

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.164	51 S., 7 Taf., 7 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 20.11.1990
---------------------------	-------	--------	-------------------------------	-----------------------

Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungs- biologie der Ichthyosaurier (Reptilia)

New information on the reproductive biology of ichthyosaurs
(Reptilia)

Von Ronald Böttcher, Stuttgart

Mit 7 Tafeln, 7 Abbildungen, 1 Tabelle



Summary

During the past more than 200 years more than 46 skeletons of *Stenopterygius* with youngs were found in the south German Posidonia Shales (Lower Jurassic). From these finds several features were determined to distinguish embryos from preyed young. Till now there exists no specimen proving that *Stenopterygius* preyed on young ichthyosaurs. Because of the shortness of the oesophagus and the stomach it is supposed that it was impossible for *Stenopterygius* to prey on animals of that size.

The smallest pregnant femal has a total length of two meters. The number of the embryos could reach eleven, their length at birth was 50 to 85 cm depending on the size of the mother. They developed in two uteri lying ventrolaterally of the vertebral column extending forwards up to the shoulder girdle, dorsal of the stomach. The embryos lay side by side (not one after another), straight, the skull mostly pointing to the skull of the mother. That means that most of them were born with their caudal fin first.

Zusammenfassung

Anhand von 42 Exemplaren von *Stenopterygius* mit Jungtieren aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterjura) werden Kriterien erarbeitet, die die Unterscheidung von Embryonen und gefressenen Jungtieren ermöglichen. Bei keinem der bisher bekannten Funde deuten diese Kriterien auf gefressene Jungtiere hin. Es wird daher vermutet, daß *Stenopterygius* gar nicht in der Lage war, Wirbeltiere dieser Größe zu verschlingen.

Die kleinsten trächtigen Weibchen sind zwei Meter lang. Die Embryonen, bis zu 11 an der Zahl, entwickelten sich in zwei langgestreckten Uteri, die ventrolateral der Wirbelsäule verliefen und craniad bis in Höhe des Schultergürtels oberhalb des Magens reichten. Die Embryonen lagen gebündelt nebeneinander (nicht hintereinander), gerade gestreckt, den Schädel fast durchweg craniad orientiert in den Uteri, woraus eine Geburt mit dem Schwanz voran resultierte. Die Geburtslänge betrug je nach Größe der Muttertiere 50 bis 85 cm.

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Überblick über die bisher bekannten Funde	4
3. Bisherige Argumentation	9
BRANCA 1908a	9
OTTOW 1950	10
4. Neufund eines Skeletts mit zehn Embryonen	10
Beschreibung	10
Deutung	13
5. Diskussion	13
5.1. Postmortale Verlagerungen	13
5.2. Embryonen	15
5.2.1. Lage innerhalb der Leibeshöhle der Muttertiere	16
Lage in der caudalen oder cranialen Hälfte	16
Lage im dorsalen Teil der Leibeshöhle	17
Lage gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule	17
Lage gebündelt nebeneinander	19
Lage in zwei Gruppen	20
Orientierung der Schädel	21
5.2.2. Anzahl der Embryonen pro Muttertier	23
5.2.3. Größe der Embryonen	25
5.2.4. Unvollständig erhaltene Embryonen	30
5.3. Gefressene Jungtiere	31
6. Schlußfolgerungen	34
7. Literatur	35

1. Einleitung

Beim Abbau des unterjurassischen Posidonienschiefers (Schwarzjura ϵ , Toarcium) in der Gegend um Holzmaden (Baden-Württemberg) sind im Laufe der vergangenen über 200 Jahre mehrere hundert Ichthyosaurierskelette gefunden worden, die in viele Museen und Sammlungen innerhalb und außerhalb Europas gelangt sind. Bemerkenswerterweise zeigt bereits der früheste Fund, der heute noch erhalten ist, ein Jungtier zwischen den Rippen (SMNS 2, Taf. 2, Fig. 2). Dieses im Jahre 1749 entdeckte Exemplar wurde von G. F. JÄGER 1824 zunächst in lateinischer Sprache, 1828 dann auch in deutsch beschrieben, ohne daß er sich aber zur Deutung des kleinen Skeletts näher äußerte. Dies geschah erst 1842 auf der 20. Versammlung der deutschen Naturforscher und Ärzte in Mainz, wo er als erster (also noch vor PEARCE 1846) die Vermutung vortrug, daß das kleine Skelett als reifer Fötus anzusehen sei, daß also die Ichthyosaurier lebendgebärend waren (G. F. JÄGER 1852).

Aber auch die Meinung, daß Ichthyosaurier die Jungen der eigenen Art gefressen haben, wurde bereits sehr früh vertreten. So beschrieb BRONN (1844: 678) einen Ichthyosaurier aus dem Posidonienschiefer, bei dem die „Ausfüllungs- oder Koproolithen-Masse des Bauches“ mit vielen kleinen Knochen eines Ichthyosauriers durchmengt sei. Dabei bestehe kein Zweifel, daß ein kleineres Exemplar von einem größeren verschlungen worden sei. Leider kann dieser Tatbestand nicht überprüft werden, da der Verbleib des Skeletts unbekannt ist.

Während nun die Ansicht JÄGERS seit langem allgemein anerkannt ist, war nach wie vor unklar, ob die Ichthyosaurier auch Junge ihrer eigenen Art gefressen haben, und woran man einen Embryo von einem gefressenen Jungtier unterscheiden kann. Mit diesen Fragen haben sich neben zahlreichen Autoren, die sich beiläufig dazu äußerten, vor allem BRANCA (1908 a + b) und OTTOW (1950) beschäftigt. Die Argu-

mente dieser beiden Autoren sollen hier überprüft werden, wobei auf ein inzwischen bedeutend umfangreicheres Fossilmaterial zurückgegriffen werden kann.

Anlaß, sich erneut mit der Embryonenfrage zu beschäftigen, war das Skelett eines *Leptopterygius*, in dessen Leibeshöhle sich ebenfalls Wirbel kleiner Ichthyosaurier fanden. Dabei handelt es sich jedoch nicht um Embryonen, sondern um gefressene *Stenopterygius*-Jungtiere, also nicht um gefressene Junge der eigenen Art (BÖTTCHER 1989). Die Bearbeitung und Deutung dieses Fundes erforderte auch eine Untersuchung der *Stenopterygius*-Skelette mit Embryonen, wobei einige Gesetzmäßigkeiten festgestellt wurden, die bisher nicht bekannt waren oder nicht genügend Berücksichtigung fanden. Diese ergaben wiederum neue Erkenntnisse über die Anatomie der Ichthyosaurier, die uns in die Lage versetzen, bei beinahe jedem Fund zu entscheiden, ob es sich um Embryonen oder gefressene Jungtiere handelt. Die dadurch möglich gewordene Identifizierung weiblicher Skelette ist unter anderem bei der Suche nach Geschlechtsdimorphismen von Bedeutung.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit betreffen genau genommen nur die Gattung *Stenopterygius* aus dem oberen Unterjura, da von anderen Gattungen kaum derartige Funde bekannt sind. Lediglich von *Ichthyosaurus* aus dem englischen unteren Unterjura und von *Mixosaurus* aus der mittleren Trias der Schweiz ist jeweils ein Skelett mit kleinen Individuen bekannt (PEARCE 1846; BÜRGIN et al. 1989). Während es sich bei dem *Ichthyosaurus*-Fund wegen der sehr geringen Größe des kleinen Individuums eindeutig um einen Embryo handelt, sind bei dem *Mixosaurus*-Skelett das große und das kleine Individuum so stark disartikuliert (BÜRGIN et al. 1989: Abb. 9d), daß sich eine gesicherte Aussage nicht machen läßt. Dennoch kann man wegen des recht einheitlichen Körperbaus der Ichthyosaurier davon ausgehen, daß alle Arten vivipar waren. Zur Frage, ob sie auch Junge ihrer eigenen Art gefressen haben, geben die außerhalb des Posidonienschiefers gefundenen Skelette jedoch keine Hinweise.

Auf eine Untergliederung in die verschiedenen Spezies von *Stenopterygius* wurde verzichtet, da die Systematik der Gattung noch nicht hinreichend geklärt ist. So ließen sich bei der Revision der deutschen Lias-Ichthyosaurier durch MCGOWAN (1979) selbst vollständig erhaltene Skelette zum Teil keiner bestimmten Art zuordnen (MCGOWAN 1979: 100), bei zahlreichen weiteren war die Zuordnung unsicher. Sofern es die Fortpflanzungsbiologie betrifft, sind aber wohl keine größeren Abweichungen zwischen den einzelnen Arten zu erwarten. Dies wird schon dadurch belegt, daß sowohl die kleinsten als auch die größten Skelettfunde mit Embryonen der aufgrund der fehlenden Bezahnung leicht zu identifizierenden Art *S. quadriscissus* angehören.

Die Skelette wurden teils im Original untersucht (Bad Boll, Bonn, Frankfurt, Holzmaden, München, Stuttgart, Tübingen), teils anhand von Abbildungen in der Literatur, teils anhand von zugesandten Fotos. Die Skelettlänge wurde entlang der Wirbelsäule gemessen.

Dank

Das Zustandekommen der vorliegenden Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne die Hilfe zahlreicher Personen, die mir nützliche Informationen zum Auffinden von Skeletten gaben, mir die Untersuchung von Funden gestatteten und die mich vor allem durch die bereitwillige Zusendung von Fotos, Beschreibungen und Maßen unterstützt haben. Auch Diskussionen erbrachten manch hilfreichen Hinweis. Hierfür bedanke ich mich sehr bei R. Baudenbacher, Naturkundemuseum Leipzig; Dr. G. de Beaumont, Muséum d'Histoire Naturelle, Genf;

Prof. Dr. R. Dehm, Universität München; Dr. L. Eißmann, Universität Leipzig; Prof. Dr. W. Filipowiak, Muzeum narodowe, Szczecin (Stettin); G. Fischer, Schieferwerk, Holzmaden; Dr. E. S. Gaffney, American Museum of Natural History, New York; R. Hauff, Museum Hauff, Holzmaden; Dr. W.-D. Heinrich, Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität, Berlin; Dr. M. Hellmund, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; R. Hildenbrand, Ohmenhausen; A. Hungerbühler, Universität Tübingen; Dr. H. Kollmann, Naturhistorisches Museum, Wien; Frau R. Krantz, Rheinisches Mineralien-Kontor, Bonn; Dr. R. Kraatz, Universität Heidelberg; Frau Dr. A. C. Milner, Natural History Museum, London; Prof. Dr. G. Olszak, Universität Leipzig; Dr. G. Plodowski, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main; Dr. K. L. Rauscher, Universität Wien; Prof. Dr. H. Remy, Universität Bonn; Dr. M. Sander, Universität Zürich; Dr. J. L. Sanz, Universität Madrid; Frau K. Seidel, Tübingen; Prof. Dr. M. Störr, Universität Greifswald; Prof. Dr. E. Stüber, Haus der Natur, Salzburg; H. Temme, Kurhaus Bad Boll; Frau Dr. M. Vêran, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Dr. A. Vörös, Naturhistorisches Museum, Budapest; Dr. W. U. Weitschat, Universität Hamburg; Prof. Dr. P. Wellhofer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München; Prof. Dr. F. Westphal, Universität Tübingen; Dr. R. Wild, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Dr. G. Bloos und Dr. E. P. J. Heizmann, beide Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, ersterem auch für die redaktionelle Betreuung der Arbeit.

Für die Anfertigung zahlreicher Fotografien, die zum Teil hier wiedergegeben sind, zum Teil als Vorlagen für Zeichnungen dienten, bedanke ich mich bei den mir unbekannt gebliebenen Fotografen der verschiedenen Institute sowie bei H. Lumpe, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

2. Überblick über die bisher bekannten Funde

Um die Untersuchungen auf eine möglichst breite Basis zu stellen, wurde versucht, Informationen über alle bisher bekannten Funde zusammenzutragen (Tab. 1). Trotz intensiver Suche konnte der Verbleib einiger Skelette nicht geklärt werden. Dies betrifft vor allem zwei Funde, über die in der Literatur recht genaue Angaben vorliegen. Das eine ist das bereits erwähnte Skelett mit angeblich gefressenem Jungtier, von dem BRONN (1844: 678) eine detaillierte Beschreibung mit zahlreichen Maßen gegeben hat. Vier Jahre später waren BRONN (1849) bereits mehrere derartige Skelette bekannt, deren Verbleib jedoch ebenfalls unbekannt ist. Da BRONN unter anderem auch mit Fossilien gehandelt hat, ist es möglich, daß die Skelette vorübergehend in seinem Besitz waren. In der paläontologischen Sammlung der Universität Heidelberg befinden sie sich heute jedenfalls nicht.

Von dem zweiten verschollenen Fund hat WURSTEMBERGER (1876: 225) eine ebenfalls recht genaue Beschreibung mit einigen Maßen gegeben. Dieses Skelett wurde auch von KRAUSS (1878: 2), SEELEY (1880: 71) und QUENSTEDT (1882–1885: 201) erwähnt, jedoch ohne daß einer der Autoren Angaben über den Aufbewahrungsort machte. Es existiert jedoch ein Foto eines Ichthyosauriers mit Embryonen, das recht gut mit der Beschreibung WURSTEMBERGERS übereinstimmt. Dieses Bild befindet sich heute im Besitz von Frau K. SEIDEL, Tübingen, einer Ururenkelin von Jakob HILDENBRAND aus Ohmenhausen bei Reutlingen. HILDENBRAND (1826–1904), ein Weber aus Dürnau, wurde von QUENSTEDT in die Geologie eingeführt, arbeitete dann als dessen Gehilfe und schließlich als kartierender Geologe für das Statistische Topographische Büro in Stuttgart (HÖLDER 1977: 120, 122). Nebenher hat er mit Fossilien und geologischen Objekten gehandelt. Er stand also in engem Kontakt zur Universität Tübingen, so daß WURSTEMBERGER, ein Doktorand QUENSTEDTS, dieses Skelett durchaus gekannt haben kann. Da auf der Rückseite des Fotos die Plattenmaße angegeben sind ($2,64 \times 0,98$ m), lassen sich die Maße des Skeletts recht genau

Nr.	Ort	Eigentümer Institution	Inv.-Nr.	Fundschicht	Länge (m)	Anzahl der Embryonen	Abbildung in vorl. Arbeit
1	Bad Boll	Kurhaus			2,5	2	Taf. 4, Fig. 3
2	Berlin	Museum für Naturkunde		II ₁₀	3,0	2	Taf. 4, Fig. 5
3				II ₃	2,5	11	Taf. 7, Fig. 5
4	Bonn	Institut für Paläontologie der Univ.			2,5	1	Taf. 1, Fig. 5
5	Frankfurt a. M.	Forschungsinstitut Senckenberg		II ₉	3,3	1	Taf. 3, Fig. 5
6	Genf	Muséum d'Histoire Naturelle			2,6	1	--
7	Graz	Landesmuseum Joanneum		II ₃	2,5	1	Taf. 3, Fig. 2
8	Holzmaden	Museum Hauff		II ₉	3,1	6	Taf. 6, Fig. 1
9					3,5	7	Taf. 7, Fig. 1
10				II ₃	2,7	1	Taf. 3, Fig. 1
11	Kiel	Geologisches Institut der Universität		II ₁₀	3,4	1	Taf. 3, Fig. 4
12	Konstanz	Bodensee-Naturmuseum			2,0	1	--
13	Leipzig	Wissenschaftsber. Geophysik d. Univ.			3,4	2	Taf. 1, Fig. 2
14	Leningrad	Akademie der Wissenschaften		II ₁	2,6	1	Taf. 3, Fig. 3
15	London	Natural History Museum	R 3300		2,5	6	Taf. 6, Fig. 2
16	Madrid	Museo Nacional de Ciencias Naturales			2,8	1	Taf. 4, Fig. 2
17	München	Bayerische Staatsammlung für Palä-				9	Taf. 6, Fig. 4
18		ontologie und historische Geologie	1960 I 36	II ₃	2,5	8	Taf. 6, Fig. 3
19	New York	American Museum of Natural History			2,9	7	Taf. 7, Fig. 2
20	Paris	Muséum National d'Histoire Naturelle			2,2	1	Taf. 2, Fig. 5
21	Salzburg	Haus der Natur			3,1	2	Taf. 5, Fig. 2
22	Stettin	Städtisches Museum (1920)			3,0	2	Taf. 1, Fig. 1
23	Stuttgart	Staatliches Museum für Naturkunde	2	II ₃	2,5	1	Taf. 2, Fig. 2
24		(SMNS)	6293	II ₁	2,2	4	Taf. 5, Fig. 4
25			7402	II ₆	2,7	1	Taf. 4, Fig. 1
26			10460	II ₃	2,9	4	Taf. 1, Fig. 3
27			16811	II ₄	3,0	3	Taf. 5, Fig. 3
28			50007	II ₃	3,1	10	Taf. 7, Fig. 4
29			50963	II ₃	3,0	2	Taf. 1, Fig. 4
30			51948	II ₃	2,5	2	--
31			52036	I ₂	2,1	10	Taf. 6, Fig. 5
32			53001	II ₁₀	3,4	1	Taf. 2, Fig. 1
33			54050	II ₃	2,4	1	--
34			54062	II ₂	2,4	5	--
35			54064	II ₂	2,4	4	Taf. 5, Fig. 5
36			54816	II ₃	2,6	1	--
37			56823	II ₄	3,5	1	Taf. 4, Fig. 4

Nr.	Ort	Eigentümer	Inv.-Nr.	Fundschrift	Länge (m)	Anzahl der Embryonen	Abbildung in vorl. Arbeit
		Institution					
38	Tübingen	Geologisch-paläontologisches Institut der Universität (GPIT)	1491/1	II ₆	3,1	2	Taf. 5, Fig. 1
39			1491/6	II ₁₀	3,3	1	Taf. 2, Fig. 4
40			QU.1858:219		3,1	1	Taf. 2, Fig. 3
41	Tucumán	? (v. HUENE 1931: 351)		II ₃	2,4	2	--
42	Wien	Naturhistorisches Museum			2,1	7	Taf. 7, Fig. 3
43	Wien	Institut für Paläontologie der Univ.				(1)	--
44	?	? (WURSTEMBERGER 1876)		I ₂	2,4	5	Abb. 1
45	?	? (BRONN 1844)			2,3	?	--
46	?	? (JÄGER 1856)			2,5	1	--

Tab. 1. Überblick über die Skelettfunde von *Stenopterygius* mit kleinen Individuen in der Leibeshöhle. Alle Skelette stammen aus dem Schwarzjura ε (Unteres Toarcium) des Fundgebiets Holzmaden. Die Fundschichten entsprechen der Unterteilung des Schwarzjura ε durch HAUFF (1921). Als Längen sind die Gesamtlängen, gemessen entlang der Wirbelsäule, angegeben. Die Längen unvollständiger Skelette wurden zur besseren Vergleichbarkeit ergänzt. Da die meisten Skelette mehr oder weniger disartikuliert sind, wurden die Längen nur in Dezimeter angegeben. Die Anzahl der Embryonen ließ sich besonders bei Exemplaren mit mehreren kleinen Individuen nicht in jedem Fall genau ermitteln. Dies betrifft die Funde Nr. 3, 9, 17, 18, 28, 29, 34, 35, 42 und 44.

berechnen. Dabei ergeben sich allerdings zwei bedeutende Unterschiede zu den Angaben WURSTEMBERGERS. So ist nicht die Wirbelsäule 2,40 m lang, sondern das gesamte Skelett. Außerdem beträgt der Durchmesser der größten Wirbel der kleinen Skelette nicht 4 mm sondern 12 mm. Die übrigen Maße und vor allem die recht genaue Beschreibung WURSTEMBERGERS stimmen jedoch mit dem Foto so gut überein, daß kein Zweifel daran besteht, daß das Foto das Original WURSTEMBERGERS zeigt. Da der Verbleib des Skeletts nach wie vor unbekannt ist, wird es hier erstmals abgebildet, um so vielleicht doch noch den heutigen Aufbewahrungsort in Erfahrung zu bringen (Abb. 1).

Außer diesem Foto existieren noch weitere Hinweise darauf, daß HILDENBRAND Ichthyosaurier-Skelette mit Embryonen besessen hat. So wurde im Jahre 1854 vom „Petrefaktenhändler HILDENBRAND“ auf der Münchener Industrieausstellung ein etwa 2,5 m langes Skelett mit einem etwa 60 cm langen, bereits geborenen Jungtier, dessen Schädel nach hinten zeigte, ausgestellt (G. F. JÄGER 1856: 962). 1878 stand in Reutlingen ein weiteres Skelett mit mehreren Jungen (nicht das Exemplar WURSTEMBERGERS) zum Verkauf (SEELEY 1880: 72). Da Ohmenhausen ein Nachbarort von Reutlingen ist, könnte auch hier HILDENBRAND der Besitzer gewesen sein. 1894 schließlich wurden der Reutlinger Naturaliensammlung im Spendhaus „von Geognost HILDENBRAND von Ohmenhausen“ zur Ausstellung überlassen: 2 Ichthyosaurier mit Jungen im Leib, je 2,60 m lang, 3 kleinere Ichthyosaurier (Schwäbische Kronik vom 14. April 1894, S. 742, s. a. ECK 1898: 92). Beide Skelette befinden sich heute nicht mehr in Reutlingen. Es könnte sich bei dem einen Exemplar um das Skelett WURSTEMBERGERS gehandelt haben, das zweite Exemplar hat HILDENBRAND vermutlich kurz vor seinem Tod nach London verkauft (Auskunft von Herrn R. HILDENBRAND, Ohmenhausen und Frau K. SEIDEL, Tübingen).



Abb. 1. *Stenopterygius* sp. aus dem Schwarzjura ε der Gegend um Holzmaden. Skelett, das höchstwahrscheinlich der Beschreibung von WURSTEMBERGER (1876: 225) zugrunde lag. Wo sich der Fund heute befindet, ist unbekannt.

