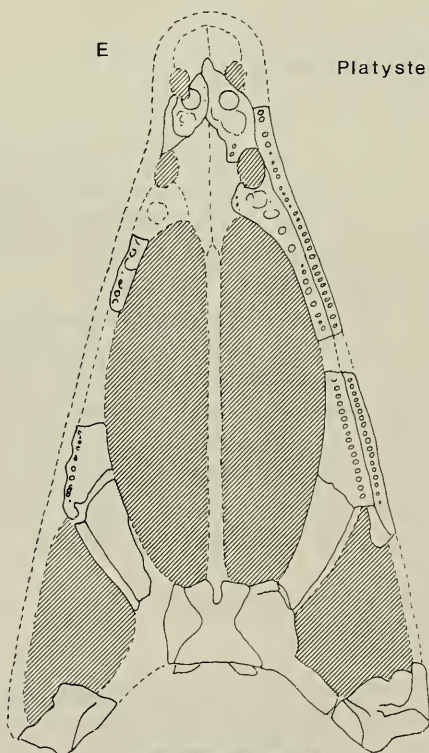


Tertremoides amblobensis

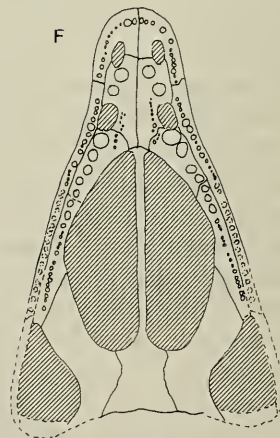


Ifasaurus elongatus

Platystega - ähnliche Formen



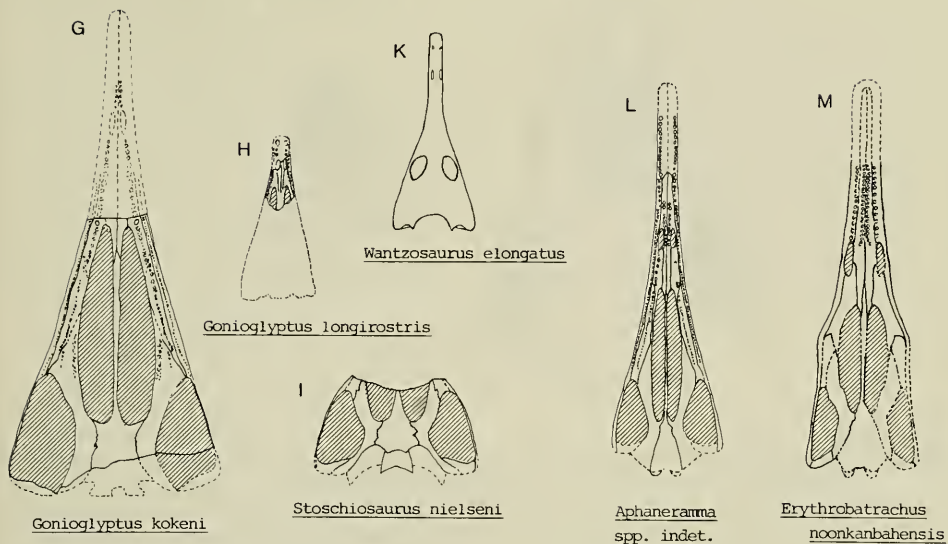
Inflectosaurus amplius



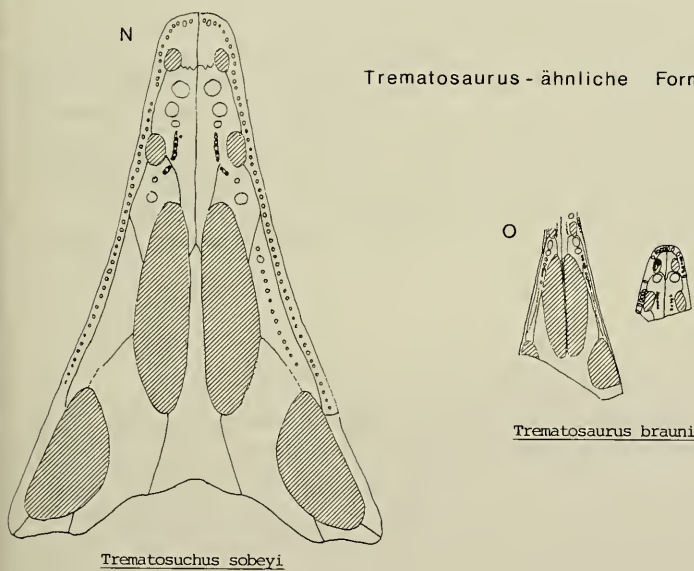
Platystega depressa

0 10 cm

Aphaneramma - ähnliche Formen



Trematosaurus - ähnliche Formen



0 10 cm

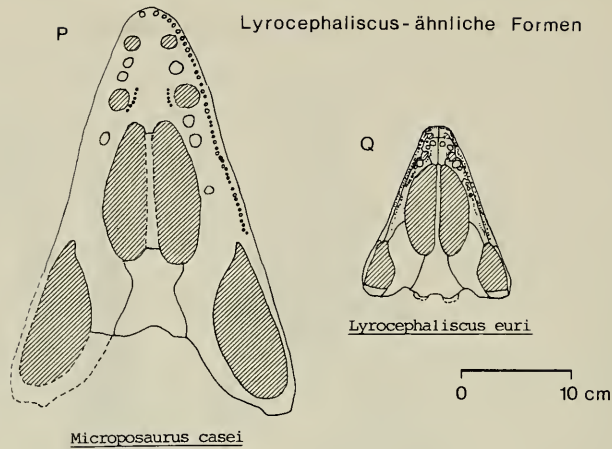


Abb. 10. (Seite 16–18) Die Trematosauridae wurden in 5 Gruppen mit folgenden wichtigsten Charakteristika eingeteilt: (1) *Tertrema*-ähnliche Formen (postchoanale Gaumenränder konkav, keine 2. Reihe kleiner Zähne), (2) *Platystega*-ähnliche Formen (postchoanale Gaumenränder konvex), (3) *Aphaneramma*-ähnliche Formen (sehr stark verlängerte Schnauze), (4) *Trematosaurus*-ähnliche Formen (2. Reihe kleiner Zähne, postchoanale Gaumenränder konkav) und (5) *Lyrocephaliscus*-ähnliche Formen (verhältnismäßig kurze Schnauze, Gaumenränder gerade).

A = *Hyperokynodon keuperinus* PLIENINGER, 1852; B = *Tertrema acuta* WIMAN, 1915, nach SÄVE-SÖDERBERGH 1936; C = *Tertremoides ambilobensis* LEHMAN, 1979, nach LEHMAN 1979; D = *Ifasaurus elongatus* LEHMAN, 1966, nach LEHMAN 1966; E = *Inflectosaurus amplius* SHISHKIN, 1960, nach SHISHKIN 1960; F = *Platystega depressa* WIMAN, 1915, nach SÄVE-SÖDERBERGH 1936; G = *Gonioglyptus kokeni* v. HUENE, 1920, nach v. HUENE 1920; H = *Gonioglyptus longirostris* HUXLEY, 1865, nach HUXLEY 1865; I = *Wantzosaurus elongatus* LEHMAN, 1955, nach LEHMAN 1955; K = *Stoschiosaurus nielseni* SÄVE-SÖDERBERGH, 1935, nach SÄVE-SÖDERBERGH 1935; L = *Aphaneramma* SMITH-WOODWARD, 1904, nach SÄVE-SÖDERBERGH 1936; M = *Erythrobatrachus noonkanbahiensis* COSGRIFF & GARBUTT, 1972, nach COSGRIFF & GARBUTT 1972; N = *Trematosuchus sobeyi* HAUGHTON, 1915, nach HAUGHTON 1925; O = *Trematosaurus brauni* BURMEISTER, 1849, nach v. HUENE 1921; P = *Microposaurus casei* HAUGHTON, 1925, nach HAUGHTON 1925; Q = *Lyrocephaliscus euri* WIMAN, 1915, nach WIMAN 1915. Die Shagreen-Bezzungung (bestehend aus winzigen palatalen Zähnnchen) ist nicht dargestellt.

6.2. Gliederung der Familie in Formgruppen

