

Geol. Paläont. Westf.	44	66 S.	20 Abb. 5 Tab. 6 Taf.	Münster Oktober1996
--------------------------	----	-------	-----------------------------	------------------------

Die Vertebratenfauna des Calloviums (Mittlerer Jura) aus dem Steinbruch Störmer (Wallücke, Wiehengebirge)

Ioannis Michelis¹, P. Martin Sander¹, Ralf Metzdorf² und Harry Breitkreuz³

Zusammenfassung:

Eine neue Wirbeltierfauna aus dem Callovium (Mittlerer Jura) von Wallücke im Wiehengebirge (Norddeutschland) besteht hauptsächlich aus marinen Formen mit untergeordneten terrestrischen Elementen. Bei den Fossilien handelt es sich meist um Einzelknochen oder -zähne, ausnahmsweise auch um disartikulierte Teilskelette. In Anbetracht der kurzen Erforschungsgeschichte und der damit verbundenen geringen Anzahl der Funde erstaunt die große Diversität der Taxa.

Die Fauna umfaßt unter anderem Chondrichthyer (*Asteracanthus ornatissimus*, *Hybodus* sp., *Notidanus muensteri*, *N. serratus*, Lamnidae indet, Chimaeroidea indet.), den riesenwüchsigen Osteichthyer *Leedsichthys problematicus*, Ichthyosaurier, Plesiosaurier (Elasmosauridae indet., *Liopleurodon pachydeirus*, *Peloneustes philarchus*), marine Krokodile (*Steneosaurus leedsi*, *Metriorhynchus* sp.) und Dinosaurier (*Lexovisaurus* sp., *Dryosaurus* indet.).

Dieses Inventar ist dem zeitgleichen aus dem englischen Unteren Oxfordton sehr ähnlich und belegt die weite Verbreitung der betreffenden Taxa. Im Unterschied zur englischen Fauna finden sich in Wallücke Lamnidenzähne, bei denen es sich um die geologisch ältesten Vertreter der Familie handelt.

Die Charakterisierung der Histologie von *Leedsichthys*-Knochen erlaubt eine genauere Abgrenzung von isolierten und fragmentären Tetrapoden- und insbesondere Dinosaurierknochen.

Abstract:

A new vertebrate fauna from the Callovian of Wallücke (Wiehengebirge, northern Germany) mainly consists of marine forms with subordinate terrestrial elements. Most of the remains are preserved as isolated bones and teeth but partial disarticulated skeletons occur as well. Considering the short history of collecting and research at the locality, the diversity of taxa is remarkably high.

The fauna consists of chondrichthians (*Asteracanthus ornatissimus*, *Hybodus* sp., *Notidanus muensteri*, *N. serratus*, Lamnidae indet, Chimaeroidea indet.), the giant osteichthyan *Leedsichthys problematicus*, ichthyosaurs, plesiosaurs (Elasmosauridae indet., *Liopleurodon pachydeirus*, *Peloneustes philarchus*), marine crocodiles (*Steneosaurus leedsi*, *Metriorhynchus* sp.), and dinosaurs (*Lexovisaurus* sp., *Dryosaurus* indet.).

Anschriften der Verfasser:

¹ Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Nußallee 8, D-53115 Bonn

² Baseler Str. 6a, D-33649 Bielefeld

³ Lachtröpweg 9, D-32130 Enger

This inventory is very similar to that of the contemporaneous Lower Oxford Clay of England. The Wallücke fauna thus documents the wide geographic range of the English taxa. An important difference is the occurrence of lamnid shark teeth at Wallücke which are the geologically oldest representatives of the family.

The bone histology of *Leedsichthys* was studied in some detail, and now can be used to distinguish bones of this fish from large isolated and fragmentary tetrapod bones, especially those of dinosaurs.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	6
2. Geologischer Rahmen	8
3. Fundumstände und Bergungsgeschichte	10
3.1 Zusammenschwemmungen I - III	10
3.2 Zusammenschwemmung IV	10
3.3. Taphonomie der Zusammenschwemmung IV	13
3.4 Zusammenschwemmung V	14
4. Material und Methoden	14
4.1 Material	14
4.2 Methoden	14
5. Systematische Beschreibungen	15
6. Diskussion	45
6.1 Allgemeines	45
6.2 Faunistischer Vergleich	45
6.3 Paläobiogeographie	47
6.4 Paläökologie, insbesondere die Nahrungsbeziehungen	48
7. Literatur	50

1. Einleitung

In dieser Arbeit werden ausschließlich Wirbeltierfossilien behandelt, die die einzigen veröffentlichten Zeugnisse ihrer Art aus dem Callovium Norddeutschlands darstellen. Die Fundlokalität Wallücke liegt im norddeutschen Wiehengebirge, ungefähr 10 km westlich von Minden in Westfalen (Abb. 1).

Invertebrate Fossilien dominieren die Fauna des Mittel- bis Obercalloviums von Wallücke. So sind von dort *Serpula*-Wohnbauten, Crustaceenreste, Brachiopoden, Gastropoden, Bivalvia, Nautiloiden, eine artenreiche Ammonitenfauna, Belemniten, Crinoiden, Asteroidea, Ophiuroidea und Echinoidea belegt. Ebenso wurden diverse Pflanzenreste gefunden. Eine ausführliche Arbeit über einige Invertebratengruppen von Wallücke wurde von LANGE (1973) publiziert. KLASSEN (1984) erwähnt den Aufschluß in seinem Buch über die Geologie des Osnabrücker Berglandes ebenfalls. PROBST & WINDOLF (1993) und LANSER (1995) machten vorläufige Angaben zur Wirbeltierfauna. Weiterhin ist eine Arbeit über oberjurassische Pflanzenfossilien des Wiehengebirges von SCHULTKA (1991) veröffentlicht worden. Zur Stratigraphie und Fazies des nordwestdeutschen Juras erschienen von MÖNNIG (1989, 1993) zwei neuere Beiträge.

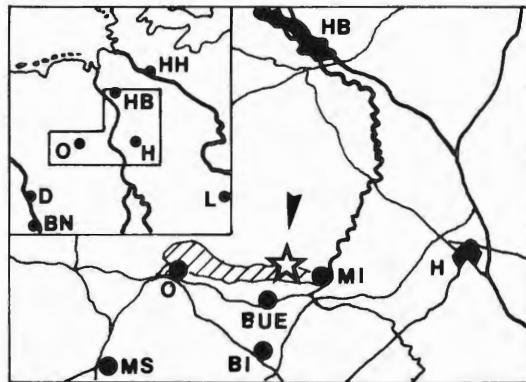


Abb. 1: Norddeutschland mit der Lokalität Wallücke. Sie ist durch einen Asterisk (*) gekennzeichnet. Die schraffierte Fläche gibt die geographische Lage des Wiehengebirges wieder. Abkürzungen: BI Bielefeld, BN Bonn, BUE Bünde, D Düsseldorf, H Hannover, HB Bremen, HH Hamburg, L Leipzig, MI Minden, MS Münster, O Osnabrück; Maßstab des Ausschnittes: 1:1500000.

Trotz der Existenz des Aufschlusses seit einigen Jahrzehnten werden Wirbeltierfunde in Wallücke erst seit Ende der siebziger Jahre gemacht. Die Geologische Jugendgruppe des Naturwissenschaftlichen Vereins von Bielefeld unternahm seit Herbst 1981 regelmäßige Exkursionen, teilweise mit Ausgrabungen, in das Fundgebiet. Zahlreiche Vertebratenreste wurden dabei geborgen. Eine ähnliche Ausgrabungsaktion in Wallücke organisierte das Westfälische Museum für Naturkunde Münster im Herbst 1988. In einem Abschlußbericht zu dieser Grabung vom 10.11.1988 wird vor einer Fortsetzung der Grabungen im Steinbruch Stör-



Abb. 2: Wallücke, Steinbruch Störmer, Blick vom Ostende auf die Südwand des Steinbruchs. Auf dieser Aufnahme ist die Lage der Knochen-Zusammenschwemmungen I-V markiert. Außerdem kann das Streichen und die Einfallsrichtung der Schichtenfolge auf der rechten Bildhälfte beobachtet werden.

mer abgeraten, da die Aufschlußverhältnisse weitere Funde unwahrscheinlich machen (unveröff. Abschlußbericht, Dr. Wolfgang RIEGRAF, WMfN Münster). Inzwischen (Stand Sommer 1995) haben sich die Aufschlußverhältnisse durch Rutschungen wieder verbessert, so daß neue Funde zu erwarten sind.

Abkürzungen der Museen und Privatsammlungen: Natural History Museum, London (BMNH), Sedgwick Museum of Geology, Cambridge (SMC), Deutsches Tabak- und Zigarrenmuseum und Kreisheimatmuseum, Bünde (TKDM), Westfälisches Museum für Naturkunde, Münster (WMfN). Privatsammlung Wilhelm Brandhorst, Hüllhorst (PWB), Privatsammlung Harry Breitkreutz, Enger (PHB), Privatsammlung Dr. Rainer Ebel, Bünde (PRE), Privatsammlung Gert Greitens, Jöllenbeck (PGG), Privatsammlung Ralf Metzdorf, Bielefeld (PRM; Hinweis: diese Referenzabkürzung wurde nur während der Bearbeitung benutzt, da die Stücke nach Abschluß der Arbeit an das WMfN übergehen und daher dort eine neue Inventarnummer bekommen werden), Privatsammlung Matthias Metz, Bünde (PMM), Privatsammlung Stefan Metz, Bünde (PSM). Die Adressen der Repositorien des Materials aus Wallücke finden sich im Appendix.

2. Geologischer Rahmen

Die im folgenden beschriebenen Vertebratenreste stammen aus dem Steinbruch Störmer bei Wallücke im Wiehengebirge (Topographische Karte Oeynhausen, Blatt 3718 R: 3483700 H: 5793330). Wallücke ist ein enges Quertal, welches den Wiehengebirgszug in nordnordost-südsüdwestlicher Richtung schneidet. Außer diesem Aufschluß sind noch weitere Steinbrüche in der näheren Umgebung vorhanden, die ebenfalls gleichalte Wirbeltierreste geliefert haben. Zusätzlich zur hier beschriebenen Fauna wurden in Wallücke weitere Wirbeltierreste ca. 2 m über der Callovium/Malm-Grenze nachgewiesen (eine Chimärenzahnplatte und unbestimmte Wirbel und Rippen); sie sind aber nicht Gegenstand der jetzigen Untersuchung.

Das Wiehengebirge wird aus jurassischen Sedimentgesteinen aufgebaut. Die Schichten liegen im Streichen des Gebirgszuges und fallen flach nach Nordosten ein (Abb. 2). Die Fundhorizonte im Steinbruch Störmer streichen dabei 144° SE und fallen mit 34°- 35°, maximal mit 40°, in nordöstliche Richtung ein. Stratigraphisch gehören sie der E. coronatum-Zone (oberes Mittelcallovium) an (Tab. 1). Nach MÖNNIG (1993) lassen sich diese Ablagerungen in die obere Siltsteinfolge innerhalb der Ornatenton-Formation eingliedern. Damit besitzen die Funde in etwa das gleiche Alter, wie die aus dem englischen Unteren Oxfordton gut bekannte Wirbeltierfauna (ADAMS-TRESMAN 1987a, b, BARDET et al. 1993a, MARTILL 1985a, 1986, 1988a, 1989, MARTILL & HUDSON 1991). Der Untere Oxfordton (Lower Oxford Clay) entspricht in etwa dem Peterborough Member der Oxford Clay Formation der lithostratigraphischen Klassifikation von HUDSON & MARTILL (1994).

Tabelle 1: Die stratigraphische Tabelle zeigt die Zonengliederung für die Zeit vom Callovium bis zum Oxfordium (aus MÖNNIG 1993). Die Wirbeltierfauna von Wallücke wurde aus der *Erymnoceras coronatum*-Zone geborgen. Das Alter entspricht in der Stufengliederung dem oberen Mittelcallovium.

Alter	Stufe	Biozone
Oberer Jura	Unteres Oxfordium	<i>Cardioceras cordatum</i> <i>Quenstedtoceras mariae</i>
	Oberes Callovium	<i>Quenstedtoceras lamberti</i> <i>Peltoceras athleta</i>
Mittlerer Jura	Mittleres Callovium	<i>Erymnoceras coronatum</i> <i>Kosmoceras jason</i>
	Unteres Callovium	<i>Sigaloceras calloviense</i> <i>Macrocephalites macrocephalus</i>

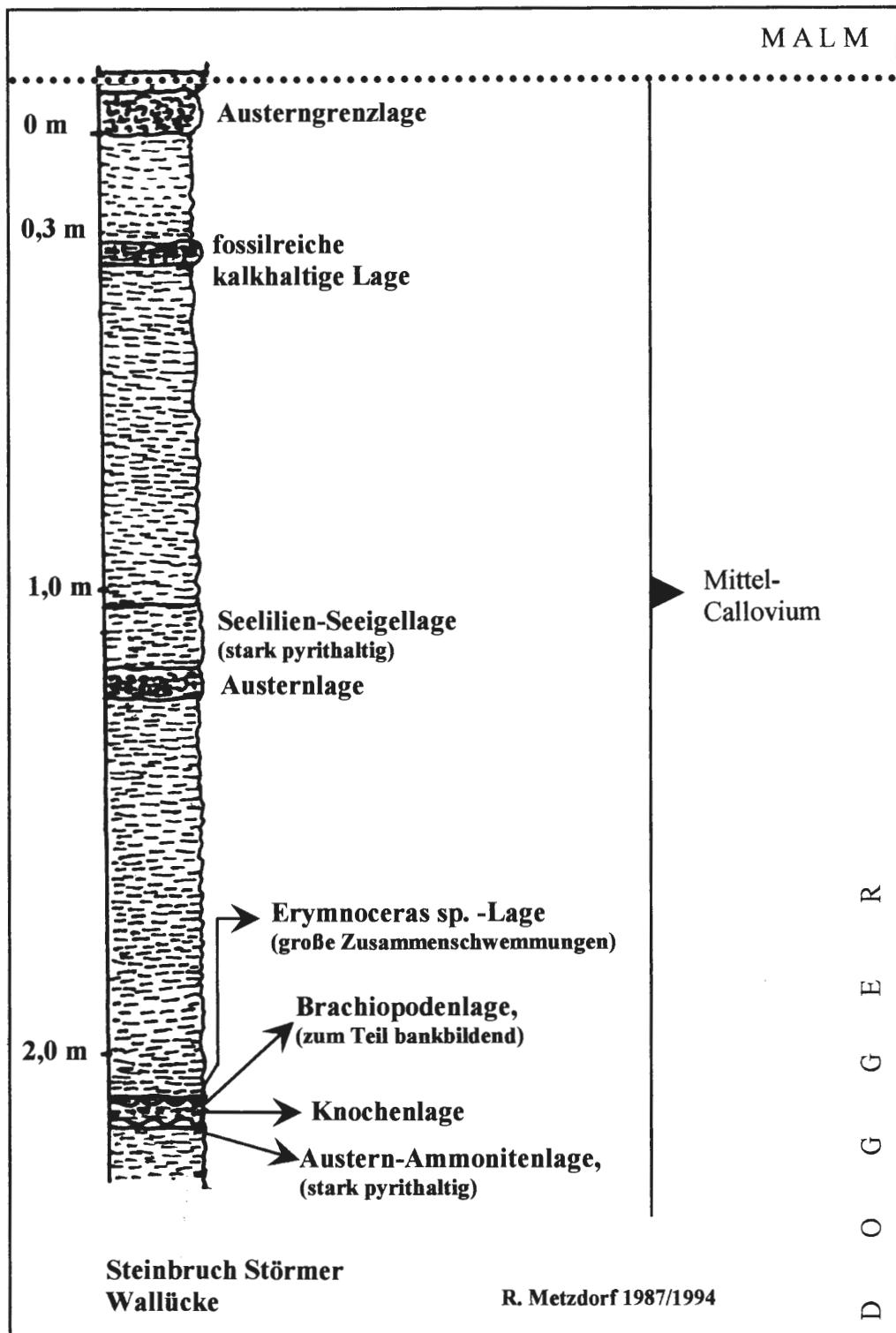


Abb. 3: Partielles geologisches Profil des Steinbruches Störmer in Wallücke. Es dient der stratigraphischen Einordnung der hier behandelten Vertebratenfunde. Die Knochenlage datiert in das obere Mittelcallovium (*E. coronatum*-Biozone).

3. Fundumstände und Bergungsgeschichte

In der Südwand des Steinbruches Störmer in Wallücke sind die Schichten des oberen Mittelcalloviums großflächig aufgeschlossen, da diese Wand fast genau im Schichtfallen angelegt ist. Die Wirbeltierfunde stammen zu 95% aus einem einzigen Horizont, der ca. 5 cm mächtig ist und von einer ca. 2-3 cm starken, teilweise bankbildenden Brachiopodenlage (vorwiegend *Rhynchonella* sp.) überdeckt wird (Abb. 3). Im Hängenden der Brachiopodenlage befindet sich ein markanter Ammonitenhorizont, in dem häufig der Ammonit *Erymnoceras argoviense* auftritt. Die Gehäuse sind oftmals in Rinnen oder Mulden abgelagert worden. Im Liegenden der knochenführenden Schicht ist eine stark pyrithaltige Lage ausgebildet. Dieser gesamte Schichtkomplex ist stratigraphisch in das oberste Mittelcallovium zu stellen.

Eine gezielte Prospektion auf Wirbeltierfossilien ist in Wallücke praktisch nicht möglich, so daß die Funde eher zufällig getätigten wurden. Die meisten Wirbeltierreste wurden in den Jahren 1978-1985 bei der Bergung von Großammoniten der Art *Erymnoceras argoviense* gemacht, die sich zu dieser Zeit bei den Privatsammlern der Region besonderer Beliebtheit erfreute. Beim Bergen der Ammoniten wurde die darunter liegende Knochenschicht ständig angegraben, so daß man eher zufällig auf die Wirbeltierfossilien stieß. Nachdem die Ammonitenlage großflächig abgebaut war, witterten nachträglich noch einige Knochen aus dem Hang heraus. So sind viele der Funde Einzelfunde, wobei allerdings bisher vier größere und eine kleine Zusammenschwemmung lokalisiert werden konnten (Abb. 2).

3.1. Zusammenschwemmungen I - III

Die erste größere Zusammenschwemmung (Zusammenschwemmung I), die das im Kreisheimatmuseum Bünde (TKDM) ausgestellte Pliosaurier-Teilskelett (*Liopleurodon pachydeirus*) erbrachte, wurde während einer Exkursion der Subkommission für Jurastratigraphie im Mai 1980 von Dr. Rainer Ebel (Bünde) entdeckt. Bei weiteren Nachforschungen durch Klaus Ebel (Markdorf), Dr. Rainer Ebel (Bünde) und Willi Brandhorst (Hüllhorst) konnten weitere Funde getätigten werden, so daß sich eine dreitägige Grabung unter der Leitung von Wilhelm Brandhorst anschloß. Das Skelett wurde leicht disartikuliert und von Ammoniten umspült vorgefunden. Die Knochen lagen auf einer Fläche von ca. 4 m². Die Präparation und Montage des Fundes wurde von Herrn Flügge (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart) durchgeführt.

Die Zusammenschwemmung II (Abb. 4) wurde von den Mitverfassern Ralf Metzdorf und Harry Breitkreutz entdeckt und mit Hilfe der Herren Gert Greitens (Jöllenbeck) und Willi Breitkreutz geborgen. Auf einer Fläche von wenig mehr als 2 m² waren Teile des linken Vorderpaddels und des Beckengürtels des Pliosauriers *Peloneustes philarchus* verstreut.

Durch ständiges Absuchen der Südwand des Steinbruches wurde Zusammenschwemmung III entdeckt. Auf einer Fläche von ca. 9 x 12 m witterten immer wieder Knochen heraus, die sich später als Krokodilreste identifizieren ließen, die allerdings zu zwei Gattungen (*Steneosaurus* und *Metriorhynchus*) gestellt werden müssen und somit mindestens zwei Individuen angehören. Leider konnten hier wie auch bei Zusammenschwemmung I keine detaillierten Aufzeichnungen über die Fundlage der einzelnen Knochen erstellt werden.

3.2. Zusammenschwemmung IV

Die vierte und größte Knochenanhäufung (Zusammenschwemmung IV; Abb. 5, 6) auf einer Fläche von ca. 30 x 30 m wurde am 25. Juli 1982 von Jugendlichen des Naturwissenschaftlichen Vereins von Bielefeld entdeckt.