Auch im Besitz der Fossilienhandlung KRANTZ in Bonn haben sich Ichthyosaurier-Skelette mit Embryonen befunden. So erwähnte H. B. GEINITZ 1864 in den Sitzungsberichten der naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis zu Dresden auf Seite 162 einen Ichthyosaurier mit vier Jungen, der sich im Besitz von KRANTZ befand. 1922 bildete v. HUENE (Taf. 21, Fig. 7) als Umrisszeichnung ein Skelett eines „geschlechtsreifen, weiblichen Tieres“ ab, das 1906 von KRANTZ erworben worden sei. Auch hierbei könnte es sich um ein Skelett mit Embryonen gehandelt haben. Der Verbleib beider Funde war nicht mehr zu erfahren. Zwei oder drei weitere Skelette sollen sich angeblich in den USA befinden (OSBORN 1905: 418), ein Skelett mit einem Embryo aus einer alten Sammlung soll vor kurzem nach Japan verkauft worden sein.

Das Schicksal zweier weiterer Skelette mit jeweils sieben Embryonen konnte dagegen geklärt werden. Es handelt sich um das New Yorker Exemplar (Taf. 7, Fig. 2) und um das ältere der beiden Münchener Exemplare (Taf. 6, Fig. 4). Das New Yorker Skelett ist im Jahre 1883 vom damaligen Königlichen Naturalien-Kabinett, dem Vorläufer des heutigen Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart, erworben und recht bald in dessen Ausstellungsräumen aufgehängt worden (O. FRAAS 1887: 24). Bei O. FRAAS tauchte erstmals die falsche Inventarnummer 6047 auf. Die richtige lautet 6647. Auch E. FRAAS (1891: 35) hat es unter Nr. 6047 erwähnt. 1901 ist es dann im Tausch gegen Wirbeltiere aus Nordamerika an das American Museum of Natural History, New York gelangt und anschließend von OSBORN (1905) und BRANCA (1908a) ausführlicher beschrieben worden. LIEPMANN (1926: 10) erwähnte es als New Yorker Exemplar Nr. 6047, ABEL (1935: 15) führte es in einer Tabelle sogar zweimal auf, einmal unter „Museum in Stuttgart (No. 6047)“, einmal unter „Museum New York“. Auch WOODFORD (1965: 374) gab noch Museum Stuttgart als Aufbewahrungsort an, obwohl er die von ihm wiedergegebene Zeichnung vom American Museum erhalten hatte.

SWINTON (1929: 11) will angeblich noch 1929 ein Skelett mit sieben Embryonen in Stuttgart gesehen haben, obwohl zu dieser Zeit dort kein solches vorhanden war. Möglicherweise liegt eine Verwechslung mit einem Skelett aus München vor (BRANCA 1908 a: 8, 10; DACQUÉ 1936: Taf. 42, Fig. 108), wo SWINTON ebenfalls gewesen ist. Nach Auskunft von Herrn Prof. DEHM, übermittelt durch Herrn Dr. WELLNHOFER, München, ist das Skelett beim Bombenangriff 1944 vernichtet worden.

Schließlich gibt es noch Hinweise auf ein zweites Skelett mit zwei Embryonen in Tübingen, obwohl sich nach Auskunft von Herrn Prof. WESTPHAL dort nur ein derartiges Skelett befindet (GPIT 1491/1; v. HUENE 1931: 365; HOFMANN 1958: 22, 38, 48). Der erste Hinweis findet sich bei v. HUENE (1931: 351), der zweite bei HOFMANN (1958: 26, 38, 50). Die Beschreibung HOFMANNs stimmt recht gut mit dem Tübinger Skelett Nr. QU. 1858: 219 überein, bis auf die Tatsache, daß das Skelett nur einen Embryo enthält; v. HUENE unterließ merkwürdigerweise der gleiche Fehler. Er bestimmte den Ichthyosaurier wie HOFMANN als *Stenopterygius quadrisissus* aus Fundschicht ϵII_3 (HOFMANN: $\epsilon\text{II}_{3/4}$). Worauf die Fehler der beiden Autoren beruhen, war nicht zu klären.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Gesamtzahl der bisher gefundenen Skelette mit kleinen Individuen etwas größer sein dürfte, als die in Tabelle 1 angegebene Zahl von 46. Die genaue Zahl aller bisher gefundenen vollständigen Skelette adulter *Stenopterygius* ist zwar ebenfalls unbekannt, als grobe Schätzung kann man aber

annehmen, daß mindestens 10% der Skelette mit Längen von mehr als 1,9 m kleine Individuen enthalten.

Soweit die Skelette für die Fragestellung vorliegender Arbeit von Interesse sind, und soweit Abbildungen zu bekommen waren, werden sie hier dargestellt. Verzichtet wurde auf eine Wiedergabe, wenn die Funde so stark disartikuliert sind, daß sie wegen der postmortalen Verlagerung der einzelnen Knochen keine gesicherten Erkenntnisse über die Natur der kleinen Skelette zulassen. Dies betrifft SMNS 54050, das vollkommen disartikuliert ist und wahrscheinlich nur ein junges Individuum enthält, und das ebenfalls stark zerfallene Skelett SMNS 54062 mit ca. fünf Embryonen, deren Schädel alle nach vorn orientiert liegen. Die vorderen drei Schädel liegen noch dicht beieinander hinter dem Schädel des Muttertieres, weitere Skelettpartien sind verlagert.

Bei vier weiteren, nicht abgebildeten Funden sind nur geringe Reste kleiner Individuen erhalten. So ist beim Konstanzer Skelett nur ein Teil der Schwanzwirbelsäule erhalten, das hinter dem Becken des Muttertieres liegt (M. JÄGER 1985: Abb. 9). Ein recht ähnlicher Fund ist SMNS 51948, bei dem Reste zweier Schwanzwirbelsäulen im Beckenbereich liegen. Bei SMNS 54816, das sich früher in der Sammlung ZELLER in Eislingen befand (v. HUENE 1922: 56), liegen einige Rumpfwirbel oberhalb des Mageninhalts des Muttertieres, einige Elemente der Hinterflosse weiter caudad ebenfalls im dorsalen Bereich der Leibeshöhle (BÖTTCHER 1989: Abb. 16). Bei dem Exemplar der Universität Wien sollen laut ABEL (1935: 9) einige Wirbel eines Embryos erhalten sein. Nach Auskunft von Herrn Dr. RAUSCHER, Wien, sind an dem betreffenden Skelett jedoch keine Reste eines Embryos zu erkennen, so daß dieser Fund wohl aus der Liste der Skelette mit Embryonen zu streichen ist.

3. Bisherige Argumentation

Es werden hier nur die Arbeiten von BRANCA (1908a) und OTTOW (1950) ausführlicher dargestellt, da sich diese am intensivsten mit der Embryonenfrage beschäftigt haben. Außer den beiden haben sich aber noch zahlreiche weitere Autoren zu der Problematik geäußert, auf deren Argumente, sofern sie von denen BRANCAS oder OTTOWS abweichen, in der Diskussion eingegangen wird.

BRANCA 1908a

BRANCA untersuchte das gesamte ihm bekannte Material, teils im Original, teils anhand von Fotos. Er kam zu dem Schluß, daß auf jeden Fall ein kleines Individuum gefressen worden sein mußte, und zwar das sehr kleine Exemplar des Berliner Skeletts mit zwei Embryonen (Taf. 4, Fig. 5). Als wichtigste Gründe führte er die erheblichen Größenunterschiede der beiden kleinen Skelette an, sowie die Lage des kleineren direkt über Resten gefressener Cephalopoden dicht hinter dem Schädel des großen Tieres (BRANCA 1908a: Abb. 1). Diese Deutung ist später auch von DREVERMANN (1926) und ABEL (1935: 16, 304) übernommen worden.

Bei zahlreichen anderen kleinen Individuen war BRANCA sich nicht sicher. So fand er es ungewöhnlich, daß 75% der Skelette mit dem Schädel nach vorn orientiert lägen, während bei Säugetieren eine umgekehrte Geburtslage die gewöhnliche sei. Er hielt diese Orientierung vielmehr für die übliche bei gefressenen Tieren, da sie von ihren Räubern von hinten ergriffen würden. Auch die Tatsache, daß nur 25% der kleinen Individuen hinten in der Leibeshöhle liegen, wo sie als Embryonen eigentlich

liegen müßten, die übrigen aber in der Mitte (35%) oder sogar vorn (40%), ließ für ihn nur den Schluß zu, daß ein Großteil von ihnen entweder postmortal nach vorn geschoben oder gefressen worden sein mußte. Auch die zum Teil große Zahl von kleinen Skeletten sprach seiner Meinung nach dagegen, daß es sich ausschließlich um Embryonen handelt.

BRANCA hielt also die kleinen Individuen zum Teil für Embryonen, zum Teil aber auch für gefressene Jungtiere, ohne daß er jedoch in der Lage war, genaue Kriterien für eine Unterscheidung dieser beiden Möglichkeiten zu geben.

OTTOW 1950

OTTOW setzte sich in erster Linie mit der Argumentation von BRANCA (1908a) auseinander, ohne selber Untersuchungen an Skeletten vorzunehmen. Er bezweifelte vor allem BRANCAS Vermutung, daß die kleinen Skelette postmortal nach vorn verlagert worden seien. Auch hielt er die Orientierung der Skelette – Schädel nach vorn oder nach hinten gerichtet – für unerheblich bei der Entscheidung, ob es sich um gefressene Jungtiere oder um Embryonen handelt. Dennoch kam er zum gleichen Ergebnis wie BRANCA, nämlich daß beide Möglichkeiten fossil überliefert wären.

Allerdings führte er ein neues Argument in die Diskussion ein. Er nahm an, daß – wie bei Cetaceen und anderen Wirbeltieren – die Embryonen der Ichthyosaurier mit umgebogenem Schwanz hintereinander im Uterus gelegen hätten. Bei einer Länge der Leibeshöhle von *Stenopterygius* von 60 cm wären daher aus Platzgründen nur zwei Embryonen pro Uterus möglich. Da Reptilien einen paarigen Uterus besitzen, würde das bedeuten, daß ein Muttertier maximal vier Embryonen besessen haben kann. Die über diese Zahl hinausgehenden Individuen müßten daher gefressen worden sein. Diese geringe Anzahl von Embryonen sei im übrigen notwendig gewesen, damit sie sich zu vollständig ausgebildeten Tieren entwickeln konnten. Denn als Lungenatmer mußten sie in der Lage sein, sofort nach der Geburt selbstständig an die Wasseroberfläche schwimmen zu können.

Ein Kriterium, woran gefressene Jungtiere von Embryonen zu unterscheiden sind, konnte er jedoch ebenfalls nicht angeben.

4. Neufund eines Skeletts mit zehn Embryonen

Vor der Diskussion der Embryonenfrage soll hier zunächst ein Neufund aus dem Schwarzzura ϵI_2 von Holzmaden beschrieben werden, der wegen seiner ausgezeichneten Erhaltung einige in diesem Zusammenhang recht bedeutende Merkmale erkennen läßt (SMNS 52036; Abb. 2; Taf. 6, Fig. 5).

Beschreibung

Das Skelett ist 2,08 m lang, kaum disartikuliert und sehr gut erhalten. In der Leibeshöhle erkennt man sieben kleine Skelette, die in zwei hintereinanderliegende Gruppen aufgeteilt sind. Die Schädel der vorderen fünf Skelette liegen eng zusammengedrängt im dorsalen Teil der Leibeshöhle mit den Schnauzen dicht hinter dem Schädel des großen Tieres. Die Schnauzenspitzen laufen dabei fast auf einen Punkt zu. Unterhalb der Schnauzen liegt ein Bereich frei von Embryonen, der Reste des ausblühenden Mageninhalts des großen Tieres zeigt (Diskussion über ausblühenden Mageninhalt s. BÖTTCHER 1989). Allerdings ist dieser Bereich nachträglich ausgebes-

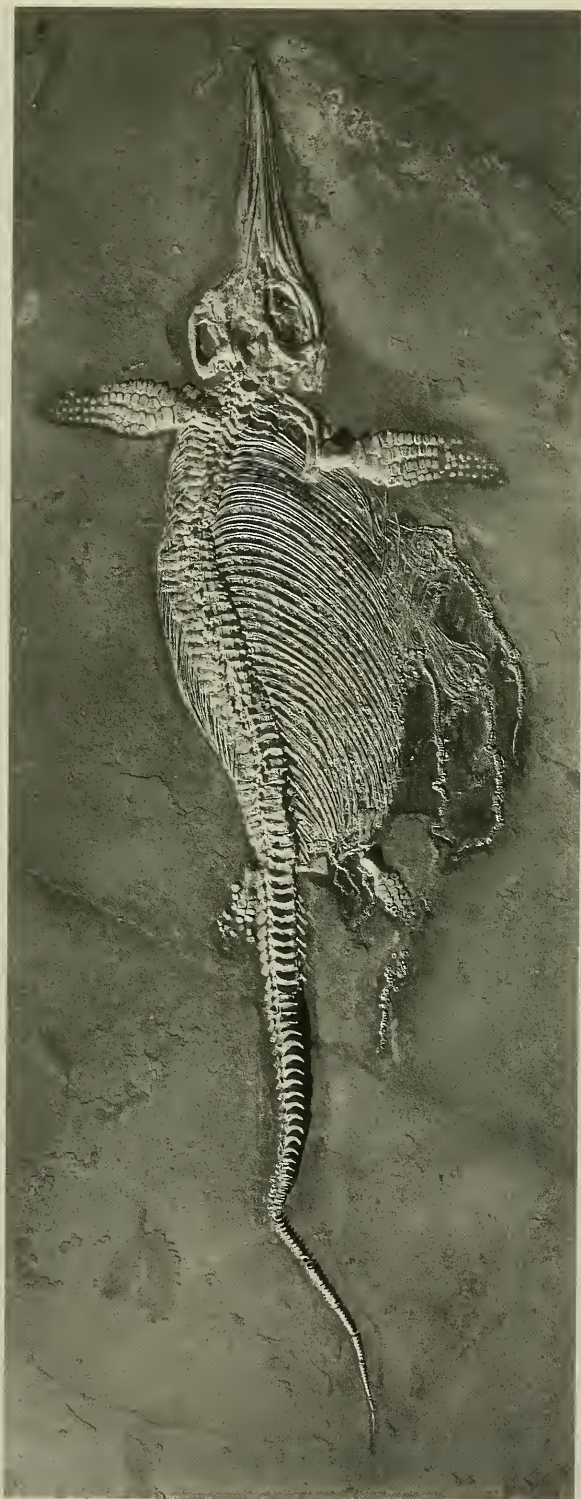
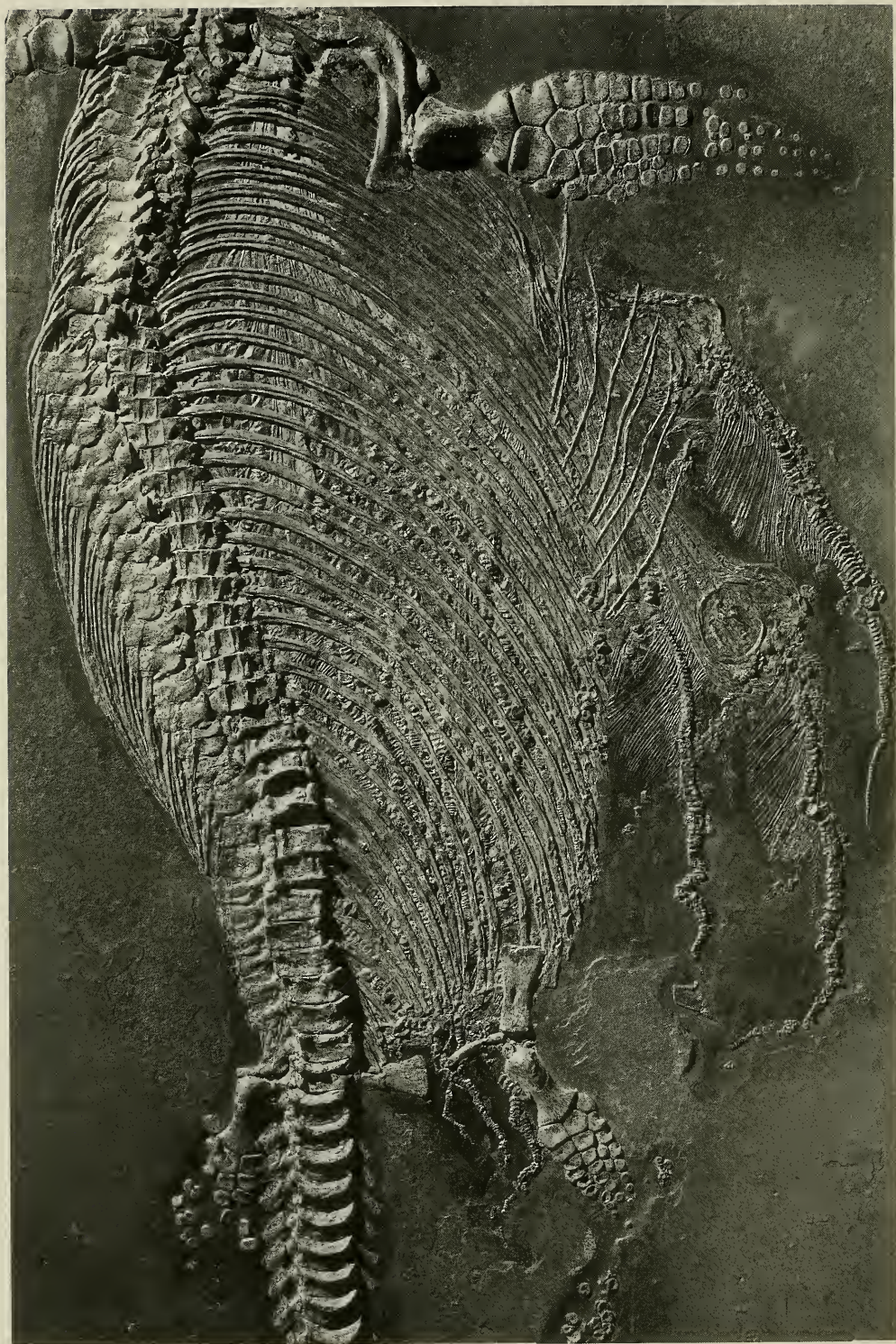


Abb. 2a. *Stenopterygius quadriscissus* mit zehn Embryonen; Schwarzhura ε I₃, Holzmaden (SMNS 52036).



sert worden, so daß statt der Ausblühungen fast nur noch aufgetragene Farbe zu erkennen ist. Drei der Schwanzspitzen liegen zwischen den Beckenknochen des Muttertieres, die übrigen sind nicht zu erkennen.

Etwas weiter caudad liegen zwei weitere Skelette, deren Schwanzspitzen bereits außerhalb der Leibeshöhle liegen. Eine der Schwanzwirbelsäulen ist abgerissen und liegt hinter dem Hinterpaddel des Muttertieres. Die übrigen Teile der beiden Skelette sind nur schemenhaft zu erkennen, da sie von den Skeletten der vorderen Gruppe überdeckt werden. Drei weitere kleine Skelette liegen auf der Ventralseite des großen Skeletts knapp außerhalb der Leibeshöhle. Diese drei dürften der hinteren Gruppe angehört haben. Auch ihre Schädel weisen wie die aller anderen nach vorn.

Maße lassen sich nur an den drei außerhalb liegenden Skeletten nehmen. Sie haben eine Länge von 52 cm bei einer Schädellänge von 18,5 cm.

Deutung

Das Skelett wird als Muttertier mit 10 Embryonen gedeutet. Dafür sprechen folgende Beobachtungen an den Embryonen, auf deren Bedeutung im Rahmen der nachfolgenden Diskussion im einzelnen eingegangen wird:

- Die Lage der kleinen Skelette reicht vom Beckenbereich bis in die Nähe des Hinterhauptes des Muttertieres.
- Sie liegen im dorsalen Teil der Leibeshöhle oberhalb des Magens. (Die drei im ventralen Teil liegenden Skelette wurden postmortal verlagert.)
- Sie liegen gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule des Muttertieres.
- Sie liegen in zwei Gruppen.
- Die Orientierung der Schädel ist craniad.
- Im Beckenbereich des Muttertieres liegen artikulierte Schwanzwirbelsäulen der Embryonen.
- Im Bereich des Magens liegen keine Embryonen.

5. Diskussion

Im folgenden wird die Deutung des Neufundes anhand der übrigen bisher bekannten Skelette überprüft, wobei im einzelnen auch auf die Argumente BRANCAS und OTTOWS sowie weiterer Autoren eingegangen wird. Dabei werden auch Probleme diskutiert, die bei der Deutung anderer Funde auftraten.

5.1. Postmortale Verlagerungen

Entscheidend für die Beurteilung der Fossilfunde ist zunächst die Beantwortung der Frage, inwieweit der heutige Befund vom ursprünglichen Zustand zu Lebzeiten der Ichthyosaurier abweicht. Das heißt, es muß zunächst festgestellt werden, ob postmortale Vorgänge die ursprüngliche Situation verändert haben. Erst danach können die Funde gedeutet werden.

Sehr rasch nach dem Tod der Tiere begann vom Verdauungstrakt ausgehend die Zersetzung der Weichteile. Dieser Vorgang spielte sich fast ausschließlich im anaeroben Milieu ab, wobei es zur Bildung von Fäulnisgasen kam (WUTTKE 1983). Der Austritt dieser Gase durch die aufreißende Körperwand war eine der Hauptursachen für postmortale Verlagerungen. Bei diesem Vorgang konnten Körperteile der großen

Individuen, vollständige kleine Individuen oder auch deren teilweise oder vollständig disartikulierten Skelette verlagert werden. Hinweise auf verlagerte Mägen (erkennbar am fossil erhaltenen Mageninhalt) finden sich relativ selten. Eine Erklärung hierfür ist möglicherweise, daß der Magen wie bei rezenten Anuren ein sehr fäulnisresistentes Organ gewesen ist (WUTTKE 1983: 533).

Bei der Verlagerung durch Gasaustritt sind drei Arten unterscheidbar: Verlagerung innerhalb der Leibeshöhle, Verlagerung seitlich aus der Leibeshöhle heraus und Verlagerung caudad aus der Leibeshöhle heraus.