Die Abbildung 10 gibt einen Überblick über die Schädelformen der Trematosauridae. Die Abbildungen sind alle im gleichen Maßstab gezeichnet. Beim Vergleich der Größen ist die altersbedingte Variabilität zu berücksichtigen. So hatte nach DREVERMANN (1920) der kleinste gefundene *Trematosaurus brauni* eine Schädelgröße von 140 mm, der größte aber eine von 490 mm. Wiedergegeben sind die in der Literatur vorhandenen Abbildungen. Bei fehlenden Gaumenabbildungen wurden die Darstellungen des dorsalen Schädels mit Vorbehalt in die jeweilige Formengruppe eingeordnet. Dies geschah aufgrund der Beschreibungen in den Publikationen.

Gegliedert wird die Familie der Trematosauridae hier in folgende 5 Formgruppen (Abb. 10), die auf den jeweils angegebenen Gaumen-Merkmalen beruhen:

- (1) *Tertrema*-ähnliche Formen:
 - Schnauze verlängert, rechteckig
 - postchoanale Gaumenränder konkav
 - sehr große Fangzähne
 - keine Reihe kleiner Zähne innen neben den Choanen
- (2) *Platystega*-ähnliche Formen:
 - Schnauze kürzer als bei *Tertrema*-ähnlichen Formen
 - postchoanale Gaumenränder konvex
 - große Fangzähne
 - Reihe kleiner Zähne innen neben den Choanen
 - sehr große Interpterygoidalfenster
- (3) *Aphaneramma*-ähnliche Formen:
 - Schnauze sehr stark verlängert
 - kleine Fangzähne
 - stark vergrößerte Anzahl von kleinen Zähnen
 - z. T. Reihe kleiner Zähne innen neben den Choanen
 - langgezogene Interpterygoidalöffnungen
- (4) *Trematosaurus*-ähnliche Formen:
 - Schnauze mittellang
 - postchoanale Gaumenränder konkav
 - große Fangzähne
 - Reihe kleiner Zähne innen neben den Choanen
 - mittelgroße Interpterygoidalfenster
- (5) *Lyrocephaliscus*-ähnliche Formen:
 - Schnauze kurz
 - Schädel dreieckig, Gaumenränder gerade
 - mittelgroße bis große Fangzähne
 - Reihe kleiner Zähne innen neben den Choanen
 - mittelgroße bis große Interpterygoidalöffnungen

6. 3. Verbreitung

Vertreter der Familie Trematosauridae sind bisher aus der Unteren und möglicherweise Mittleren Trias bekannt. Wie die folgende Aufstellung der Fundgebiete zeigt, waren sie fast weltweit verbreitet:

- Spitzbergen
- Ost-Grönland
- Nordamerika
- Europa
- Südafrika
- Madagaskar
- Indien
- Australien

In Abb. 11 sind die Fundgebiete in eine paläogeographische Karte eingetragen.