Eine zweite Jugendgruppe des heutigen Paläontologischen Arbeitskreises Bünde war im gleichen Zeitraum fünfzig geworden. Weitere Details der Fundgeschichte finden sich in PROBST & WINDOLF (1993).

In der Zusammenschwemmung IV, die sich im Gegensatz zu den anderen im hinteren (östlichen) Teil des Steinbruches befand (Abb. 2), wurden vier größere Grabungskampagnen durchgeführt. Die erste Grabung wurde vom 1. bis zum 3. November 1983 von den beiden oben genannten Gruppen zusammen durchgeführt (Abb. 5, 6).

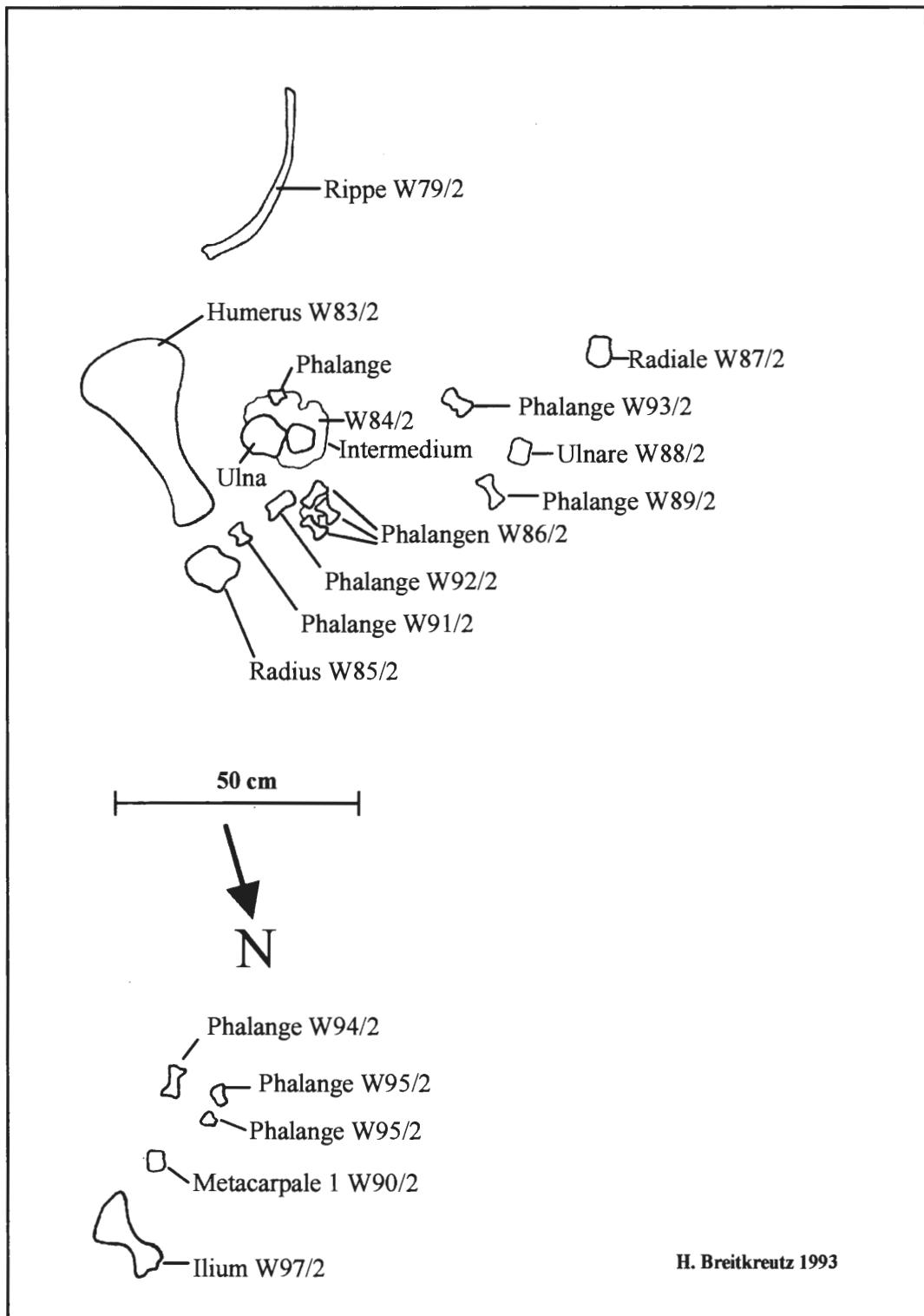


Abb. 4: Fundplan der Zusammenschwemmung II, Grabung 1981. In dieser Zusammenschwemmung fanden sich ausschließlich Skelettelemente des Pliosauriers *Peloneustes philarchus* und zwar hauptsächlich Elemente des linken Vorderpaddels sowie ein Beckenknochen (Ilium PHB W 97/2).

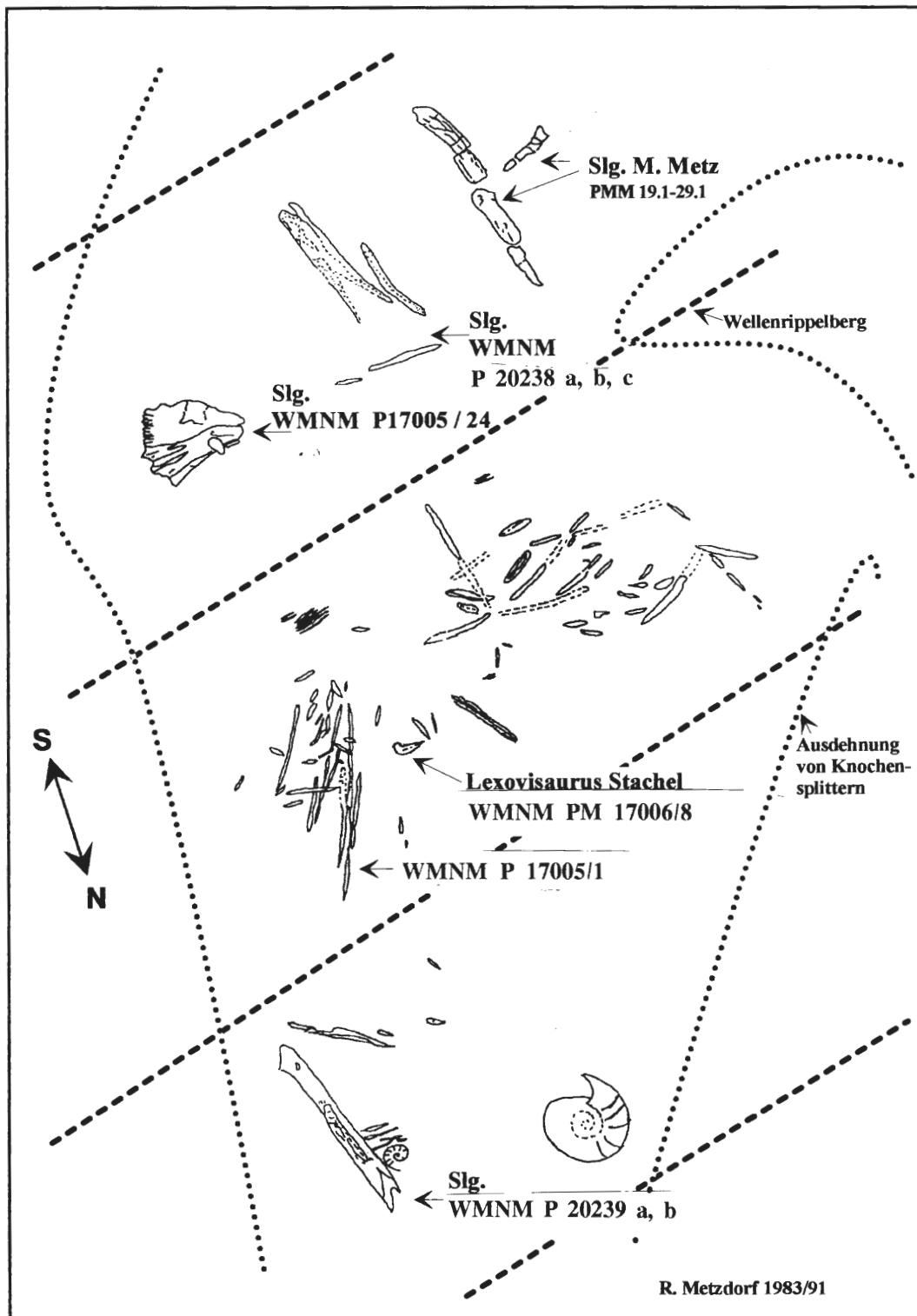


Abb. 5: Fundplan der Zusammenschwemmung IV, Grabung 1983. Man beachte die Lage der Fossilien, die in Rinnen zusammengeschwemmt wurden. Bei den fragmentarischen Knochen handelt es sich meist um Reste von Flossenstrahlen des Fisches *Leedsichthys problematicus*, von dem auch größere Knochenreste vorliegen (z.B. PMM 19.1-29.1, WMfN P 17005/1, WMfN P 17005/24).

Die zweite Grabung fand 1985 unter der Leitung von Dr. Peter Langer vom Westfälischen Museum für Naturkunde, Münster (WMfN) statt. Die dritte Grabung (1986) stand unter der Leitung von Dr. Jörg Niemeyer. Die vierte Grabung wurde ebenfalls vom WMfN durchgeführt und zwar im Oktober und November 1989 unter der Leitung von Dr. Wolfgang Riegraf. Das meiste Knochenmaterial kam bei der ersten Grabung zu Tage und die Anschlußgrabungen brachten nur noch spärliche Reste.

Die Fauna dieser Zusammenschwemmung wird von *Leedsichthys* dominiert, dessen Reste sich nur hier fanden. Ebenfalls von hier stammen der *Lexovisaurus*-Stachel (WMfN PM 17006/8), Pliosauridenreste (PHB W 102/3, 103/3, 104/3, 106/3 und 107/3), sowie die meisten hier beschriebenen Zähne hexanchider Haie.

3.3. Taphonomie der Zusammenschwemmung IV

Im Abschlußbericht der vierten Grabung in der Zusammenschwemmung IV (unveröffentlicht, WMfN-Archiv) kommt Dr. Wolfgang RIEGRAF zu folgender Auffassung über die Entstehung der Knochenanhäufung:

„Die Knochen sind in großen Rinnen ein- bzw. zusammengespült worden. Diese Rinnen sind im Gelände wegen der starken Diagenese des Tons morphologisch nicht zu erkennen. Dies deckt sich mit den Beobachtungen, die bei einer großflächigen Grabung unter der Leitung von Dr. Manfred Jäger und Fritz Lörcher (Dotternhausen) 1990 im Fleins des Posidonienschiefers (Lias epsilon) des Schieferbruches der Firma Rohr-



Abb. 6: Zusammenschwemmung IV, Grabungsfotos von der ersten Grabung im Jahr 1983. Bild a: Auf diesem Photo sind Knochenreste von *Leedsichthys problematicus* (WMfN P 20238 a, b, c) zu sehen, die im oberen Teil des Fundplans (Abb. 5) eingezeichnet sind. Bild b: Reste von Flossenstrahlen von *Leedsichthys problematicus* in Fundlage. Sie tragen die Sammlungsnummer WMfN P 17005/1 und sind ebenfalls im Fundplan (Abb. 5) eingezeichnet.

bach Zement in Dotternhausen gemacht wurden. Dort sind Fossilien wie Treibhölzer sowie Wirbeltierreste in Rinnen eingeregelt, die als solche ebenfalls im Gelände morphologisch nicht zu erkennen sind. Die Rinnen in Wallücke laufen von NE nach SW, wobei die Wirbeltierreste quer sowie längs zur Rinne (Abb. 5) eingeschüttet wurden.

Weiter wurden in ihr auffällig viele Haizähne der Familie Hexanchidae gefunden. Ob diese Zähne strömungsbedingt zusammengespült worden sind oder durch das Fressen an den Kadaverresten ausgefallene Zähne sind, bleibt offen. Es spricht aber aufgrund der Beschädigung der Zähne vieles dafür, daß die Zähne beim Fressen verloren wurden.“

Soweit der Abschlußbericht von Dr. Wolfgang RIEGRAF. Entsprechende Beobachtungen über das Vorkommen von Hexanchiden-Zähnen im Zusammenhang mit Knochenzusammenschwemmungen konnten auch bei einem Fund von Lothar Schulz (Hannover) im Ober-Pliensbachium von Jöllenbeck gemacht werden, wo im Zusammenhang mit Pliosaurierresten ebenfalls Zähne auftraten. Diese Assoziation ist allerdings aus dem Posidonienschiefer von Holzmaden und Umgegend nicht bekannt, obwohl bei der großen Anzahl von Wirbeltierresten zu vermuten wäre, daß auch dort Hexanchiden im Zusammenhang mit Kadavern vorkommen müßten. Daß dies nicht der Fall ist, liegt wahrscheinlich daran, daß diese Haie aufgrund des schlecht durchlüfteten, H_2S verseuchten Wassers am Boden des Posidonienschiefermeeres nicht an die Kadaver herankamen.

3.4. Zusammenschwemmung V

Die Zusammenschwemmung V wurde von Mitarbeitern des WMfN entdeckt und durch eine Grabung des WMfN im November 1988 unter der Leitung von Dr. Wolfgang Riegraf untersucht. Es handelt sich hier um eine kleine Zusammenschwemmung mit wenigen Skelettresten, die in einem Abstand von 2 bis 4 m zu einander lagen. Beim bestimmbaren Fundmaterial handelt es sich um vier Krokodilreste und die Zahnplatte einer Chimäre.

4. Material und Methoden

4.1 Material

Das Fossilmaterial aus Wallücke wurde in dankenswerter Weise von verschiedenen Privatsammlern sowie Museen, die weiter oben im Abschnitt Abkürzungen aufgelistet sind, zur wissenschaftlichen Bearbeitung zur Verfügung gestellt.

Bei dem untersuchten Material handelt es sich hauptsächlich um Knochenfragmente. Außerdem sind auch Fisch-, Elasmobranchier-, Pliosaurier- und Krokodilierzähne untersucht worden. Zum Vergleich wurden je ein mehr oder minder vollständig erhaltenes Skelett von *Metriorhynchus superciliatus* MEYER, *Cryptoclidus oxoniensis* PHILLIPS und *Ophthalmosaurus icenicus* SEELEY (Abguß) in der Sammlung des Instituts für Paläontologie der Universität Bonn herangezogen. In den englischen Sammlungen (BMNH, SMC) wurden besonders die Reste von *Leedsichthys*, *Peloneustes*, *Pliosaurus* sowie *Lexovisaurus* und *Dacentrurus* untersucht. Daneben kamen auch solche von Plesiosauroiden, metriorhynchiden und teleosauriden Krokodiliern sowie einige *Hybodus*-, *Palaeospinax*-, *Synechodus*- und Hexanchidenzähne zur anatomischen Korrelation in Betracht.

4.2 Methoden

Die hier benutzte Klassifizierung der Fossilien ist nicht an eine einzelne Vorgabe gebunden, da für die verschiedenen Vertebratengruppen unterschiedliche Autoren den Stand der Forschung widerspiegeln. So sind die Elasmobranchii vor allem nach der von CAPPETTA (1987) vorgeschlagenen Systematik geordnet. Die Klassifizierung der Dinosaurier erfolgte in Anlehnung an WEISHAMPEL et al. (1990). Für alle anderen Vertebratentaxa wurde die Klassifizierung von CARROLL (1988) und BENTON (1993) angewandt.

Die Terminologie der Haizähne wurde für die Hexanchiden von WARD (1979) und für die übrigen Selachier von CAPPETTA (1987) übernommen. Der Begriff „Schmelz“ ist in diesem Zusammenhang in sofern falsch, als dieses Gewebe nicht homolog zum Schmelz der Säugetiere ist (REIF 1973). Da sich der Begriff jedoch eingebürgert hat, wird er im weiteren als Synonym zu Enameloid benutzt.

Die Präparation des Fundmaterials gestaltete sich schwierig, weil Knochen und Matrix farblich sehr ähnlich sind. Die meisten Knochen wurden durch vorsichtiges Schaben freigelegt. Als eine zeitsparende Methode hat sich die Sandstrahltechnik erwiesen, wobei mit Glasbruch gestrahlt wurde. Ätzversuche mit H_2O_2 , Essigsäure oder Ameisensäure haben zu keinem Erfolg geführt.

Zur Identifizierung der lamniformen Zähne war es nötig Querschnitt und Schmelzmikrostruktur eines Zahnes (PHB W 132; Abb. 10 a, b, Taf. 2, Fig. a-d, h) unter dem Rasterelektronenmikroskop des Instituts für Paläontologie der Universität Bonn (Cam Scan Series 4 Scanning Electron Microscope) zu betrachten. Vorerst waren noch Vorbereitungen nötig. Zuerst wurde die Zahnkrone in Kunstharz eingegossen. Anschließend wurde das basale Drittel der Krone abgesägt. Dieses Stück war zur weiteren Bearbeitung vorgesehen. Die zu betrachtende Schnittfläche wurde ca. 3-4 Sekunden lang mit 2 n HCl angeätzt. Die Ergebnisse der Untersuchung werden bei den Lamniden dargestellt.

Weiterhin wurde ein Dünnschliff eines Flossenstrahls von *Leedsichthys* hergestellt, um die Knochenhistologie zu studieren (Taf. 2, Fig. f). Dazu wurde ein kleines Fragment ausgewählt, das in Kunstharz eingelegt und anschließend quer zur Längsrichtung des Strahls zersägt wurde. Die histologischen Befunde werden bei der Beschreibung von *Leedsichthys problematicus* erläutert.

5. Systematische Beschreibungen

Klasse **Chondrichthyes** HUXLEY 1880
Subklasse **Elasmobranchii** BONAPARTE 1838
Cohorte **Euselachii** HAY 1902
Superfamilie **Hybodontoidea** ZANGERL 1981
Familie **Hybodontidae** OWEN 1846
Hybodus AGASSIZ 1837

Diese Gattung wurde anhand von mehreren Zahnfragmenten identifiziert. Die Zuordnung hybodonter Haizähne ist zum Teil recht schwierig, da ihre morphologische Variabilität recht groß ist und eine Revision der Gattung noch aussteht (CAPPETTA 1987).

Hybodus sp.
Abb. 7 a-f, Taf. 1, Fig a, b

Hybodus wurde anhand von mindestens vier Zahnfragmenten identifiziert (WMfN P 13348; PHB W 126, W 129 und W 134). Bei keinem Exemplar ist die Wurzel erhalten (Abb. 7 a-f, Taf. 1, Fig. a, b). Häufig fehlt auch der Apex sowie der mesiale und/oder distale Basalast der Krone. Charakteristisch ist ihre schlanke, spitzkonische Form, die der sogenannten „tearing-type“ Zahnform entspricht (CAPPETTA 1987). Sie tritt bei vielen piscivoren Hybodontiern auf, während die niedrigkronige „clutching-type“ Zahnform bei Vertretern mit durophager Ernährungsweise auftritt (CAPPETTA 1987). Weiterhin sind je eine mesiale und eine distale Schneidekante entwickelt. Bei PHB W 126 (Abb. 7 d, Taf. 1, Fig. b) reicht die distale Schneidekante bis zur Nebenspitze. Die Anzahl der Nebenspitzen bei Zähnen des „clutching-type“ ist erhöht und die mesio-distale Länge der Basis vergrößert. Bei den hybodontiden Zähnen von Wallücke sind jedoch bis auf PHB W 126 keine sicheren Nebenspitzen zu bemerken. Dafür ist die Basis der Hauptspitze sehr massiv ausgebildet. Der Schmelz der labialen und linguinalen Zahnkronenbasis trägt einige longitudinale, nach basal divergierende Rippen (Abb. 7 a-f, Taf. 1, Fig. a, b). Der relativ kleine Nebenzahn von PHB W 126 (Abb. 7 c, Taf. 1, Fig. b) trägt ebenfalls einige Falten, die bis zur Spitze reichen. Bei „clutching-type“ Zähnen sind Schmelzfalten auf der gesamten Kronenoberfläche vorhanden (CAPPETTA 1987). Nach CAPPETTA (1987) reichen die Schmelzfalten bei Hybodontiden mit „clutching-type“ Zähnen recht weit oder ganz nach apical. Sie sind dagegen bei „tearing-type“ Zähnen nur an der Basis der Krone entwickelt.