Verlagerung innerhalb der Leibeshöhle zeigt das Tübinger Skelett mit zwei Embryonen (Taf. 5, Fig. 1). Hier muß sich die Schnauze des einen Embryos bei der Eruption der Gase durch den Brustkorb des Muttertieres gebohrt haben. Denn das gesamte Skelett liegt innerhalb der Leibeshöhle und ist von Rippen überdeckt, lediglich die Schnauzenspitze ragt aus dem Brustkorb hervor und überlagert drei weitere Rippen. Zudem sind die beiden kleinen Skelette genau in Richtung auf den Bereich verlagert worden, wo der Skelettverband des Muttertieres am stärksten gestört ist, wo also die Bauchhöhle wahrscheinlich aufgerissen ist. Da der Mageninhalt des Muttertieres noch an seiner ursprünglichen Stelle liegt, kann es sich nicht um verlagerte gefressene Jungtiere handeln, sondern nur um Embryonen (s. u.). Bei dem Salzburger Skelett sind die zwei Embryonen anscheinend geringfügig in ähnlicher Weise verschoben (Taf. 5, Fig. 2).

Häufiger ist jedoch die Verlagerung aus der Leibeshöhle heraus zu beobachten. Ein Bereich, der beim Fäulnisprozeß des Kadavers bevorzugt aufriß, war die Bauchdecke. Eine Verlagerung aus dieser sekundär geschaffenen Körperöffnung heraus ist bei insgesamt sieben Skeletten zu beobachten, darunter auch bei dem oben beschriebenen Neufund. Bei sechs Funden handelt es sich eindeutig um Embryonen, weil entweder der Mageninhalt des Muttertieres, in dem gefressene Jungtiere liegen müßten, noch in situ erhalten ist (Taf. 6, Fig. 5), oder weil die kleinen Individuen nur geringfügig verlagert gerade ausgestreckt neben den übrigen Embryonen liegen (Taf. 5, Fig. 5; Taf. 6, Fig. 3; Taf. 7, Fig. 3), oder weil die Individuen sehr klein sind (Taf. 1, Fig. 2 u. 3). Bei dem siebten Exemplar sind die zahlreichen kleinen Skelette dagegen fast alle völlig disartikuliert und die einzelnen Knochen über eine weite Fläche verstreut (Taf. 7, Fig. 4). Hier wurde das noch sehr gut erhaltene Muttertier in dorsolateraler Lage eingebettet, d. h. die Leibeshöhle öffnete sich bei der Entgasung nach oben, wobei die bereits weitgehend zerfallenen Embryonen mitgerissen wurden und ihre Knochen im weiten Umkreis um das Muttertier herum verstreut wurden. Die einzige Fläche, die frei ist von Embryonenresten, ist der Bereich, in dem der Magen (der Mageninhalt ist in situ erhalten) und die übrigen inneren Organe wie vor allem Herz, Lunge und Leber lagen. Es kann sich daher auch in diesem Fall nur um verlagerte Embryonen handeln.

Wesentlich seltener ist es vorgekommen, daß Embryonen durch die aufgerissene Körperwand caudad verlagert worden sind. Dieser Fall wird nur durch das New Yorker Skelett eindeutig belegt (Taf. 7, Fig. 2). Bei diesem liegen zwei Individuen noch in der für Embryonen üblichen Lage (s. u.), nämlich im dorsalen Bereich der Leibeshöhle parallel zur Wirbelsäule ausgestreckt, die Schnauzenspitzen direkt hinter dem Schädel des Muttertieres. Zwei Skelette liegen mit den Schädeln senkrecht in der Leibeshöhle, zwei im Beckenbereich zum Teil bereits außerhalb der Leibeshöhle, jedoch nicht im Geburtskanal, der siebte Schädel schließlich unterhalb des Schwanzknicks des Muttertieres. Die Wirbelsäulen liegen zum Teil von den Schädeln

getrennt, zum Teil sind sie umgebogen. OSBORN (1905) nahm an, daß Wasserströmungen und Aasfresser die kleinen Skelette verstreut hätten. Ersteres ist unwahrscheinlich, weil dann auch das große Skelett stärker verdriftet sein müßte, letzteres war nicht möglich, weil so gut wie kein Bodenleben existierte. Ganz offensichtlich ist hier die Leibeshöhle unter dem Druck der Fäulnisgase aufgerissen, wobei ein Teil der Embryonen hinausgeschleudert wurde. Deutliche Hinweise hierauf geben einige Wirbelsäulen und Schädel kleiner Skelette im abdominalen Bereich der Leibeshöhle (WOODFORD 1965: Abb. 14–11). Diese liegt wie beim Tübinger Skelett mit zwei Embryonen (s. o.) zum Teil über, zum Teil unter den Rippen des Muttertieres. In eine derart unnatürliche Lage können sie nur beim Aufreißen der Leibeshöhle geraten sein, wobei auch die Rippen des Muttertieres bewegt worden sein müssen.

Auch bei drei weiteren Funden könnten die kleinen Individuen auf diese Art und Weise verlagert worden sein (Taf. 1, Fig. 4 u. 5, Taf. 7, Fig. 1). Da jedoch in diesen Fällen die großen Skelette keine eindeutigen Hinweise auf ein Aufreißen der Leibeshöhle in dieser Körperregion zeigen, könnten die Embryonen auch bei steigendem Gasdruck in der Leibeshöhle des Muttertieres aus der Geschlechtsöffnung herausgedrückt worden sein. Ermöglicht wurde das dadurch, daß die Zersetzung der Weichteile vom Magen-Darm-Trakt des Muttertieres ausging, während die Embryonen in ihrer keimfreien Umgebung zunächst noch geschützt lagen. Dieser Vorgang scheint sich so bei dem Stuttgarter Exemplar Nr. 6293 abgespielt zu haben, da hier die Schnauzenspitze des fast vollständig geborenen Tieres noch zwischen den Beckenknochen des Muttertieres liegt (Taf. 5, Fig. 4). Auch die unnatürlich nach dorsal gebogene Schwanzwirbelsäule des Jungtieres deutet darauf hin, daß das Jungtier ausgetrieben wurde, als es bereits am Meeresboden lag. LIEPMANN (1926a) deutete diesen Fund als Leichengeburt, was OTTOW (1950: 40) jedoch anzweifelte, da postmortale Muskelkontraktionen des Uterus bei Reptilien nicht möglich seien. Eine sehr ähnliche Erscheinung zeigt das Berliner Skelett mit elf Embryonen. Hier ist das junge Individuum allerdings erst zur Hälfte ausgetreten. Auffällig ist auch bei diesem Exemplar die abgelenkte Schwanzwirbelsäule, die bei Jungtieren dieser Größe noch fast gerade gestreckt sein müßte.

Als Ursache für die postmortale Verlagerung kleiner Individuen sind neben dem Transport durch Fäulnisgas noch zwei weitere Möglichkeiten diskutiert worden. So sind offensichtlich einzelne Ichthyosaurierleichen beim Absinken auf den Meeresboden schräg mit dem Schädel voran aufgetroffen, wobei einzelne kleine Individuen nach vorn gerutscht sein könnten. Auf diese Deutung, die nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist, wird auf S. 16 näher eingegangen. Auszuschließen ist jedoch, daß überlagerndes Sediment für Verlagerungen innerhalb der Leibeshöhle verantwortlich ist (E. FRAAS 1891: 36; DREVERMANN 1926: 182). Die Sedimentationsrate war sicherlich so gering, daß die Skelette längst in sich zusammengefallen waren, bevor eine nennenswerte Sedimentüberdeckung erfolgen konnte.

5.2. Embryonen

Die Ichthyosaurier hatten sich im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte in so hohem Maße an das Leben im Wasser angepaßt, daß sie vermutlich bereits zur Zeit der Trias nicht mehr in der Lage waren, zur Eiablage an Land zu gehen. Der Übergang von der Oviparie zur Viviparie war also eine zwangsläufige Folge ihrer ausschließlich aquatischen Lebensweise. Da dies eine seit langem anerkannte und schon früh durch eindeutige Fossilfunde belegte Tatsache ist, werden hier zunächst alle Aspekte unter diesem Gesichtspunkt diskutiert.

5.2.1. Lage innerhalb der Leibeshöhle der Muttertiere

Lage in der caudalen oder cranialen Hälfte

Schon früher war manchen Autoren aufgefallen, daß besonders bei mehreren Embryonen pro Muttertier die kleinen Skelette zum Teil sehr weit vorn in der Leibeshöhle liegen. Dies ist auch bei zahlreichen der neu hinzugekommenen Funde festzustellen, besonders eindrucklich bei SMNS 52036 (Abb. 2). BRANCA (1908a: 12) ging davon aus, daß Embryonen nur in der hinteren Hälfte der Leibeshöhle liegen dürften. Da sie aber zu einem nicht unerheblichen Teil vorn liegen, mußten diese entweder „gewaltsam nach vorn disloziert sein“, oder es müßte „sich hier in einem größeren Maßstab um gefressene, verschluckte Tiere handeln“. Wie jedoch bei rezenten Reptilien zu beobachten ist, können sich die Uteri (oder zumindest einer der beiden Uteri) bei Trächtigkeit craniad bis über die Lungen ausdehnen (TEN CATE-HOEDEMAKER 1933: Abb. 19). Dies muß offensichtlich auch bei *Stenopterygius* der Fall gewesen sein.

Bei nur ein oder zwei Embryonen pro Muttertier wäre jedoch zu erwarten, daß die kleinen Individuen nur in der caudalen Hälfte der Leibeshöhle liegen, was auch meist der Fall ist. Von dieser Regel gibt es jedoch auch einige Ausnahmen, wie z. B. das Berliner Skelett mit zwei Embryonen (Taf. 4, Fig. 5). Bei diesem liegt ein großer Embryo in der hinteren Hälfte der Leibeshöhle, ein zweiter, bedeutend kleinerer sehr weit vorn über dem Mageninhalt des großen Tieres (BRANCA 1908a: Abb. 1), weshalb es allgemein auch als gefressenes Jungtier betrachtet wurde (BRANCA 1908a; DREVERMANN 1926; ABEL 1935: 304). Diese Deutung ist jedoch aufgrund der geringen Größe des Embryos auszuschließen (s. u.). HOFMANN (1958: 37) hat die Lage dicht hinter dem Schädel des Muttertieres mit der besonderen Einbettungsweise des großen Tieres erklärt. Auffällig ist jedenfalls die unnatürlich stark gekrümmte Wirbelsäule des großen Tieres, die auf eine ungewöhnliche Einbettung hindeutet.

Auch das Frankfurter Skelett (Taf. 3, Fig. 5; DREVERMANN 1926) ist von HOFMANN (1958) in gleicher Weise gedeutet worden. Wie bei dem Berliner Exemplar liegt auch hier ein kleines Skelett recht weit vorn in der Leibeshöhle über dem Mageninhalt. DREVERMANN (1926) vermutete, daß der tote Ichthyosaurier beim Nidersinken schräg auf den Meeresboden aufstieß, wodurch der Körper etwas gestaucht und geknickt wurde und Embryo und Magen nach vorn rutschten. Diese Deutung wurde von OTTOW (1950) strikt abgelehnt.

Die Vermutung DREVERMANNs, daß manche Kadaver schräg auf dem Meeresboden auftrafen, ist wohl zutreffend, denn es existieren einige weitere Skelette, die keine andere Deutung zulassen. Bei diesen ragt die Schnauze nach der von der Liegendseite her erfolgten Präparation schräg aus der Gesteinsplatte heraus und das Skelett ist zum Teil stark gestaucht (v. HUENE 1922: 64; WUNNENBERG 1950: 175). Ein entsprechendes Exemplar mit Embryo ist erst kürzlich in Holzmaden gefunden worden (Taf. 4, Fig. 4). Besonders bei diesem Fund, in geringerem Maße aber auch bei dem Berliner Skelett mit zwei Embryonen, scheint der Magen etwas craniad verschoben zu sein. In wie starkem Maße hiervon auch die Embryonen betroffen sind, ist schwer zu beurteilen. Es ist jedoch nicht in jedem Fall zur Verlagerung des Mageninhalts gekommen. Gerade das Frankfurter Skelett zeigt dies, denn sowohl Magen als auch Embryo liegen in der gleichen Position wie z. B. bei dem Leninograder Skelett, das in normaler Lage eingebettet wurde (Taf. 3, Fig. 3). Eine Verlage-

lung wird hier und möglicherweise zum Teil auch in den anderen beiden Fällen nur dadurch vorgetäuscht, daß der craniad des Magens liegende Körperabschnitt durch Umknickung und Stauchung der Wirbelsäule und des Schädels stark verkürzt erscheint. Da noch zwei weitere Funde mit relativ weit vorn liegenden Embryonen existieren (Taf. 3, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 1), die keine Hinweise auf eine besondere Einbettungsart im Sinne HOFMANNs oder DREVERMANNs geben, gibt es offensichtlich auch natürliche Ursachen für diese Lage.

Eine Möglichkeit wäre, daß von ursprünglich mehreren Embryonen die meisten bereits geboren waren, als das Muttertier mit dem letzten im Leib starb. Nicht auszuschließen ist auch, daß sich die Lage einzelner Embryonen in den durch Fäulnis weitgehend verflüssigten Eingeweiden geringfügig verschoben hat (HOFMANN 1958: 39). Denn wie HOFMANN zeigen konnte, lagen die Kadaver keineswegs immer horizontal auf dem Meeresboden, sondern meist in mehrfach gekrümmter Schräglage.

Die Lage weit vorn, nahe der Dorsalwand der Leibeshöhle, ist also durchaus mit der Deutung als Embryo in Einklang zu bringen.

Lage im dorsalen Teil der Leibeshöhle

Bei Skeletten mit mehreren Embryonen scheint auf den ersten Blick immer die gesamte Leibeshöhle bis in Höhe des Schultergürtels von Embryonen erfüllt zu sein (Taf. 6 und 7). Besonders bei dem oben beschriebenen Neufund (Abb. 2b), aber auch bei weiteren Exemplaren zeigt sich jedoch, daß im vorderen Teil der Leibeshöhle unterhalb der kleinen Schädel ein freier Bereich liegt, in dem – sofern erhalten – der Mageninhalt des großen Tieres zu finden ist. Dies trifft sogar dann noch zu, wenn die Skelette der Embryonen vollkommen zerfallen sind und durch die Eruption der Fäulnisgase über eine weite Fläche innerhalb und außerhalb der Leibeshöhle verstreut worden sind, wie dies bei SMNS 50007 der Fall ist (Taf. 7, Fig. 4; ZIEGLER 1975: Abb. 3). Auch hier wird dieser freie Bereich wie immer dorsocaudal von einigen Schädeln der Embryonen begrenzt. Die kleinen Skelette liegen also immer oberhalb des Magens.

Dies wird noch deutlicher, wenn man die Skelette mit nur einem Embryo betrachtet (Taf. 2 bis 4). Auch hier liegt das kleine Skelett fast immer im dorsalen Teil der Leibeshöhle nahe der Wirbelsäule des großen Tieres. Die wenigen Ausnahmen von dieser Regel sind auf postmortale Verlagerung zurückzuführen (s. o.).

Auch diese Erscheinung findet ihre Erklärung in der Anatomie der Reptilien, bei denen die Ovidukte und damit auch die Uteri im dorsalen Teil der Leibeshöhle ventrolateral der Wirbelsäule liegen (GOODRICH 1930: Abb. 628). Dieses Merkmal wurde bereits von JOHNSON (1977) zur Identifizierung von Embryonen benutzt. ABEL (1912: 79) hingegen wertete diese Lage gerade als Hinweis gegen eine Deutung als Embryo, allerdings nicht bei einem Ichthyosaurier sondern bei einem *Compsognathus* aus den Weißjura-Plattenkalken Bayerns.

Lage gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule

Es fällt auf, daß die kleinen Skelette in der Mehrzahl der Fälle gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule der Muttertiere in der Leibeshöhle liegen. Ausnahmen hiervon bilden einerseits die sehr kleinen Individuen und andererseits einige wenige größere Exemplare, bei denen dies wiederum auf postmortale Verlagerung zurückzuführen ist (s. o.). Dies trifft wohl auch auf zwei weitere, nahezu identische Skelette

mit je einem Embryo zu, deren Schwanzwirbelsäulen umgeknickt sind (Taf. 2, Fig. 4 u. 5). In beiden Fällen ist eine Deutung als embryonale Krümmung (QUENSTEDT 1882–1885: 201) wegen der scharfen Knickung unwahrscheinlich. Es existiert demnach kein Fund, bei dem große Embryonen mit primär gekrümmter Wirbelsäule in der Leibeshöhle liegen.

In Tübingen befindet sich ein vollständig eingerolltes kleines Skelett mit einer geschätzten Gesamtlänge von 56 cm (E. FRAAS 1891: 36, Taf. 6, Fig. 3). Da keine Rippen eines größeren Ichthyosauriers auf der Platte erhalten sind, kann der Fund nicht aus der Leibeshöhle eines Muttertieres stammen, sondern das Tier muß bereits geboren gewesen sein. FRAAS vermutete, „daß dieses Tier noch von der Eihülle umschlossen im Schlamme eingebettet wurde“. Auch QUENSTEDT (in SEELEY 1880: 71) und BRANCA (1908a: 11) werteten diesen Einzelfund als Beleg dafür, daß die Embryonen der Ichthyosaurier eingerollt im Uterus gelegen hätten. Die Möglichkeit der Geburt eines noch in den Eihäuten liegenden, eingerollten Embryos dieser Größe ist wohl auszuschließen (DREVERMANN 1926: 184). Dies wird dadurch bestätigt, daß alle bisher bekannten Skelette dieser Größe, die noch in der Leibeshöhle liegen, nicht eingerollt sind. Als mögliche Erklärung für die eingerollte Einbettung des Tübinger Exemplars bleibt nur, den Fund analog zu dem von KELLER (1977) beschriebenen eingerollten größeren Skelett als erbrochenes Beutetier (nicht als Speiballen, s. u.) eines großen Ichthyosauriers zu deuten. Von *Leptopterygius* ist bekannt, daß er unter anderem auch junge Stenopterygiid gefressen hat (BÖTTCHER 1989). Reste sonstigen Mageninhalts, wie Cephalopodenhäkchen oder Fischschuppen, sind auf der Gesteinsplatte nicht zu finden.

Auch HOFMANN (1958: 38) nahm an, daß die Embryonen eingerollt im Uterus gelegen hätten. Er vermutete dies, weil bei dem Holzmadener Fund mit sechs Embryonen (Taf. 6, Fig. 1) ein Individuum mit dem Schädel nach hinten orientiert ist. Nach der durch die Fäulnis bedingten Auflösung der Uteruswände und der Eihäute wären die Embryonen aus der eingerollten in eine „ausgestreckte Stellung geschnellt“, womit er die unterschiedliche Orientierung der Embryonen zu erklären versuchte. Wenn sich dies tatsächlich in allen Fällen so abgespielt hätte, wäre die Orientierung mit dem Schädel nach hinten häufiger zu erwarten, sie stellt aber die große Ausnahme dar (s. u.).

Man kann also davon ausgehen, daß die normale Lage größerer Embryonen vollkommen gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule der Muttertiere war. In allen Fällen eine postmortale Streckung der eingerollten Embryonen anzunehmen (E. FRAAS 1891: 36; BRANCA 1908a: 11; OTTOW 1950; HOFMANN 1958) erscheint äußerst unwahrscheinlich. Die Ichthyosaurier stehen also in dieser Beziehung im Gegensatz zu den meisten Wirbeltieren, bei denen die Embryonen meist mehr oder weniger gekrümmt mit umgebogenem Schwanz oder Hals im Uterus liegen. Aber auch vom rezenten Quastenflosser *Latimeria* ist z. B. bekannt, daß die Embryonen vollkommen gerade ausgestreckt im Uterus liegen (SMITH et al. 1975).

Die gestreckte Lage ist daher in diesem Fall kein Hinweis darauf, daß es sich um gefressene Jungtiere handelt (BRANCA 1908b: 395; ABEL 1912: 76), sondern vielmehr gerade darauf, daß es Embryonen sind, denn verschlungene Tiere werden wahrscheinlich nicht vollkommen gerade ausgestreckt im Magen gelegen haben (s. u.).

Bei allen bisher erwähnten Embryonen handelte es sich um geburtsreife Individuen mit Schädelnlängen von über 17 cm. Es gibt jedoch noch eine Anzahl deutlich kleinerer Exemplare, deren Wirbelsäulen recht stark gekrümmt sind (Taf. 1, Fig.

1–3). Die Krümmung und Knickung der Wirbelsäulen ist zwar größtenteils etwas unregelmäßig und nicht unbedingt so, wie man sie von eingerollten Embryonen erwarten würde, es kann aber andererseits kein Zufall sein, daß derartige Lagen bei allen sehr kleinen Individuen vorkommen, bei größeren dagegen nicht. Dies würde bedeuten, daß die Embryonen zu Beginn ihrer Entwicklung eingerollt in den Eihäuten gelegen haben und sich erst ab einer bestimmten Größe gestreckt haben (DREVERMANN 1926: 185). Dieses Stadium wurde wahrscheinlich bei einer Schädel-länge von etwa 11 bis 13 cm bzw. einer Gesamtlänge von etwa 30 cm erreicht, da alle größeren Skelette gestreckt liegen. Bei der Streckung hat sich dann wahrscheinlich auch entschieden, ob sich die kleinen Individuen mit dem Schädel caudad oder cranial orientierten.

Lage gebündelt nebeneinander

OTTOW (1950) nahm an, daß die Embryonen mit umgebogenem Schwanz hintereinander im Uterus gelegen hätten. Das würde bedeuten, daß die Schädel der hinten liegenden Embryonen hinter dem Beckenbereich der vorderen Skelette liegen müßten (Abb. 3). Die Skelette mit zahlreichen Embryonen zeigen jedoch deutlich, daß die Schädel in Höhe des Rumpfbereiches der vorderen Skelette liegen (Taf. 6, Fig. 2–5; Taf. 7, Fig. 5).