Die verschiedenen Trematosauriergattungen und -arten sind in der folgenden Tabelle jeweils mit der entsprechenden Abbildungsnummer (Abb. 10), Fundort, Fundschicht, Alter und Ablagerungsmilieu aufgeführt.

Die Trematosaurier aus Spitzbergen wurden schon Anfang des 20. Jahrhunderts entdeckt. Vor allem das Vorhandensein einer reichen Fischfauna löste mehrere schwedische Expeditionen aus. Da die meisten Funde von Temnospondyli in den marinen Fischschichten gemacht wurden, begann schon früh die Diskussion, ob die Trematosaurier autochthon eingebettet sind oder vom Land her eingespült wurden (siehe MAZIN & JANVIER 1983; NILSSON 1943 a, b, 1944; SÄVE-SÖDERBERGH 1936, 1943, 1944; SMITH-WOODWARD 1904; WIMAN 1915–16 a, b, 1916–17). Eine erneute Bearbeitung

Lfd. Nr.	Fig. Nr.	Name	Land	Fundort	Fundschicht	Alter	Ablagerungs- milieu
1	A	<i>Hyperokynodon keuperinus</i> PLIENINGER, 1852	Deutschland	Wartberg bei Heilbronn	Schilfsandstein	Ob. Trias	Delta?
2	B	<i>Tertrema acuta</i> WIMAN, 1915	Spitzbergen	Sticky Keep und Sassental	Fischniveau	Unt. Trias	marin oder litoral (COSGRIFF 1974)
3	-	<i>Tertrema acuta</i> (in: LEHMAN 1979)	Madagaskar	Ambilobé	Trias à Poissons	Unt. Trias	litoral (LEHMAN 1979)
4	C	<i>Tertremoides ambilobensis</i> LEHMAN, 1979	Madagaskar	Ambilobé	Trias à Poissons	Unt. Trias	litoral (LEHMAN 1979)
5	D	<i>Ifasaurus elongatus</i> LEHMAN, 1966	Madagaskar	Anjavimilai	Trias à Poissons	Unt. Trias	litoral (LEHMAN 1979)
6	E	<i>Inflectosaurus amplus</i> SHISHKIN, 1960	UdSSR (Osteuropa)	Berg „Gr. Bogdo“ Astrachan-Kreis	Baskuntschak-Serie	Unt. Trias	terrestrisch
7	F	<i>Platystega depressa</i> WIMAN, 1915	Spitzbergen	Anderssons Berg	Fischniveau	Unt. Trias	marin oder litoral (COSGRIFF 1974)
8	G	<i>Gonioglyptus kokeni</i> HUENE, 1920	Pakistan	Chhidru, Salt Range	<i>Prionolobus</i> - Schichten, Mittwali Member	Unt. Trias	marin
9	H	<i>Gonioglyptus longirostris</i> HUXLEY, 1865	Indien	Ranigani, Bengalen	Panchet-Schichten	Unt. Trias	terrestrisch
10	I	<i>Stoschiosaurus nielsenii</i> SÄVE-SÖDERBERGH, 1935	Grönland	Cape Stosch, Stensiö Plateau	<i>Anodontophora fas-</i> <i>saensis</i> Beds, Wordie Creek Formation	Unt. Trias	litoral-marin
11	K	<i>Wantzosaurus elongatus</i> LEHMAN, 1955, 1961	Madagaskar	?	Trias à Poissons	Unt. Trias	litoral (LEHMAN 1979)
12	L	<i>Aphaneramma</i> SMITH-WOODWARD, 1904	Spitzbergen	Sticky Keep und Anderssons Berg	Fischniveau, Sticky Keep Formation	Unt. Trias	marin oder litoral (COSGRIFF 1974)
13	-	<i>Aphaneramma</i> sp. (in: LEHMAN 1966)	Madagaskar	Antsaba	Trias à Poissons	Unt. Trias	litoral (LEHMAN 1979)