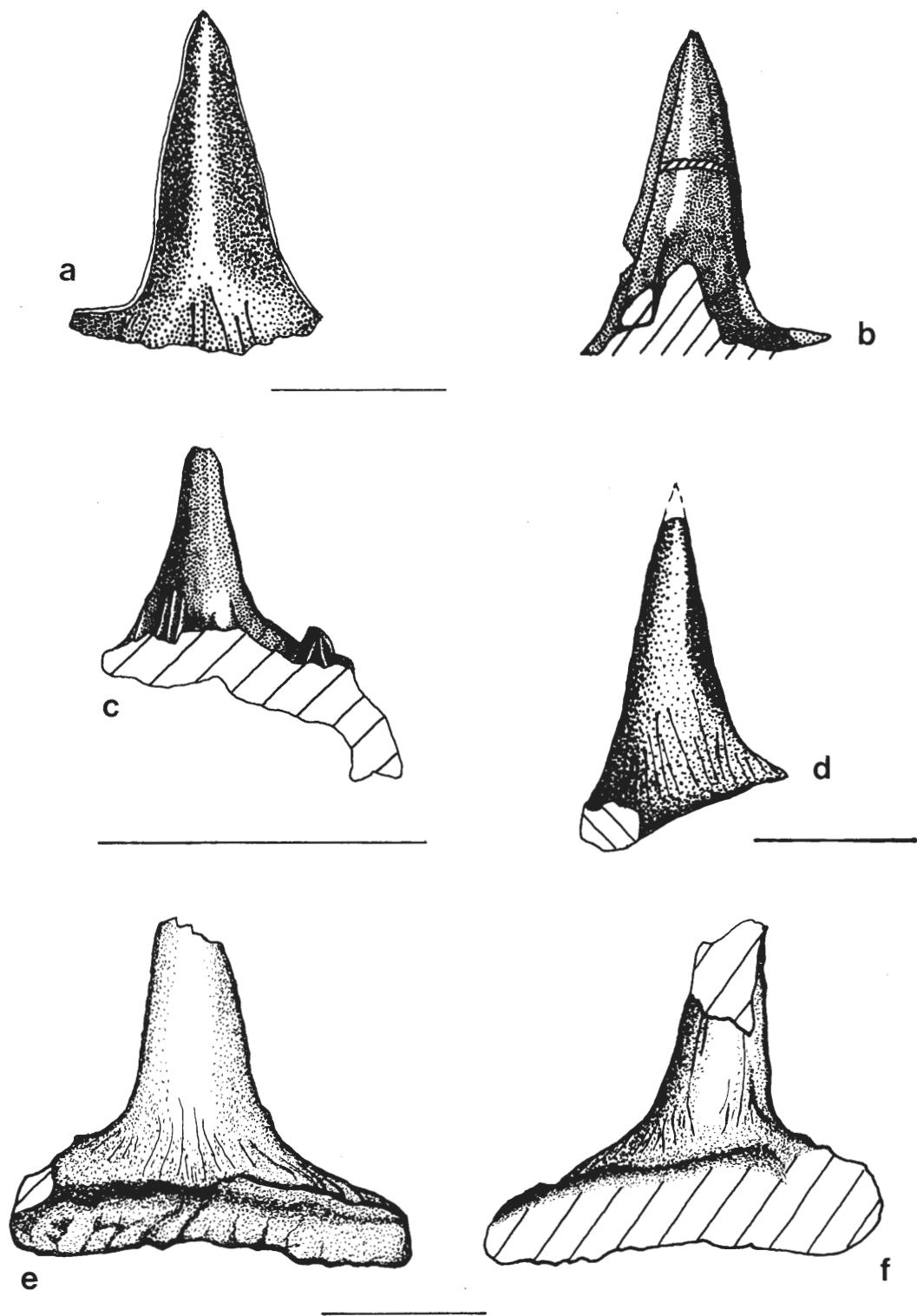


Abb. 7: *Hybodus* sp.: PHB W 134: a in labialer Ansicht, b in lingualer Ansicht. Deutlich sind die mesiale sowie die distale Schneidekanten entwickelt. c PHB W 126 in lingualer Ansicht, man beachte die einzelne Nebenspitze, die ebenso wie die Hauptspitze mit Rippen besetzt ist. d PHB W 129 in labialer Ansicht. WMfN P 13348: e labiale Ansicht, f linguale Ansicht. Die Hauptspitze ist sehr schlank geformt. Die Rippen divergieren radial an der Basis. Die Bruchflächen sind durch Schrägschraffur gekennzeichnet. Maßstäbe entsprechen 0,5 cm.

Anteriore und laterale Zähnen von *Palaeospinax priscus* sind multicuspidat und hochkronig (MAISEY 1977, WOODWARD 1889). Ihre Kronen tragen mehrere Carinae und sind deutlich sigmoidal in labiolingualer Richtung gekrümmmt (CAPPETTA 1987, MAISEY 1977). Dies ist auch für *Synechodus*-Zähne typisch (CAPPETTA 1987, MAISEY 1977, WOODWARD 1889). Im Gegensatz dazu weisen die Zähne aus dem Steinbruch Störmer kaum oder keine Krümmung der Hauptspitze auf (Abb. 7 a-f, Taf. 1, Fig. a, b). Deshalb lassen sich die Zähne aus Wallücke weder der Gattung *Palaeospinax* noch *Synechodus* zuordnen.

Im Unteren Oxfordton gibt es nach MARTILL (1989) hauptsächlich zwei Arten von hybodontiden Haien: *Hybodus obtusus* und *Asteracanthus ornatissimus*. Bei beiden Arten ist eine „clutching-type“ Zahnform entwickelt (CAPPETTA 1987, cf. WOODWARD 1889). Bei *Hybodus grossiconus* AGASSIZ ist eine typische „tearing-type“ Zahnform entwickelt (cf. SCHAEFFER & PATERSON 1984). Nach PRIEM (1911) ist diese Art vom Bathonium bis Oxfordium in Europa vertreten. Beim Vergleich mit Zähnen dieses Hybodontiden im Natural History Museum in London (zum Beispiel BMNH P. 2184) fiel ihre morphologische Ähnlichkeit mit den Exemplaren aus Wallücke auf. Auch SCHAEFFER & PATERSON (1984) stellten die Ähnlichkeit der Zahnform von jurassischem *Hybodus*-Zähnen aus dem Westen der Vereinigten Staaten mit solchen von *Hybodus grossiconus* fest. Wegen des geringen Materials und der schwierigen Bestimmung von hybodontiden Zähnen auf dem Art niveau schlossen die Autoren die Identifizierung mit *Hybodus* sp. ab.

Familie Acrodontidae CASIER 1959
***Asteracanthus* AGASSIZ 1837**

Den Angaben von MARTILL & HUDSON (1991) zufolge sind nur zwei Arten der Gattung *Asteracanthus* im Oxford Clay vertreten. Während *Asteracanthus acutus* nur durch den verschollenen Holotypen, einen dorsalen Flossenstachel, repräsentiert ist, kennt man von *Asteracanthus ornatissimus* sowohl Flossenstacheln als auch die heterodonten Bezahlung. Er ist im Oxford Clay der am häufigsten gefundene Selachier.

***Asteracanthus ornatissimus* AGASSIZ 1837**
Taf. 1, Fig. c

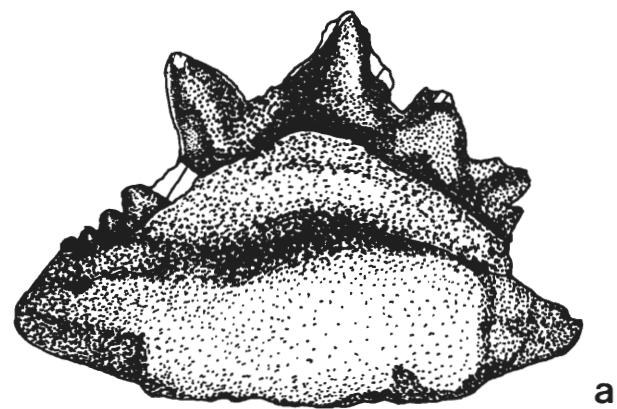
Asteracanthus ornatissimus ist in Wallücke nur durch einen rechten Lateralzahn (PGG 1) nachweisbar. Am meisten fällt seine Größe auf. Er ist 4,2 cm lang, ca. 1,3 cm breit und apicobasal ca. 0,8 cm hoch, womit er der bisher größte Haizahn von dieser Fundstelle ist (cf. Taf. 1, Fig. c vs. Taf. 1, Fig. a, b, d-j). Seine Wurzel ist nicht erhalten.

In der apicalen Aufsicht erscheint die Zahnform annähernd trapezoidal (Taf. 1, Fig c). Charakteristisch sind dabei die sich stark verzweigenden Schmelzfalten, die insgesamt recht gleichförmig niedrig sind. Diese Falten haben ihren Ursprung in dem Tuberkele, der sich im mesialen Drittel der Krone befindet. Die Falten gehen nach mesial und vor allem distal in ein feineres netzförmiges Muster über. Ein schwach hervorgehobener Kamm trennt die Labial- von der Lingualseite (Taf. 1, Fig c). Die tuberkelartig ausgebildete Hauptspitze ist kennzeichnenderweise sehr flach, aber noch deutlich hervorgehoben. Die mesiolabiale Kante ist leicht gerundet, ebenso die linguodistale Kante. Sowohl in der labialen, als auch in der lingualen Ansicht erscheint der Zahn leicht sinusartig gewellt. Dabei liegt der Scheitel der Wellung im Bereich der Hauptspitze der Krone. Den gleichen Modus beschreibt CAPPETTA (1987) für Lateralzähne von *Asteracanthus*. Der Übergangsbereich von der Krone zur Wurzel wird durch einen ca. 1-2 mm dicken Saum gebildet. Um die gesamte Kronenbasis herum trägt er charakteristische feine, vertikale Rippen in einem relativ gleichmäßigen Abstand von ca. 1 mm.

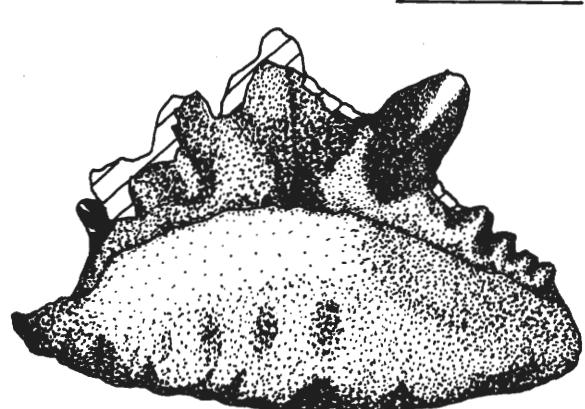
Durch die aufgezeigten Merkmale lässt sich dieser Zahn als *Asteracanthus ornatissimus* identifizieren. Damit ist auch ein Selachier mit einem Mahlgeiß („clutching-type“ Zahnform sensu CAPPETTA 1987) für Wallücke nachgewiesen worden.

Subcohorte **Neoselachii** COMPAGNO 1977
Superordnung **Squalomorphii** COMPAGNO 1973
Ordnung **Hexanchiformes** BUEN 1926
Familie **Hexanchidae** GRAY 1851

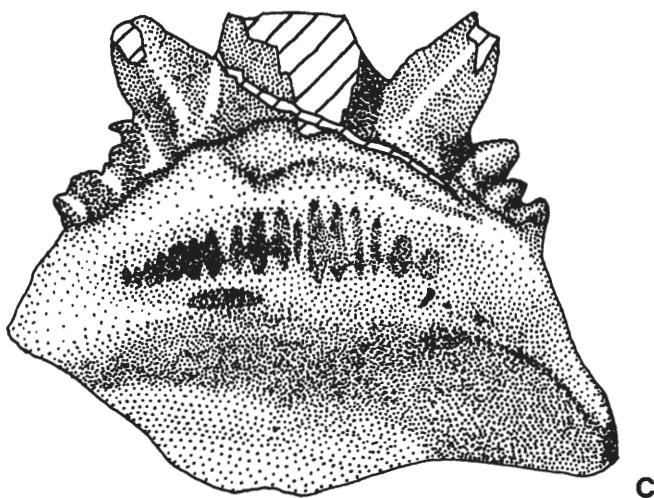
Die hier benutzte Klassifizierung des hexanchiden Materials beruht auf der von CAPPETTA (1990) durchgeföhrten Revision der von WARD & THIES (1987) revidierten Systematik der basalen Hexanchiden. Wäh-



a



b



c

Abb. 8: *Notidanus muensteri* : PHB W 124/4 symphysialer Zahn in: a lingualer Ansicht, b labialer Ansicht. Dieses Stück weist viele kleine Nebenspitzen auf. c PHB W 120/4 symphysialer Zahn in lingualer Ansicht. Die Reihe der Nährforamina ist auf der verdickten Wurzel gut erhalten. Die Schrägschraffur zeigt Bruchflächen an. Maßstab entspricht 0,5 cm.

rend MAISEY (1986) die Gattung *Notidanoides* allein auf skelettanatomischer Basis aufstellte, widmeten sich WARD & THIES (1987) der Bezahlung von Vertretern dieser Gattung. WARD & THIES (1987) lehnen in ihrer Revision eine von PFEIL (1983) gemachte Einordnung basaler Hexanchiden ab, weil seine Typusgattung *Eonotidanus* auf einem unbestimmbaren Zahnfragment von *Notidanus contrarius* MÜNSTER basiert. In diese Gattung reihte PFEIL alle jurassischen Arten der Hexanchidae GRAY ein. Dafür schlugen WARD & THIES (1987) folgende Klassifizierung vor: die Gattung *Notidanoides* MAISEY mit den Arten *N. muensteri*, *N. arzoensis* und *N. pockrandti* sowie die Gattung *Paranotidanus*. Als jüngere Synonyma für *N. muensteri* werden die Arten *N. eximus*, *N. huegeliae* und *N. daviesi* genannt. Jedoch geben die Autoren weder Typus noch Diagnose für ihre neue Gattung *Paranotidanus* an. CAPPETTA (1990) greift diese Aspekte auf, um die Gültigkeit dieser Gattung in Frage zu stellen. Weiterhin erkennt er im Typus der Gattung *Notidanoides* MAISEY das bisher einzige bekannte Exemplar dieser Gattung, da es morphologisch nicht mit *Notidanus muensteri* AGASSIZ übereinstimmt. Aus diesem Grund argumentiert CAPPETTA für die Beibehaltung der Taxa *Notidanus muensteri* AGASSIZ und *Notidanus serratus* FRAAS.

Die basalen Hexanchiden unterscheiden sich in der Morphologie der Wurzel von fortschrittlicheren Formen (CAPPETTA 1987). Die basale Gruppe dieser Familie behält eine labiolingual verdickte Wurzel als primitives Kennzeichen bei (CAPPETTA 1987). Bei den fortschrittlicheren Vertretern ist die Wurzel hingegen abgeflacht (CAPPETTA 1987). Ebenso wie ihre fortschrittlicheren Nachfolger haben die basalen Hexanchiden eine „cutting-clutching“-Zahnmorphologie entwickelt (CAPPETTA 1987). Charakteristisch für die Bezahlung der Hexanchiden ist ihre mono- und dignathische Heterodontie (CAPPETTA 1987). Also bestehen nicht nur Unterschiede in der Zahnform zwischen Ober- und Unterkieferzähnen, sondern es variiert auch die Zahnmorphologie innerhalb eines Kiefers. Diese starke Heterodontie ist offensichtlich für die vielen Synonyma und unterschiedlichen Klassifikationsansätze der basalen Hexanchiden verantwortlich.

***Notidanus* MÜNSTER 1843**
***Notidanus muensteri* AGASSIZ 1843**
 Abb. 8 a-c, 9 a-d, Taf. 1, Fig. d-g

Die meisten hexanchiden Zähne (PHB W 115/4, PHB W 116/4, PHB W 117/4, PHB W 119/4, PHB W 120/4, PHB W 121/4, PHB W 122/4, PHB W 124/4, PHB W 125/4, PHB W 131, WMfN B 011) können dieser Gattung und Art zugeordnet werden. Vorhanden sind Symphysen- sowie laterale Ober- und Unterkieferzähne. Bei den meisten Exemplaren ist nur die Zahnkrone erhalten, bei einigen zusätzlich noch die Wurzel studierbar. Die Zähne sind meist nicht größer als 1 bis 1,5 cm.

Die Symphysenzähne (PHB W 120/4, PHB W 122/4, PHB W 124/4, PHB W 125/4) sind mehr oder minder bilateral symmetrisch (Abb. 8 a-c, Taf. 1, Fig. d, f). In der Mitte trägt die Krone einen prominenten Acrocon. Zu beiden Seiten schließen sich vier, eventuell auch fünf (PHB W 125/4) distalwärts sukzessiv kleinere Nebenspitzen an. Die Oberfläche der Kronen ist glatt und ohne Schneidekanten oder Rippen.

Unterhalb der Kronenbasis ist die Labialseite der Wurzel ein wenig wulstartig verdickt. Auf der Lingualseite ist die Wurzel verdickt und massiv. Beide Flächen sind mit kleinen Grübchen oder Rinnen (Nährforamina) bestückt. Diese verlaufen apicobasal. Sie sind in einer mesiodistalen Reihe auf mittlerer Höhe der Wurzel hintereinander angeordnet.

Die Lateralzähne sind in vielen Fällen gut erhalten (PHB W 115/4, PHB W 116/4, PHB W 117/4, PHB W 119/4, PHB 121/4, PHB W 131, WMfN B 011) (Abb. 9 a-d, Taf. 1, Fig. e, g). Charakteristisch sind ihre labiolingual abgeflachten Kronen, vor allem mit ihrem prominenten Acrocon und den kleineren distalen Nebenspitzen, sowie die deutlich nach lingual ausgebuchtete Wurzel. Oberkieferzähne (Abb. 9 c, d, Taf. 1, Fig. e) unterscheiden sich von denen des Unterkiefers (Abb. 9 a, b, Taf. 1, Fig. g), in dem ihr Acrocon senkrecht orientiert ist. Im Gegensatz dazu sind die Hauptspitzen der Unterkieferzähne nach distal geneigt (Abb. 9 a, b, Taf. 1, Fig. g). Sie besitzen zum Teil auch einen massiveren Basisquerschnitt durch die Hauptspitze. Außerdem ist die mesiale Schneidekante des Acrocons in den Unterkieferzähnen deutlicher ausgeprägt als in den Zähnen des Oberkiefers. Diese mesiale Schneidekante ist ungezähnelt (Abb. 9 a, b). Sie läuft als mesiale Verlängerung des Acrocons in Form eines geraden bis schwach konkaven Kammes die Hauptspitze entlang nach mesial und basal. Meistens sind drei distale Nebenspitzen entwickelt. Die Größe der Nebenspitzen nimmt nach distal hin kontinuierlich ab.