Wie im vorhergehenden Kapitel dargelegt, liegen die großen Embryonen auch nicht mit umgebogenem Schwanz sondern gerade ausgestreckt in der Leibeshöhle. Sie können daher nicht hintereinander in den Uteri gelegen haben, sondern sie müssen aus räumlichen Gründen nebeneinander gelegen haben, wie dies auch an den Skeletten mit zahlreichen Embryonen zu erkennen ist. Damit weicht die Situation bei den Ichthyosauriern jedoch von der bei den rezenten Reptilien ab, bei denen die Embryonen eingerollt in hintereinanderliegenden „Eikammern“ liegen, so daß die Uteri ein perlschnurartiges Aussehen bekommen (TEN CATE-HOEDEMAKER 1933: Abb. 19). Die Situation muß eher der bei den viviparen Haien geähnelt haben, bei denen die Embryonen mehr nebeneinander als hintereinander in den Uteri liegen (TEN CATE-HOEDEMAKER 1933: Abb. 6; BARANES & WENDLING 1981: Abb. 1a).

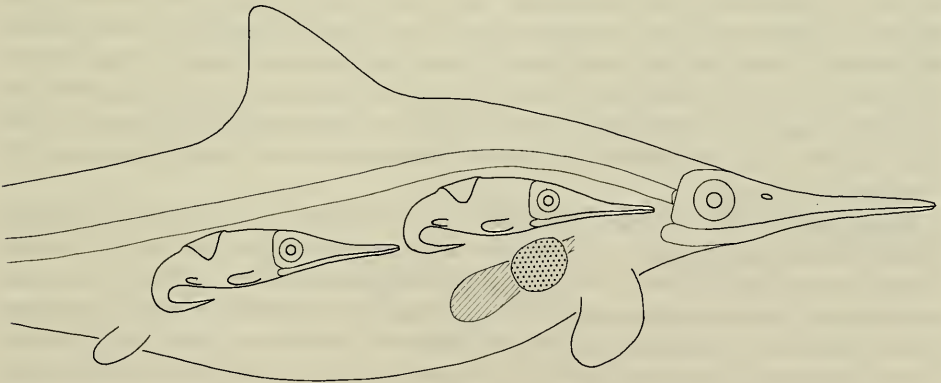


Abb. 3. Deutung der Lage der Embryonen von *Stenopterygius* durch OTTOW 1950. Dargestellt sind nur die Embryonen eines der beiden Uteri. Schraffierte Fläche: Vormagen oder Magenblindsack; punktierte Fläche: Hauptmagen (nach BÖTTCHER 1989).

Lage in zwei Gruppen

Die bei dem neuen Skelett festgestellte Unterteilung der kleinen Skelette in zwei Gruppen ist auch an weiteren Funden feststellbar. So zeigte das im Krieg zerstörte Münchener Exemplar Embryonen in einer sehr ähnlichen Lage (Taf. 6, Fig. 4). Da dieses Skelett von der Oberseite her präpariert ist, kann man in die geöffnete Leibeshöhle hineinsehen, wodurch auch die hintenliegenden Skelette besser zu erkennen sind. Das gleiche gilt für das Londoner Skelett (Taf. 6, Fig. 2). Auch bei dem Berliner Skelett mit elf Embryonen, das stärker zerfallen ist, sind sehr deutlich zwei hintereinanderliegende Gruppen erkennbar (Taf. 7, Fig. 5; BRANCA 1908a: Abb. 3). Das Holzmadener Skelett mit sechs Embryonen zeigt eine dicht beieinanderliegende hintere Gruppe von vier Skeletten und ein einzelnes weiter vorn liegendes Skelett (Taf. 6, Fig. 1; HAUFF 1953: Taf. 16, 17). Wie das oberhalb des Beckens außerhalb der Leibeshöhle liegende Jungtier zeigt, sind die übrigen Exemplare der vorderen Gruppe möglicherweise bei der Entgasung der Leibeshöhle nach außen verlagert worden. Bei den übrigen Skeletten mit zahlreichen Embryonen ist die Situation nicht so eindeutig, da die kleinen Skelette stärker zerfallen sind.

Gerade bei einer großen Zahl von Embryonen pro Muttertier vermuteten BRANCA (1908a) und OTTOW (1950), daß zumindest einige von diesen gefressen sein müßten. Da jedoch gefressene Jungtiere gemeinsam im Magen liegen müßten, käme nur eine der beiden Gruppen in Betracht, und zwar wohl nur die vorn liegende, wie dies auch BRANCA annahm. Da jedoch die Schädel dieser Individuen immer oberhalb des Magens liegen, niemals innerhalb des Mageninhalts, können auch sie nicht gefressen gewesen sein. Betrachtet man dagegen alle Skelette als Embryonen, ist eine Aufteilung in zwei Gruppen geradezu unumgänglich. Denn Reptilien besitzen einen paarigen Uterus, weshalb bei zahlreichen Embryonen diese niemals alle gemeinsam beieinanderliegen können.

Bei dem hier beschriebenen Neufund scheint der rechte Uterus weiter vorn gelegen zu haben, da die vordere Embryonengruppe die hinteren Skelette überlagert. Dies wird auch bei dem Londoner Skelett deutlich (Taf. 6, Fig. 2). Hier liegt ein Skelett der vorderen Gruppe oberhalb der Wirbelsäule des Muttertieres, also in der rechten Körperhälfte. Zwei Schädel der hinteren Gruppe dagegen sind von der Wirbelsäule teilweise verdeckt, sie liegen also in der linken Körperhälfte. Bei dem alten Münchener Exemplar liegt dagegen ein Skelett der hinteren Gruppe in der rechten Körperhälfte, die allerdings bei der Eruption der Fäulnisgase weit aufgerissen ist, wodurch dieses eine Individuum auch verlagert worden sein kann (DACQUÉ 1936: Taf. 42, Abb. 108). Die hintere Gruppe liegt immer etwa eine Schädellänge hinter der vorderen Gruppe.

Auch hierfür läßt sich eine Erklärung durch Vergleiche mit rezenten Reptilien finden. Bei diesen „zeigen sich insofern asymmetrische Verhältnisse, als sich die (Geschlechts-)Organe beider Seiten aneinander gewissermaßen vorbeischieben und dadurch statt nebeneinander teilweise hintereinander zu liegen kommen“ (WIEDERSHEIM 1909: 721). Außerdem liegen bei mehreren Embryonen diese in den beiden Uteri alternierend zueinander, so daß der geringe Platz in der Leibeshöhle optimal ausgenutzt wird (HARRISON & WEEKES 1925: 472). Bei oviparen Arten mit wenigen, besonders großen Eiern liegen diese ebenfalls versetzt hintereinander in den beiden Uteri (WERNER 1972: Taf. 1). Dies ist offensichtlich auch bei den Ichthyosauriern der Fall gewesen, so daß die trächtigen Uteri gestaffelt hintereinander lagen (Abb. 4).

Ein Unterschied zu den rezenten Reptilien besteht nur insofern, als die Embryonen in dem jeweiligen Uterus nicht hintereinander, sondern nebeneinander lagen (s. o.). Auch dafür, daß der rechte Uterus weiter vorn gelegen zu haben scheint als der linke, lassen sich unter den rezenten Reptilien Analogien finden. Da es bei den betreffenden Arten stets nur wenige Ausnahmen von dieser Regel gibt, wurde dies mit der Lage des Magens in der linken Körperhälfte erklärt, in der daher für den linken Uterus weniger Platz zur Verfügung steht (WEEKES 1929: 44). Dies steht im Einklang mit der anatomischen Situation bei den Ichthyosauriern. Bei diesen liegt der größere Teil des Magens, der die verschluckte Beute aufnimmt und in dem die unverdaulichen Bestandteile zurückgehalten werden, in der linken Körperhälfte (BÖTTCHER 1989: 11), wodurch das linke Ovar und der trächtige Uterus caudad gedrängt wurden (Abb. 4).

Orientierung der Schädel

Bereits WOODWARD (1906) war aufgefallen, daß bei mehreren kleinen Skeletten pro Alttier diese immer mit dem Schädel nach vorn in der Leibeshöhle liegen. Dies trifft auch für fast alle damals noch nicht bekannten Funde zu. Die Behauptung SWINTONS (1929), daß bei dem Londoner Exemplar die Schädel zum Schwanz der

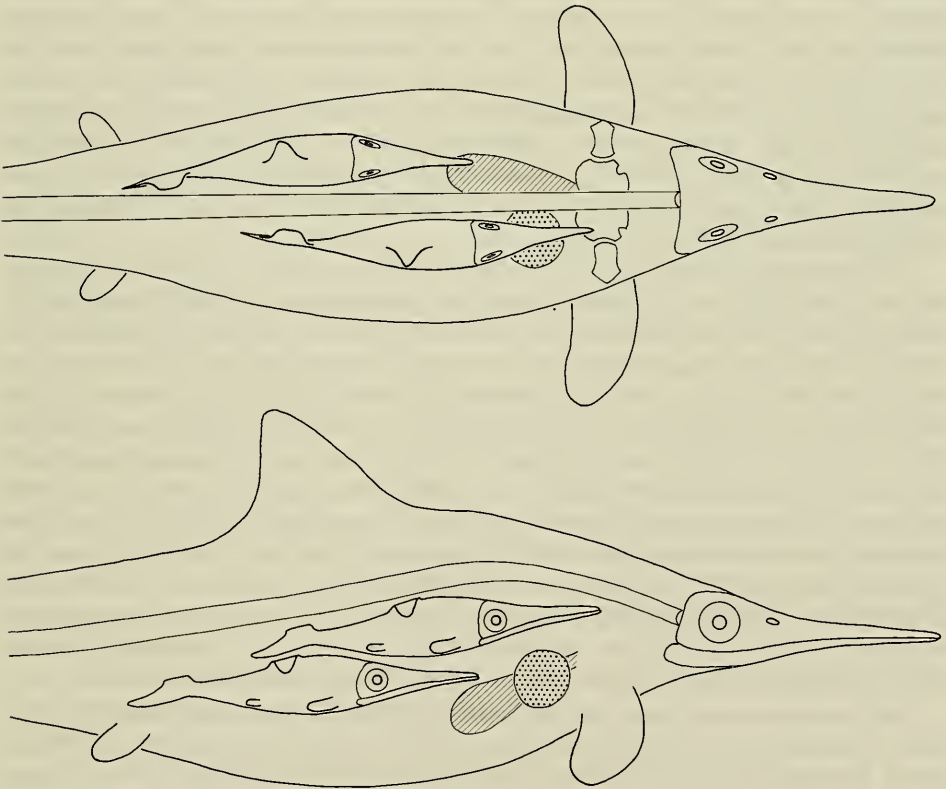


Abb. 4. Neue Deutung der Lage der Embryonen von *Stenopterygius*. Dargestellt ist jeweils ein Embryo pro Uterus. Schraffierte und punktierte Flächen: Magen (s. Erläuterung zu Abb. 3).

a. Ansicht von dorsal; b. Ansicht von lateral.

Mutter zeigen, ist falsch (Taf. 6, Fig. 2). Lediglich bei vier Exemplaren mit mehreren Embryonen liegt jeweils ein kleines Skelett in dieser Richtung (Taf. 5, Fig. 3 und 5; Taf. 6, Fig. 1; Taf. 7, Fig. 3). BRANCA (1908a: 10 ff.) bereitete die Deutung der vorherrschenden Schwanzendlage bei den Ichthyosauriern große Schwierigkeiten. Zum Vergleich zog er die rezenten Säugetiere heran, bei denen seiner Meinung nach die Kopfendlage die vorherrschende Geburtslage sei. Er nahm daher an, daß man „eher an gefressene als an embryonale Wesen denken möchte“, zumal „gejagte, flüchtende Junge von hinten her erfaßt und verschluckt werden, also mit der Schnauze nach vorwärts gerichtet im Leib ihres Räubers liegen“.

Nun verschlingen Tiere, die ihre Beute nicht zerteilen können, diese meist mit dem Kopf voran (SEHRWALD 1913: 543; DREVERMANN 1926) und nicht umgekehrt, wie BRANCA (1908a) annahm. Es ist also allein aus diesem Grund höchst unwahrscheinlich, daß es sich um gefressene Jungtiere handelt. Jedoch auch die wenigen kleinen Skelette, die mit ihren Schädeln caudad orientiert sind, können nicht gefressen worden sein, da sie im übrigen alle Merkmale von Embryonen zeigen.

Wie BRANCA war auch SEHRWALD (1913) der Meinung, daß die Ichthyosaurier mit dem Kopf voran geboren worden sein müßten. Da jedoch die große Mehrzahl der Embryonen umgekehrt in den Leibeshöhlen liegt, nahm er an, daß sie sich in den durch Fäulnis bereits verflüssigten Eingeweiden der Muttertiere um 180° gedreht hätten, so daß schließlich alle Schädel craniad ausgerichtet sind. Ganz abgesehen davon, daß sich dieser Vorgang nicht an der Küste abgespielt haben kann, wo „die Kadaver in dem seichten Wasser des Strandes gelegen haben, leicht hin und her geschaukelt vom Spiel der Wogen, gehoben und gesenkt von Ebbe und Flut“ (SEHRWALD 1913: 545), erscheint es unmöglich, daß sich dieser Vorgang in der engen Leibeshöhle in über 90% der Fälle so abgespielt haben soll. Man muß vielmehr davon ausgehen, daß die kleinen Skelette in der überwiegenden Mehrzahl noch in ihrer ursprünglichen Orientierung liegen.

Das Problem mit der anscheinend falschen Orientierung der kleinen Ichthyosaurier entstand dadurch, daß BRANCA in seinem Vergleich mit den Säugetieren von falschen Voraussetzungen ausgegangen ist. Die Kopfendlage ist nur bei denjenigen terrestrisch lebenden Säugetierarten vorherrschend, die gewöhnlich nur ein einzelnes, weit entwickeltes Junges zur Welt bringen (OTTOW 1950: 37). So liegen z. B. bei Rindern 95% der Embryonen in Kopfendlage, bei Pferden 99% (RICHTER & GÖTZE 1950: 181). Bereits LIEPMANN (1926a: 6) hatte darauf aufmerksam gemacht, daß dagegen bei den multiparen Säugetieren keine bevorzugte Geburtslage zu beobachten sei. Seine auch von DREVERMANN (1931: 67) und RIESS (1986: 110) vertretene Meinung, daß dies auch bei den Ichthyosauriern der Fall wäre, trifft jedoch nur für die Skelette mit einem Embryo zu (8 Individuen liegen in Schwanzendlage, 6 in Kopfendlage). Bei den übrigen Skeletten liegen 94% der Embryonen in Schwanzendlage. Zwischen terrestrisch lebenden Säugetieren und Ichthyosauriern besteht also bezüglich der Geburtslage der Embryonen keinerlei Übereinstimmung.

Dies ist jedoch kein Grund, an der Natur der Ichthyosaurier-Embryonen zu zweifeln. Entscheidend ist vielmehr, daß man offensichtlich aquatisch lebende Tiere in dieser Beziehung nicht mit terrestrisch lebenden vergleichen kann. Bei im Wasser gebärenden Wirbeltieren sieht die Situation nämlich etwas anders aus. Während bei Knochenfischen anscheinend keine vorherrschende Geburtslage festzustellen ist (NEUMAYER 1929; DREVERMANN 1931), scheint bei viviparen Haien die Schwanzendlage vorzuherrschen (TEN CATE-HOEDEMAKER 1933: 306; GILBERT & SCHLERNITZ-

AUER 1966: 451; BARANES & WENDLING 1981: Abb. 1a), wenngleich es auch hier Ausnahmen davon gibt (PARKER 1882: Taf. 30). Bei dem jurassischen Coelacanthiden *Undina* wurden die Jungen anscheinend in Kopfendlage geboren (WATSON 1927), bei der rezenten *Latimeria* dagegen in Schwanzendlage (SMITH et al. 1975). Unter den Säugetieren werden die Jungen der im Wasser gebärenden Wale und Großflußpferde, soweit bekannt, überwiegend in Schwanzend- bzw. Steißendlage geboren (WIMAN 1946: 9; SLIJPER 1962: 101; KLINGEL 1988: 76). Dagegen ist bei den ebenfalls aquatisch lebenden, jedoch auf dem Land gebärenden Pinnipeden keine vorherrschende Geburtslage zu beobachten (HARRISON 1969: 333).

Die Ursachen für das Zustandekommen der Schwanzendlage bei den Cetaceen ist ausführlich von NAAKTGEBOREN (1962) und SLIJPER (1966) diskutiert worden. Sie nahmen an, daß hierfür in erster Linie die gegenüber den terrestrisch lebenden Tieren veränderten Proportionen verantwortlich sind. Dies betrifft vor allem die Reduktion des Beckens und der Hinterextremitäten, wodurch der Körperschwerpunkt der Embryonen weiter cranial verschoben wird. Dadurch würde schließlich der schwerere Vorderkörper an die tiefste Stelle des Uterus, die an der Bauchseite der Muttertiere liegt, rutschen. Bei den terrestrisch lebenden Tieren läge hier der schwerere Hinterkörper. Diese Proportionsänderungen treffen zwar in hohem Maße auch auf die Ichthyosaurier zu, jedoch liegen bei diesen die schweren Vorderkörper der Embryonen nicht an der tiefsten Stelle der Leibeshöhle der Muttertiere, sondern an der höchsten (Abb. 4). Hierfür können also nicht veränderte Gewichtsverhältnisse verantwortlich sein, sondern wohl nur die Raumverhältnisse innerhalb der Leibeshöhle. Dafür spricht auch die Tatsache, daß bei nur einem Embryo pro Muttertier keine vorherrschende Geburtslage festzustellen ist. Wäre die Orientierung der Embryonen von deren Schwerpunktslage abhängig, hätte sich auch in diesen Fällen die gleiche Orientierung einstellen müssen. War die Orientierung der Embryonen dagegen von den Raumverhältnissen abhängig, spielte sie bei nur einem einzelnen Embryo keine Rolle, da in diesem Fall genügend Platz zur Verfügung stand.

Ein weiteres Problem im Zusammenhang mit der Orientierung der Embryonen ist das Einsetzen der Atmung der Neugeborenen (NAAKTGEBOREN 1962; SLIJPER 1966). Bei uniparen Landsäugetieren ist die Kopfendlage von großem Vorteil, weil bei dem Neugeborenen die Atmung bereits einsetzen kann, auch wenn die Geburt noch nicht vollkommen abgeschlossen ist. Bei Steißendlagen besteht dagegen die Gefahr des Erstickens. Dieses Problem besteht bei im Wasser gebärenden Tieren dagegen nicht, weil der Geburtsvorgang auf jeden Fall abgeschlossen sein muß, bevor das Junge an die Wasseroberfläche schwimmen kann, um seinen ersten Atmenzug zu tun. Die Geburtslage ist dabei also ohne Bedeutung. Von Vorteil bei der Geburt im Wasser ist sicherlich, daß alle aquatisch lebenden Säugetiere längere Zeit ohne Lungenatmung auskommen können, was auch für die im Wasser lebenden Reptilien zutrifft (BELLAIRES 1972: 313).

Die Schwanzendlage der Ichthyosaurier-Embryonen steht also nicht im Gegensatz zur Geburtslage vergleichbarer anderer Tiere.

5.2.2. Anzahl der Embryonen pro Muttertier

OTTOW (1950) nahm an, daß aus räumlichen Gründen nicht mehr als zwei Embryonen pro Uterus gleichzeitig möglich gewesen wären, die über vier hinausgehenden Individuen daher gefressen sein müßten. Diese Ansicht konnte in den vorangehenden Kapiteln bereits widerlegt werden. Es sind auch bei keinem Fund mit mehr

als vier kleinen Skeletten in der Leibeshöhle deutliche Unterschiede in deren Erhaltung, Orientierung oder Lage zu erkennen, was aber bei einer unterschiedlichen Deutung der kleinen Skelette der Fall sein müßte.

Aber auch eine weitere Überlegung spricht gegen die These OTTOWS. Es sind insgesamt 44 Skelette mit zusammen ca. 143 kleinen Individuen bekannt. Betrachtet man je Muttertier maximal vier Individuen als Embryonen (insgesamt 99), die darüber hinausgehende Anzahl aber als gefressene Jungtiere (insgesamt 44), dann beträgt die durchschnittliche Embryonenzahl 2,2 bei wahrscheinlich höchstens einer Fortpflanzungsperiode pro Jahr. Außerdem würde dies bedeuten, daß die Muttertiere die gefährlichsten Feinde der eigenen Jungtiere gewesen wären (SEHRWALD 1913: 543). Da außerdem nachgewiesen ist, daß auch andere Ichthyosaurier den Jungtieren nachstellten (BÖTTCHER 1989), ist es äußerst fraglich, ob ein bis vier Junge je Muttertier und Jahr ausgereicht hätten, den Bestand der Art zu gewährleisten.

Auch das Argument OTTOWS, daß die Embryonenzahl gering gewesen sein müßte, damit „eine Ausbildung möglichst kräftig entwickelter Jungen“ möglich wurde, ist nicht stichhaltig. Zum Vergleich wies er auf die Cetaceen hin, bei denen im allgemeinen nur ein einziges Junges geboren wird (OTTOW 1950: 33). Bei aller Ähnlichkeit in der Lebensweise sind Wale und Ichthyosaurier in dieser Beziehung aber überhaupt nicht vergleichbar. Denn die Uniparität der Cetaceen ist keine Anpassung an das Leben im Wasser, da sie auch bei Landsäugetieren weit verbreitet ist. Sie kommt besonders bei den in Herden lebenden, weidenden Tieren vor, bei denen die Jungen ebenfalls voll entwickelt geboren werden, damit sie dem Muttertier, von dem sie noch längere Zeit abhängig sind, möglichst bald nach der Geburt folgen können (SLIJPER 1936: 461).

Reptilien betreiben dagegen höchstens über einen kürzeren Zeitraum Brutpflege, die Jungen aller Arten müssen daher sofort nach dem Schlüpfen beziehungsweise der Geburt selbständig lebensfähig sein. Der einzige kritische Zeitraum, den die Ichthyosaurier im Gegensatz zu den terrestrisch lebenden Reptilien zu überstehen hatten, war der zwischen Geburt und erstem Atemzug. Das Verhalten aber, nach oben, zum Hellen hin zu schwimmen, um den ersten Atemzug zu tun, war mit Sicherheit angeboren, und die Entfernung, die dabei zurückzulegen war, war sicherlich sehr gering, denn die Geburt wird nahe der Wasseroberfläche stattgefunden haben. Die aquatische Lebensweise stellte also keine höheren Anforderungen an die Jungtiere als bei terrestrisch lebenden Reptilien, sie war also kein Anlaß, außergewöhnlich große Junge zu entwickeln. Die Jungen sind zwar relativ groß, das Größenverhältnis von Muttertieren zu Embryonen liegt aber durchaus im Bereich des bei Reptilien Üblichen (Abb. 7).