Lfd. Nr.	Fig. Nr.	Name	Land	Fundort	Fundschicht	Alter	Ablagerungs- milieu
14	-	<i>Aphaneramma</i> -like form	USA, Arizona	Meteor Crater	Wupatki Member, Moenkopi Format.	Unt. Trias	lakustrin (McKEE 1954)
15	-	<i>Trematosaurier incertae sedis</i> (in: WARREN 1985)	Australien	Queensland, Bowen Basin, 72 km SW Rolleston	Rewan Group, Arcadia Formation	Unt. Trias	fluvial (JENSEN 1975)
16	-	<i>Trematosaurier incertae sedis</i> (in: WARREN 1985)	Australien	Queensland, Carnarvon Range	Clematis Group Glenidial Formation	U.-Mittl. Trias	fluvial (JENSEN 1975)
17	-	<i>Aphaneramma</i> (?) <i>kannemeyeri</i> (BROOM, 1909)	Südafrika	Orange Free State, Rouxville District	Ob. Beaufort Schichten	Unt. Trias	lakustrin (v. HUENE 1925)
18	M	<i>Erythrobrachius boonkanbahiensis</i> COSGRIFF & GARBUTT, 1972	Australien	West Kimberley District, Noonkanbah Station	Blina Shale	Unt. Trias	Delta (COSGRIFF 1974)
19	N	<i>Trematosuchus sobeyi</i> HAUGHTON, 1915	Südafrika	Queenstown bei Kapstadt	<i>Cynognathus</i> -Zone	Unt. Trias	terrestrisch
20	-	<i>Trematosuchus</i> ? <i>yakovlevi</i> RIABININ, 1927	UdSSR	Rybinsk	?	Unt. Trias	terrestrisch
21	O	<i>Trematosaurus brauni</i> BURMEISTER, 1849	DDR	Bernburg (E des Harz)	Mittl. Buntsandstein	Unt. Trias	terrestrisch
22	-	<i>Trematosaurus brauni</i> ? (in: EFREMOV 1931)	UdSSR (Osteuropa)	Berg „Gr. Bogdo“ Astrachan Kreis	<i>Capitosaurus</i> -Zone = Zone VI, Kampil-Kalke	Unt. Trias	terrestrisch
23	-	<i>Trematosaurus fuchsi</i> v. SEIDLITZ, 1917	DDR	Kahla (S von Jena)	Mittl. Buntsandstein	Unt. Trias	terrestrisch
24	-	<i>Trematosaurus madagascariensis</i> LEHMAN, 1966	Madagaskar	Mahatsara	Trias à Poissons	Unt. Trias	litoral (LEHMAN 1979)
25	Q	<i>Lyrocephaliscus ewri</i> WILMAN, 1914	Spitzbergen	Sticky Keep, Mt. Trident, Anderssons Berg	Fischniveau	Unt. Trias	marin oder litoral (COSGRIFF 1974)
26	P	<i>Microposaurus casei</i> HAUGHTON, 1925	Südafrika	Wonderboom S von Burghersdorp	<i>Cynognathus</i> -Zone	Unt. Trias	terrestrisch



Abb. 11. Fundorte von Trematosauriern (eingetragen in eine Karte der vermuteten Lage der Kontinente in der Trias, nach SEYFERT & SIRKIN 1973 aus BRINKMANN 1986): A = Ostaustralien, E = Europa, G = Grönland, I = Indien und Pakistan, M = Madagaskar, N = Nordamerika (Arizona), S = Spitzbergen, Sü = Südafrika, U = UdSSR (Osteuropa), W = Westaustralien, Tr = Pole zur Triaszeit.

der Gattung *Aphaneramma*, die seit SÄVE-SÖDERBERGH 1936 nicht mehr in Arten untergliedert ist, steht noch aus.

Die einzige heute noch zu den Trematosauriern gerechnete Art aus Grönland wurde von SÄVE-SÖDERBERGH beschrieben: *Stoschiosaurus nielseni* (siehe SÄVE-SÖDERBERGH 1935; SHISHKIN 1980).

In Mitteleuropa wurden bisher nur im ostdeutschen Buntsandstein Trematosaurier gefunden. *Trematosaurus brauni* BURMEISTER, 1849 aus Bernburg war eines der

ersten Amphibien, die im letzten Jahrhundert entdeckt wurden (siehe BURMEISTER 1849; DREVERMANN 1920; v. HUENE 1921). *Hyperokynodon* ist bisher der einzige Vertreter der Trematosauridae im Gebiet der Bundesrepublik Deutschland.

In Osteuropa (UdSSR) sind verschiedene Trematosaurier-Gattungen vertreten: *Trematosaurus*, *Trematosuchus*? und *Inflectosaurus*. Die Fundorte liegen W des Urals (siehe RIABININ 1927; SHISHKIN 1960; SUSHKIN 1927).

Der Fund eines *Aphaneramma*-ähnlichen Trematosauriers aus Meteor-Crater, Arizona (USA), wird (lt. frdl. schriftl. Mitt. von S. P. WELLES, Berkeley/USA), von S. P. WELLES und M. MORALES untersucht. Die Beschreibung dieses Stückes soll bald publiziert werden. Weitere Funde sind nicht bekannt.

Die indische Gattung *Gonioglyptus* wurde schon im Jahre 1865 aufgestellt. Sie blieb aber auch die einzige Trematosaurier-Gattung auf dem indischen Subkontinent. *Gonioglyptus* kommt in den terrestrischen Panchet-Schichten vor, ist aber auch in den marinen *Prionolobus*-Schichten der Salt Range (Pakistan) gefunden worden (siehe HUXLEY 1865; v. HUENE 1920).

Die australischen Trematosaurier wurden erst vor einigen Jahren entdeckt. Es liegen Funde aus Ost- und Westaustralien vor. Die am besten überlieferte Art ist *Erythrotrachynodon noonkanbahensis* COSGRIFF & GARBUTT (siehe COSGRIFF & GARBUTT 1972; WARREN 1985; WARREN & BLACK 1985).

Madagaskar besitzt eine sehr reiche Stegocephalen-Fauna, in der auch 4 Trematosaurier-Arten vertreten sind. Die Ablagerungen, in denen sie gefunden wurden, sind möglicherweise litoralen Ursprungs (siehe LEHMAN 1955, 1961, 1966, 1979).

Im Gegensatz zu den madagassischen Formen stammen die südafrikanischen aus den terrestrischen Oberen Beaufort-Schichten. *Microposaurus* wurde aufgrund der Angaben von WARREN & BLACK (1985) zu den Trematosauridae gestellt (siehe HAUGHTON 1915, 1925; ROMER 1947; WARREN & BLACK 1985).

Die Trematosaurier als Gesamtgruppe sind in den Arbeiten von v. HUENE (1956), KUHN (1933), ROMER (1947), SÄVE-SÖDERBERGH (1935) und WARREN & BLACK (1985) behandelt.