Die hier beschriebenen Zähne von Wallücke stimmen mit der von WARD & THIES (1987) gegebenen Diagnose für *Notidanoides* überein, da sie keine mesiale Sägekante oder Seitenkronen besitzen und über

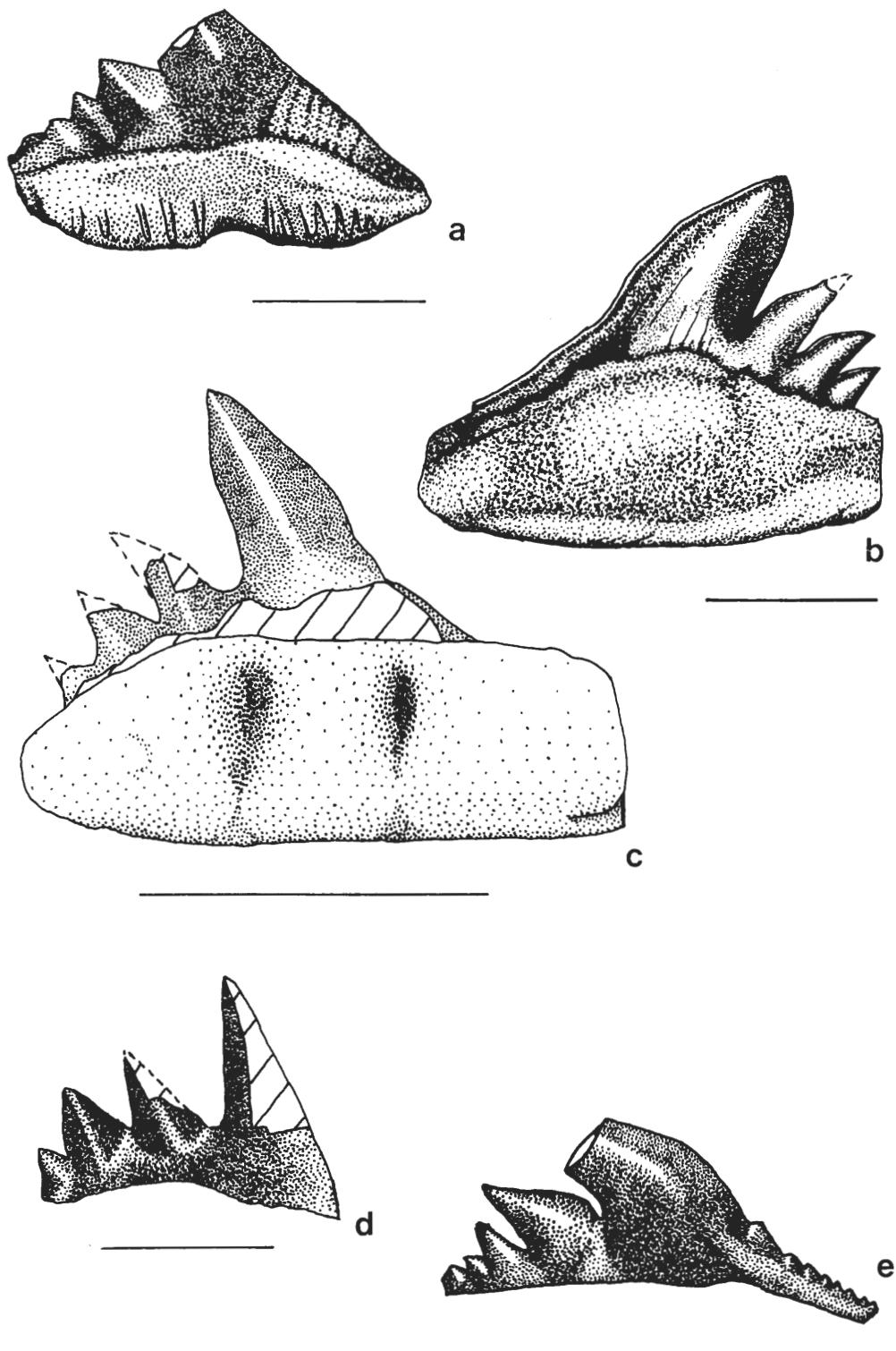


Abb. 9: *Notidanus muensteri*: a PHB W 121/4 unterer Lateralzahn in lingualer Ansicht. Man vergleiche in dieser Abbildung die unterschiedliche Morphologie von Ober- und Unterkieferzähnen. b PHB W 119/4 unterer Lateralzahn in lingualer Ansicht. Viele charakteristische Kennzeichen der Gattung *Notidanus* sind hier sichtbar: eine ungesägte mesiale Schneidekannte, der prominente Acrocon, die sukzessive nach distal kleiner werdenden Nebenspitzen sowie die verdickte Wurzel. Maßstab entspricht 0,5 cm. c PHB W 117/4 oberer Lateralzahn in lingualer Ansicht. In diesem Fall ist die

eine betonte longitudinale Verbreiterung der lingualen Wurzelseite verfügen. Weiterhin dürfte ihre Morphologie innerhalb der Variationsbreite jener Zähne von *Notidanus muensteri* liegen und werden deshalb auch als solche bestimmt. So gibt es vielfach auffallende morphologische Übereinstimmungen zwischen den hier vorgestellten Stücken und solchen, die WOODWARD (1886) auf seiner Tafel VI für die Taxa *Notidanus muensteri* (inklusive *N. eximus*, *N. huegeliae* und *N. daviesi*) abbildete.

***Notidanus serratus* FRAAS 1855**

Abb. 9 e, Taf. 1, Fig. h

Von diesem hexanchiden Haitaxon ist nur ein sicherer Nachweis in Form einer Zahnkrone zu erwähnen (PHB W 123/4; Abb. 9 e, Taf. 1, Fig. h). Sie ist von typischer hexanchoider Gestalt, indem sie labiolingual abgeflacht ist, einen prominenten Acrocon trägt und über eine gewisse Anzahl an distalen Nebenspitzen verfügt. Die Krone entstammt dem lateralen Bereich des rechten Unterkiefers. Im Gegensatz zu den Zahnkronen von *Notidanus muensteri* ist bei diesem Exemplar der Acrocon stark nach distal gekrümmmt (Abb. 9 e, Taf. 1, Fig. h). Außerdem ist seine mesiale Schneidekante deutlich gesägt, beziehungsweise mit kleinen Nebenspitzen besetzt (Abb. 9 e, Taf. 1, Fig. h). Es sind insgesamt vier distale Nebenspitzen vorhanden. Dies sind nach den Angaben von CAPPETTA (1990) die charakteristischen Merkmale, um die Arten *N. muensteri* und *N. serratus* anhand ihrer Zahnmorphologie zu unterscheiden.

Ordnung **Lamniformes** BERG 1958

Familie **Lamnidae** MÜLLER & HENLE 1838

Lamnidae indet.

Abb. 10 a-d, Taf. 1, Fig. i, j, Taf. 2, Fig. a-d, h

Zähne von Lamniden besitzen eine charakteristische Morphologie. Die Hauptspitzen sind im labiolingualen Profil sigmoidal gekrümmmt, wobei die Spitze leicht nach labial gerichtet sein kann. Die Schmelzoberfläche ist glatt und trägt außer je einer mesialen und einer distalen deutlichen Schneidekante keine weitere Ornamentierung (Abb. 10 a-d, Taf. 1, Fig. i, j, Taf. 2, Fig. a). Die Schneidekanten enden an der Basis der Hauptspitze. Sie sind über ihre gesamte Länge ungesägt. Die Labialseite der Hauptspitze ist flach bis schwach konvex (Taf. 2, Fig. a). Auf der Lingualseite tritt jedoch eine starke Konvexität der Hauptspitze auf. Nebenspitzen können auftreten, sind aber häufig reduziert. Die Zahnwurzel ist im anterioren Kieferbereich deutlich bilobat ausgebildet, wobei die Äste häufig nach basal umbiegen. Dieses Merkmal kann bei den Zähnen von Wallücke nicht beobachtet werden, da bei keinem die Wurzel gut genug erhalten ist.

Ein Merkmal, das die Lamniden mit allen anderen Neoselachiern teilen, ist ihr dreischichtiger Zahnschmelzaufbau (REIF 1973). Nach der Beschreibung von REIF (1973) kann man vom Schmelz-Dentin-Kontakt zur Außenfläche hin eine wirrfaserige Schmelzsicht, eine parallelfaserige Schmelzsicht und eine sehr dünne äußere Glanzschicht unterscheiden. PREUSCHOF et al. (1974) zeigen, daß die Glanzschicht die Entstehung von Rissen im Zahn verhindert, während die parallelfaserige Schicht den Biegungswiderstand erhöht. Bei primitiveren Haien (zum Beispiel *Hybodus*) besteht der Schmelz nur aus einer Einzelkristallitsicht (REIF 1973).

Im Rasterelektronenmikroskop (Taf. 2, Fig. b-d) sind drei strukturell unterschiedliche Lagen zu differenzieren. Am Schmelzkontakt zum Dentin sind Bündel und Strahlen von ungeordnet divergierenden und sich umschlingenden Apatitkristalliten zu beobachten. Diese basale Enameloidlage entspricht dem von REIF

(Fortsetzung Abb. 9)

Wurzel sehr massiv entwickelt. Der Acrocon ist schlank und gerade. d WMfN B 011 oberer Lateralzahn in labialer Ansicht. *Notidanus serratus*: e PHB W 123/4 unterer Lateralzahn in labialer Ansicht. Die gesägte mesiale Schneidekante ist typisch für diese Hexanchidenspezies. Maßstab entspricht 0,5 cm. Die Schrägschraffur deutet die Bruchflächen an, während die gestippte Linie die Umriße der beschädigten Nebenspitzen ergänzt. Alle Maßstäbe, außer für b und e, entsprechen 1 cm.

(1973) beschriebenen wirrfaserigen Schmelz. Diese Schicht ist ca. 10 µm dick. Zur Zahnoberfläche hin geht diese Struktur in eine Ordnung von parallelen Bündeln über. Sie sind in Reihen parallel zueinander orientiert und verlaufen parallel und senkrecht zur Zahnoberfläche. Diese straffe Ordnung von parallelen Kristallitbündeln charakterisiert den parallelfaserigen Schmelz. Ihre Dicke beträgt in der von uns gewählten Schliffebene ca. 60 µm. Nach außen wird sie von einer sehr dünnen Schicht oberflächenparalleler Apatitkristallite begrenzt.

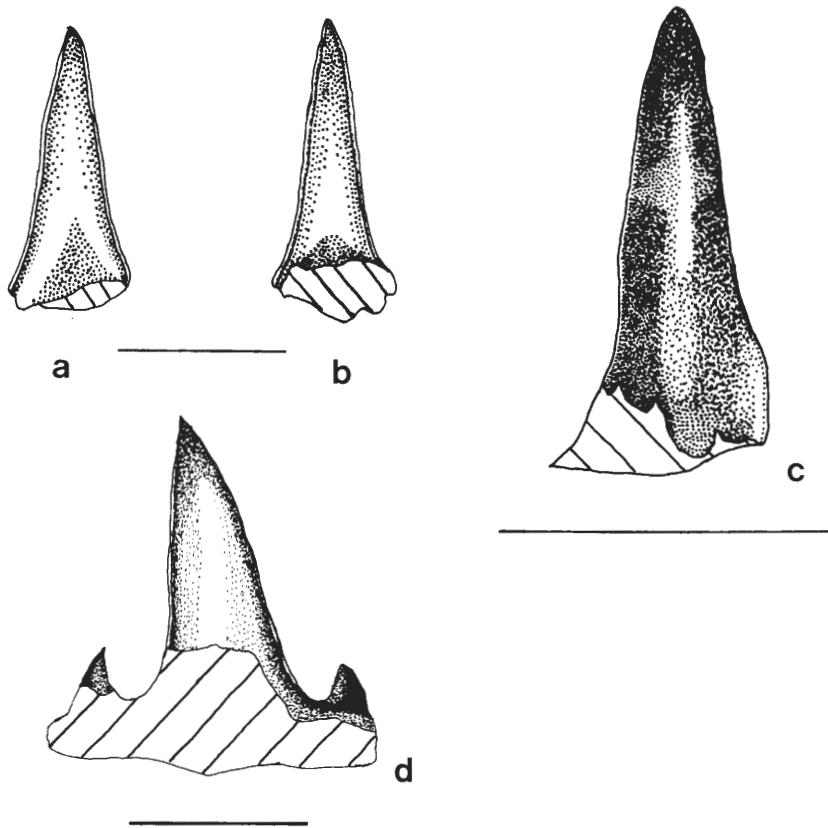


Abb. 10: Lamnidae indet.: PHB W 132 anterolateraler Zahn in: a labialer Ansicht, b lingualer Ansicht. Die sehr schlanke Hauptspitze besitzt charakteristische mesiale und distale Schneidekanten. Die Schrägschraffur kennzeichnet Bruchflächen. c PHB W 130 anterolateraler Zahn in lingualer Ansicht. Diese sehr lange und schlanke Spitze ist deutlich sigmoidal nach labiolingual gekrümmmt. d PHB W 127 anterolateraler Zahn in labialer Ansicht. Dies ist der am besten erhaltene lamnide Zahn, der bisher in Wallücke geborgen wurde. Hier sind sowohl die mesiale als auch die distale Schneidekante erhalten. Die Bruchfläche ist durch eine Schrägschraffur kenntlich gemacht. Maßstäbe entsprechen 0,5 cm.

Diese Lage ist ca. 4 µm dünn (Taf. 2, Fig. d). Ihre Kristallite sind regellos in der oberflächenparallelen Ebene orientiert. Auffällig ist ihre geringe Länge (max. 0,5 µm), wenn man sie im Verhältnis zu den Längen des wirr- oder parallelfaserigen Schmelzes betrachtet. Die Struktur dieser äußersten Enameloidschicht entspricht der von REIF (1973) beschriebenen Glanzschicht. Nur an wenigen Stellen konnte diese Lage studiert werden, da sie anderenorts nicht erhalten blieb. Dafür hinterließ sie aber einen saumartigen Freiraum gleicher Mächtigkeit (Taf. 2, Fig. d). Es ist deshalb anzunehmen, daß die Glanzschicht bei der Präparation der REM-Probe fast vollständig entfernt wurde (eventuell beim Ätzvorgang), oder daß sie nach der Einbettung in das Gestein aufgelöst wurde. Diese Vermutungen wurden durch Schlußfolgerungen von THIES (1983) angeregt, der bei einem ähnlichen Problem die schlechte Erhaltung der Glanzschicht von *Palaeobrachaelurus alisonae* entweder auf diagenetische Vorgänge oder auf unsachgemäbes Ätzen zurückführt.

Die rasterelektronenmikroskopische Analyse des Schmelzaufbaus von PHB W 132 (Taf. 2, Fig. b-d) zeigt eine Gliederung in drei Schichten (wirr- und parallelfaseriger Schmelz sowie äußere Glanzschicht), wie sie

für Neoselachierzähne typisch ist (REIF 1973). Deshalb kann dieser Zahn den Neoselachiern zugeordnet werden. Auf Grund der für Lamniden typischen morphologischen Merkmale wird er wie auch die übrigen Zähne (PHB W 114/4, W 127, W 130) zu den Lamniden gestellt. Zwar weisen die Zähne von *Palaeospinax* ebenfalls eine sigmoidale Krümmung der Hauptspitze (MAISEY 1977, WOODWARD 1889) sowie einen dreilagigen Schmelz auf (REIF 1974), aber im Gegensatz zu Lamnidenzähnen besitzen sie einen annähernd runden Querschnitt durch die Hauptspitze, deren Oberfläche mit Rippen ornamentiert ist (MAISEY 1977, CAPPETTA 1987).

Soweit diese Einstufung richtig ist, sind die Exemplare von Wallücke die geologisch ältesten Repräsentanten ihrer Familie. Das nächst jüngere Vorkommen eines Lamniden wurde im unteren Tithon (oberer Jura) von Eichstätt (Süddeutschland) gefunden und von BEAUMONT (1960) als *Palaeocarcharias stromeri* beschrieben. Er wurde von SCHAEFFER & PATTERSON (1984) zu den Orectolobiden gestellt. Von CAPPETTA (1987) wird diese Gattung jedoch als *?Lamniformes incertae familiae* geführt. Den Angaben CAPPETTAs (1987) folgend dürfte ein lamniformer Zahn aus dem Oberjura von Moskau (Rußland) ebenfalls der Gattung *Palaeocarcharias* angehören. Der erwähnte Zahn wurde von KIPRIJANOFF (1880) zusammen mit *Sphenodus*-Zähnen unter dem Namen *Cladodus stuschurovskii* beschrieben und in seiner Tafel 1, Figur 4, abgebildet.

Subklasse **Holocephali** BONAPARTE 1832-1841
Ordnung **Chimaeriformes** BERG 1940
Unterordnung **Chimaeroidei** PATTERSON 1965

Unter den Knorpelfischresten von Wallücke treten, in einer weiteren Analogie zur britischen Oxfordton-Fauna, auch Chimärenreste in Form von Dentalplatten auf (WOODWARD 1892, WARD & McNAMARA 1977, MARTILL & HUDSON 1991). Bisher wurden zwei solche Stücke identifiziert. Beide waren zu fragmentär, um eine genauere Zuordnung zu ermöglichen.

Chimaeroidei indet.
Taf. 2, Fig. e

Mit WMfN P 17008/5 (Taf. 2, Fig. e) liegt eine isolierte rechte Mandibularplatte vor. Sie ist ca. 7 cm lang und 4 cm breit. Die Platte besitzt eine langgestreckte dreieckige Form. Die Außenfläche ist konvex geformt, während die orale Fläche und die Symphyse konkav sind. Der Oralrand ist größtenteils beschädigt, so daß die charakteristische Konkavität sowie die daraus hervorgehende Erhebung nicht erhalten sind. Dies gilt auch für die ebenfalls zur Bestimmung wichtigen Reibhügel. Der Oralrand scheint relativ schmal gewesen zu sein und ging wohl mit einer Rundung in den gleichfalls beschädigten Postoralrand über. Der posteriore Teil der Zahnplatte fehlt überwiegend. Die Symphyse ist ebenfalls im posterioren Bereich fragmentär, läßt aber vermuten, daß sie relativ lang war. Anterior ist sie durch eine enge, längsparallele Rinne gegliedert, die zur Spitze hin ausläuft. Dort bildet ein stumpfkönischer Kegel die Schnabelspitze. Sie ragt deutlich über den Oralrand hinaus und ist im Querschnitt in etwa dreieckig. Eine symphysiale Reibfläche ist nicht beobachtet worden. Abschließend ist zu bemerken, daß die Dentalplatte bereits beschädigt im Sediment eingebettet wurde.

Aufgrund des fragmentären Zustandes läßt sich keine genauere Klassifizierung dieser Mandibularplatte vornehmen. Dagegen ist es teilweise möglich, die Zuordnung zu Chimären aus dem Oxfordton, deren Mandibularplatten bekannten sind (*Ischyodus beaumonti*, *Ischyodus egertoni*, *Brachymylus altidens* und *Pachymylus leedsi*; MARTILL & HUDSON 1991), auszuschließen. So sind für *Brachymylus altidens* symphysiale Reibflächen bekannt (WARD & McNAMARA 1977), die bei WMfN P 17008/5 primär fehlen. Bei *Pachymylus leedsi* befindet sich die mediane Reibfläche anterior am Oralrand (WARD & McNAMARA 1977). Wäre dies auch an der Zahnplatte WMfN P 17008/5 so angeordnet, dann hätte man zumindest Reste beobachten können. Da dies nicht der Fall ist, kann es sich auch nicht um dieses Taxon handeln. Mandibularplatten von Chimären der Gattung *Ischyodus* sind durch einen stark gegliederten Oralrand (RIESS 1887) und eine enge Symphyse gekennzeichnet. Bei WMfN P 17008/5 ist der Oralrand zwar beschädigt, aber es scheint wegen der geringen Knochendicke unwahrscheinlich, daß hier eine stark gegliederte Oralante vorlag. So mit kommt auch diese Gattung für eine Zuordnung des beschriebenen Fundes nicht in Frage.

Der zweite Chimärenrest (PHB W 100) ist aufgrund der starken Beschädigung nur als Dentalplatte zu erkennen, ohne daß eine genauere anatomische oder gar systematische Identifizierung möglich wäre. An diesem Fragment ist jedoch die Schmelzschicht besser zu erkennen als bei WMfN P 17008/5.

Klasse **Osteichthyes** HUXLEY 1880
Subklasse **Actinopterygii** COPE 1887
Ordnung **Semionotiformes** ARAMBOURG & BERTIN 1958
Familie **Semionotidae** WOODWARD 1890
Lepidotus AGASSIZ 1832
cf. **Lepidotus** sp.

Eine einzelne, zum Teil beschädigte Schmelzschuppe (PWB 010) von 2,9 cm Länge und 2,1 cm Breite lässt sich auf Grund ihrer charakteristischen rhombischen Form zur Gattung *Lepidotus* stellen.

Subklasse **Teleostei** MÜLLER 1846
Familie **Pachycormidae** WOODWARD 1895
Leedsichthys WOODWARD 1889

Ergänzung zur Diagnose durch MARTILL 1988a: Die Knochenhistologie ist geprägt durch das Fehlen der Compacta. Haarfeine, parallel zur Oberfläche und zueinander sowie mehr oder minder längsverlaufende Blutgefäßkanälchen verleihen den Knochen eine faserige Struktur. Nur im Zentrum der Branchialbögen wurde ein mit Medularräumen erfüllter Bereich festgestellt. Schädelknochen scheinen im Verhältnis zu ihrer enormen Größe sehr flach und dünn zu sein.

B e m e r k u n g e n: Die monospezifische Gattung *Leedsichthys* wird auf Grund der Struktur der Flossenstrahlen zur Familie der Pachycormidae gezählt (WOODWARD 1895). Da die bisher bekannt gewordenen Reste dieser Gattung sehr fragmentär sind, ist eine sichere Zuordnung zur Zeit nicht möglich. PATTERSON (1973) betrachtet diese Familie als ein Plesion innerhalb der Teleostei. In der hier benutzten Systematik nach CARROLL (1988) ist die Familie Pachycormidae nicht in der Division Teleostei enthalten.