Weder anatomische Gegebenheiten noch die aquatische Lebensweise sprechen also dagegen, daß es den Ichthyosauriern möglich gewesen wäre, gleichzeitig mehr als vier Junge auszutragen.

Die maximale Embryonenzahl hat unabhängig von der Größe der Muttertiere etwa zehn betragen (Abb. 5). Die bei rezenten Reptilien zu beobachtende Zunahme der Nachkommen mit zunehmendem Alter der Muttertiere (BELLAIRES 1971: 505) ist bei *Stenopterygius* also nicht zu beobachten, die durchschnittliche Embryonenzahl ist vielmehr in allen Altersklassen ähnlich. Es konnte sogar bereits unmittelbar nach Eintritt der Geschlechtsreife, die bei einer Skelettlänge von etwa zwei Metern erreicht wurde, die maximale Embryonenzahl erreicht werden (SMNS 52036).

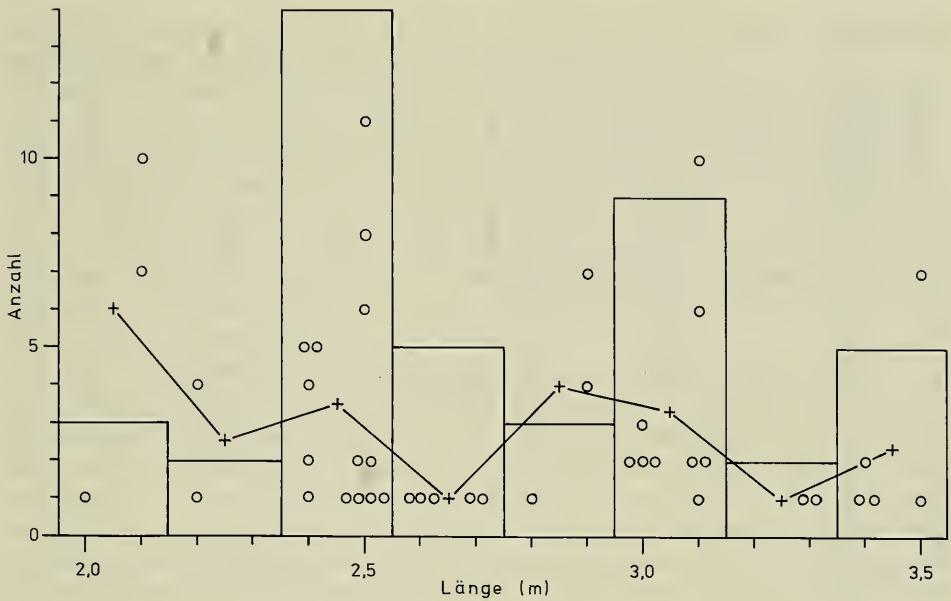


Abb. 5. Verhältnis von Länge der *Stenopterygius*-Muttertiere zur Anzahl der jeweiligen Embryonen (o). Dargestellt sind ferner die Anzahl der Muttertiere pro Größenklasse (Histogramm) sowie die durchschnittliche Embryonenzahl je Größenklasse (+).

Wahrscheinlich war die Embryonenzahl einiger Individuen ursprünglich höher, als sie fossil überliefert ist, das heißt, daß einige Jungtiere bereits geboren waren, als deren Muttertier mit den übrigen im Leib starb. Eine weitere Möglichkeit ist, daß Embryonen beim Entweichen der Fäulnisgase aus der Leibeshöhle (s. o.) so weit nach außerhalb verlagert worden sind, daß sie bei der Bergung oder der Präparation des Fundes übersehen wurden. Hinweise hierauf geben Exemplare, bei denen nur einzelne kleine Skelettpartien der Embryonen erhalten sind (s. S. 30), oder andere Funde, bei denen einzelne Teile der Embryonen weit verlagert worden sind (Taf. 7, Fig. 2). Die durchschnittliche Embryonenzahl von 3,3 die sich aus allen bisher bekannten Funden ergibt, ist daher als Minimum zu betrachten.

5.2.3. Größe der Embryonen

Die Größe der meisten Embryonen schwankt zwischen 52 und ca. 85 cm Gesamtlänge bzw. 17 und ca. 28 cm Schädellänge (Abb. 6). Auch die Mehrzahl der nicht meßbaren Skelette liegt in diesem Größenbereich, wie sich aus dem Durchmesser einzelner Wirbel und der Größe isolierter Schädелеlemente schließen läßt. Da das kleinste isoliert gefundene Jungtier von *Stenopterygius* ebenfalls in diesem Größenbereich liegt (Abb. 6), kann man davon ausgehen, daß es sich bei diesen Embryonen um kurz vor der Geburt stehende Individuen handelt.

Der größte Embryo ist vermutlich derjenige des Stuttgarter Skeletts Nr. 56823 (Taf. 4, Fig. 4; Abb. 6, Nr. 37). Seine genaue Länge läßt sich nicht messen, da die Schnauzenspitze von Rippen und das Schwanzende von der Wirbelsäule des Muttertieres verdeckt sind. Sichtbar sind 25 cm des Schädels und 40 cm der Wirbelsäule.

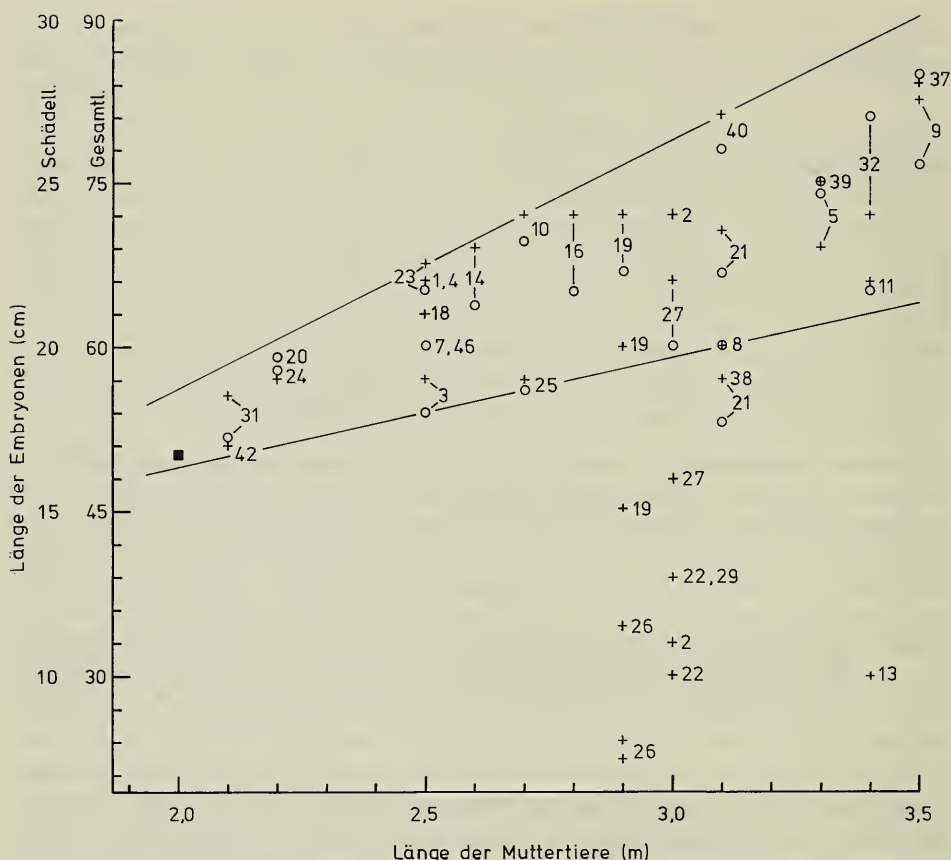


Abb. 6. Verhältnis von Länge der Muttertiere zu Länge der Embryonen bei *Stenopterygius*. Um auch die zahlreichen unvollständigen Embryonenfunde in das Diagramm mit aufnehmen zu können, wurden die Schädelhöhen (+) den Gesamtlängen (o) im Verhältnis 1:3 gegenübergestellt. Das Verhältnis liegt bei vollständigen Skeletten von Embryonen und Jungtieren zwischen 1:2,8 und 1:3,4. Im Bereich zwischen den beiden Geraden entspricht die Länge der Embryonen vermutlich etwa der Geburtslänge. Die Nummern entsprechen der Numerierung in Tab. 1. ■ = kleinstes, bereits geborenes Jungtier (SMNS 12821).

Zum Schädel können maximal 5 cm hinzukommen, da die Schnauzenspitze eine Kluft, die 5 cm vor dem sichtbaren Schnauzenende verläuft, nicht erreicht, wie am Querbruch eindeutig zu erkennen ist. Zur sichtbaren Wirbelsäulenlänge kommen noch einige Zentimeter bis zum Schwanzknick hinzu, da der Bereich mit der stets vorhandenen deutlichen Größenreduktion der Wirbel vor dem Knick bereits nicht mehr freiliegt, sowie weitere ca. 13 cm für den unteren Schwanzlappen. Die Gesamtlänge des Embryos dürfte daher etwa 85 cm betragen. Da auch dieses Skelett in der typischen embryonalen Position liegt und deutlich vom Mageninhalt getrennt ist, kann es sich auch hier nur um einen Embryo handeln. Das gleiche gilt für zwei weitere relativ große Exemplare (Taf. 2, Fig. 1 und 3; Abb. 6, Nr. 32, 40). Bei dem Holzmadener Fund mit ca. sieben kleinen Individuen liegen zwei sehr große Skelette (Abb. 6, Nr. 9) gerade ausgestreckt parallel zueinander außerhalb des Muttertieres

hinter deren Becken (Taf. 7, Fig. 1). Diese zwei liegen noch so weit im Verband, daß es sich nur um verlagerte Embryonen handeln kann (s. o.).

BRANCAS (1908a: 17) Bemerkungen zu diesen größeren Embryonen waren widersprüchlich. Einerseits „spricht eine bedeutendere Größe eines Jungen weder für die eine noch für die andere Deutung“ (Embryo oder gefressenes Jungtier). Andererseits „würde das Vorhandensein eines ungewöhnlich großen Jungen . . . Verdachtsgründe darbieten, welche für ein Gefressensein sprechen könnten“. Und auch „wenn viele große Junge sich im Innern eines alten Exemplares finden, dann entsteht doch die Frage, ob hier nicht etwa, ganz oder zum Teil, gefressene Exemplare vorliegen könnten“. Wie gezeigt wurde, handelt es sich jedoch auch bei diesen eindeutig um Embryonen.

Außer diesen geburtsreifen Embryonen gibt es noch eine Gruppe deutlich kleinerer Skelette, deren Schädellängen im Bereich von 7 bis 16 cm liegen (Abb. 6). Die Gesamtlänge dieser Individuen läßt sich wegen ihrer unvollständigen Erhaltung nicht messen, sie dürfte etwa 17 bis 40 cm betragen haben, sie waren also noch nicht voll entwickelt. Das gleiche trifft auch auf den sehr kleinen Embryo des *Ichthyosaurus*-Skeletts aus dem englischen unteren Unterjura zu, dessen Schädel nur 4 cm lang ist (WOODWARD 1906: 443). Fast alle diese kleinen Individuen liegen sehr weit hinten in den Leibeshöhlen oder bereits außerhalb, weshalb bereits PEARCE (1846) darauf hingewiesen hatte, daß eine Deutung als gefressene Jungtiere nicht in Betracht kommt. Wären die Tiere gefressen worden, hätten sie den gesamten Verdauungstrakt passieren müssen, um in diese Position zu gelangen. Dies wäre jedoch nicht möglich gewesen, ohne daß die Skelette disartikuliert worden wären und zumindest die zarteren Knochen, wie z. B. die Rippen, von der Magensäure aufgelöst worden wären.

Eine andere Frage ist, wie es sich mit unterschiedlich großen Individuen innerhalb eines großen Tieres verhält. BRANCA (1908a) hat sehr eingehend das Berliner Skelett mit zwei Embryonen diskutiert (Taf. 4, Fig. 5; Abb. 6, Nr. 2). Eines seiner Argumente, warum er (wie auch DREVERMANN 1926 und ABEL 1935: 304) das kleinere Individuum als gefressenes Jungtier betrachtete, war der erhebliche Größenunterschied der beiden Skelette (BRANCA 1908a: 23). Bezeichnenderweise liegt das kleine Skelett oberhalb des Mageninhalts. Wie bereits dargelegt, lagen die Uteri und damit auch die Embryonen immer oberhalb des Magen-Darm-Traktes, ein Hinweis darauf also, daß es sich bei dem kleinen Skelett auch um einen Embryo handeln könnte. Auch die gekrümmte Wirbelsäule ist in diesem Fall kein eindeutiger Hinweis auf ein gefressenes Jungtier. Wie bereits ausgeführt wurde, ist diese Lage geradezu typisch für derartig kleine Individuen, und zwar auch für solche Exemplare, die eindeutig nicht im Magen gelegen haben können. Während nun diese beiden Kriterien keine eindeutige Aussage erlauben, spricht die geringe Größe gegen eine Deutung als gefressenes Jungtier. Es hat eine Schädellänge von nur 11,2 cm (BRANCA 1908a: 21), während größere Embryonen oder gerade geborene Jungtiere Schädellängen von 17 cm oder mehr haben (Abb. 6). Das betreffende Junge des Berliner Skeletts ist also zu klein, um bereits geboren gewesen zu sein, aber nur dann hätte es auch gefressen werden können (SEHRWALD 1913: 545). BRANCA (1908a: 17) erwähnte dieses Argument zwar ebenfalls, bezog sich dabei aber auf den sehr kleinen *Ichthyosaurus*-Embryo.

Das New Yorker Skelett, das ebenfalls unterschiedlich große Individuen enthält (Taf. 7, Fig. 2; Abb. 6, Nr. 19), deutete er genau umgekehrt wie das Berliner Skelett (BRANCA 1908a: 28). Das kleinste Individuum sei „auf jeden Fall ein Embryo“, von

den größeren könnten manche oder gar alle gefressen sein. Da von den größeren zwei noch in ihrer ursprünglichen Lage parallel zur Wirbelsäule des Muttertieres liegen, handelt es sich ebenfalls um Embryonen. Auch hier sind also Größenunterschiede innerhalb der Embryonen eines Muttertieres festzustellen.

Das gleiche gilt auch für das Salzburger und zwei Stuttgarter Skelette (Abb. 6, Nr. 21, 26, 27). Für das Salzburger Exemplar wurde bereits nachgewiesen, daß es sich um Embryonen handelt (S. 14), wobei das kleinere Individuum wahrscheinlich noch nicht geburtsreif war. Beim SMNS 16811 (Taf. 5, Fig. 3) liegen drei Skelette in der typischen Lage parallel neben der Wirbelsäule in der caudalen Hälfte der Leibeshöhle. Die beiden kleineren haben Schädellängen von ca. 16 cm, das größere eine solche von ca. 22 cm. Der zweite Fund (SMNS 10460; Taf. 1, Fig. 3) zeigt zwei sehr kleine Skelette außerhalb der Leibeshöhle, zwei weitere größere, jedoch ebenfalls noch nicht geburtsreife Embryonen liegen noch zwischen den Rippen des Muttertieres in der caudalen Hälfte der Leibeshöhle. Die Schädellängen betragen 7,5 cm, 8,0 cm und 11,5 cm, der vierte Schädel ist nicht vermeßbar, aber vermutlich ebenfalls etwa 11 cm lang. Auch hier muß es sich in allen Fällen wegen der Lage und der geringen Größe um Embryonen handeln.

BRANCA (1908a: 16–17) hat die Embryonen der zwei Stuttgarter Skelette Nr. 6293 und Nr. 10460 (Nr. 9 und 10 bei BRANCA) zum Teil verwechselt. Die Schädellängenangaben auf S. 16 beziehen sich auf Nr. 10 und nicht auf Nr. 9, wie er schrieb. Die Maße weichen etwas von den von mir gemessenen Werten ab. Auf S. 17 vermischte er sogar beide Funde. Er erwähnte wieder für Nr. 9 die Maße der drei kleinen Embryonen von Nr. 10 zusammen mit 17 cm für ein viertes, außerhalb liegendes Skelett. Dieses gehört als einziges wirklich zu Nr. 9. Damit ist aber auch seine Schlußfolgerung, daß es sich bei dem vierten Skelett wegen der von den übrigen dreien stark abweichenden Größe um das Junge eines anderen Muttertieres handeln könnte, hinfällig, denn die vier Jungen von Nr. 9 (Taf. 5, Fig. 4) haben alle die gleiche Größe.

Da auch von rezenten, viviparen Reptilien eine unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryonen bekannt ist (BELLAIRES 1971: 525), ist eine unterschiedliche Größe von Skeletten, die innerhalb derselben Leibeshöhle liegen, kein Argument gegen ihre Deutung als Embryonen (NEUMAYER 1929: 506). Bei dem sehr kleinen Berliner Individuum ist auch in Erwägung zu ziehen, daß es sich um eine abgestorbene, möglicherweise mumifizierte Frucht handeln könnte. Diese Erscheinung ist zumindest von Säugetieren (Haustieren) recht gut bekannt (RICHTER & GÖTZE 1950: 91). Bei multiparen Säugetieren scheinen bevorzugt diejenigen Embryonen abzusterben, die (wie bei dem Berliner Exemplar) an den Uterusenden liegen (SCHILLING 1952: 272). Auch wenn man hier mit einem Vergleich von Säugetieren und Reptilien vorsichtig sein sollte, könnte dies doch immerhin ein weiterer Hinweis auf einen abgestorbenen Embryo sein.

In den letzten Jahren ist mehrfach der Versuch unternommen worden, das Verhältnis Adultlänge zu Geburtslänge bzw. Schlüpfänge bei Reptilien in Formeln zu fassen. CURRIE & CARROLL (1984) entwickelten eine solche anhand der Maße rezenter Echsen und Krokodile. Ihre Gleichung „Verhältnis Adultlänge zu Schlüpfänge = $2,7 + 3,3 \times (\text{Adultlänge in mm})^{-1}$ “ enthält anscheinend einen Dimensionsfehler, auf den bereits BENTON & KIRKPATRICK (1989: 347) hingewiesen haben. Jedoch scheint auch die von diesen durchgeführte Berichtigung von „Adultlänge in mm“ in „Adultlänge in m“ falsch zu sein. CURRIE & CARROLL (1984) gingen bei ihrer Berechnung der Schlüpfänge von *Thadeosaurus* aus dem Perm Madagaskars von einer Adultlänge von 200 mm aus und kamen zu einem Ergebnis von 4,3 für das Verhältnis Adultlänge zu Schlüpfänge. Um dieses Ergebnis zu erreichen, müßte die

Formel „ $2,7 + 330 \times (\text{Adultlänge in mm})^{-1}$ “ lauten. Wendet man diese Gleichung bei *Stenopterygius* an, kommt man bei einer Länge des Muttertieres von 2,0 m auf eine Länge des Neugeborenen von 62 cm, was relativ gut mit den tatsächlichen Maßen übereinstimmt. Bei größeren Muttertieren ergeben sich jedoch zu große Werte (Abb. 7). Für die Berechnung wurden die Gesamtlängen von *Stenopterygius* im Verhältnis 1:0,56 (adult) und 1:0,62 (juvenil) auf Kopf-Rumpf-Längen reduziert, da die Gleichung von CURRIE & CARROLL (1984) für diese Längen errechnet worden ist.

Wie auch immer die korrekte Form der Gleichung von CURRIE & CARROLL aussehen mag, ein grundlegender Fehler in ihren Überlegungen besteht darin, daß die Größenverhältnisse zwischen adulten und gerade geborenen bzw. geschlüpften Tieren in den verschiedenen Reptilgruppen so unterschiedlich sind, daß sie nicht in einer gemeinsamen Formel zusammengefaßt werden können. ANDREWS (1982) hat daher die entsprechenden Werte getrennt für die einzelnen Gruppen zusammengestellt, wobei die genannten Unterschiede recht deutlich zum Ausdruck kommen (Abb. 7; ANDREWS 1982: Abb. 4). Diese Unterschiede haben ihre Ursache in unter-

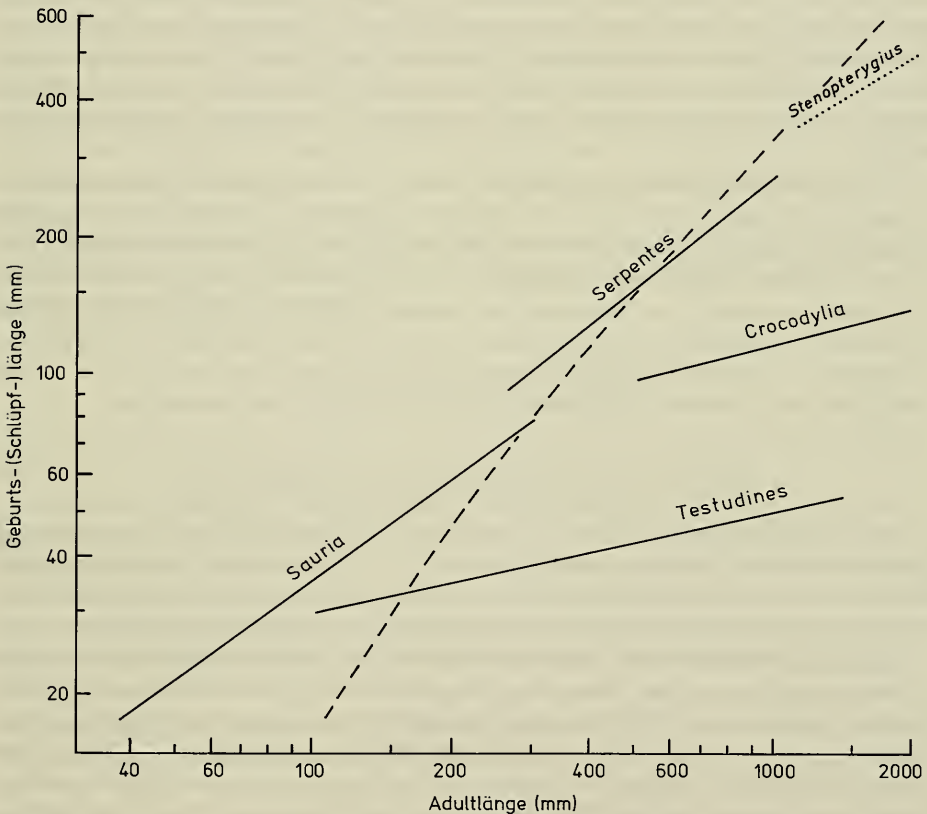


Abb. 7. Verhältnis von Adultlänge zu Schlüpf- (Geburts-)länge bei Reptilien. Durchgezogene Linien: für rezente Reptilien nach ANDREWS (1982); gestrichelte Linie: gemeinsam für rezente Sauria und Crocodylia nach der berichtigten Formel (s. Text) von CURRIE & CARROLL (1984); für *Stenopterygius* nach vorliegender Arbeit. Da ANDREWS und CURRIE & CARROLL Kopf- Rumpf-Längen verwandten, wurden die Gesamtlängen von *Stenopterygius* aus Abb. 6 im Verhältnis 1:0,56 (adult) und 1:0,62 (juvenil) reduziert.

schiedlichen Fortpflanzungsstrategien der verschiedenen Gruppen. Bei Krokodilen und Schildkröten nimmt mit zunehmendem Alter der Tiere die Gelegegröße stark zu, die Größe der schlüpfenden Jungen dagegen kaum. Bei den übrigen Reptilien ist eine weniger starke Zunahme der Gelegegröße zu beobachten, dafür nimmt aber die Größe der Jungen stärker zu (ANDREWS 1982). Zu dieser zweiten Gruppe gehören die Ichthyosaurier, da sich bei ihnen die Anzahl der Embryonen kaum verändert (Abb. 5), wohl aber deren Größe (Abb. 6). Über 75 cm lange Jungtiere kommen nur in über drei Meter langen Muttertieren vor. Die Größenzunahme ist allerdings nicht direkt proportional, denn die größeren Muttertiere haben relativ etwas kleinere Junge. Die relative Länge der Embryonen nimmt von 25 bis 29% auf 19 bis 25% der Länge der jeweiligen Muttertiere ab. Entsprechendes ist auch bei rezenten Reptilien zu beobachten (ANDREWS 1982: 281).