7. Entstehung des Schilfsandsteins

Der Schilfsandstein entstand wahrscheinlich als Ablagerung eines von NE nach SW vorrückenden Deltas während des Mittleren Karn als unterstes Schichtglied der Stuttgart-Folge (vgl. GWINNER 1980). Die dicken Sandsteinstränge der „Flutfazies“, aus der auch der Wartberg bei Heilbronn, wo *Hyperokynodon* gefunden wurde, aufgebaut ist, sind nach WURSTER (1964) vor dem Mündungstrichter eines Deltaarms entstanden. Die tonige Stillwasserfazies (Normalfazies) lagerte sich zwischen den Deltaarmen ab. Das Deltamodell erklärt nach BEUTLER & HÄUSSER (1982) gegenwärtig die Genese des Schilfsandsteins noch am besten. Sie beschreiben das Ablagerungsmilieu als „marin-brackischer Übergangsbereich mit stark wechselnder Salinität.“ Charakteristisch für den Schilfsandstein sind seine dunkelrotbraune oder grünliche Färbung, Schrägschichtung, Rippelgefüge und die feine Körnung. Glaukonit wird meist als Anzeichen für marine Beeinflussung gedeutet. Wurzelhorizonte weisen auf eine lokal äußerst geringe Wasserbedeckung hin.

HAHN (1986) weist durch paläomagnetische Untersuchungen einen regionalen Polaritätswechsel der Gesteine des Schilfsandsteins nach: „Auf seinem Weg nach Süden bildet dieses Delta im Weserbergland und Franken normale Polarität ab, in Nordschwaben reverse Polarität, in Südschwaben normale und in der Nordschweiz wieder reverse

Polarität. " Diese heterochrone Entstehung des Schilfsandsteins ist ein weiteres Indiz für die Ablagerung als Deltasediment.

LINCK (1970) entwickelte das Modell einer Flachmeerbildung. Zwischen diesem und der Deltahypothese vermittelt HELING (1979) mit seinem Vorschlag einer Entstehung der Schilfsandsteinstufe durch „eine fluviatile Phase mit episodischer mariner Ingression in einer generell regressiven Epoche.“

8. Palökologie

Die meisten Trematosaurier wurden in fluviatilen oder litoralen Schichten gefunden, wobei die Ablagerungsbedingungen einiger Fundpunkte noch nicht eindeutig geklärt sind. Dazu gehören die Trematosaurier-führenden Schichten von Spitzbergen und Madagaskar. Allgemein kann gesagt werden, daß die meisten dieser Sedimente im Übergangsbereich vom Land zum Meer entstanden und so verschiedene, räumlich nah beieinanderliegende Ablagerungsorte widerspiegeln: sie können lakustrinen, fluviatilen, deltaischen, litoralen oder marinen Ursprungs sein. Den Ablagerungsbedingungen nach lebten die Trematosaurier also in einem aquatischen Milieu.

Zwar gibt es heute unter den Amphibien, die normalerweise nur im limnischen Milieu vorkommen, eine Froschart, die in der Gezeitenzone der Manila-Bucht lebt und Krabbenhöhlen als Unterschlupf nutzt. Es ist der Philippinen-Frosch *Rana cancrivora* GRAVENHORST. Auch seine Kaulquappen ertragen das brackische Wasser mit einem Salzgehalt von 2,6% (HEUSSER 1980). Ob aber die Trematosaurier ebenfalls im brackischen oder sogar im marinen Bereich vorkamen, ist aufgrund der vorliegenden Daten nicht zu entscheiden. Sie könnten in die marinen Ablagerungen auch eingeschwemmt worden sein.

Ihrer Körpergestalt nach kann man die Trematosaurier eher mit fischfressenden Krokodilen als mit rezenten Amphibien vergleichen. Zumindest die langschnauzigen, *Aphaneramma*-ähnlichen Formen stellen eine konvergente Entwicklung zu Phytosauriern und Krokodilen dar. Auch einige Phytosaurier waren Fischjäger, wie z. B. die langschnauzigen *Myriosuchier*. Im unteren Jura Europas sind Meereskrokodile bekannt, die Flüsse und Küsten bewohnten, also nicht rein kontinental lebten. Auch das rezente Leistenkrokodil (*Crocodylus porosus* SCHNEIDER) jagt im Meer Fische. Die Trematosaurier dürften eine ähnliche aquatische Lebensweise wie die Krokodile gehabt haben. Hierauf deuten nicht nur die sedimentologischen Befunde in den entsprechenden Schichten, sondern auch die morphologischen Merkmale am Schädel der Trematosaurier selbst hin, wie die stark ausgeprägten Sinneskanäle, die als Drucksinnesorgan dem Seitenliniensystem der Fische entsprechen, und die seitliche Lage der Orbitae.

Die *Aphaneramma*-ähnlichen Formen waren wahrscheinlich die am stärksten auf den Fischfang ausgerichteten Räuber unter den Trematosauriern. Sie sind den rezenten Gavialen (*Gavialis gangeticus* (GMELIN)) vergleichbar, die nur Fische und Frösche jagen (SCHERPNER 1971). Bei den *Aphaneramma*-ähnlichen Formen sind alle Zähne ungefähr gleichgroß. Die Vertreter der anderen vier Formengruppen haben sehr viel größere Fangzähne und eine breitere Schnauze, ähnlich den echten Krokodilen, die außer Fischen auch Schildkröten, Vögel und Säugetiere erbeuten. Kräftige Fangzähne dienten bei den Trematosauriern möglicherweise zum Verriegeln des Gebisses und zum Packen großer Fische wie Elasmobranchier (Haie), Dipnoi (Lungenfische), Actinopterygier (Strahlenflosser) und Crossopterygier (Quastenflosser).