Ein charakteristisches Merkmal von *Leedsichthys* ist seine enorme Größe und damit auch die seiner Knochen. MARTILL (1985b, 1988a) schätzt die Länge des Fisches auf ca. 13 m. Dies ist eine vorsichtige Näherung, die auf dem Größenvergleich des Kiemenkorbes und der Schwanzflosse von *Leedsichthys* und dem vermutlich nahe verwandten *Asthenocormus* basiert. MARTILL (1988a) sowie MARTILL et al. (1994) stellten eine mögliche Beurteilung der Ernährungsweise von *Leedsichthys* vor. Demnach soll sich dieser Fisch analog zu den heutigen Walhaien (Rhinocodontidae) und Riesenhaien (Cetorhinidae) sowie zu den Bartenwalen (Mysticeti) als Filtrierer ernährt haben.

Leedsichthys problematicus WOODWARD 1889
Abb. 6 a, b, Abb. 11, 12, Taf. 2, Fig. f, g

Der überwiegende Anteil des untersuchten Materials von Wallücke lässt sich diesem Fisch zuordnen. Die Identifizierung der einzelnen Skelettelemente ist jedoch nicht einfach, da bisher nur wenige zusammenhängende Funde bekannt geworden sind. MARTILL (1988a) gibt eine Übersicht der bisher identifizierten Skelettelemente. Dazu gehören verschiedene Knochen aus dem Cranial- (Hyomandibulare, Ceratohyale, Cleithrum, Frontale ?) und Kiemenbereich (Kiemenkorb, Branchiostegalstrahlen), Flossenstrahlen der Pectoralflossen, eine komplette Schwanzflosse und mehrere Reste von Flossenstrahlen. Besonders häufig in der fossilen Überlieferung dieses Fisches im Oxford Clay sind „Kiemenrechen“ und deren feine Nadelzähnchen (Martill 1988a). Vor allem die Schädelknochen wurden anhand ihrer Größe und ihrer faserigen Struktur als solche erkannt (Martill 1988a). Sie sind als flache Knochenplatten ausgebildet. Allerdings erscheint uns eine genauere anatomische Identifizierung dieser Knochen zur Zeit nicht möglich zu sein, da kein artikuliertes oder besser erhaltenes Material zur Verfügung steht, bei dem sich durch vergleichende Anatomiestudien diese Knochenelemente eindeutig identifizieren lassen.

Die englischen Funde von *Leedsichthys* wurden auf Grund ihrer Größe in der Vergangenheit häufiger mit Dinosaurierknochen verwechselt oder als solche mißdeutet (HULKE 1887, HUENE 1901; siehe auch MARTILL 1988a). Es stellte sich jedoch während der Untersuchung des Materials von Wallücke heraus, daß sich die Reste dieser Gattung in der Knochenstruktur von Tetrapodenknochen unterscheiden. Das Vorhandensein haarfeiner, parallel zur Oberfläche und zueinander verlaufender Blutgefäßkanälchen sowie das Fehlen einer Compacta waren dabei die Kriterien um die Funde von denen höherer Vertebraten zu unterscheiden (Taf. 2, Fig. f).

Eine weitere Charakterisierung der Knochenhistologie im Dünnschliff war uns leider nicht möglich, da sich der Knochen als sehr stark diagenetisch verändert erwies. Dabei ist die für Knochen typische und für genauere Untersuchungen wichtige Doppelbrechung nicht mehr vorhanden. Die Knochenhistologie von *Leedsichthys* wurde unabhängig von unseren Untersuchungen kürzlich von BARDET et al. (1993b) untersucht, wobei ihnen besser erhaltenes Material aus dem Callovium der Normandie zur Verfügung stand. Nach diesen Untersuchungen ähnelt der Knochen von *Leedsichthys* stark dem großer mariner Tetrapoden wie Walen, Meeresschildkröten, Plesiosauriern und Ichthyosauriern. Möglicherweise hat *Leedsichthys* auch eine erhöhte Stoffwechselrate gehabt. Diese Art von Knochen unterscheidet sich aber deutlich von der terrestrischer Tetrapoden, die eine gut ausgebildete Compacta besitzen.

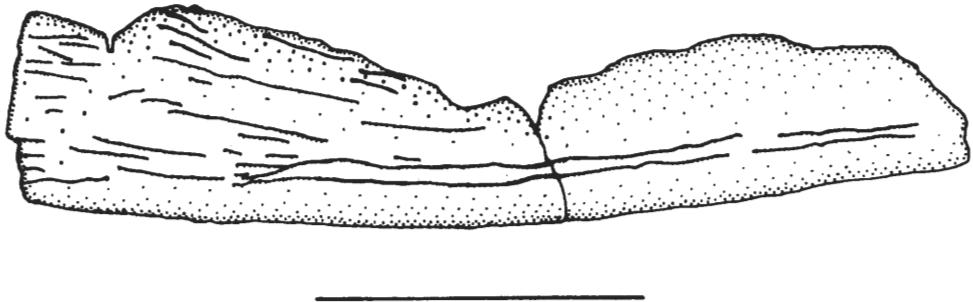


Abb. 11: *Leedsichthys problematicus* : PHB W 138/4 Kiemenrechen in ? lateraler Ansicht. Der konvexe, in dieser Abbildung unten liegende Rand ist von MARTILL (1988a) als Ventralrand angesehen worden. Der dorsale Rand trägt die Rinne, in der die nadelförmigen Zähne (hier nicht erhalten) senkrecht vom Knochen abstanden. Die Seitenwände der Rinne sind stark beschädigt. Nach links wäre im vollständig erhaltenen Kiemenrechen die gegabelte Ansatzstelle für den Kiemenbogen gefolgt; Maßstab entspricht 2,5 cm.

Die von uns beobachteten groben histologischen Merkmale bewährten sich nicht nur beim Studium des Materials aus dem Wiehengebirge, sondern auch bei der Identifizierung von *Leedsichthys*-Resten in den Sammlungen des BMNH in London sowie des SMC in Cambridge. Dabei konnten einige Kiemenbögenabschnitte erkannt werden, die fälschlicherweise als Stegosaurierreste (Schwanzstacheln) beschrieben wurden (HUENE 1901) und gekennzeichnet waren.

MARTILL (1988a) gibt in seiner emendierten Diagnose für *Leedsichthys problematicus* unter anderem an, daß die faserige Struktur der Knochen ein charakteristisches Merkmal sei. In seiner Diskussion (S. 672) gibt er jedoch zu bedenken, daß diese Knochenstruktur nicht zur Identifizierung von isoliertem Material geeignet sei, da sie auch in großen Plio- und Dinosaurierknochen auftreten könne. Wie schon vorher diskutiert wurde, ist es durch genauere histologische Untersuchungen möglich, Knochen von *Leedsichthys problematicus* von Tetrapodenknochen zu unterscheiden (contra MARTILL 1988a). Deshalb ist es notwendig, MARTILL's Aussage bezüglich der Knochenstruktur von *Leedsichthys problematicus* zu präzisieren, denn erst dadurch wird dieses Merkmal diagnostisch. Ein weiterer Punkt ist, daß mit diesem Merkmal ein zum Teil bewährtes Mittel zur Unterscheidung von *Leedsichthys problematicus*- und Tetrapodenknochen zur Verfügung steht. Damit können Verwechslungen, wie sie in der Vergangenheit vorkamen (HULKE 1887, HUENE 1901, siehe auch GALTON 1985, MARTILL 1988a), in Zukunft vermieden werden.

Unter den Resten von *Leedsichthys problematicus* aus dem Steinbruch Störmer finden sich einige massive Knochenplatten (WMfN PM 17005/24 und /28, PHB W 76) mit schlecht erhaltenen Rändern und geringer Dicke. Sie tragen eine rauhe Oberfläche, die durch in etwa parallel zueinander verlaufende Rippen gekennzeichnet ist. Solche Knochenplatten stammen wohl aus dem Schädelbereich.

Vermutlich gehört auch ein weiterer merkwürdig gebauter Rest (WMfN 20238 a, b, c, Abb. 5, 6 a) in diesen Körperabschnitt. Es handelt sich hierbei ebenfalls um abgeflachte, teilweise stabförmige Knochen. Man kann dabei einen „Hauptast“ und zwei „Nebenäste“ unterscheiden, die in etwa parallel zueinander orientiert sind. Dabei ist der „Hauptast“ durch eine dünne, wechselnd breite Knochenplatte mit dem längeren „Nebenast“ verbunden. Dadurch entsteht eine unterschiedlich breite und tief eingemuldet Rinne zwischen den

beiden „Ästen“ Der kürzere „Nebenast“ verläuft zunächst parallel zum anliegendem „Hauptast“, beginnt aber auf halber Länge des erhaltenen Stücks mit ca. 25° von ihm zu divergieren. Bemerkenswert ist an dieser Abspaltung, daß die Knochenoberfläche, die normalerweise mit longitudinalen Fasern bedeckt ist, hier zwei sich im spitzen Winkel schneidende Faserrichtungen trägt. Diese laufen im parallelen Abschnitt zusammen und orientieren sich parallel zueinander.

Ein einzelner Rest eines Kiemenrechens (PHB W 138/4; Abb. 11) ist im Steinbruch Störmer gefunden worden. Es handelt sich um eine längliche, abgeflachte Knochenleiste, die einen konvexen und einen eingefurchten, konkaven Rand besitzt. MARTILL (1988a) vermutet, daß es sich bei der konvexen Seite um den Ventralrand des Knochens handelt. Seine Dicke nimmt zum konkaven Rand leicht ab. Die Knochenoberfläche besitzt außer der charakteristischen feinen Faserstruktur auch etwas gröbere, ebenfalls längsorientierte Furchen. Die postulierte Dorsalseite der von WOODWARD (1890) und MARTILL (1988a) beschriebenen vollständigen Kiemenrechen trägt eine quer zum Knochen verlaufende, unregelmäßige Kerbung. Dadurch erscheint der äußere Rand der Rinne gesägt (MARTILL 1988a). Eine solche Ornamentierung ist an PHB W 138/4 nicht zu erkennen. Vermutlich fehlt sie hier, weil die Ränder zu stark beschädigt sind. Dieser Kiemenrechen ist der sicherste Nachweis für *Leedsichthys problematicus* aus Wallücke.

Weiterhin sind isolierte Fragmente von bis zu sechs Branchialbögen überliefert (PHB W 8, W 75, W 99, PMM 14.4-17.4, PSM 01.2-09.2, 10.3-13.3). Sie sind massive, schlank gebaute stabförmige Knochen. Im Querschnitt sind sie annähernd oval, während sie sich distalwärts verjüngen und kreisrund werden. Die eine Seite der Ovalform ist flach bis mäßig stark konvex. Sie trägt stellenweise in der Mitte einen flachen, der Knochenlängsrichtung folgenden Wulst. Die andere Seite besitzt zwei unterschiedlich ausgebildete Hälften. Der untere Bereich ist durch eine stark konvexe Ausbeulung charakterisiert, über der eine flache, longitudinale Rinne verläuft. Deshalb ist der untere Rand gerundet und der obere als schwach gerundeter Kamm oder Wulst entwickelt. Die Rinne scheint im proximalen Abschnitt des Kiemenbogens stärker eingefurcht zu sein als im mittleren und distalen. Häufig sind diese Stäbe durch senkrechte Querbrüche beschädigt. An ihren Bruchflächen läßt sich der Knochenaufbau gut studieren. Zentral ist ein Medullarraum entwickelt. Er wird von massivem Knochen umgeben, der an der Peripherie in haarfeine, längs zur Oberfläche verlaufende Blutgefäßkanälchen übergeht. Eines der Fragmente (PHB W 99) dürfte das proximale Ende des Kiemenkorbes repräsentieren. Dafür spricht die spitz-gerundete Form, mit welcher der Knochen endet und die etwas distaler dazu beginnende Rinne auf einer der beiden schmäleren Seiten. Sie entspricht der Gestalt des proximalen Abschnittes des Kiemenkorbes, den MARTILL (1988a) in Abb. 6 (links unten) wiedergibt.

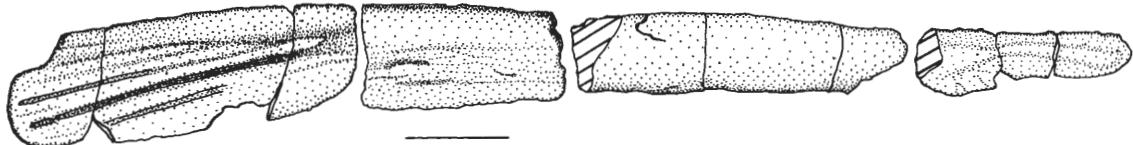


Abb. 12: *Leedsichthys problematicus* : PMM 19.1-21.1, 23.1 Knochenleiste unbekannter anatomischer Zuordnung; Maßstab entspricht 5 cm.

Ebenfalls häufig sind die Reste von unvollständig erhaltenen Knochenleisten. Sie sind in ihrer Dimension recht unterschiedlich. Ihre natürlichen Längen sind auf Grund der Beschädigungen nicht bekannt. Die Breite variiert zwischen ca. 2 und 5 cm, und die Dicke beträgt meist nicht mehr als 1 cm. Eine Ausnahme stellt WMfN P 20239 a, b dar, welches bei einer Dicke von nicht mehr als 2 cm ca. 75 cm lang und 6 cm breit ist. Unklar bleibt die anatomische Zuordnung solcher Elemente. Vermutlich handelt es sich um Fragmente der Branchiostegalstrahlen.

Die meisten Reste von *Leedsichthys* stellen Flossenstrahlen dar (z.B. WMfN P 17005/2, Abb. 6 b; WMfN P 17006/1, Taf. 2, Fig. g). Sie sind ohne Ausnahme unvollständig erhalten, treten aber auch in Artikulation untereinander auf. Sie sind als dünne Knochenstäbe ausgebildet und haben verschiedene Dimensionen, je nach Lage innerhalb der Flosse. Ihr Durchmesser variiert zwischen ca. 1 cm und 2,5 cm. Sehr viele Exem-

plare sind im BMNH vorhanden und spiegeln dieselbe Größenvarianz wider. Vereinzelt treten Aufspaltungen größerer Knochen in kleinere Stäbe auf (WMfN P 17006/1; Taf. 2, Fig. g). Charakteristisch ist die faserige Knochenstruktur des Querschnitts und der Oberfläche der Strahlen. Die Knochenstrahlen sind nicht segmentiert. Dies ist nach WOODWARD (1895) ein gemeinsames Merkmal der Pachycormiden.

Ein sehr interessantes Stück in dieser Beziehung ist das vierteilige Fragment eines langen leistenförmigen Knochens (PMM 19.1, 20.1, 21.1 und 23.1; Abb. 12), der in seiner Morphologie zwischen den oben beschriebenen Leistenknochen (Branchiostegalstrahlen ?) und den Flossenstrahlen vermittelt. Auf der einen Seite ist der Knochen glatt und läßt sich nur in einen stabförmig verdickten, longitudinalen Teil und einen flachen Schelf differenzieren. Der Knochen ist an dem vermuteten Proximalabschnitt deutlich verdickt und der Schelf so reduziert, daß er nur wenig zur Verbreiterung des Knochens an dieser Stelle beiträgt. Nach distal hin nimmt die Breite jedoch allmählich zu. Auf der anderen Knochenseite läßt sich parallel dazu eine deutliche Aufspaltung des Knochens in einen Schelf und in einen Knochenstab bemerken, die über die erhaltene Länge des Knochens miteinander in fester Verbindung bleiben. Auf der Schelfoberfläche vollzieht sich eine Differenzierung in Mulden, die durch seitliche Kämme voneinander getrennt werden. Mulden und Kämme divergieren deutlich von der Längsrichtung des Knochens, der durch die stabförmige Verdickung nach distal hin immer ausgeprägter erscheint. Dies gilt auch für die Mulden und Kämme. Ein ähnliches, aber unvollständiger erhaltenes Exemplar könnte WMfN P 17007/1 repräsentieren.

Obwohl eine mögliche Beziehung dieses Knochens zu den Flossenstrahlen einerseits und den Knochenleisten (Branchiostegalstrahlen ?) andererseits bereits angedeutet wurde, kann das Material anatomisch nicht bestimmt werden.

Klasse **Reptilia** LAURENTI 1768
Unterklasse **Ichthyosauria** BLAINVILLE 1835
Ichthyosauria indet.

Aus Wallücke stammen zwei isolierte Wirbel (PRE 1, PRE 2), die auf Grund ihrer charakteristischen amphicoelen Ausbildung eindeutig zu den Ichthyosauriern gestellt werden können. Die Centra sind scheibenförmig rund. Der Durchmesser des am besten erhaltenen Centrums beträgt ca. 6 cm. In beiden Fällen ist durch Querbruch der Wirbel ihr sanduhrförmiges Profil zu erkennen. Die Knochenstruktur ist spongiös. Ein weiteres, für Ichthyosaurierknochen typisches Merkmal ist die fehlende Compacta. Da die Wirbel zu fragmentär erhalten sind, ist ihre Herkunft innerhalb der Wirbelsäule nicht mehr nachvollziehbar. Die Ichthyosaurierwirbel sind undiagnostisch und lassen daher keine genauere Bestimmung zu. Andererseits ist es recht wahrscheinlich, daß sie zu *Ophthalmosaurus* gehören, dem einzigen aus dem Oxfordton bekannten Ichthyosaurier. Diese Gattung ist außerdem die einzige zu dieser Zeit bekannte und hat eine weltweite Verbreitung.

Unterklasse **Diapsida** OSBORN 1903
Superordnung **Sauropsida** OWEN 1860
Ordnung **Plesiosauria** BLAINVILLE 1835
Plesiosauria indet.

Eine recht große Anzahl an isolierten Plesiosaurier-Centra sind in Wallücke gefunden worden. Da diese Centra jedoch nicht aus dem Halsabschnitt stammen, sind sie nicht diagnostisch verwendbar und bleiben daher unbestimmt. So besitzt das Centrum, mit der Sammlungsnummer PWB 03 antero- und posteroverentral orientierte Facetten mit denen die Hämaloxygen artikulierten. Aus diesem Grund handelt es sich hierbei um einen Caudalwirbel. Zusätzlich ist noch festzuhalten, daß laterale Gelenkflächen für die Rippen vorhanden sind. Das deutet darauf hin, daß der Wirbel aus dem vorderen Schwanzbereich stammt. Weitere nicht genauer bestimmbare Plesiosaurier-Centra sind die Stücke PHB W 64, PHB W 73, PHB W 74, PWB 04 und WMfN P 17008/3.

Eventuell gehören die größeren Wirbel zu Pliosauriern, da diese im allgemeinen einen massiveren Rumpf hatten und deshalb auch entsprechend größere Wirbelkörper besaßen. Ein solcher Wirbel könnte zum Beispiel PHB W 74 sein, der mit seiner Länge von ca. 6,5 cm, der Breite von 7,5 cm und einer Höhe von 6,3 cm den bislang massivsten Wirbelkörper des Wallücke-Materials darstellt. BROWN (1981) gibt eine Gesamtlänge für primitive Pliosaurier von ca. 3 m an, während die fortschrittlicheren Formen bis zu ca. 12 m lang werden könnten.

Ein Neuralbogen (WMfN P 17008/5) aus dem dorsalen Bereich scheint trotz seiner Beschädigung die Morphologie mit Neuralbögen juveniler Plesiosauria zu teilen. Diese Erkenntnis kam beim Studium solcher nicht vollständig ossifizierter Neuralbögen im BMNH (z.B. R. 4751). Ein weiterer Vergleich erfolgte mit Taf. IV, Fig. 3a und 3b aus LINDER (1913). Dort wurde ein solcher Neuralbogen eines juvenilen Plesiosauriers i.w.S. abgebildet.

Hierher gehört auch ein Fund von fünf assoziierten Schulter- oder Beckengürtelresten (PHB W 102/3, 103/3, 104/3, 106/3 und 107/3) aus der Zusammenschwemmung IV. Sie sind an ihrem deutlich abgeflachten Profil und den randlichen saumartigen Verdickungen zu erkennen. Mehr läßt sich über ihre Zuordnung nicht sagen, da das Material zu fragmentär ist.

Nicht genauer bestimmbar ist ein flacher, dreieckig geformter Knochen (PWB 01), dessen Ecken gerundet sind. Die drei schmalen Seiten stellen vermutlich Artikulationsflächen dar. Wahrscheinlich stammt der Rest aus dem Hand- oder Fußwurzelbereich. Die Kantenlänge jeder der drei Artikulationsfacetten beträgt ungefähr 5 cm.