Wie die Zusammenstellung von ANDREWS (1982: Abb. 4) zeigt, ist auch innerhalb der rezenten Ordnungen das Längenverhältnis von adulten zu schlüpfenden Tieren sehr großen Schwankungen unterworfen. Die Ursachen hierfür sind unter anderem wahrscheinlich in ökologischen Faktoren zu suchen (ANDREWS 1982: 280). Es ist daher selbst bei rezenten Reptilien nur mit großen Unsicherheiten möglich, anhand der Adultlänge die voraussichtliche Größe eines schlüpfenden Tieres zu berechnen. Diese Unsicherheit kommt also noch hinzu, wenn man für ein beliebiges fossiles Reptil, das einer ausgestorbenen Gruppe angehört, die Größe der Jungen berechnen will.

Es sollte daher auf derartige Berechnungen bei fossilen Reptilien ganz und gar verzichtet werden (außer bei heute noch lebenden Gruppen), auch wenn die Formel von CURRIE & CARROLL (1984) im vorliegenden Fall zufällig zu einem teilweise korrekten Ergebnis geführt hat. Lediglich für Ichthyosaurier liegen durch die hier beschriebenen Funde von *Stenopterygius* konkrete Werte vor, die vermutlich auch auf andere Gattungen übertragbar sind. Da alle Ichthyosaurier unter sehr ähnlichen ökologischen Bedingungen gelebt haben, fallen alle jene Faktoren fort, die bei den Landreptilien die unterschiedlichen Größen der Jungen mit verursachen.

5.2.4. Unvollständig erhaltene Embryonen

Etwas problematisch in ihrer Deutung sind diejenigen Skelette, die nur wenige Knochen kleiner Individuen enthalten (s. S. 9). Wegen ihrer Unvollständigkeit könnte man bei diesen Funden am ehesten vermuten, daß es sich um Fraßreste handelt. Jedoch sprechen auch hier im Einzelfall einige Gesichtspunkte dagegen.

Im Beckenbereich zweier Skelette (Konstanz und SMNS 51948) liegen isolierte Schwanzwirbelsäulen, bei denen sogar noch die winzigen Wirbel der Schwanzspitzen erhalten sind. Diese können unmöglich unbeschadet den gesamten Verdauungstrakt der großen Tiere passiert haben. Eine recht ähnliche Erscheinung ist bei SMNS 52036 zu beobachten (Abb. 2). Auch hier liegt eine isolierte Schwanzspitze exakt in der gleichen Position wie bei dem Konstanzer Fund, nur mit dem Unterschied, daß das zugehörige Skelett noch in der Leibeshöhle des Muttertieres liegt. Das gleiche gilt für das Bad Bollers Skelett, bei dem die Wirbelsäulen der Schwanzspitzen beider Embryonen außerhalb der Leibeshöhle noch im Verband liegen, während die zugehörigen Skelette innerhalb der Leibeshöhle relativ stark disartikuliert sind (Taf. 4, Fig. 3). Auch bei anderen Skeletten ist ähnliches zu beobachten, wenn auch nicht so deutlich ausgeprägt.

Die postmortale Abtrennung der Schwanzflosse vom Körper ist also eine Erscheinung, die bei den Embryonen offensichtlich häufiger auftrat. Wahrscheinlich wurde sie durch das Entweichen von Fäulnisgasen durch die Kloake des Muttertieres zu einem frühen Zeitpunkt der Gasbildung verursacht. Die Hauptentgasung durch die aufreißende Wand der Leibeshöhle, bei der auch die Embryonen verlagert werden konnten, erfolgte erst zu einem späteren Zeitpunkt. Möglicherweise wurden bei dieser Gelegenheit auch die zu den isolierten Schwanzwirbelsäulen gehörenden Skelette so weit nach außerhalb verlagert, daß sie bei der Bergung oder der Präparation der Funde übersehen wurden.

Bei SMNS 54816 liegen einige kleine Wirbel entlang der Wirbelsäule des großen Individuums oberhalb von dessen Mageninhalt, Elemente einer Flosse deutlich weiter caudad ebenfalls unterhalb der Wirbelsäule des großen Tieres (BÖTTCHER 1989: Abb. 16). Die isolierten Skelettelemente liegen also genau in der Position, in der sie bei einem Embryo liegen müßten. Es bleibt jedoch die Frage, wo die restlichen Teile des Skeletts geblieben sind. Möglicherweise liegen sie unter der Wirbelsäule des großen Individuums.

Da Ichthyosaurier aufgrund ihrer Bezahnung wahrscheinlich nicht in der Lage waren, ihre Beute vor dem Verschlingen zu zerteilen, müßten auch bei gefressenen Jungtieren deren vollständige Skelette in den Leibeshöhlen liegen. Selbst wenn sie in der Lage gewesen wären, die Knochen mit ihrer Magensäure zumindest teilweise aufzulösen, müßten die massivsten Skelettelemente, die Rumpfwirbel, erhalten geblieben sein. Gerade diese fehlen jedoch bei allen nur partiell erhaltenen Embryonen.

Es spricht also einiges dafür, daß es sich bei der unvollständigen Erhaltung der kleinen Skelette um ein stratinomisches Problem handelt. Auf keinen Fall ist es ein Hinweis auf gefressene Jungtiere.

5.3. Gefressene Jungtiere

Fast alle Autoren, die sich zur Embryonenfrage der Ichthyosaurier geäußert haben, waren der Ansicht, daß es sich zumindest bei einem kleineren Teil der Funde um gefressene Jungtiere handeln müßte. Diese Behauptung wurde jedoch nur bei einem einzigen Fund ausführlicher begründet, und zwar bei dem Berliner Skelett mit zwei Embryonen (BRANCA 1908a). Wie bereits dargelegt, ist dieses Individuum jedoch zu klein, um bereits geboren gewesen zu sein, es konnte daher auch nicht gefressen werden. Alle anderen von den verschiedenen Autoren angeführten Argumente sind mehr allgemeiner Natur und beziehen sich auf keinen speziellen Skelettfund. Sie wurden bereits in den vorhergehenden Kapiteln erörtert, wobei festgestellt wurde, daß keines von ihnen als stichhaltiger Beweis dafür gelten kann, daß Ichthyosaurier Junge ihrer eigenen Art gefressen haben.

Nun wäre es aber durchaus nicht überraschend, wenn doch fossile Belege dafür gefunden würden, denn zumindest von rezenten Krokodilen ist bekannt, daß sie auch Junge ihrer eigenen Art verfolgen. Es stellt sich daher die Frage, wie ein Skelettfund mit gefressenen Jungtieren aussehen müßte.

Stenopterygius war aufgrund der Bezahnung, die bei *S. quadriscissus* sogar völlig reduziert sein konnte, nicht in der Lage, seine Beute vor dem Verschlingen zu zerteilen (MASSARE 1987: 124). Das bedeutet, daß *Stenopterygius*, wenn überhaupt, nur vollständige Jungtiere gefressen haben kann.

In welcher Lage verschluckte Beute im Magen liegt, hängt sicherlich von der Gestalt des Magens ab. Eine gestreckte Lage ist nur möglich bei einfach gebauten, röhrenförmigen und langen, U-förmigen oder mit einem langen Blindsack versehenen Mägen, wie sie vor allem bei Fischen, aber auch bei manchen Reptilien ausgebildet sind (PERNKOPF & LEHNER 1937). Die Blindsäcke oder die Schenkel der U-förmigen Mägen können so lang sein, daß auch sehr große Beute vollkommen gerade ausgestreckt im Magen liegen kann (ABEL 1935: 307; WEILER 1934; BISHOP 1975: Abb. 13.8B). In diesen Fällen liegen Mageninhalt und Darminhalt etwa in gleicher Höhe parallel nebeneinander, was bei Fossilfunden zu Mißdeutungen des Mageninhalts führen kann (NYBELIN 1958). Wie die häufig erhalten gebliebenen Mageninhalte der Ichthyosaurier zeigen, besaßen diese jedoch wahrscheinlich einen komplizierter gebauten, mehrkammrigen Magen, der in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle lag (Abb. 4). Die erste Kammer dieses Magens, die man auch als Blindsack bezeichnen könnte, war bedeutend kürzer als bei Fischen. Da sich die unverdaubaren Bestandteile der Nahrung sicherlich im caudalen Teil des Blindsacks sammelten, ist die maximale Länge von Magen und Oesophagus bekannt. Sie beträgt bei einem 2,8 m langen Tier etwa 50 cm (BÖTTCHER 1989: Abb. 17).

Soeben geborene *Stenopterygius*-Junge besitzen jedoch Körperlängen von mehr als 50 cm, so daß sie unmöglich vollkommen gerade ausgestreckt im Magen liegen können. Sie hätten vielmehr bereits während des Verschlingens im Magen zusammengerollt werden müssen, damit sie überhaupt vollständig verschluckt werden konnten. Von Krokodilen ist andererseits bekannt, daß zu lange Beute, die nicht vollständig verschluckt werden kann, zunächst in Magen und Oesophagus liegt und erst nach erfolgter Verdauung des im Magen befindlichen Teils nachrutscht (GRZIMEK 1971:138). Wollte man dies auf *Stenopterygius* übertragen, wären Funde zu erwarten, denen noch ein unverdautes Jungtier in der Kehle steckt. Es wäre den Tieren dann aber nicht möglich gewesen, mehrere Jungtiere gleichzeitig zu verschlingen, wie dies von verschiedenen Autoren vermutet wurde.

Wie stark die Beutereste im Magen zusammengedrückt werden konnten, zeigen die dicht komprimierten Häkchenverbaltungen in den Mägen der Ichthyosaurier (BÖTTCHER 1989). Auch die Speiballen rezenter Reptilien belegen dies (PETZOLD 1959). Das von KELLER (1977) als Speiballen gedeutete, kugelig zusammengerollte Skelett eines *Stenopterygius* zeigt, wie gefressene Skelette im Magen liegen mußten. Als Verursacher kommt in diesem Fall nur der sehr große Ichthyosaurier *Leptopterygius burgundiae* in Betracht. Einen fast identischen Fund eines zusammengerollten Fisches aus dem Weißjura Bayerns beschrieb JANICKE (1970). In beiden Fällen handelt es sich nicht um Speiballen, sondern eher um erbrochenen Mageninhalt, denn die Skelette liegen noch so gut im Verband, daß die Weichteile höchstens angedaut gewesen sein können. Auch derartige Erscheinungen sind von rezenten Reptilien bekannt (PETZOLD 1967). Die Skelette gefressener Ichthyosaurier mußten also gekrümmt im Magen liegen, was jedoch von *Stenopterygius* bisher durch keinen Fund belegt ist.

Es erscheint auch fraglich, ob der Magen von *Stenopterygius* in der Lage war, eine derartig sperrige Beute mit gut verknöchertem Skelett und mindestens 20 cm langem Schädel mit Hilfe der Peristaltik in dieser Weise zu verformen. Die bevorzugte Nahrung der Ichthyosaurier war nämlich ganz anders beschaffen. Sie bestand in erster Linie aus Cephalopoden, und zwar aus Belemniteuthida und Phragmoteuthida. Falls auch Belemnitida gefressen worden sind, muß diesen vorher das Rostrum abge-

bissen worden sein, da es bisher niemals im Mageninhalt gefunden worden ist (BÖTTCHER 1989). Diese Tiere waren vermutlich nicht länger als 30 cm (Belemnitida ohne Rostrum), wobei noch ein beträchtlicher Teil auf die weichen, biegsamen Fangarme entfiel. Auch die Fische, die nur sehr selten gefressen worden sind, waren kaum länger als 20 cm (*Pholidophorus* und kleine *Dapedium*-Arten). Diese Beute konnte also im Gegensatz zu *Stenopterygius*-Jungtieren ohne weiteres im Ganzen verschlungen und dann durch die Peristaltik des Magens verformt werden.

Im Magen wird die Nahrung im allgemeinen durch die Magensäfte sehr bald so weit aufgelöst, daß ein flüssiger Brei entsteht, ein Prozess, der sich übrigens auch noch einige Zeit nach dem Tod des Tieres fortsetzen kann (SEHRWALD 1913: 544). Erst diese verflüssigte Nahrung kann den Pylorus passieren, um dann im Darm weiter aufgeschlossen und resorbiert zu werden. Unverdaubare Bestandteile, wie z. B. die aus einer chitinartigen Substanz bestehenden Fanghäkchen der Cephalopoden (Onychiten), wurden von Ichthyosauriern offensichtlich im Magen zurückgehalten, kleinere Knochen wohl auch von den Magensäften aufgelöst (BÖTTCHER 1989). Es war daher unmöglich, daß vollständige, artikulierte Skelette in den Darm gelangten, am Fossil also hinter dem Magen liegen. Damit wird auch eine Überlegung OTTOWS (1950: 37) hinfällig, mit der er die Orientierung der kleinen Individuen erklären wollte. Er überlegte, „ob nicht die häufige Lage der Jungtiere mit ihrem Schwanzende beckenwärts darauf beruhen könnte, daß die gefressenen Jungtiere, einerlei wie sie verschlungen wurden, ihr relativ bewegliches Schwanzende vorausgehen lassen, wenn sie von der Peristaltik des Verdauungskanales erfaßt werden“. Dies war aus den dargelegten Gründen unmöglich. Auch das größere Individuum des Skeletts SMNS 16811, das mit dem Schädel caudad orientiert liegt, kann aus diesen Gründen kein gefressenes Jungtier sein, wie dies MCGOWAN (1979: 112) annahm.

Der sicherste Hinweis auf gefressene Jungtiere wäre, wenn die Skelettreste innerhalb des übrigen Mageninhalts lägen (DREVERMANN 1926). Ein solcher Fall könnte bei dem Londoner Exemplar vorliegen, bei dem ein kleiner Schädel von Mageninhalt verdeckt wird (WOODWARD 1906; Taf. 6, Fig. 2). Jedoch liegt auch dieser Schädel genau in dem Bereich der Leibeshöhle, in dem auch bei anderen Skeletten die Embryonen liegen (z. B. Taf. 6, Fig. 3). Außerdem ist dieses Skelett von der Oberseite her präpariert, man sieht also ausnahmsweise die Fundsituation von oben, nicht wie sonst üblich von unten. Da der Mageninhalt daher über dem kleinen Schädel liegt, und außerdem weiter craniad noch mehr Mageninhalt vorhanden ist, kann man wohl davon ausgehen, daß ein Teil des Mageninhalts verlagert worden ist.

Es existiert demnach bisher kein einziger Fund, der belegt, daß *Stenopterygius* Junge seiner eigenen Art gefressen hat, und es ist sogar fraglich, ob er dazu überhaupt in der Lage war. Bei Krokodilen, die in erster Linie immer als Beispiel für den Kannibalismus der Reptilien genannt werden, sind die Jungen im Verhältnis zu den Alttieren bedeutend kleiner (Abb. 7). Dies ist sicherlich eine der Ursache dafür, daß die Jungtiere so häufig von ihren Artgenossen und anderen Feinden gefressen werden. Die großen Verluste unter den jungen Krokodilen werden jedoch durch die größere Nachkommenzahl kompensiert, so daß auch hier das Überleben der Arten gesichert ist.

6. Schlußfolgerungen

Anhand der zahlreichen Funde von *Stenopterygius*-Skeletten mit Embryonen lassen sich Rückschlüsse auf deren Anatomie sowie auf die Größe, Anzahl und Lage geburtsreifer Embryonen ziehen. So müssen die beiden Uteri etwas versetzt nebeneinander beiderseits dicht unterhalb der Wirbelsäule gelegen haben. Bei Trächtigkeit konnte sich der vordere (rechte?) Uterus bis in Höhe des Schultergürtels des Muttertieres ausdehnen, wobei er den weit craniad liegenden Magen überlagerte. Die Lage des Magens ist am Fossil durch eine Ansammlung von Cephalopoden-Fanghäkchen oder durch weißliche bis gelbliche Ausblühungen (oder beides) erkennbar. Die Zahl der Embryonen pro Muttertier kann bis zu elf betragen. Die Schädel sind bei Multiparität von wenigen Ausnahmen abgesehen craniad orientiert, bei Uniparität ist keine Orientierung vorherrschend. Die Embryonen lagen zumindest ab einer Gesamtlänge von etwa 30 cm gestreckt in den Uteri. Sie hatten eine Geburtslänge von etwa 50 bis 85 cm, je nach Größe der Muttertiere.

Hieraus ergeben sich für Fossilfunde die folgenden Schlußfolgerungen für die Deutung kleiner Skelette in den Leibeshöhlen größerer Individuen:

Embryonen liegen gerade ausgestreckt, parallel zur Wirbelsäule der Muttertiere im dorsalen Teil der Leibeshöhle; bei mehreren Embryonen kann die hintere Hälfte der Leibeshöhle von ihnen ausgefüllt sein, in der vorderen Hälfte liegen sie jedoch ausschließlich im dorsalen Teil oberhalb des Mageninhalts, wobei die Schnauzenspitzen meist auf einen Punkt zulaufen. Bei ungestörter Einbettung kann eine Unterteilung in zwei Gruppen erkennbar sein, wobei die Schädel der hinteren Gruppe etwa eine Schädellänge hinter den Schädeln der vorderen Gruppe liegen. Die Schwanzspitzen können isoliert, aber kaum disartikuliert, im Beckenbereich oder sogar hinter diesem liegen. Beim Aufreißen der Leibeshöhle der Muttertiere durch Fäulnisgasbildung konnten die Embryonen als vollständige Individuen oder bereits mehr oder weniger zerfallen aus dem Körper heraus verlagert werden.

Mit großer Wahrscheinlichkeit war es *Stenopterygius* wegen der Kürze von Oesophagus und Magen nicht möglich, Beute von der Größe gerade geborener Jungtiere zu verschlucken. Falls dies doch möglich gewesen sein sollte, müßten gefressene Jungtiere durch folgende Merkmale von Embryonen zu unterscheiden sein:

Gefressene Jungtiere müssen länger sein als 50 cm, da nur bereits geborene Jungtiere auch gefressen werden konnten. Ihre Skelette müssen gekrümmt oder disartikuliert im Mageninhalt (Verballung von Cephalopoden-Fanghäkchen) oder im Bereich des ehemaligen Magens liegen, das heißt in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle. Sie können auf keinen Fall als artikuliert Skelette hinter dem Mageninhalt liegen.

Bei der Überprüfung aller bisher bekannten Funde ergab sich, daß es sich offensichtlich in allen Fällen um Embryonen handelt. Lediglich bei vollständig disartikulierten Skeletten (Muttertier und Embryonen) war es nicht möglich, eine sichere Entscheidung zu treffen, wenngleich es sich auch bei diesen höchstwahrscheinlich um Embryonen handeln dürfte.