Aus dem Schilfsandstein sind neben *Hyperokynodon* folgende Tiere bekannt (vgl. SCHMIDT 1928, 1938 und WURSTER 1964): Bivalven, Estherien, Limuliden-Spuren, Selachier-, Dipnoer- und Ganoidfischreste, sowie folgende Amphibien: „*Capitosaurus arenaceus*“ MÜNSTER, *Cyclotosaurus robustus* MEYER und *Metoposaurus diagnosticus* (E. FRAAS). Die Reptilien waren durch „*Phytosaurus arenaceus*“ E. FRAAS und *Dyoplax arenaceus* O. FRAAS vertreten.

Da *Hyperokynodon* nur als Bruchstück eines Schädels überliefert wurde, liegt die Vermutung nahe, daß das Skelett des Tieres zerlegt, transportiert und allochthon eingebettet wurde. Ob *Hyperokynodon* ursprünglich in limnischem oder brackischem Milieu lebte, ist nicht zu entscheiden. Gegen eine marine Lebensweise spricht das Fehlen einer eindeutig marinen Fauna im Schilfsandstein. Die von LINCK (1968a, 1971) beschriebene Muschel-Fauna ist aufgrund ihrer schlechten Erhaltung sehr umstritten. Eine Rippe wurde fälschlicherweise als Nothosaurier-Rest bestimmt. Selachier kommen (rezent) auch im Süßwasser vor. Die Fauna deutet also auf ein limnisches bis brackisches Milieu hin, in das sich *Hyperokynodon* gut einfügt.

9. Literatur

- AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. 349 S., 90 Abb.; Stuttgart, New York (Fischer).
- BEUTLER, G. & HÄUSSER, I. (1982): Über den Schilfsandstein der DDR. – Z. geol. Wiss., 10: 511–525, 7 Abb.; Berlin, DDR.
- BRINKMANN, R. (1986): Abriß der Geologie, Bd. 2: Historische Geologie. 12./13. Aufl., 404 S., 70 Abb., 63 Taf., 21 Tab.; Stuttgart (Enke).
- BURMEISTER, H. (1849): Die Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. Zoologisch geschildert. Erste Abh., *Trematosaurus*. 71 S., 4 Taf.; Berlin (Reimer).
- BYSTROW, A. P. (1938): Zahnstruktur der Labyrinthodonten. – Acta Zool., 19: 387–425, 27 Abb.; Stockholm.
- CHASE, J. N. (1963): The labyrinthodont dentition. – Breviora Mus. compar. Zool. Cambridge/Mass., 187: 1–13, 1 Taf.; Cambridge.
- COSGRIFF, J. S. (1974): Lower triassic temnospondyli of Tasmania. – Geol. Soc. America, Spec. pap. 149, 134 S., 58 Abb.; Boulder/Col.
- COSGRIFF, J. W. & GARBUTT, N. K. (1972): *Erythrobatrachus noonkanbahensis*, a Trematosaurid species from the Blina Shale. – J. Roy. Soc. Western Australia, 55/1: 5–18, 7 Abb., 2 Taf.; Perth.
- DREVERMANN, F. (1920): Über einen Schädel von *Trematosaurus brauni* BURMEISTER. – Senckenbergiana, 2: 83–110, 3 Abb.; Frankfurt a. M.
- GARDINER, B. G. (1982): Tetrapod classification. – Zool. J. Linn. Soc., 74: 207–232, 5 Abb.; London.
- (1983): Gnathostome vertebrae and the classification of the Amphibia. – Zool. J. Linn. Soc., 79: 1–59, 16 Abb.; London.
- GWINNER, M. P. (1980): Eine einheitliche Gliederung des Keupers (Germanische Trias) in Süddeutschland. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1980/4: 229–234; Stuttgart.
- HAHN, G. G. (1986): Die Umpolungen des Erdmagnetfeldes zur Zeit der Schilfsandsteinsedimentation. – Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N. F. 68: 197–215, 13 Abb.; Stuttgart.
- HAUGHTON, S. H. (1915): On a New Species of *Trematosaurus* (*T. sobeyi*). – Ann. S. Afr. Mus., 12: 47–51, 1 Abb., 2 Taf.; Cape Town.
- (1925): Investigations in South African Fossil Reptiles and Amphibia. Part 13: Descriptive Catalogue of the Amphibia of the Karroo System. – Ann. S. Afr. Mus., 22/1: 227–261, 19 Abb.; Cape Town.
- HELING, D. (1979): Zur Faziesanalyse des Schilfsandsteins. – Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N. F. 61: 153–156; Stuttgart.
- HEUSSER, H. R. (1980): Die Froschlurche. – In: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben, Bd. 5: Fische 2, Lurche. S. 359–386; München (dtv).