Ein weiteres isoliertes Stück ist PMM 30, eine kleine, ca. 6 cm lange, im Grundriß dreieckig-bügeleisenförmige Phalange. Sie stammt aus dem prä- oder postaxialen Rand eines Paddels. Eine Bestimmung scheitert am Fehlen diagnostischer Merkmale.

Superfamilie **Plesiosauroidea** (GRAY 1825) WELLES 1943

BROWN (1981) führt in seiner Diagnose der Plesiosauroidea auf, daß die Cervicalwirbel relativ lang sind. Betrachtet man seine Beschreibungen von Halswirbeln englischer Vertreter aus dem oberen Juras mit jenen Angaben, die TARLO (1960) für gleichalte Pliosauroidentaxa gibt, so fällt auf, daß Pliosaurier wesentlich kürzere Halswirbel haben als Plesiosaurier. Diese sind meist nur halb so lang wie breit oder hoch. Auf Grund dieser Beobachtungen konnten zwei im Folgenden beschriebene Wirbel in die Superfamilie Plesiosauroidea gestellt werden. Über die genauere systematische Zuordnung des einen (PHB W 69) kann jedoch nicht entschieden werden, weil das Material nicht diagnostisch genug ist. Der andere Halswirbel (PHB W 72) konnte jedoch als primitiver Vertreter der Familie Elasmosauridae identifiziert werden.

Weiterhin wird ein Propodium beschrieben, daß der Superfamilie Plesiosauroidea zugeordnet werden konnte. Die Kriterien, die zu dieser Identifizierung beitragen, werden im Folgenden behandelt.

Plesiosauroidea indet.

Taf. 4, Fig. i, j

Ein aus dem Pectoralbereich stammendes Centrum (PHB W 69) mit anhaftendem Neuralbogen läßt sich als Plesiosauridenwirbel identifizieren (anteroposteriore Länge ca. 6 cm, Breite ca. 5,3 cm, Höhe 5,6 cm). Die Artikulation der Rippen in diesem Körperabschnitt erfolgt über zwei Artikulationsfacetten an jeder Wirbelflanke, wobei die eine noch am Centrum, die andere aber bereits am Neuralbogen sitzt. Dieser typisch platycoele, spindelförmige Wirbel ist ventral gekielt.

BROWN (1981) stellte bei seinen Studien der Cervicalcentra von *Cryptoclidus* fest, daß die Länge niemals größer als die Breite ist. Damit kann diese Gattung zur Identifizierung des Centrums ausgeschlossen werden. Das Gleiche gilt für die Gattung *Tricleidus*. Bei *Muraenosaurus* soll nach BROWN (1981) die Breite des Centrums größer sein als dessen Höhe. Da dies hier nicht der Fall ist, kann es sich auch nicht um einen Vertreter dieser Gattung handeln. Für *Colymbosaurus* gilt, daß die Länge der Cervicalcentra geringer ist als die Höhe. Auch dieses Taxon kommt für eine positive Bestimmung von PHB W 69 nicht in Betracht. Da von *Kimmerosaurus* nur craniale Elemente bekannt sind (BROWN 1981), kann auch kein Vergleich zu dieser Gattung gezogen werden. Somit kann man keine gesicherte Zuordnung des Materials zu einer bereits bekannten oberjurassischen Gattung vornehmen. Es wird deshalb mit Plesiosauroidea indet. bestimmt.

In diese Gruppe fossiler Reptilien lassen sich zumindest zwei Reste eines relativ kleinen Propodiums (PWB 02 und PWB 05) einordnen (Taf. 4, Fig. i, j). Da diese Elemente innerhalb der Superfamilie nicht sehr variabel sind, ist es nicht möglich die Gattung zu identifizieren. Jedoch sind einige Kriterien vorhanden, um die Superfamilienzugehörigkeit zu klären.

Das proximale Ende des ersten Knochens (PWB 02, Taf. 4, Fig. i) ist im Querschnitt mehr oder minder rund und mißt ca. 5,7 cm im Durchmesser. Jedoch trägt es einen dorsalen, massiv gebauten „Trochanter“, so daß der Knochen in der Aufsicht birnenförmig aussieht. Er ist proximal mit dem Gelenkkopf verschmolzen. Der Gelenkkopf ist flachkonvex und deutlich aufgerauht. Ein solcher „Trochanter“ ist bei den Plesiosauriern häufig zu beobachten, während er bei Pliosauriern kaum so deutlich entwickelt ist (ANDREWS 1910, 1913, TARLO 1960, BROWN 1981).

Das zweite Fragment (PWB 05) (Taf. 4, Fig. j) stammt von der Stelle, wo sich der Schaft distalwärts abflacht und stark verbreitert. Dabei fällt auf, daß der postaxiale Bereich des Knochenblattes stärker ausgezogen ist als der präaxiale. Dies ist ein typisches Merkmal der Plesiosaurier, deren Humeri und Femora am distalen Ende stark verbreitert sind (ROMER 1956), um zwei getrennte Gelenkfacetten zur Artikulation mit den Elementen Radius und Ulna beziehungsweise Tibia und Fibula aufzubauen (z. B. bei *Cryptoclidus*). Außerdem scheint bei den Plesiosauriern das distale Ende von Humerus und Femur relativ zur Knochenlänge stärker abgeflacht zu sein als bei den Pliosauriern. Dies kann auf Grund des fragmentären Zustandes des Knochens in diesem Fall nicht nachvollzogen werden.

Ein weiterer Hinweis, der in diesem Fall für das Vorhandensein eines plesiosauriden Propodiums spricht, stellt die vergleichsweise geringe Größe des deutlich ossifizierten Knochens dar. Pliosaurier besitzen im allgemeinen Gliedmaßen, die in Proportion zu ihrer meist enormen Körpergröße stehen. So sind ihre Propodiа massive und eher lange Knochen. Demgegenüber sind Propodiа von Plesiosauriern zumindest etwas kleiner dimensioniert.

Familie **Elasmosauridae** COPE 1869
Elasmosauridae indet.

Ein anteriorer Cervicalwirbel (PHB W 72), der zu dieser Gruppe mariner Reptilien gehört, ist platycoel und trägt auf jeder Lateralseite je zwei nach ventral geneigte Artikulationsfacetten mit mehr oder minder ovalen Querschnitten. Die Ventraleite des Centrums ist konkav. Die Längen- zu Breiten- und Längen- zu Höhenverhältnisse sind größer als 1 (Länge 5,8 cm, Breite 5,2 cm, Höhe 5,1 cm).

Nach den Untersuchungen von BROWN (1981) kann es sich nicht um einen Wirbel der mittel- und oberjurassischen Plesiosauriertaxa *Colymbosaurus*, *Cryptoclidus* oder *Tricleidus* handeln. *Colymbosaurus* besitzt Halswirbel, deren Centra eine größere Höhe als Länge aufweisen. Für *Cryptoclidus* und *Tricleidus* gilt, daß ihre Cervicalcentra kürzer als breit sind. Nur *Muraenosaurus* trägt solche Wirbel, die sowohl länger als breit als auch länger als hoch sind. Jedoch tragen die Cervicalcentra von *Muraenosaurus* nur je eine Artikulationsfazette auf jeder Seite. Darum kann die Gattungszugehörigkeit von PHB W 72 auch nicht mit *Muraenosaurus* bestimmt werden.

BROWN (1981) verweist darauf, daß die fortschrittlichen Plesiosauriden, zu denen auch *Muraenosaurus*, *Colymbosaurus*, *Cryptoclidus* und *Tricleidus* gehören, nur eine Gelenkfläche an den proximalen Enden der Halsrippen tragen. Dem entsprechend ist auch nur eine Gelenkfläche auf jeder Seite der Cervicalcentra entwickelt. Nur die primitiven Vertreter dieser Superfamilie haben noch zwei Gelenkflächen an den Enden der Halsrippen und den Seiten der Cervicalcentra. Nach BROWN (1981) beschränkt sich unser Wissen über diese primitiven Formen auf zwei unterjurassische Gattungen: *Plesiosaurus* als einzigen Vertreter der Familie Plesiosauridae und *Microcleidus* aus der Familie Elasmosauridae. Während bei *Plesiosaurus* die Halswirbel nur moderat verlängert sind, tritt in der Familie Elasmosauridae eine relative Verlängerung dieser Wirbelpörper als fortschrittliches Merkmal auf. Es wird durch eine Zunahme der Anzahl der Halswirbel begleitet und führt insgesamt zu einer Verlängerung des Halses. Diese relativ langen Cervicalcentra sind bereits bei der innerhalb der Elasmosauridae primitiven Gattung *Microcleidus* entwickelt, die jedoch auf den Unteren Jura beschränkt ist. Es ist daher nicht möglich, PHB W 72 mit dieser Gattung zu vergleichen. Auf Grund der für Elasmosaurier typischen relativen Verlängerung der Cervicalwirbel ist es aber möglich, diesen isolierten Fund zu den Elasmosauridae zu stellen. Dabei handelt es sich um einen primitiven Vertreter der Familie, weil die Halsrippen über paarig angelegte Gelenkflächen mit dem Cervicalzentrum verbunden waren (cf. *Microcleidus*). Die Bestimmung des Cervicalcentrums PHB W 72 kann also mit Elasmosauridae indet. abgeschlossen werden.

Das primitive Merkmal der Artikulation der Halsrippen über zwei Gelenkfacetten ist auch bei allen bekannten Pliosauriern aus dem Jura entwickelt (TARLO 1960, BROWN 1981). In dieser Gruppe wird es erst zu Beginn der Kreide durch das abgeleitete Merkmal der einfachen Artikulation der Halsrippen ersetzt (BROWN 1981).

Superfamilie **Pliosauroidea** (SEELEY 1874) WELLES 1943
Familie **Pliosauridae** SEELEY 1874

Von diesem Taxon sind verschiedene Einzelknochen sowie assoziiertes Material und ein Teilskelett überliefert. Nur in drei Fällen war eine genauere Bestimmung des Materials möglich. Zu den isolierten Resten zählen ein Pliosaurierzahn, einige Centra aus dem Dorsalbereich, mehrere Rippenfragmente, eine Scapula sowie weitere Reste aus dem Schulter- und/oder Beckenbereich, ein Humerus oder Femur und eine isolierte Phalange.

Pliosauridae indet.

Taf. 3, Fig. a, f, g

Aus der Halswirbelsäule eines nicht näher bestimmmbaren Pliosauriers stammt das Exemplar WMfN P 20237. Es ist typischerweise platycoel und trägt auf leicht abstehenden Sockeln in etwa runde Artikulationsfacetten zur Aufnahme der Halsrippen (cf. ANDREWS 1913, TARLO 1960). Da die Gelenkflächen schon relativ weit dorsal ansitzen, ist hier der hintere Halsabschnitt vertreten (ANDREWS 1913). Einen weiteren Hinweis dafür liefert die Tatsache, daß das Centrum dorsal abgeflacht bis konkav eingemuldet ist. Dies deutet auf eine Artikulation mit einem massiven Neuralbogen hin, wobei der Neuralkanal schon recht groß geworden ist und deshalb weiträumig von dem Neuralbogen umspannt werden muß. Die Zuordnung zu den Pliosauriern erfolgt aufgrund des scheibenförmigen Baues des Centrums (TARLO 1960). Sein Längen- zu Breiten- oder Höhenverhältnis ist nämlich kleiner als 1 (Länge ca. 3,5 cm, Breite maximal ca. 7,5 cm, Höhe ca. 5 cm). Da der Wirbel ringsum in Gestein eingefaßt ist, kann die diagnostisch wichtige Ventalseite nicht beobachtet werden. Daher sind auch keine Angaben bezüglich der genaueren Zugehörigkeit des Wirbels möglich.

Zu den ebenfalls nicht weiter identifizierbaren Elementen zählen sieben zum Teil beschädigte oder fragmentäre Rumpfrippen von Pliosauriern (PHB W 77, 78, 80, WMfN B 025, 026, 027, 028) (Taf. 3, Fig. a). Sie sind alle mehr oder weniger gleich gebaut und unterscheiden sich nur in geringen Details. Bei all diesen Dorsalrippen ist eine leicht nach ventral gebogene Form festzustellen. Ähnliche Formen beschreibt LINDER (1913) für Rippen von *Peloneustes philarchus* (LINDER 1913, S. 20, Fig. 12). Ihre proximale Artikulationsfläche ist annähernd kreisrund, massiv und aufgerauht. Sie wird von einer Verdickung des Knochens ringförmig umgeben, die ebenfalls eine rauhe Oberfläche trägt. Auch *Pliosaurus* soll solche Verdickungen um den proximalen Rippenkopf besitzen (LINDER 1913, ANDREWS 1913). Da sie für Rippen von Plesiosauroidea nicht beschrieben wurden (ANDREWS 1910), können wir dieses Merkmal zur Unterscheidung der beiden Taxa heranziehen. Distalwärts verlieren die Rippen ihren runden Querschnitt und nehmen stattdessen eine anteroposterior abgeflachte Form an. Dabei entwickelt sich auf der posterioren Seite eine deutliche Rinne. Dorsal entsteht eine flache, ungefähr 7 bis 10 cm lange Kante, die distalwärts wieder in einen gerundeten Rand übergeht.

Zu den verschiedenen unbestimmmbaren Pliosaurierresten gehört auch ein Propodium (PHB W 82; Taf. 3, Fig. f, g). Dieses ist in seiner Morphologie dem Humerus PHB W 83/2 sehr ähnlich, besitzt aber kein Entepicondylarforamen. Auf Grund seiner massiven, länglichen Konstruktion, des proximal runden und konvexen Gelenkkopfes und den nur moderat expandierten Distalendes kann dieses Propodium eindeutig einem Pliosauriden zugeschrieben werden (cf. ANDREWS 1910, 1913, TARLO 1960, BROWN 1981).

Liopleurodon SAUVAGE 1873
Liopleurodon pachydeirus SEELEY 1869
Abb. 13, Tab. 2

Zahn

Zu diesem Taxon gehört der oben erwähnte Pliosaurierzahn (TKDM 82/23.1) von Wallücke. Dieses isolierte Material besteht aus der Zahnkrone und der teilweise beschädigten Wurzel, wobei auch die anteriore Kronenbasis in Mitleidenschaft gezogen wurde. Die Krone ist ca. 8,5 cm hoch und an der Basis mißt ihr Umfang ca. 8,7 cm.

Die Zahnkrone ist schmal, hoch und nach posterior gekrümmmt. Der Querschnitt ist über die gesamte Kronenlänge subzirkulär. Die Oberfläche wird größtenteils von schwarzem Schmelz bedeckt, nur die Spitze ist ohne Schmelzbedeckung. Der Zahnschmelz trägt feine longitudinale Rippen, die mehr oder weniger bis zur Spitze reichen. Auf der konkav gekrümmten posterioren Seite sind die Rippen etwa gleichgroß. Sie treten engständiger auf als auf der medianen und lateralen Seite. Die dortigen Rippen bilden einen Übergang zu den deutlich weitständigeren und massiveren Carinae auf der konvexen Anteriorseite. Diese reichen zusammen mit den posterioren Rippen fast bis an die Spitze. Die lateralen und medianen Rippen beginnen ab dem oberen Drittel der Krone zu terminieren und dadurch zu Gunsten der anterioren und posterioren Rippen Raum zu schaffen. Die Spitze der Krone ist nur durch Zahnbett überliefert. Dessen Oberfläche trägt viele sehr feine longitudinale Runzeln sowie einige Poren.

Diese Merkmale stimmen weitgehend mit jenen überein, die TARLO (1960) in seiner emendierten Diagnose für Zähne von *Liopleurodon pachydeirus* gibt. Demzufolge deutet der kreisrunde Zahnquerschnitt auf ein prä-Kimmeridge Alter hin. Pliosaurierzähne aus dem Kimmeridgium oder jüngerer Stufen sind im Gegensatz dazu durch ihren in etwa dreieckigen Querschnitt gekennzeichnet (BROWN 1981, MASSARE 1987, TARLO 1960).

Überwiegend feine Rippen treten auf der Oberfläche von *Peloneustes*-Zähnen auf, die jedoch bis auf wenige auf halber Kronenhöhe enden (TARLO 1960). Zähne von *Pliosaurus andrewsii* besitzen eine glatte Schmelzoberfläche, die nur auf der konkaven Seite von einigen wenigen Rippen unterbrochen wird (TARLO 1960). Auf der konvexen Fläche fehlt jegliche Ornamentierung. Das Gleiche gilt für die sehr großen Zähne von *Simolestes vorax* (TARLO 1960). Normalerweise sind dessen Zähne auch auf der konkaven Seite ornamentiert, wobei die wenigen Carinae etwas oberhalb der Kronenbasis ansetzen. So bleibt auf der Kronenbasis eine charakteristische Fläche von ungefähr halbkreisförmiger Gestalt frei von Rippen. Auf der konkaven Seite treten meistens dichter stehende feine Rippen auf. HUENE (1938) beschrieb eine weitere *Simolestes*-Art aus dem Oxfordium Äthiopiens. Zähne dieses Tieres tragen auf ihrer Kronenoberfläche engstehende, längs orientierte feine Rippen, die dem Zahn eine gestriemte Erscheinung verleihen (HUENE 1938, TARLO 1960). Auch innerhalb der Gattung *Liopleurodon* sind dentalmorphologische Unterschiede entwickelt. So sind die Oberflächen der Zahnkrone von *Liopleurodon ferox* (BIGOT 1939) auf der konkaven Seite mit groben, weiter voneinander plazierten longitudinalen Carinae besetzt (TARLO 1960). Auf der konvexen Seite befinden sich nur wenige gröbere Carinae. Hier ist der Abstand zwischen den einzelnen Carinae größer als auf der konkaven Zahnseite (TARLO 1960). Zwischen den beiden Bereichen liegen je ein lateraler und ein medianer Abschnitt, die unornamentiert sind.

Der Pliosaurierzahn von Wallücke (TKDM 82/23.1) stimmt mit allen aufgeführten Taxa in ihrem runden Querschnitt überein. Darüber hinaus ist die unterschiedlich dichte Rippenbesetzung auf der konkaven und konvexen Zahnseite ein Merkmal der Gattung *Liopleurodon*. Aus dem Vergleich von TKDM 82/23.1 mit den von TARLO (1960) gegebenen Diagnosen für Pliosaurierzähne aus dem Oxfordium geht hervor, daß dieses Exemplar der Art *Liopleurodon pachydeirus* angehört.

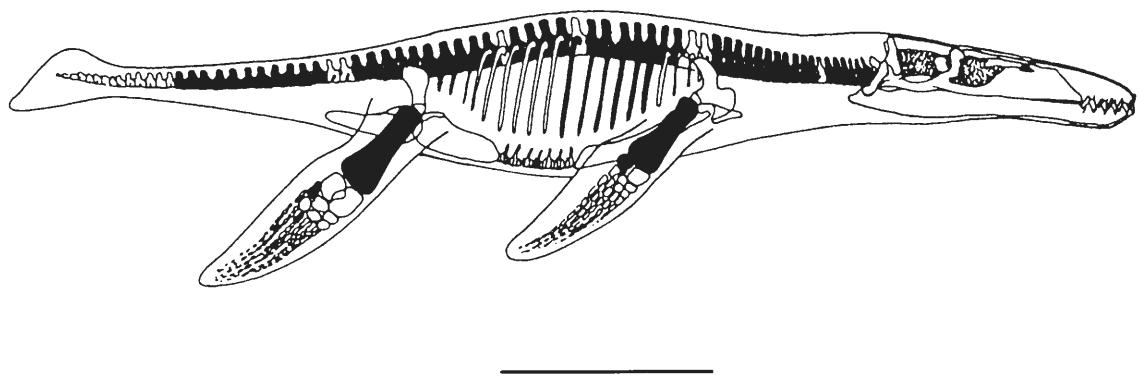


Abb. 13: Skelettrekonstruktion des Pliosauriers *Liopleurodon* sp. (aus MARTILL & HUDSON 1991 nach TARLO 1960). Die schwarz unterlegten Knochenreste sind im Teilskelett von *Liopleurodon pachydeirus* im TKDM (Bünde) vertreten; Maßstab entspricht ca. 3 m.