7. Literatur

- ABEL, O. (1912): Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. 708 S., 470 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).
- (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. 664 S., 530 Abb.; Jena (G. Fischer).
 - (1939): Das Reich der Tiere. Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum. 336 S., 273 Abb., 16 Taf.; Berlin (Deutscher Verlag).
- ANDREWS, R. M. (1982): Patterns of growth in reptiles. – *Biol. Reptilia*, 13: 273–320, 10 Abb.; London.
- BARANES, A. & WENDLING, J. (1981): The early stages of development in *Carcharhinus plumbeus*. – *J. Fish Biol.*, 18: 159–175, 12 Abb.; London.
- BELLAIRES, A. (1971): Die Reptilien. – *Die Enzyklopädie der Natur*, 11: 391–767, Abb. 395–774; Lausanne.
- (1972): Die Reptilien. – *Die Enzyklopädie der Natur*, 10: 132–336, Abb. 122–364; Lausanne.
- BENTON, M. J. & KIRKPATRICK, R. (1989): Heterochrony in a fossil reptile: Juveniles of the rhynchosaur *Scaphonyx fischeri* from the Late Triassic of Brazil. – *Palaentology*, 32: 335–353, 13 Abb., 2 Tab.; London.
- BISHOP, G. A. (1975): Traces of predation. – In: FREY, R. W. (Hrsg.): The study of trace fossils: 261–281, 9 Abb.; Berlin (Springer).
- BÖTTCHER, R. (1989): Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. – *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 155: 19 S., 19 Abb.; Stuttgart.
- BRANCA, W. (1908): Sind alle im Innern von Ichthyosauren liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? – *Abh. k. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Cl.*, 1907: 34 S., 2 Abb., 1 Taf.; Berlin. – [1908 a]
- (1908): Nachtrag zur Embryonenfrage bei Ichthyosaurus. – *Sitzungsber. k. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Cl.*, 1908: 392–396; Berlin. – [1908 b]
- BRONN, H. G. (1844): Nachträgliche Beobachtungen an Ichthyosauren. – *N. Jb. Min., Geogn., Geol. Petrefaktenk.*, 1844: 676–679; Stuttgart.
- (1849): Auszug aus: J. C. PEARCE: Notiz über einen vermuthlichen Embryo in der Beken-Höhle eines *Ichthyosaurus ? communis* (Ann. Mag. nat. hist. 1846, XVII, 44). – *N. Jb. Min., Geogn., Geol. Petrefaktenk.*, 1849: 383; Stuttgart.
- BÜRGIN, T., RIEPPEL, O. & SANDER, M. (1989): Trias-Fossilien aus dem Ur-Mittelmeer. – *Spektrum Wiss.*, 1989/8: 110–119, 9 Abb.; Heidelberg.
- CATE-HOEDEMAEKER, N. J. TEN (1933): Beiträge zur Kenntnis der Plazentation bei Haien und Reptilien. – *Z. Zellforsch. mikroskop. Anat.*, 18: 299–345, 47 Abb.; Berlin.
- CURRIE, P. J. & CARROLL, R. L. (1984): Ontogenetic changes in the eosuchian reptile *Thadeosaurus*. – *J. vert. Paleont.*, 4: 68–84, 14 Abb., 1 Tab.; Lawrence/Kansas.
- DACQUÉ, E. (1936): Versteinertes Leben. 132 S., 16 Abb., 48 Taf.; Berlin & Zürich (Atlantis).
- DREVERMANN, F. (1926): Eine neue Ichthyosaura mit Jungem im Senckenberg-Museum. – *Natur u. Museum*, 56: 181–186, 1 Abb., Taf. 15, Fig. 6, Taf. 16; Frankfurt a. M.
- (1931): Wie liegen bei lebendiggebärenden Fischen die Jungen im Mutterleib und in welcher Stellung werden sie geboren? – *Natur u. Museum*, 61: 59–67, 3 Abb.; Frankfurt a. M.
- ECK, H. (1898): Verzeichnis der mineralogischen, geognostischen, ur-, (vor-)geschichtlichen und balneographischen Literatur von Baden, Württemberg, Hohenzollern und einigen angrenzenden Gegenden. Nachträge und 2. Fortsetzung. 452 S.; Heidelberg (C. Winter).
- FRAAS, E. (1891): Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen. 81 S., 14 Taf.; Tübingen (Laupp).
- (1911): Embryonaler *Ichthyosaurus* mit Hautbekleidung. – *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, 67: 480–487, 5 Abb.; Stuttgart.
- FRAAS, O. (1887): Die Geognostische Sammlung Württembergs im Erdgeschoß des Königl. Naturalien-Kabinetts zu Stuttgart. Ein Führer für die Besucher derselben und zugleich ein Führer durch die geognostischen Schichten des Landes. 3. Aufl., 47 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

- GAUDRY, A. (1890): Les enchainements du monde animale dans le temps géologiques fossiles secondaires. 322 S., 403 Abb.; Paris (Savy).
- GILBERT, P. W. & SCHLERNITZAUER, D. A. (1966): The placenta and gravid uterus of *Carcharhinus falciformis*. — Copeia, 1966: 451–457, 7 Abb.; Washington, D. C.
- GOODRICH, E. S. (1930): Studies on the structure & development of vertebrates. 837 S., 754 Abb.; London (MacMillan).
- GRZIMEK, B. (1971): Das Nilkrokodil. — In: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben, 6: 135–147, 3 Abb.; Zürich (Kindler).
- HARRISON, L. & WEEKES, H. C. (1925): On the occurrence of placentation in the scincid lizard *Lygosoma entrecasteauxi*. — Proc. Lin. Soc. New South Wales, 50: 470–486, 3 Abb., Taf. 47–49; Sydney.
- HARRISON, R. J. (1969): Reproduction and reproductive organs. In: ANDERSEN, H. T. (Hrsg.): The biology of marine mammals: 252–348, 19 Abb., 4 Tab.; New York & London (Academic Press).
- HAUFF, B. (1921): Untersuchungen der Fossilfundstätte von Holzmaden im Posidonien-schiefer des Oberen Lias Württembergs. — Palaeontogr., 64: 1–42, 2 Abb., 21 Taf.; Stuttgart.
- (1953): Das Holzmadenbuch. 56 S., 6 Abb., 80 Taf., 1 Beil.; Öhringen (Rau).
- HÖLDER, H. (1977): Geschichte der Geologie und Paläontologie an der Universität Tübingen. — Contubernium, 20: 87–292, Abb. 21–40; Tübingen.
- HOFMANN, J. (1958): Einbettung und Zerfall der Ichthyosaurier im Lias von Holzmaden. — Meyniana, 6: 10–55, 30 Abb., 10 Taf.; Kiel.
- HUENE, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier und ihre Zusammenhänge. 144 S., 22 Taf.; Berlin (Bornträger).
- (1931): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. — Abh. Senckenb. naturforsch. Ges., 42: 345–382, 2 Abb., 3 Taf.; Frankfurt a. M.
- JÄGER, G. F. (1824): De Ichthyosauri sive Proteosauri fossilis speciminibus in agro Bollensi in Würtembergia repertis. 14 S., 2 Taf.; Stuttgartiae (Cotta).
- (1828): Über die fossilen Reptilien, welche in Würtemberg aufgefunden worden sind. 48 S., 6 Taf.; Stuttgart (Metzler).
- (1852): Ueber die Fortpflanzungsweise des Ichthyosaurus. — Gelehrte Anz., Bull. k. Akad. Wiss., 1851: 33–36; München.
- (1856): Über eine neue Species von Ichthyosauren (*Ichthyosaurus longirostris* OWEN & JÄGER), nebst Bemerkungen über die übrigen in der Liasformation Württembergs aufgefundenen Reptilien. — Nov. Act. Acad. Leopoldino-Carolinae, 25/2: 937–967, Taf. 30; Leipzig.
- JÄGER, M. (1985): Saurier und Seelilien. 36 S., 63 Abb., 3 Beil.; Konstanz (Seekreis-Verlag).
- JANICKE, V. (1970): Ein *Strobilodus* als Speiballen im Solnhofener Plattenkalk (Tiefes Unterthion, Bayern). — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1970: 61–64, 1 Abb.; Stuttgart.
- JOHNSON, R. (1977): Size independent criteria for estimating relative age and the relationship among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia; Ichthyosauria). — Canadian J. Earth Sci., 14: 1916–1924, 5 Abb.; Toronto.
- KELLER, T. (1977): Fraßreste im süddeutschen Posidonien-schiefer. — Jh. Ges. Naturk. Württ., 132: 117–134, 6 Abb.; Stuttgart.
- KLINGEL, H. (1988): Großflußpferde. — In: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Enzyklopädie, Säugetiere, 5: 64–79, 12 Abb.; München (Kindler).
- KRAUSS, F. v. (1878): Bericht der zweiundreissigsten Generalversammlung den 24. Juni 1877 in Reutlingen. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 34: 1–6; Stuttgart.
- LIEPMANN, W. (1926): Leichengeburt bei Ichthyosauriern. Eine paläontologische Studie. — Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1926/6: 11 S., 8 Abb., 1 Tab.; Berlin & Leipzig. — [1926a]
- (1926): Weltschöpfung und Weltanschauung. 243 S., 23 Abb.; Leipzig (Quelle & Meyer). — [1926b]
- MASSARE, J. A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. — J. vert. Paleont., 7: 121–137, 16 Abb., 3 Tab.; Lawrence/Kansas.
- MCGOWAN, C. (1979): A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. — Palaeontogr., A, 166: 93–135, 11 Abb., 3 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.

- NAAKTGEBOREN, C. (1962): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. — Bijdr. Dierkd., 32: 1–48, 25 Abb., 13 Tab.; Amsterdam.
- NEUMAYER, L. (1929): Ein viviparer Fisch aus dem lithographischen Schiefer von Kehlheim. — Centralbl. Min., Geol., Paläont., B, 1929: 499–507, 4 Abb.; Stuttgart.
- NYBELIN, O. (1958): Über die angebliche Viviparität bei *Thrissops formosus* AGASSIZ. — Ark. Zool., Ser. 2, 11: 447–455, 10 Abb.; Stockholm.
- OSBORN, H. F. (1905): Ichthyosaurs. The evolution of fishes in ichthyosaurs (Fossil wonders of the West). — Century Mag., 99: 414–422, 6 Abb.; New York & London.
- OTTOW, B. (1950): Zur Fortpflanzungsphysiologie der Ichthyosaurier. — Arkiv Zool., 1: 31–42; Stockholm.
- PARKER, T. J. (1882): On the gravid uterus of *Mustelus antarcticus*. — Trans. Proc. New Zealand Inst., 15: 219–222, Taf. 30; Wellington.
- PEARCE, J. C. (1846): Notice of what appears to be the embryo of an *Ichthyosaurus* in the pelvic cavity of *Ichthyosaurus (communis?)*. — Ann. Mag. nat. Hist., 17: 44–46; London.
- PERNKOPF, E. & LEHNER, J. (1937): Vergleichende Beschreibungen des Vorderdarms bei den einzelnen Klassen der Cranioten. — In: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 3: 349–476, 140 Abb.; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).
- PETZOLD, H.-G. (1959): Gewölbbildung bei Krokodilen. — Zool. Anz., 163: 76–82, 3 Abb.; Leipzig.
- (1967): Notizen zur Gewölbbildung bei einem Bindenwaran (*Varanus salvator*) und einige allgemeine Bemerkungen über Reptiliengewölbe. — Zool. Garten, 34: 134–138, 2 Abb.; Leipzig.
- QUENSTEDT, F. A. (1882–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., 1239 S., 443 Abb., Atlas mit 100 Taf.; Tübingen (Laupp).
- RICHTER, J. & GÖTZE, R. (1950): Lehrbuch der Tiergeburtschilfe. 699 S., 465 Abb.; Berlin (Schoetz).
- RIESS, J. (1986): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier. — Palaeontogr., A, 192: 93–155, 48 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- SCHILLING, E. (1952): Studien zur Kausalität vorgeburtlicher Sterblichkeit. — Z. Tierzücht. Züchtungsbiol., 60: 263–281, 4 Tab.; Berlin.
- SEELEY, H. G. (1880): Report on the mode of reproduction of certain species of Ichthyosaurs from the Lias of England and Württemberg. — Rep. Brit. Ass. Adv. Sci., 50: 68–76, 1 Taf.; London.
- SEHRWALD, E. (1913): Waren die Ichthyosaurier Kannibalen? — Umschau, 17: 541–546, 2 Abb.; Frankfurt a. M.
- SIEBERER, K. (1920): Der *Ichthyosaurus quadriscissus* QU. im Stettiner Naturwissenschaftlichen Museum. — Abh. Ber. pommerschen naturforsch. Ges., 1: 93–95; Stettin.
- SLIJPER, E. J. (1936): Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Blutgefäß-, Nerven- und Muskelsystems, sowie des Rumpfskeletts der Säugetiere, mit Studien über die Theorie des Aussterbens und der Foetalisation. — Capita Zool., 6–7: 1–590, 558 Abb., 36 Tab.; 's-Gravenhage.
- (1962): Riesen des Meeres. Eine Biologie der Wale und Delphine. — Verständliche Wiss., 80: 119 S., 80 Abb.; Berlin.
- (1966): Functional morphology of the reproductive system in Cetacea. — In: NORRIS, K. S. (Hrsg.): Whales, dolphins, and porpoises: 277–319, 21 Abb.; Berkeley & Los Angeles (University of California).
- SMITH, C. L., RAND, C. S., SCHAEFFER, B. & ATZ, J. W. (1975): *Latimeria*, the living coelacanth, is ovoviviparous. — Science, 190: 1105–1106, 2 Abb.; Washington, D. C.
- SWINTON, W. E. (1929): Ichthyosaur embryos. — Nat. Hist. Mag., 2: 8–12, 3 Abb.; London.
- WATSON, D. M. S. (1927): The reproduction of the coelacanth fish, *Undina*. — Proc. zool. Soc. London, 1927: 453–457, 2 Taf.; London.
- WEEKES, H. C. (1929): On placentation in reptiles. No. 1. 1. *Denisonia superba* and *D. suta*; 2. *Lygosoma (Liopisma) weekesae*. — Proc. Linn. Soc. New South Wales, 54: 34–60, 16 Abb., Taf. 1–2; Sydney.
- WEILER, W. (1934): Ein fossiler Cybiide mit Mageninhalt. — Palaeobiol., 6: 17–24, 2 Abb.; Wien.

- WERNER, Y. L. (1972): Observations on eggs of eublepharid lizards, with comments on the evolution of the Gekkonoidea. — Zool. Meded., 47: 211–224, 1 Taf.; Leiden.
- WIEDERSHEIM, R. (1909): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl., 935 S., 476 Abb., 1 Taf.; Jena (G. Fischer).
- WIMAN, C. (1921): Über den Beckengürtel bei *Stenopterygius quadriscissus*. — Bull. geol. Inst. Uppsala, 18: 19–32, 8 Abb., Taf. 5; Uppsala.
- (1946): Über Ichthyosaurier und Wale. — Senckenbergiana, 27: 1–11, 3 Abb., 2 Tab.; Frankfurt a. M.
- WOODFORD, A. O. (1965): Historical Geology. 512 S., 407 Abb., 35 Tab.; San Francisco & London (Freeman).
- WOODWARD, A. S. (1906): On two specimens of *Ichthyosaurus* showing contained embryos. — Geol. Mag., (5) 3: 443–444, Taf. 24; London.
- WUNNENBERG, C. (1950): Zur Ausbildung des Posidonienschiefers in der Umgebung von Braunschweig mit besonderer Berücksichtigung der Fossilisation. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1950: 146–182, 8 Abb.; Stuttgart.
- WURSTEMBERGER, A. R. C. v. (1876): Über Lias Epsilon. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 32: 193–233; Stuttgart.
- WUTTKE, M. (1983): Aktuopaläontologische Studien über den Zerfall von Wirbeltieren. Teil I: Anura. — Senckenbergiana lethaea, 64: 529–560, 3 Abb., 3 Tab.; Frankfurt a. M.
- ZIEGLER, B. (1975): Bericht des staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart 1974. — Jh. Ges. Naturk. Württ., 130: 394–420, 4 Abb.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers

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

Tafel 1

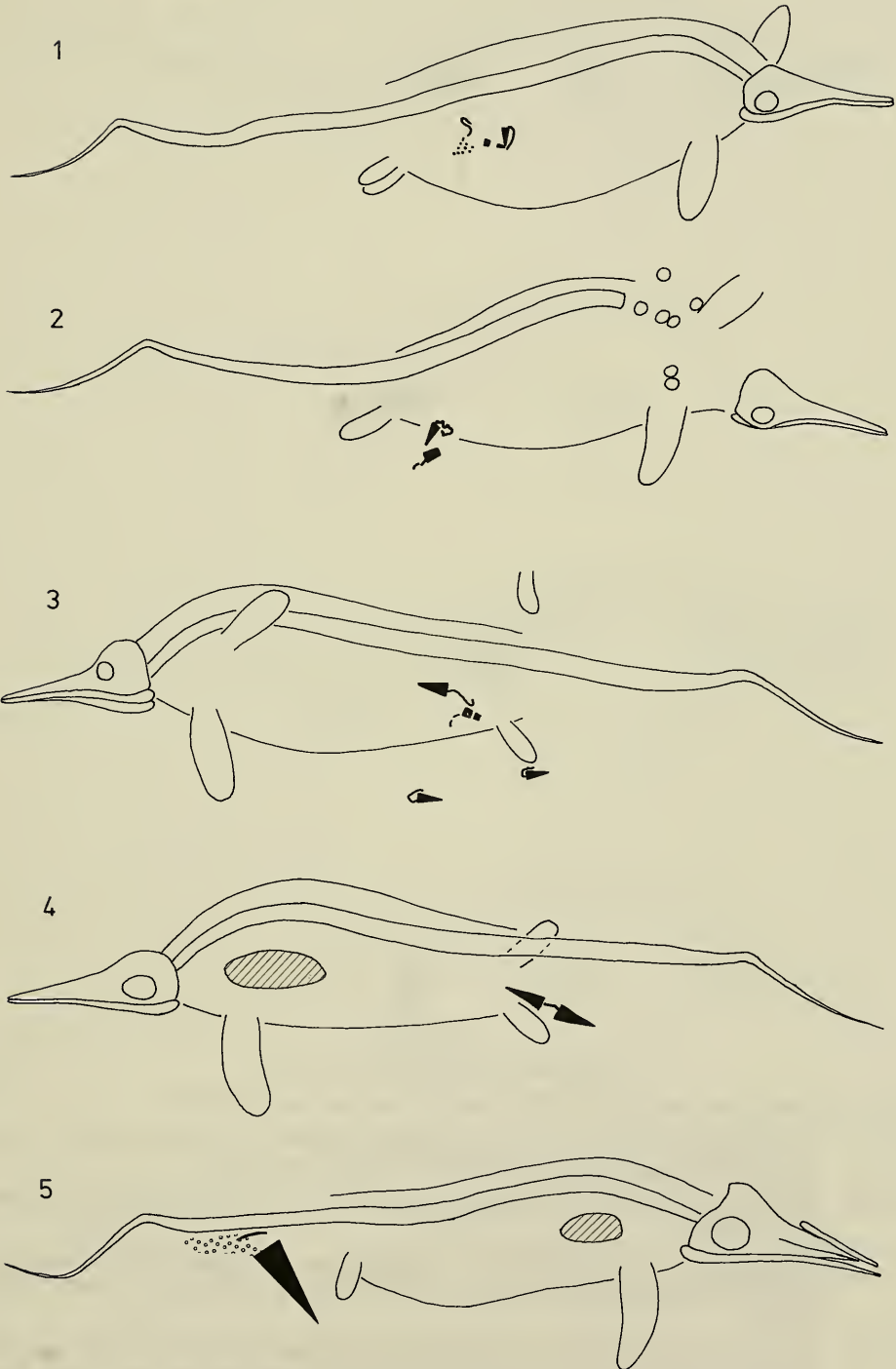
Schematische Zeichnungen von *Stenopterygius*-Skeletten mit Embryonen aus dem Schwarzzjura ε der Gegend von Holzmaden (ohne Maßstab).

Die Körperrußlinien umfassen den Bereich, in dem Knochen der großen Individuen liegen.

Gerasterte Flächen: Bereiche, in denen Knochen (in erster Linie Wirbel) zerfallener kleiner Skelette liegen.

Schraffierte Flächen: Mageninhalt.

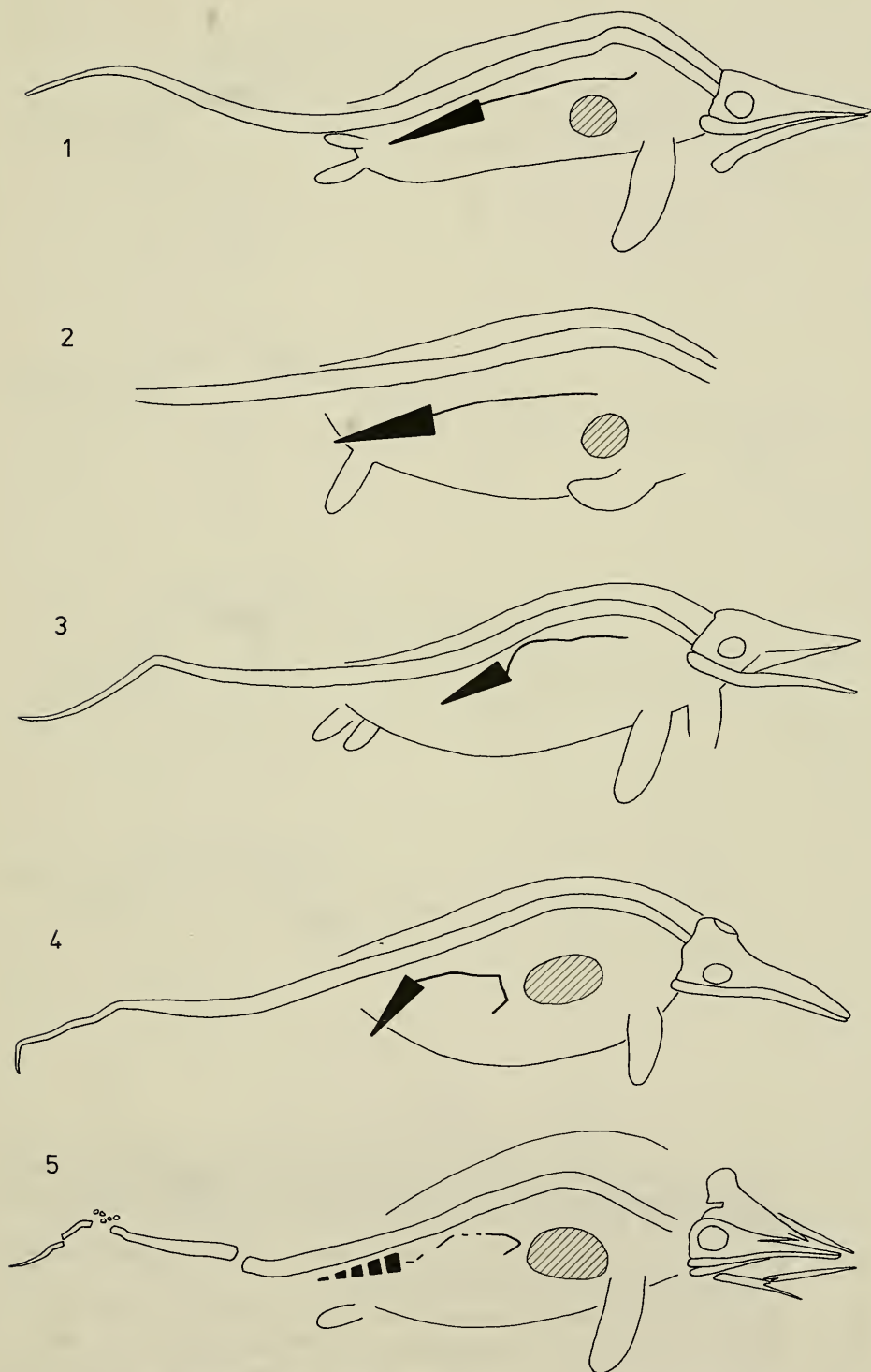
- Fig. 1. Skelett mit zwei noch sehr kleinen Embryonen; Stettin (nach einem Foto aus „HAUFFS Album“ und LIEPMANN 1926b: Abb. 11; nach Auskunft von Prof. Dr. W. FILIPOWIAK, Szczecin (Stettin), ist der Fund wahrscheinlich während des Krieges verloren gegangen).
- Fig. 2. Skelett mit zwei noch sehr kleinen Embryonen; beide sind geringfügig ventrad verlagert; Leipzig (nach einem zugesandten Foto).
- Fig. 3. Skelett mit vier noch sehr kleinen Embryonen; die zwei größeren liegen noch in situ, die zwei kleineren sind durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert; auch die eine Hinterextremität des Muttertieres ist verlagert; Stuttgart, Inv.-Nr. 10460.
- Fig. 4. Skelett mit einem (oder zwei, Auskunft A. HUNGERBÜHLER, Tübingen) noch relativ kleinen Embryo, der (oder die) durch den steigenden Druck der Fäulnisgase vermutlich durch den Geburtskanal nach außen gedrückt worden ist; Stuttgart, Inv.-Nr. 50963.
- Fig. 5. Skelett mit einem außerhalb liegenden Embryo; Bonn.