- HUENE, F. v. (1910): Neubeschreibung des permischen Stegocephalen *Dasyceps Bucklandi* (LLOYD) aus Kenilworth. – Geol. u. Paläont. Abh., N. F. 8: 325–338, 2 Taf.; Jena.
- (1920): *Gonioglyptus*, ein altriassischer Stegocephale aus Indien. – Acta Zool., 1: 433–464, 14 Abb., 3 Taf.; Stockholm.
 - (1921): Über einen wohl erhaltenen Gaumen von *Trematosaurus brauni*. – Centralbl. Min., Geol., Paläont., 16: 502–504, 2 Abb.; Stuttgart.
 - (1925): Die südafrikanische Karroo-Formation als geologisches und faunistisches Lebensbild. – Fortschr. Geol. Paläont., H. 12, 124 S., 50 Abb., 1 Karte; Berlin.
 - (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. 716 S., 690 Abb.; Jena (Fischer).
- HUXLEY, T. H. (1865): Vertebrate fossils from the Panchet rocks. – Palaeontologica Indica, Ser. 4/1: 3–24, 6 Abb., 6 Taf.; Calcutta.
- JÄGER, G. F. (1857): [Kurze Notiz über einen Vortrag]. – Tageblatt der 33. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Bonn im Jahre 1857, Nr. 4, S. 26; und: Amtlicher Bericht, S. 99.
- JENSEN, A. R. (1975): Permo-Triassic stratigraphy and sedimentation in the Bowen Basin, Queensland. – Bur. Miner. Resour. Aust. Bull., 154: 187 S., zahlreiche Abb. und Tab.; Canberra.
- KEHRER, J. G. (1848): Die geognostischen Verhältnisse der nächsten Umgebung von Heilbronn. – In: Einladungsschrift zu der Feier des Geburtsfestes Seiner Majestät des Königs Wilhelm von Württemberg im K. Gymnasium zu Heilbronn am 27. September 1848. 10 S., 2 Taf.; Heilbronn (Schell'sche Buchdruckerei). – [Vorhanden im Stadtarchiv Heilbronn]
- KUHN, O. (1933): Labyrinthodontia. – Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 61, 114 S.; Berlin (Junk).
- (1971): Die Saurier der deutschen Trias. – 105 S., 52 Abb.; Altötting (Geiselerberger).
- LEHMAN, J.-P. (1955): Les Stégocéphales du Nord-Ouest de Madagascar. – C. R. Acad. Sci. Paris, 241: 82–84; Paris.
- (1961): Les Stégocéphales du Trias de Madagascar. – Ann. Paléont., 47: 109–154, 22 Abb., 20 Taf.; Paris.
 - (1966): Nouveaux stégocéphales de Madagascar. – Ann. Paléont. Vertébrés, 52/2: 115–140, 9 Abb., 8 Taf.; Paris.
 - (1979): Nouveaux trématosaures de Madagascar: Les stégocéphales malgaches et leur paléo-écologie. – Ann. Paléont., Vertébrés, 65/1: 35–53, 5 Abb., 3 Taf.; Paris.
- LINCK, O. (1968): Fossilinhalt des Schilfsandsteins. – In: Erläuterungen zur Geologischen Karte von Baden-Württemberg 1:25000, Blatt 6821, Heilbronn. S. 50–53; Freiburg. – [1968a]
- (1968): Die marine Muschelfauna des Schilfsandsteins von Eberstadt, Württemberg, (Trias, Karn, Mittlerer Keuper 2) und deren Bedeutung. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., 123: 69–133, 1 Abb., 4 Taf.; Stuttgart. – [1968b]
 - (1970): Eine neue Deutung der Schilfsandsteinstufe (Trias, Karn, Mittlerer Keuper 2). – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, 12: 63–99; Freiburg.
 - (1971): Weitere Muscheln aus dem Schelfmeer des Schilfsandsteins (Trias, Karn, Mittl. Keuper 2, Fundort Stuttgart). – Jh. Ges. Naturkde. Württ., 126: 146–177, 6 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- MAZIN, J.-M. & JANVIER, P. (1983): L'anatomie de *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trematosaure du Trias inférieur du Spitzberg: arrière-crâne, squelette axial et ceinture scapulaire. – Palaeovertebrata, 13: 13–31, 12 Abb., 2 Taf.; Montpellier.
- McKEE, E. (1954): Stratigraphie and history of the Moenkopi formation of Triassic age. – Geol. Soc. America, Mem. 61: 1–133, 19 Abb., 16 Tab., 12 Taf.; Boulder/Col.
- MEYER, H. v. (1861): Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. – Palaeontographica 7/1: 253–346; Cassel.
- MÜLLER, A. H. (1968): Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. 3 Vertebraten, Teil 2 Reptilien und Vögel. 657 S., 728 Abb.; Jena (Fischer).
- NILSSON, T. (1943): Über einige postkraniale Skelettreste der triassischen Stegocephalen Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, 30: 227–272, 16 Abb., 4 Taf.; Upsala. – [1943a]
- (1943): On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia, with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitzbergen. I. Descriptive Part. – K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 20/9: 1–46, 9 Taf., 25 Abb.; Stockholm. – [1943b]
 - (1944): dgl., II. General Part. – Ibid., 21/1: 1–70, 34 Abb.; Stockholm.