Teilskelett

Das am vollständigsten erhaltene Material, das in Wallücke gefunden wurde, besteht aus einem assoziierten Skelett eines Pliosauriers (Abb. 13). Dieser wurde für die paläontologische Ausstellung des TKDM (Bünde) präpariert und als Skelettrekonstruktion montiert. Dabei wurden an einzelnen Knochen fehlende Stellen mit Gips nachmodelliert. Insgesamt sind 11 Cervicalwirbel, 5 Pectoralwirbel, 18 Dorsalwirbel und 14 Caudalwirbel mehr oder minder gut erhalten. Dazu kommen noch einige Neuralbögen, die hauptsächlich aus dem Dorsalbereich stammen. Außerdem wurden Reste verschiedener Rippen aus dem Rumpf- und eventuell Schwanzbereich geborgen, sowie diverse Extremitätenreste. Es sind kaum diagnostische Merkmale zu studieren gewesen, die näheren Aufschluß über die systematische Zugehörigkeit des Fundes erlaubten. Nur die Centra der Cervicalwirbel (Tab. 2) deuteten mit ihrer geringen anteroposterioren Länge und der ungefähr doppelt so großen Breite und Höhe eindeutig darauf hin, daß es sich bei diesem Exemplar um einen Pliosaurier handeln muß (cf. TARLO 1960).

Der Bündner Pliosaurier verfügt über platycoele, im Querschnitt fast kreisrunde Cervicalwirbel. Sie tragen lateral Gelenkflächen von runder Form, die für die Artikulation mit den Halsrippen eine konkave Oberfläche bilden. Ventral sind die Centra etwas eingeschnürt und gekielt.

Nach TARLO (1960) lassen sich die fünf bekannten Pliosaurierarten aus dem Oxfordium zum Teil anhand ihrer Cervicalcentra unterscheiden. Charakteristisch für *Peloneustes philarchus* ist, daß diese Centra einen deutlichen ventralen Kiel tragen und etwas länger als die halbe Breite oder Höhe sind (TARLO 1960). Bei *Pliosaurus andrewsii* sind dagegen keine ventralen Kiele ausgebildet und es fehlen doppelte Rugositäten als Ornamentierung der Ventralseite (TARLO 1960). Das trifft auch für die Halswirbel von *Simolestes vorax* zu. Auch *Liopleurodon ferox* besitzt keine ventralen Kiele, wohl aber verdickte Fortsätze an der anterioren Ventralseite, die für dieses Taxon ganz charakteristisch sind (TARLO 1960). *Liopleurodon pachydeirus* verfügt über Cervicalcentra, die ungefähr halb so lang sind wie ihre Breite oder Höhe (TARLO 1960). Ein ventraler Kiel scheint dabei nur schwach entwickelt zu sein.

Tabelle 2: Die Maße der Cervicalcentra des unvollständigen *Liopleurodon pachydeirus* -Skelettes im TKDM, Bünde. Zu bemerken ist, daß dies nur die Reihenfolge der in der Skelettrekonstruktion montierten Wirbel ist und nicht unbedingt der tatsächlichen Abfolge entspricht. (Maße in mm, Cc = Cervicalcentrum)

Maße	3. Cc	4. Cc	5. Cc	6. Cc	7. Cc	8. Cc	10. Cc	11. Cc	12. Cc	13. Cc	14. Cc	15. Cc
Länge	30	29	31	28	30	30	31	30	31	33	35	37
Breite	59	58	58	58	58	60	60	63	64	67	68	71
Höhe	46	47	45	47	47	45	52	48	50	51	53	54

Wenn man diesem Klassifikationsschema von TARLO (1960) folgt, dann muß man an dieser Stelle genau zwischen einem deutlichen und einem schwachen ventralen Kiel unterscheiden. Im letzteren Fall bestimmt man das Material als *Liopleurodon pachydeirus*, da die Betonung der ventralen Kiele, wie sie für *Peloneustes philarchus* typisch sein soll, hier nicht auftritt. Weiterhin stimmt auch das Verhältnis zwischen Länge und Breite oder Länge und Höhe der Centra mit TARLOs (1960) Diagnose überein. Andererseits gibt es auch einige Centra in der Halsregion des Bündner Pliosauriers, die ventralseitig keine Kiele tragen. Ein schwach entwickelter Kiel sensu TARLO (1960) wird hier dahingehend interpretiert, daß in einigen Cervicalcentra ein Kiel nicht entwickelt sein muß. Ob dies von der jeweiligen Position des betreffenden Centrums innerhalb der Wirbelsäule abhängig ist, ließ sich am Bündner Pliosaurier nicht feststellen. Die rekonstruierte Lage der Wirbel entspricht nämlich nicht genau der ursprünglichen Skelettposition. Somit ergibt sich auf Grund der Cervicalwirbel-Morphologie die Identifizierung des Materials als *Liopleurodon pachydeirus*.

cf. *Liopleurodon* sp.
Abb. 14 a, b, Taf. 3, Fig. b

Die Scapula (PMM 26; Abb. 14, Taf. 3, Fig. b) ist zwar in einem recht fragmentären Zustand, läßt aber im Vergleich mit der Beschreibung von ANDREWS (1913) und TARLO (1960) darauf schließen, daß sie wahrscheinlich der Gattung *Liopleurodon* angehört. Sie stammt von der rechten Körperhälfte und ist anteroposterior etwa 20 cm lang.

Der Knochen ist typisch dreistrahlig mit je einem dorsalen und einem ventralen Fortsatz sowie einem Fortsatz zur Artikulation mit dem Coracoid und der glenoidalen Gelenkfacette. Der dorsale Fortsatz ist nicht überliefert und der ventrale Fortsatz ist nur zum Teil erhalten. Ein ventrolateraler Kamm war vorhanden, ist aber jetzt nur noch anhand des Vorhandenseins seiner Basis zu erkennen. Dieser Kamm läuft auf dem ventralen Fortsatz entlang und steht im rechten Winkel zur Richtung des Dorsalsfortsatzes. Er trennt damit die ventrale von der dorsolateralen Körperseite. Der Dorsalsfortsatz ist recht flach und breit ausgebildet. Im Profil ist seine Basis flach bikonvex. Er setzt bereits ca. 2 cm von der Glenoidgelenkfläche entfernt zum Abspreizen an. Die glenoidale Artikulationsfläche ist sehr breit und massiv ausgebildet. Die Gelenkfläche zur Aufnahme des Coracoids ist nur halb so groß und besitzt einen in etwa dreieckigen Umriß. Beide Flächen stehen in einem fast rechten Winkel zueinander.

Obwohl von *Pliosaurus* kein vollständig erhaltenes Schulterblatt bekannt ist (TARLO 1960), stimmt PMM 26 mit ANDREWS' (1913) Beschreibung einer fragmentären Scapula von *Pliosaurus ferox* überein. TARLO (1960) führte in seiner Revision der Pliosaurier den ursprünglichen Gattungsnamen *Liopleurodon ferox* wieder ein. In Anlehnung an diese Revision wird die hier beschriebene Scapula mit cf. *Liopleurodon* sp. bestimmt (cf. ANDREWS 1913, TARLO 1960).

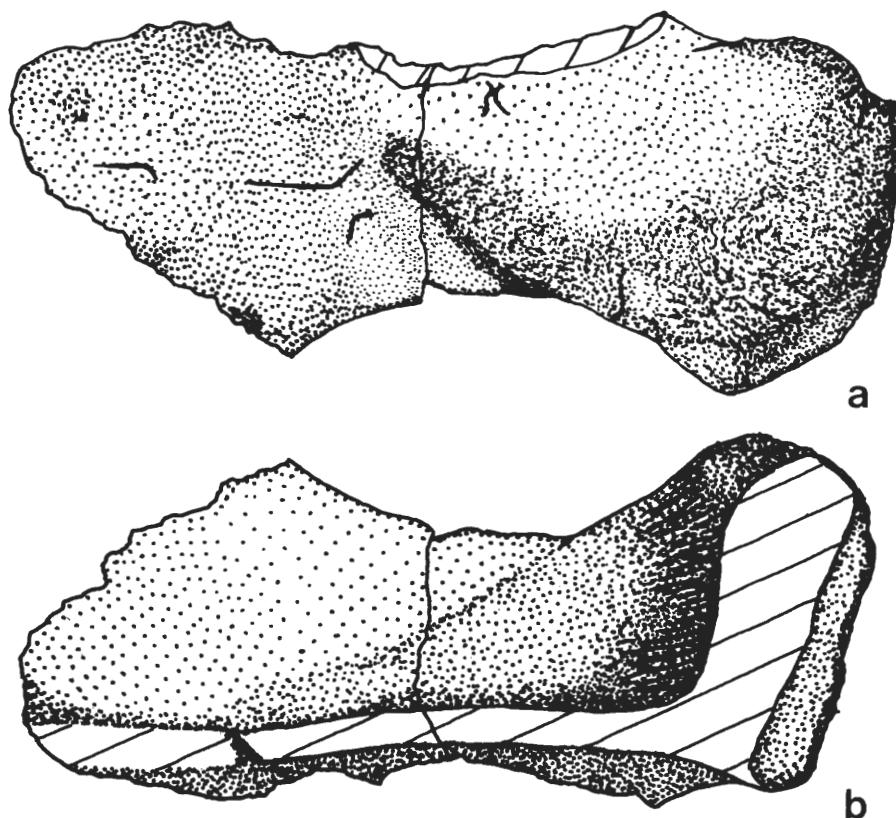


Abb. 14: cf. *Liopleurodon* sp.: PMM 26 rechte Scapula: a in dorsaler Ansicht, b in ventraler Ansicht; Maßstab entspricht 10 cm.

An gemeinsamen Merkmalen sei hervorgehoben, daß der Fortsatz zur Artikulation mit dem Coracoid einen dreieckigen Umriß hat und etwa um die Hälfte kleiner ist als die glenoidale Artikulationsfläche, mit der er einen fast rechten Winkel begrenzt (Abb. 14 a, Taf. 3, Fig. b). Weiterhin ist zu bemerken, daß der ventrale Fortsatz von dem verdickten Artikulationsfortsatz weggehend sich schnell verbreitert und blattförmig abflacht (Abb. 14 b, Taf. 3, Fig. b). Der ventrale Blattrand bildet dabei eine konkave Biegung nach ventral. Die Ansatzstelle des ventralen Blattes liegt der Basis des dorsalen Fortsatzes in etwa gegenüber (vergleiche auch mit Abb. 2 e und Taf. 23, Fig. 1 in TARLO 1960). Nach TARLO (1960) ist diese Schulterblattmorphologie bei allen anderen Pliosauren (außer bei *Stretosaurus*) auf prinzipiell gleiche Art und Weise entwickelt. Art-spezifische Unterschiede sind aber dennoch häufig festzustellen (cf. ANDREWS 1913).

***Peloneustes* LYDEKKER 1889**

TARLO (1960) faßte *Peloneustes evansi* als ein jüngeres Synonym von *Peloneustes philarchus* auf. Demnach ist diese Gattung monospezifisch. Sie ist durch ihre relativ geringe Größe und hauptsächlich durch craniale Merkmale gekennzeichnet. Ein weiteres Kriterium, welches zwar nicht in TARLOs (1960) Diagnose aufgeführt wird, aber aus dem Vergleich mit Material im Natural History Museum in London deutlich wird, ist die Morphologie der Ilia. ANDREWS (1913) ist bereits auf die äußere Form dieses Knochens ausführlich eingegangen, indem er die morphologische Variabilität zwischen zwei cospezifischen Ilia darstellte, die von zwei verschiedenen Individuen stammten.

***Peloneustes philarchus* (SEELEY 1869)**

Abb. 15, 16, Taf. 3, Fig. a, c-e, h, Taf., 4 Fig. a-h

Von diesem Pliosaurier ist assoziiertes, jedoch disartikuliertes Material gefunden worden. Dabei handelt es sich um eine recht vollständig erhaltene linke Vordergliedmaße, ein linkes Ilium sowie eine Rumpfrippe. Von dem vorderen Paddel sind folgende Elemente vorhanden: Humerus, Radius und Ulna, Radiale, Ulnare und Intermedium, ein Metacarpale sowie zehn Phalangen unterschiedlicher Position. Die Identifizierung des Materials basiert hauptsächlich auf der Morphologie des Iliums sowie auf dem Längen/Breiten-Verhältnis der Unterarmknochen. Die übrigen Elemente waren mehr oder weniger undiagnostisch.

Der Humerus (PHB W 83/2; Taf. 3, Fig. e, h) konnte anhand eines Entepicondylarforamens als solcher erkannt werden. Ein solches Foramen ist den Autoren bis dato von keinem anderen Plesiosauriden bekannt. Allerdings könnte das Loch in dieser Position auch auf eine Bißspur zurückzuführen sein (STORRS pers. Mitteil.). Der Knochen ist massiv gebaut und 42,6 cm lang. Auf halber Länge mißt der Durchmesser des Schaftes 8,7 cm. Die Dicke der distalen Gelenkfacette beträgt maximal 5,7 cm. Der proximale Gelenkkopf des Knochens ist durch seine Tuberositäten deutlich charakterisiert. Die Artikulationsfläche ist leicht konvex gewölbt und besitzt einen runden Querschnitt. Das proximale Viertel des Schaftes behält diesen Querschnitt bei. Im postaxialen Bereich verbreitert sich der Schaft allmählich und bildet eine Kante. Diese wird distalwärts zunehmend spitzer, flacher und breiter. Auch die präaxiale Hälfte des Schaftes verflacht sich ab dem distalen Drittel, jedoch nicht so ausgeprägt, wie es bei der postaxialen Hälfte zu beobachten ist. An seinem distalen Ende ist der Knochen in eine dorsoventral abgeflachte, bikonvexe Blattform übergegangen. Der distale Rand der Gelenkfläche beschreibt eine leicht konvexe Bogenform. Er ist im Profil spitzkonvex.

Der Radius (PHB W 85/2; Taf. 4, Fig. d) ist ebenfalls massiv gebaut. Seine proximodistale Länge beträgt 9,9 cm bei einer proximalen Breite von 10,4 cm. Der Knochen ist subquadratisch plattenförmig und von porigen Artikulationsflächen umgeben. Diese sind nach proximal, posterior und distal gerichtet. Anterior besitzt er einen konvexen Rand, der im Profil gerundet erscheint. Posterior ist der Knochen leicht konkav, um dort das Spatium interosseum mit der Ulna bilden zu können. Sowohl das Proximal- als auch das Distale sind deutlich verdickt. Ihre Gelenkflächen sind flach. Im zentralen Bereich besitzt der Knochen seine geringste Dicke, wobei die Dickenabnahme von proximal und distal aus erfolgt. Dadurch ergibt sich im proximodistalen Profil eine schwach bikonkav Struktur. Außer mit dem Humerus und der Ulna artikuliert der Radius distalwärts noch mit dem Radiale und dem Intermedium, für die jeweils eine eigene Gelenkfacette ausgebildet ist. Diese grenzen aneinander und bilden einen stumpfen Winkel von 132°. Die porige Oberfläche am anterioren Rand des Radius verrät eine ursprünglich knorpelige Bedeckung. Der Radius BMNH R.6306 (Taf. 4, Fig. b) eines *Peloneustes philarchus* ähnelt dem hier behandelten Radius äußerlich mehr als allen anderen Radii von Oxfordton-Pliosauren, die im Natural History Museum in London aufbewahrt werden. Bei vielen Pliosaurergattungen ist der Umriß des Radius nämlich eher rechteckig länglich als quadratisch (cf. ANDREWS 1913).

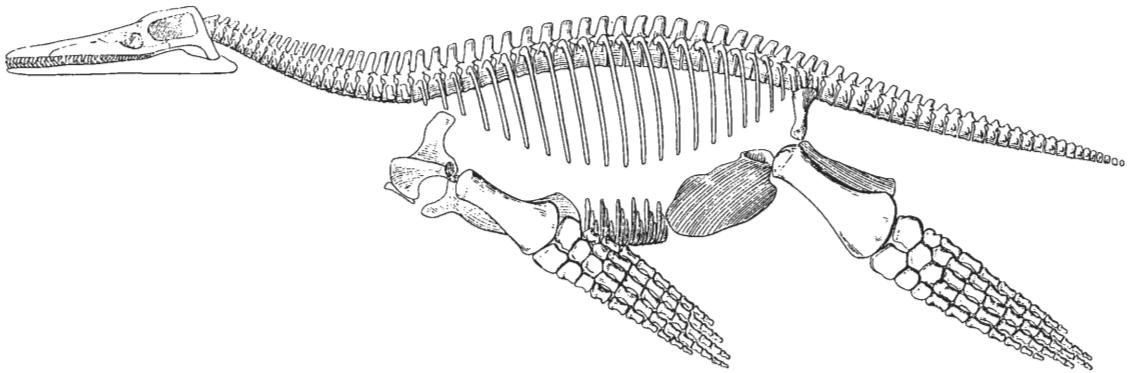


Abb. 15: Skelettekonstruktion des Pliosauriers *Peloneustes philarchus* (aus TARLO 1960, nach ANDREWS 1913); Maßstab entspricht ca. 1 m.

Die Ulna und das Intermedium sind zusammen in einem Gesteinsblock (PHB W 84/2; Taf. 4, Fig. c) enthalten. Außerdem ist noch eine halbe Phalange darin zu finden.

Die Ulna ist plattenförmig gebaut und etwas kleiner als der Radius. Sie ist 9 cm lang und 8,4 cm breit. Ihr proximales Ende ist gerade und artikulierte mit dem Humerus. Ungefähr im rechten Winkel dazu befindet sich anterior eine leicht konkave Fläche, die zusammen mit dem dort angrenzenden Radius das Spatium interosseum umfaßte. Das distale Ende der Ulna wird durch zwei weitere Artikulationsfacetten gebildet. Sie treffen in einem stumpfen Winkel anterodistal aufeinander und bilden somit einen distalwärts gerichteten Sporn. Die posteriore Fläche stand mit dem Ulnare in Verbindung, während die anteriore mit dem Intermedium artikulierte. Beide Gelenkfacetten verlaufen gerade und sind mit einer charakteristisch porigen Oberfläche bedeckt. Ebenfalls porig ist die Oberfläche des posterioren Randes der Ulna. Dieser ist konvex bogförmig und abflachend gerundet. Wahrscheinlich war er ursprünglich durch Knorpel fortgesetzt.

TARLO (1960) weist bei seiner emendierten Diagnose für die Gattung *Peloneustes* darauf hin, daß bei dieser Gattung das Längen/Breiten-Verhältnis des Radius größer als eins ist (bei PHB W 85/2 beträgt das Verhältnis 1,07). Dasselbe Verhältnis hat jedoch bei der Ulna einen Wert kleiner als eins (nämlich 0,95 für die Ulna von PHB W 84/2). Im Gegensatz dazu ist nach TARLOs (1960) Diagnose das angegebene Verhältnis für die Ulnae aller anderen Pliosaurier des Oxfordiums wie jenes der Radii größer als eins. Deshalb kann man bei assoziierten Funden eine genaue Zuordnung durchführen, die auf diesem Verhältnis basiert. In unserem Fall spricht dieses Merkmal für eine Zuordnung des Materials zu *Peloneustes philarchus*.

Das Intermedium (Taf. 4, Fig. c) besitzt eine in etwa rechteckige Form. Die proximodistale Länge mißt 5 cm und die Breite 6,2 cm. Mit Ausnahme der Dorsal- und Ventralseite ist der Knochen allseits durch porige Gelenkfacetten umrandet. An seinem proximalen Ende ist ein Sporn entwickelt, der zwischen Radius und Ulna ragt. Dementsprechend sind an ihm auch zwei Gelenkflächen ausgebildet, um mit dem Radius und der Ulna zu artikulieren. Diese Flächen stehen unter einem Winkel von 125° zueinander in Verbindung. Anterior dazu war eine Fläche mit dem Radiale in Kontakt. Über eine ähnliche Facette posterior wurde die Verbindung mit dem Ulnare hergestellt. Der distale Bereich stand den Metacarpaliern zur Artikulation zur Verfügung.

Das Radiale (PHB W 87/2) ist im Grundriß rechteckig und massiv gebaut. Proximodistal mißt es 4,8 cm und die Breite beträgt 6,7 cm. Das Intermedium und das Radiale sind demnach ungefähr gleich groß. So-wohl Lateral- als auch Medianseite sind schwach konkav, wobei die Längsachse der Einmuldung der Knochenlängsrichtung folgt. Seitlich sind porige Artikulationsflächen vorhanden. Im anteroposterioren Querschnitt ist der Knochen trapezoidal, wobei die schmälere Kante den anterioren Rand des Paddels mitbildete. An dieser Stelle tritt ein scharfer Kamm auf, der parallel zur Extremitätenlängsachse verläuft. Vermutlich war er mit Knorpel besetzt, der die vordere Kante der Flosse formte.