Tafel 2

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

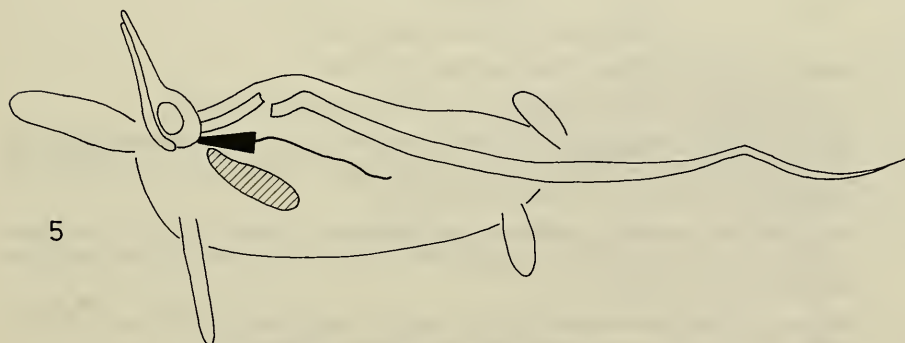
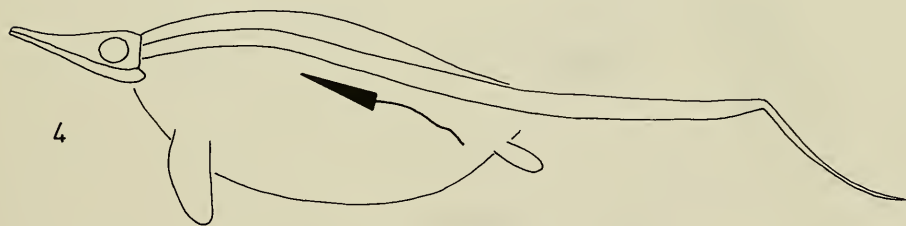
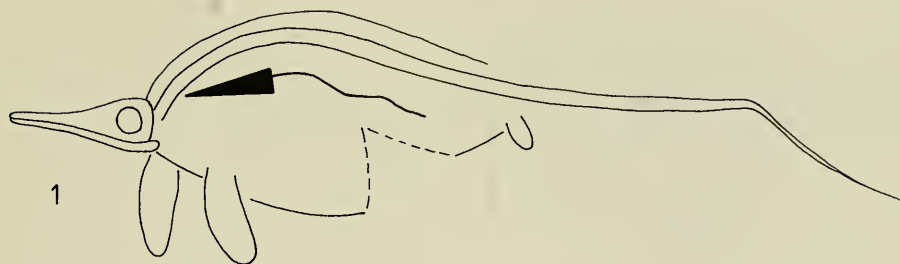
- Fig. 1. Skelett mit einem sehr großen Embryo; Stuttgart, Inv.-Nr. 53001.
- Fig. 2. Unvollständiges Skelett mit einem Embryo; ältester, noch heute erhaltener Fund eines Ichthyosaurierskeletts (von 1749); Stuttgart, Inv.-Nr. 2.
- Fig. 3. Skelett mit einem Embryo; Tübingen, Inv.-Nr. QU. 1858: 219 (nach SEELEY 1880: Taf. 1, Fig. 2).
- Fig. 4. Skelett mit einem Embryo; die Schwanzwirbelsäule des Embryos ist wahrscheinlich postmortal umgeknickt; Tübingen, Inv.-Nr. 1491/6 (nach SEELEY 1880: Taf. 1, Fig. 3).
- Fig. 5. Skelett mit einem Embryo, dessen Schädel schlecht erhalten ist; die Schwanzwirbelsäule des Embryos ist wahrscheinlich postmortal umgeknickt; Paris (nach einem zugesandten Foto, s. a. GAUDRY 1890: Abb. 275).



Tafel 3

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

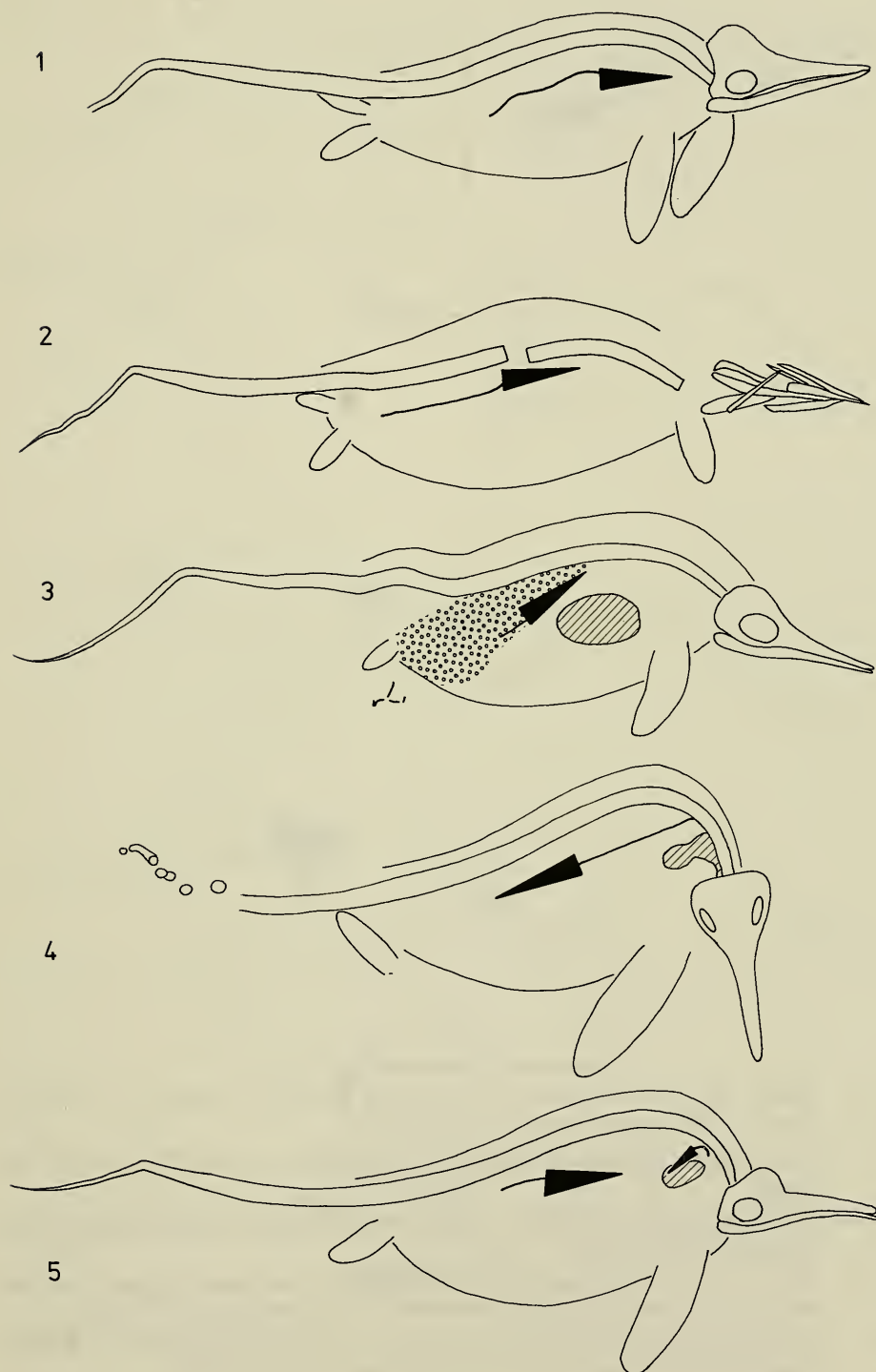
- Fig. 1. Skelett mit einem Embryo. Die hintere Körperhälfte des Muttertieres (ab Becken) wurde gezeichnet, bevor die Präparation abgeschlossen war. Die Zeichnung kann daher in diesem Bereich etwas vom Original abweichen. Holzmaden.
- Fig. 2. Skelett mit einem Embryo; der Schädel des Embryos ist nur undeutlich erhalten; Graz (nach einem Foto aus „HAUFFS Album“).
- Fig. 3. Skelett mit einem Embryo; Leningrad (nach v. HUENE 1931: Taf. 1, Fig. 3).
- Fig. 4. Skelett mit einem Embryo; Kiel (nach HAUFF 1953: Taf. 14a).
- Fig. 5. Skelett mit einem Embryo; Frankfurt am Main (nach DREVERMANN 1926: Abb. 1).



Tafel 4

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

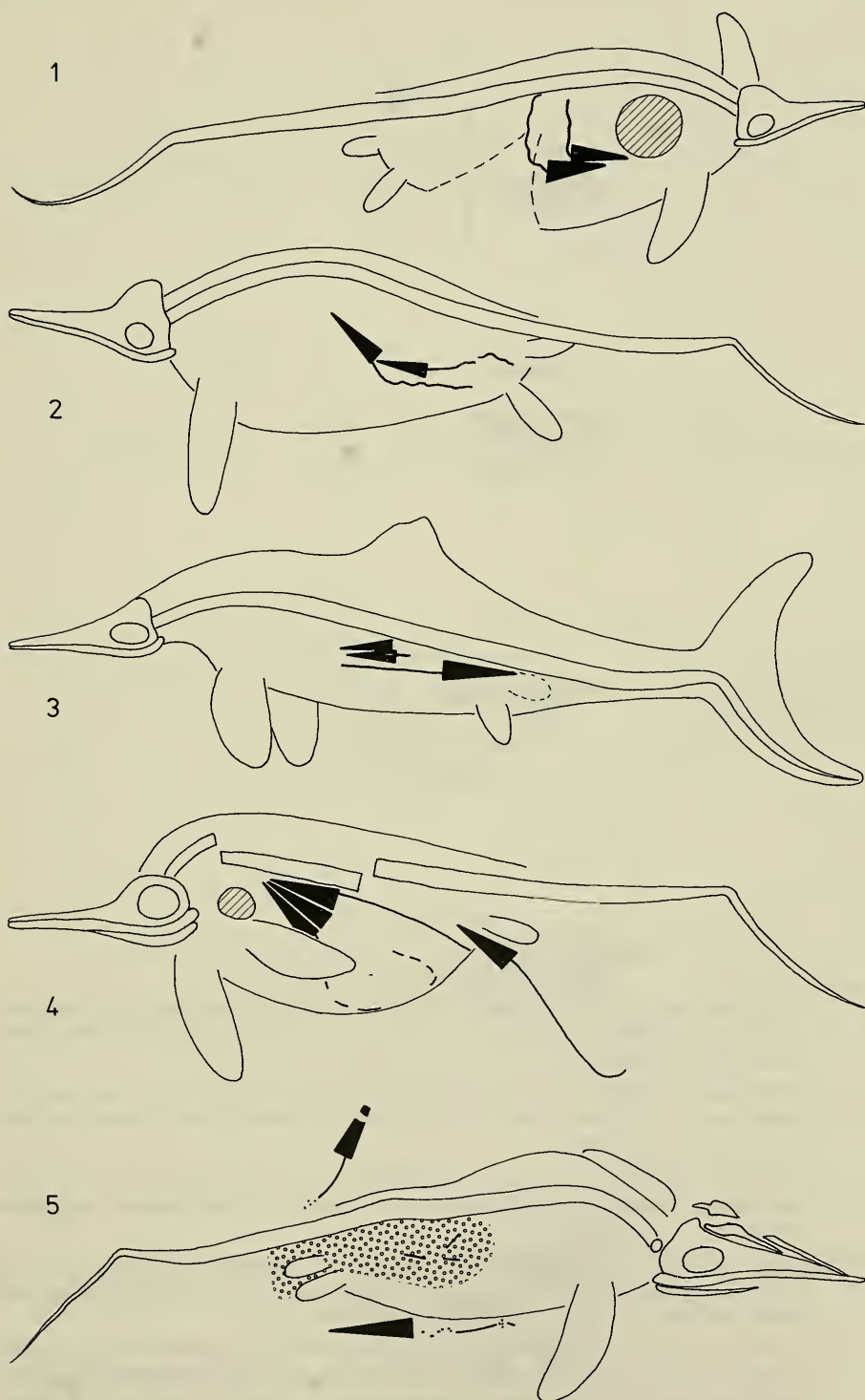
- Fig. 1. Skelett mit einem Embryo; Stuttgart, Inv.-Nr. 7402.
- Fig. 2. Skelett mit einem Embryo; Madrid (nach einem zugesandten Foto).
- Fig. 3. Skelett mit zwei Embryonen. Einer der Embryonen ist nahezu vollständig disartikuliert; unterhalb des Beckens des Muttertieres liegen isoliert die zwei Endstücke der Schwanzwirbelsäulen der Embryonen; Bad Boll.
- Fig. 4. Skelett mit dem vermutlich größten bisher gefundenen Embryo von ca. 85 cm Länge; das Schwanzende des Embryos ist unter der Wirbelsäule des Muttertieres verborgen; Stuttgart, Inv.-Nr. 56823.
- Fig. 5. Skelett mit zwei sehr unterschiedlich großen Embryonen; Berlin (nach BRANCA 1908a: Taf. 1, Fig. 2 und einem Foto aus „HAUFFS Album“).



Tafel 5

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

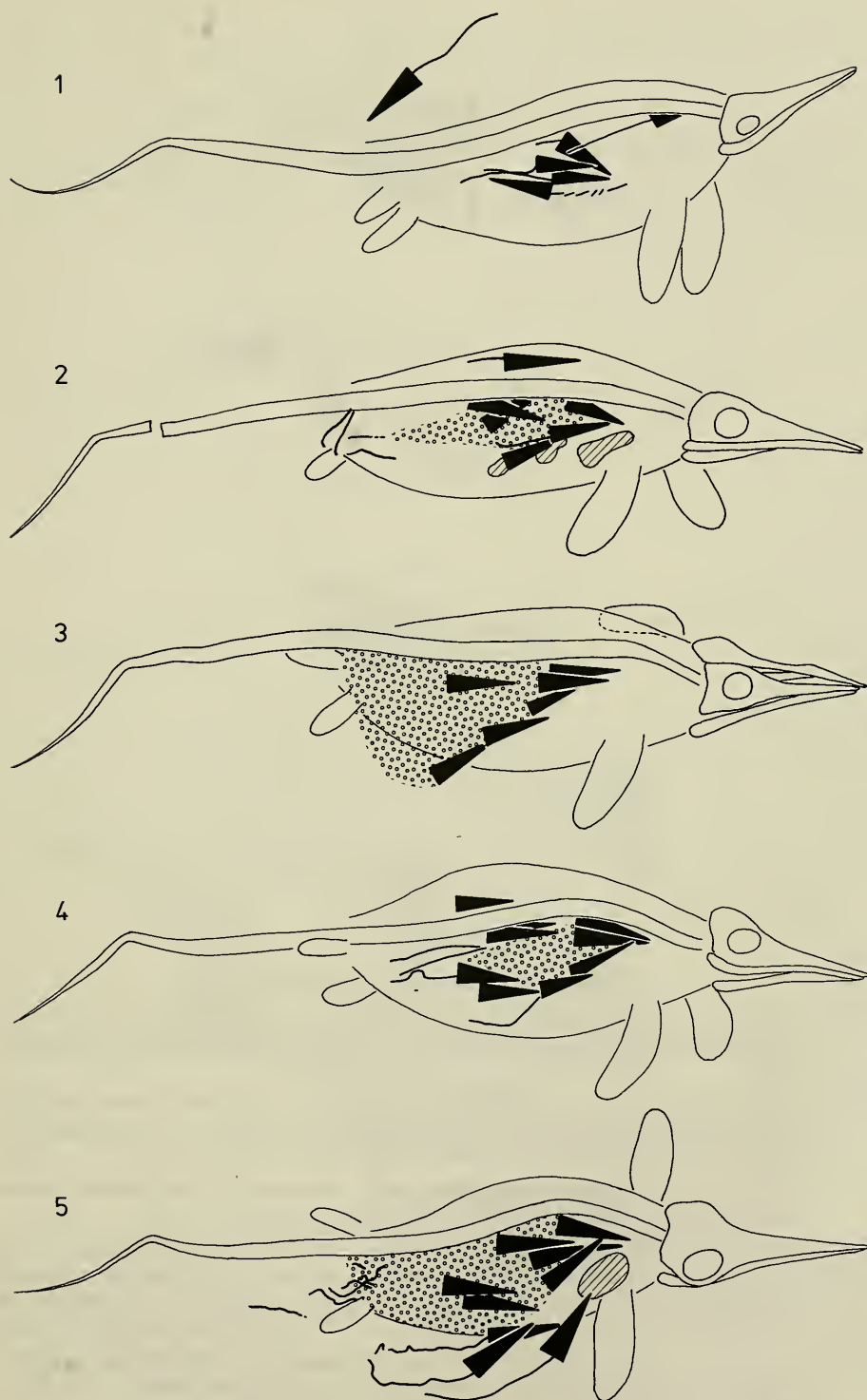
- Fig. 1. Skelett mit zwei innerhalb der Leibeshöhle verlagerten Embryonen; Tübingen, Inv.-Nr. 1491/1 (nach HAUFF 1953: Taf. 14b).
- Fig. 2. Skelett mit zwei geringfügig innerhalb der Leibeshöhle verlagerten Embryonen; Salzburg.
- Fig. 3. Skelett mit drei unterschiedlich großen Embryonen und erhaltenem Körperumriß; Stuttgart, Inv.-Nr. 16811.
- Fig. 4. Skelett mit drei Embryonen und einem Jungtier, das mit seiner Schnauze noch zwischen den Beckenknochen des Muttertieres steckt; Stuttgart, Inv.-Nr. 6293.
- Fig. 5. Skelett mit ca. vier Embryonen, von denen zwei durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außerhalb verlagert worden sind; Stuttgart, Inv.-Nr. 54064.



Tafel 6

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

- Fig. 1. Skelett mit sechs Embryonen; ein Individuum entweder postmortal nach außerhalb verlagert oder unmittelbar nach seiner Geburt gemeinsam mit dem Muttertier verendet; Holzmaden (nach HAUFF 1953: Taf. 16).
- Fig. 2. Skelett mit sechs Embryonen; London (nach SWINTON 1929: Abb. 2, 3 und nach einer Kopie der in Abb. 2 von SWINTON zu sehenden Zeichnung mit Ergänzungen durch A. C. MILNER, London).
- Fig. 3. Skelett mit ca. acht Embryonen, von denen einer durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert ist; München, Inv.-Nr. 1960 I 36 (nach einem zugesandten Foto).
- Fig. 4. Skelett mit ca. neun Embryonen in zwei deutlich getrennten, hintereinander liegenden Gruppen; München (im Krieg zerstört; nach einer im SMNS vorhandenen alten Fotoplatte, s. a. DACQUÉ 1936: Taf. 42, Abb. 108).
- Fig. 5. Skelett mit zehn Embryonen in zwei deutlich getrennten, hintereinander liegenden Gruppen; einige isolierte Schwanzwirbelsäulen liegen im Beckenbereich des Muttertieres, drei Individuen sind durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert; Stuttgart, Inv.-Nr. 52036.



Tafel 7

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

- Fig. 1. Skelett mit ca. sieben Embryonen, von denen zwei wahrscheinlich durch die aufgeplatzte Bauchhöhle nach außen verlagert sind; Holzmaden (nach einem zugesandten Foto).
- Fig. 2. Skelett mit sieben unterschiedlich großen Embryonen, die teilweise durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert sind; New York; bis 1901 Stuttgart, ehemalige Inv.-Nr. 6647 (nach WOODFORD 1965: Abb. 14–11).
- Fig. 3. Skelett mit ca. sieben Embryonen, von denen eines durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert ist; Wien (nach einem zugesandten Foto).
- Fig. 4. Skelett mit ca. zehn Embryonen. Fast alle kleinen Skelette sind vollkommen disartikuliert und die isolierten Skelettelemente sind über eine weite Fläche innerhalb und außerhalb der Leibeshöhle des Muttertieres verstreut. Lediglich der vordere Teil der Leibeshöhle, in dem der Mageninhalt liegt, ist frei davon. Stuttgart, Inv. Nr. 50007.
- Fig. 5. Skelett mit ca. elf Embryonen in zwei deutlich getrennten, hintereinander liegenden Gruppen. Ein Individuum ist – vermutlich durch den Geburtskanal – zur Hälfte ausgetrieben. Berlin (nach BRANCA 1908a: Taf. 1, Fig. 3).