- ORLOV, J. A. (1964) (Hrsg.): *Osnovy Paleontologii* (Amphibia, Reptilia, Aves). 722 S., 703 Abb.; Moskau (Nauka).
- PEYER, B. (1968): *Comparative Odontology*. Transl. and ed. by ZANGERL, R. XIV+347 S., 220 Abb., 88 SW-Taf., 8 Farbtaf.; Chicago, London (The Univ. of Chicago Press).
- PLIENINGER, TH. (1852): *Belodon Plieningeri* H. v. MEYER. Ein Saurier der Keuperformation. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., 8: 389–524; Stuttgart.
- RIABININ, A. N. (1927): *Trematosuchus (?) jakovlevi* nov. sp. from the Lower Triassic deposits in the surroundings of Rybinsk. – Bull. Com. Geol. St. Petersburg, 46/5: 519–528, 1 Abb., 1 Taf.; Leningrad.
- ROMER, A. S. (1947): Review of the Labyrinthodontia. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Cambridge, 99: 1–368, 48 Abb.; Cambridge/Mass.
- (1966): *Vertebrate Paleontology*. 3. Aufl., 468 S., 443 Abb., 4 Taf.; Chicago, London (The Univ. of Chicago Press).
- (1968): *Notes and Comments on Vertebrate Paleontology*. – 304 S.; Chicago, London (The Univ. of Chicago Press).
- ROMER, A. S. & PARSONS, T. S. (1983): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. 5. Aufl., 624 S., 435 Abb.; Hamburg, Berlin (Parey).
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1935): On the dermal bones of the head in Labyrinthodont Stegocephalians and Primitive Reptilia – with special reference to Eotriassic Stegocephalians from East Greenland. – Medd. Grönland, 98/3: 211 S., 68 Abb., 15 Taf.; Kopenhagen.
- (1936): On the morphology of triassic Stegocephalians from Spitsbergen, and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia. – K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., 3. Ser., 16/1: 1–181, 70 Abb., 22 Taf.; Stockholm.
- SCHERPNER, Ch. (1971): Die Krokodile. – In: GRZIMEK, B. (Hrsg.): *Grzimeks Tierleben – Enzyklopädie des Tierreichs*, Bd. VI Kriechtiere. S. 128–147; Zürich (Kindler).
- SCHMIDT, M. (1928): *Die Lebewelt unserer Trias*. 461 S., 1220 Abb., 4 Taf.; Öhringen (Rau).
- (1938): *Die Lebewelt unserer Trias*, Nachtrag. 144 S., zahlreiche Abb.; Öhringen (Rau).
- SEIDLITZ, W. v. (1917): Über die vordiluviale Wirbeltierfauna Mittelthüringens. – Jenaische Z. Naturw., N. F. 48: 3–23, 3 Abb.; Jena (Fischer).
- SEYFERT, C. K. & SIRKIN, L. A. (1973): *Earth history and plate tectonics. An introduction to historical geology*. VIII+504 S.; New York (Harper & Row).
- SHISHKIN, M. A. (1960): A new Triassic trematosaurid *Inflectosaurus amplus*. – Paleont. Zhurn., 1960/2: 130–148, 10 Abb.; Moskau (Akad. Nauk). – [Russisch]
- (1980): The Luzocephalidae, a new Triassic Labyrinthodont familiy. – Paleont. J., 14/1: 88–101, 3 Abb.; Silver Spring (Scripta Publ. Co).
- SMITH-WOODWARD, A. (1904): On Two New Labyrinthodont Skulls of the Genera *Capitosaurus* and *Aphaneramma*. – Proc. Zool. Soc. London, 1904: 170–176, 1 Abb., 2 Taf.; London.
- SUSHKIN, P. P. (1927): On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the braincase in early Tetrapods. – Paläont. Z., 8: 263–321, 39 Abb.; Berlin.
- STETTNER, G. (1931): Ein neuer Panzerlurch aus dem Schilfsandstein von Heilbronn. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 87: LIX; Stuttgart.
- TCHUDINOV, P. K. (1983): *Ranije Therapsidii*. 229 S., 82 Abb.; Moskau (Akad. Nauk). – [Russisch]
- WARREN, A. A. (1985): Two long snouted temnospondyls (Amphibia, Labyrinthodontia) from the Triassic of Queensland. – Alcheringa, 9: 293–295, 3 Abb.; Adelaide.
- WARREN, A. A. & BLACK, T. (1985): A new rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the early triassic arcadia formation of Queensland, Australia, and the relationships of triassic temnospondyls. – J. Vertebr. Paleont., 5/4: 303–327, 14 Abb.; Norman, Oklah.
- WATSON, D. M. S. (1919): The Structure, Evolution and Origin of the Amphibia. The “Orders” Rhachitomi and Stereospondyli. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 209: 1–74, 31 Abb., 2 Taf.; London.
- WILSON, J. A. (1948): A small Amphibian from the Triassic of Howard County, Texas. – J. Paleont., 22/3: 359–361, 1 Taf.; Tulsa/Okla.
- WIMAN, C. (1915–16a): Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Upsala, 13: 1–34, 10 Abb., 9 Taf.; Upsala.
- (1915–16b): Neue Stegocephalenfunde aus dem *Posidonomya*-Schiefer Spitzbergens. – Bull. Geol. Inst. Upsala, 13: 209–222, 4 Abb., 2 Taf.; Upsala.
- (1916–17): Über die Stegocephalen *Tertrema* und *Lonchorhynchus*. – Bull. Geol. Inst. Upsala, 14: 229–240, 8 Abb., 3 Taf.; Upsala.

WURSTER, P. (1964): Geologie des Schilfsandsteins – Text. – Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 33, 140 S., 4 Taf.; Hamburg.

Anschrift der Verfasserin:

Dipl.-Geol. Hanna Hellrung, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie,
Sigwartstr. 10, D-7400 Tübingen.

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: [136_B](#)

Autor(en)/Author(s): Hellrung Hanna

Artikel/Article: [Revision von Hyperokynodon keuperinus PLIENINGER \(Amphibia: Temnospondyli\) aus dem Schilfsandstein von Heilbronn \(Baden-Württemberg\) 1-28](#)