Etwas kleiner als das Radiale und das Intermedium ist das Ulnare (PHB W 88/2; Taf. 4, Fig. e). Es ist proximodistal nur 4,1 cm lang und quer dazu 5,5 cm breit. Dieser Handwurzelknochen besitzt eine rechteckige Gestalt. Er ist ringsum von Gelenkflächen umgeben, die durch ihre porige Oberfläche zu erkennen sind. Die mediane und die laterale Fläche konvergieren zum posterioren Rand hin. Dort ist eine schmale Kante entwickelt, die vermutlich mit einem Knorpel verbunden war, um die posteriore Flossenform zu bilden.

Das Stück mit der Nummer PHB W 90/2 ist sehr wahrscheinlich das Metacarpale I. Es ist proximodistal 3,8 cm lang, anteroposterior 5,1 cm breit und im Profil 3 cm dick. Im Querschnitt scheint dieser Mittelhandknochen dazu zu tendieren nach anterior abzuflachen und sich zuzuspitzen.

Die Phalangen PHB W 92/2 und 93/2 (Taf. 4, Fig. f, g) unterscheiden sich von den übrigen erhaltenen Fingergliedern in der Gestalt der proximalen Hypophysen sowie in ihrem quadratischen Querschnitt. Außerdem sind sie lateromedial abgeflacht. Die proximalen Gelenkabschnitte sind massiv verdickt und von annähernd quadratischem Umriß. Die Artikulationsflächen sind nach anterior oder posterior geneigt. Sie ähneln damit den proximalen Phalangen des zweiten und dritten Fingers, denn nur dort treten solche schräg zum Schaft abfallende Gelenkflächen auf. Auf der Seite, auf die die Gelenkflächen gerichtet sind, ist kurz unterhalb dieser Flächen am Proximalende des Schaftes eine kleine, konkave Artikulationsfacette ausgebildet. Distal wird sie von einem dünnen, kleinen Kamm begrenzt. Die Facette ist ungefähr quadratisch im Umriß und diente eventuell zur Artikulation mit der benachbarten Phalange.

Weiterhin kann man Phalangen mit mehr oder weniger stark elliptischen von solchen mit dreieckig bügelförmigen Gelenkflächen unterscheiden. Während erstere meist eine längliche, schlanke Form besitzen, wirken letztere eher gedrungen und kurz. Dies entspricht ihrer Position innerhalb des Paddels (cf. ANDREWS 1913). Dabei gehören die längeren Glieder in den mittleren und/oder nahe dem proximalen Abschnitt der Fingerstrahlen. Die kurzen dagegen bildeten offensichtlich den Rand der Flosse, wobei ihre relative Kürze für eine distale Position spricht (cf. ANDREWS 1913).

Das linke Ilium (PHB W 97/2; Abb. 16, Taf. 3, Fig. d) besteht aus drei Abschnitten, hier von dorsal nach ventral genannt: Blatt des Iliums, Schaft und ventraler Artikulationsbereich, der am Acetabulum teilhat. Die dorsoventrale Länge beträgt 16,6 cm.

Das Blatt des Iliums ist auf der medianen Seite glatt und gibt keinen guten Hinweis auf Artikulation mit den Sakralrippen. Dafür ist die Lateralseite mit einem unregelmäßigen Relief überzogen. Vor allem dorsal und posterior weisen kleine Höcker auf mögliche Muskelansatzstellen hin. Ein relativ gerader, schmaler Kamm bildet den dorsalen Rand des Blattes. Anterior knickt der Kamm fast senkrecht ventralwärts um und leitet sanft in eine darunterliegende Verdickung über. Diese bildet den anterioren Bereich des Blattes. Er geht in die Form des ventral angrenzenden Schaftes über. Posterior bildet der Kamm einen spitzen Winkel, wodurch sich ein nach posterior gerichteter Fortsatz entwickelt. Auf gleicher Höhe mit dem anterioren Blatt/Schaft-Übergang nimmt auch auf der posterioren Kante die Mächtigkeit des Blattes zu. Dadurch löst sich der Kamm auf und geht ventralwärts in den schmäleren Schaft über.

Der Schaft ist kurz und massiv gebaut. Sein Querschnitt ist suboval, wobei der anteriore Rand rund und der posteriore spitz erscheint. Er besitzt eine leicht um seine Längsachse gewundene Form. Sie geht ventralwärts ohne große Abwandlung in die Artikulationsfläche für das Ischium posterior und den Bereich des Acetabulums anterior über. Dabei bewirkt die Rotation des Schaftes, daß die acetabuläre Facette ein wenig nach anterolateral und die Facette für das Ischium nach posteromedian gedreht ist.

Die beiden ventralen Flächen sind in etwa gleichgroß. Sie bilden einen stumpfen Winkel von ca. 100° bis 120°. Die Fläche des Acetabulums ist leicht eingemuldet. Die Facette für das Ischium besitzt zwei kleine Vertiefungen, welche die Fläche etwas unruhiger gestalten. Auf der Oberfläche dieser Gelenkfacetten treten viele kleine Poren auf, die vermutlich auf Knorpelbedeckung hinweisen.

ANDREWS (1913: Abb. 24, 25) bildete die Ilia von *Peloneustes philarchus* ab. Dabei wies er auch auf die deutlichen morphologischen Unterschiede der zwei cospezifischen Exemplare BMNH R. 2441 und BMNH R. 2438 (cf. Taf. 3, Fig. c) hin. Vor allem in der Morphologie des Blattes gibt es verschiedene Ausbildungsformen. So ist in diesem Bereich des Beckengürtels mit gewissen intraspezifischen Variationen zu rechnen. PHB W 97/2 weist eine eindeutige morphologische Übereinstimmung mit dem Ilium BMNH R. 2438 auf, indem der anteriore Bereich des Kammes nicht gerundet ist (wie in BMNH R. 2441), sondern einen fast rechten Winkel bildet (cf. Taf. 3, Fig. c, d). Weiterhin stimmen beide Ilia im Bau der spitzen posterioren Blattverlängerung überein. Auch scheint im Maß der Rotation des Schaftes Gleichheit zu bestehen sowie in den allgemeinen Größenproportionen. Schließlich stimmt auch der Winkel zwischen den beiden distalen Artikulationsfacetten überein. ANDREWS (1913; S. 259) vermutet, daß die festgestellten Unterschiede auf

verschieden stark fortgeschrittene Verknöcherung des Knorpels entlang des proximalen Kammes zurückgeführt werden können. Dennoch schließt ANDREWS (1913) nicht aus, daß dieser Beckenknochen einer anderen Spezies angehört. Da nun aber mit PHB W 97/2 ein zweites Exemplar vorhanden ist, welches die gleichen morphologischen Merkmale wie das Ilium BMNH R. 2438 besitzt, muß man entweder Sexualdimorphismus oder eine andere Art oder Unterart als Ursache für die unterschiedliche Merkmalsausbildung vermuten (wobei zu beachten ist, daß die Größenproportionen der Radii und Ulnae mit jenen von *Peloneustes philarchus* übereinstimmen).

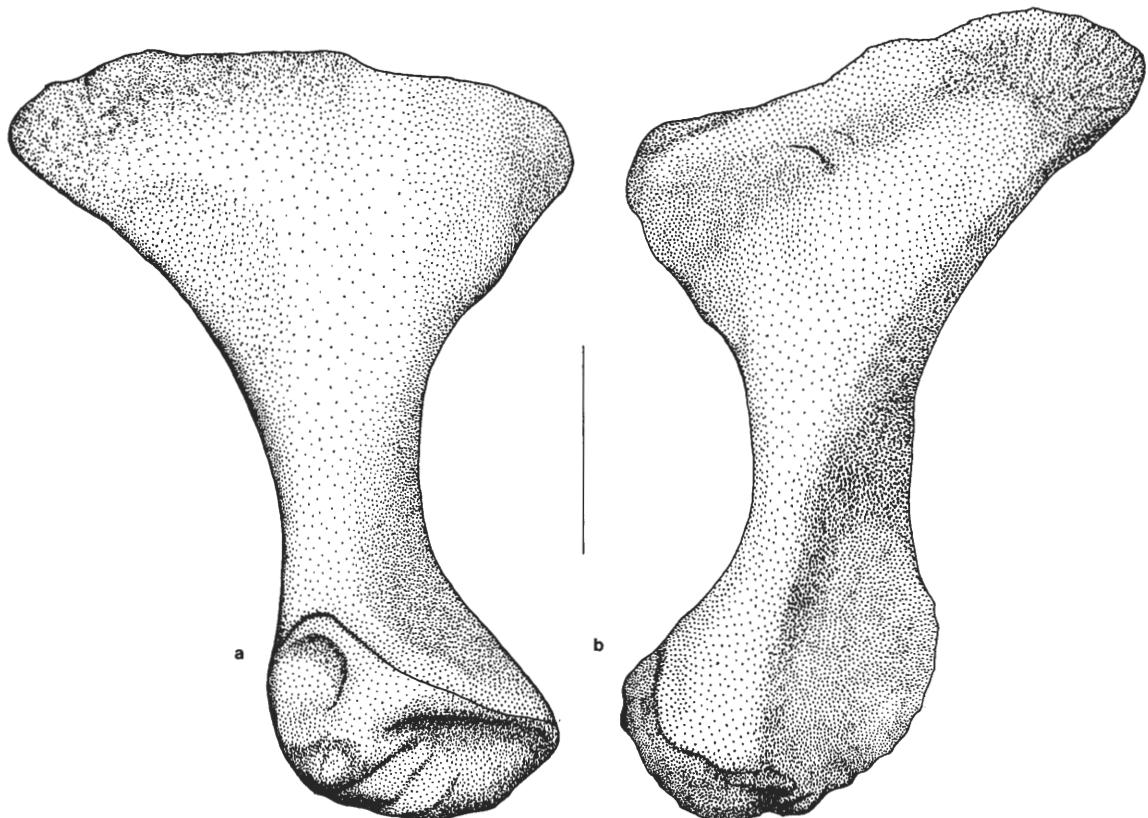


Abb. 16: *Peloneustes philarchus* : PHB W 97/2 linkes Ilium in medianer Ansicht; Maßstab entspricht 5 cm.

Die hier diskutierte Variabilität der Merkmale liegt aber weit unterhalb jener, die zwischen den Ilia von *Pliosaurus* sp. (BMNH R. 3980, R. 4750) und jenen von *Peloneustes* besteht. Deshalb ist die Untergliederung der Gattung *Peloneustes* in zwei Arten nicht sinnvoll. Gegen eine Unterscheidung zweier Unterarten spricht auch die paläobiogeographische Situation für das obere Mittel- bis untere Obercallovium von Mitteleuropa. Wie im Schlußkapitel erläutert wird, bestand offensichtlich ein reger Faunenaustausch, der sich in der frappierenden Übereinstimmung der Faunenelemente des englischen Oxfordtons sowie der Funde aus der Normandie und von Wallücke widerspiegelt. Also bleibt der Verdacht des Sexualdimorphismus als Erklärung für die leicht unterschiedliche Form der Ilia BMNH R. 2438 und PHB W 97/2 zu untersuchen. Dabei fällt die Vergrößerung des Blattes des Iliums und die Rotation des Schafes auf. Vielfach sind bei der Analyse des Sexualdimorphismus von fossilen Wirbeltieren Merkmale des Beckengürtels einbezogen worden (zum Beispiel BENNET 1992). Dies liegt daran, daß weibliche Tiere häufig eine andere Beckenmorphologie entwickeln als die der cospezifischen Männchen. Diese Abwandlungen könnten bestimmte funktionelle Anpassungen an die Fortpflanzung der Tiere darstellen.

Aus der Beschreibung und dem Vergleich mit den Stücken BMNH R. 2438 und 2441 ergibt sich eine eindeutige morphologische Übereinstimmung mit dem Ilium PHB W 97/2 von Wallücke. Zusammen mit den Proportionsverhältnissen der Unterarmknochen resultiert hieraus die Identifizierung des Wallücke-Materials als *Peloneustes philarchus*.

Die Rumpfrippe W 79/2 konnte zu diesem Taxon gestellt werden, da sie mit den anderen Elementen zusammen gefunden wurde (Abb. 4). Diese Rippe unterscheidet sich in ihrer Morphologie nicht von den weiter oben als Pliosauridae indet. beschriebenen Rippen (Taf. 3, Fig. a).

Division **Archosauromorpha** HUENE 1946
Subdivision **Archosauria** COPE 1869
Superordnung **Crocodylomorpha** WALKER 1968
Ordnung **Crocodylia** GMELIN 1788
Unterordnung **Mesosuchia** HUXLEY 1875

Mesosuchia indet.

Ein isoliertes und fragmentäres Ischium (PWB 08) ist den entsprechenden Beckenknochen von *Metriorhynchus* und *Steneosaurus* sehr ähnlich. Sowohl das proximale als auch das distale Ende von PWB 08 fehlen. Erhalten ist der Schaft mit dem distalen Übergang in das abgeflachte, anteroposterior verbreiterte Blatt des Ischioms. Der Schaft ist massiv und lateromedian abgeflacht, jedoch nicht so stark wie das distale Blatt. Nach proximal wird der Knochen etwas massiver. Der anteriore und posteriore Rand des Schafes ist konkav und nach distal divergierend. Nach ANDREWS (1913) ist bei *Metriorhynchus* der Schaft an dieser Stelle breiter als bei *Steneosaurus*. Vergleicht man jedoch PWB 08 mit den Abbildungen 43, 44 sowie 71 und 72 von ANDREWS (1913), so erscheint eine sichere Zuordnung zu einer der beiden Gattungen wegen der Beschädigung nicht möglich zu sein.

Familie **Teleosauridae** GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1831
Steneosaurus GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1825
Steneosaurus leedsi ANDREWS 1909
Taf. 4, Fig. k-l

In Wallücke sind drei isolierte Krokodilzähne (PHB, PMM 37, TKDM PCD 1) gefunden worden (Taf. 4, Fig. k, l). Es sind nur die Zahnkronen erhalten. Diese sind ca. 5 cm lang, schlank und spitzkonisch. Sie sind leicht nach posterior gekrümmmt. Die Schmelzoberfläche ist mit feinen longitudinalen Riffeln überzogen. Bei einem der Zähne (PHB 81) tritt eine prominente Schneidekante auf, die entlang des oberen Drittels bis zur Spitze verläuft. In der Ornamentierung der Oberfläche scheinen zumindest zwei Bereiche unterschiedlich strukturiert zu sein. In der unteren Kronenhälfte treten recht viele, sehr feine, engstehende Riffeln auf, die einen relativ unregelmäßigen Verlauf besitzen. Dem stehen etwas kräftigere Kämme im apicalen Bereich der Zähne gegenüber, die weitständiger sind und deren Verlauf gerader ist. Dazwischen gibt es eine Übergangszone, die sich auf halber Höhe der Krone befindet.

MASSARE (1987) beschrieb die Zähne von mesozoischen marinen Reptilien, unter anderem auch die der Gattung *Steneosaurus*. Sie konnte zwei verschiedene Zahnmorphologien differenzieren. Die eine war durch ihre gekrümmte spitzkonische Form charakterisiert. Außerdem besitzt die Kronenoberfläche eine Vielzahl feiner longitudinaler Riffeln sowie einige wenige Schneidekanten. Die Ornamentierung reicht zum Teil bis zur Spitze. Im Gegensatz dazu sind die Zahnkronen des anderen Morphotypus kürzer und kegelförmig. Sie wirken stumpf und tragen häufig Abnutzungserscheinungen. Die Ornamentierung beschränkt sich mehr oder minder auf die Kronenbasis. ADAMS-TRESMAN (1987b) benutzte diese Merkmale um die zwei Arten *Steneosaurus leedsi* und *S. durobrivensis* zu unterscheiden. Dabei gehören die typisch spitzkonischen Zähne zu *S. leedsi*. Da PHB W 81, PMM 37 und TKDM PCD 1 die Charakteristika der Zähne von *S. leedsi* aufweisen, werden sie dieser Art zugeordnet.

***Steneosaurus* sp.**
Taf. 5, Fig. a-c, Tab. 3-4

Die meisten Überreste, die zu dieser Gattung gestellt werden können, scheinen ein einziges Individuum zu repräsentieren. Da die Funde aus einer Hangrutschung stammen und zusammen mit einem Wirbel von *Metriorhynchus* sp. (PHB 32/1) geborgen wurden, ist die Zugehörigkeit des Materials zu einem einzelnen Tier etwas fraglich. Jedoch scheinen sonst alle Elemente aus dem Fundkomplex nur dieser einen Gattung (*Steneosaurus*) anzugehören. Dabei fällt auf, daß kein Element doppelt auftritt. Dies ist das Hauptargument, um alle Knochen zu einem Individuum zu zählen. Da häufiger Knochenansammlungen verschiedener Verte-

braten in Wallücke auftreten, wäre es auch in diesem Fall denkbar, daß der isolierte *Metriorhynchus*-Wirbel mit dem *Steneosaurus*-Rest zusammengeschwemmt wurde. Außerdem scheinen alle *Steneosaurus*-Knochen proportionalmäßig nur einem Tier anzugehören. Die Identifizierung des Materials ist jedoch nicht einfach, weil es recht fragmentär ist und kaum diagnostische Elemente enthält.

Vorhanden sind ein sicherer und zwei vermutete Dorsal-, zwei Sacral- sowie sieben Caudalwirbel unterschiedlicher Position, eine linke Halsrippe sowie sechs Reste von Rippen aus dem Rumpfbereich, fünfzehn Panzerplatten, ein Metacarpal- oder Metatarsalfragment und neun weitere unbestimmbare Knochenreste. Die Bestimmung der Gattung basiert hauptsächlich auf den beiden Sacralwirbeln und den besser erhaltenen Panzerplatten.

Der am besten erhaltene Dorsalwirbel (PHB W 13/1) besteht aus drei Fragmenten, die noch in Gestein eingebettet sind. Das Centrum ist platycoel und seine Gelenkfacetten sind rund. Im Vergleich zu den zahlreichen Caudalwirbeln ist das Centrum größer, massiver und anteroposterior deutlich kürzer. Der Neuralfortsatz ist im Querbruch zu studieren. Er umschließt mit seinen Basen den röhrenförmigen Neuralkanal. Der Neuralfortsatz ist hoch und trägt die Basen der Praezygapophysen über dem cranialen Ausgang des Neuralkanals. Die Diapophysen sitzen am Neuralbogen an. Insgesamt sind die hier festgestellten Merkmale auch für *Steneosaurus* sp. von ANDREWS (1913) und KREBS (1962) beschrieben und abgebildet worden.

Beide Sacralwirbel (PHB W 12/1 und W 42/1 [zusammengehörend] sowie W 38/1) sind stark beschädigt. Vor allem die Neuralbögen und deren Fortsätze haben unter der Beschädigung gelitten. Man kann jedoch an einem Wirbel (PHB W 12/1 und W 42/1) anhand des Neuralbogenrestes erkennen, daß der Neuralkanal recht flach war. Etwas besser sind die Centra erhalten. Sie sind sehr massiv gebaut und platycoel entwickelt. Lateroventral ist eine leichte Einschnürung der Centra zu beobachten. Mit beiden Centra sind lateral massive Sacralrippen verwachsen. Diese liegen in etwa horizontal und stehen senkrecht zur Wirbelsäulenlängsachse vom Centrum ab. Ihr distales Ende ist nicht überliefert.

Tabelle 3: Meßwerte von *Steneosaurus* sp.-Sacralwirbeln von Wallücke in mm. Anhand der Meßwerte kann festgestellt werden, in welcher Reihenfolge die Wirbel lagen (siehe Text). So ist hier der erste Sacralwirbel (PHB W 38/1) in der linken Spalte plaziert.

Maße:	PHB W 38/1	PHB W 12+42/1
Länge des Centrums ventral	48	65
Höhe des Centrums anterior	36	28
Höhe des Centrums posterior	36	--
Breite des Centrums anterior	45	40
Breite des Centrums posterior	37	50

Durch einen Vergleich mit Wirbeln von *Steneosaurus*, die KREBS (1962) auf Tafel 1, Figuren 5a-d und 6a-d illustriert, fällt die morphologische Ähnlichkeit zu den Stücken von Wallücke auf. Ferner stellt KREBS (1962) fest, daß die Sacralrippen von *Metriorhynchus* nach ventral gebogen sind, während bei *Steneosaurus* eine horizontale Orientierung kennzeichnend ist. Vergleicht man weiterhin diese Angaben mit den Befunden von ANDREWS (1913), so stellt man eine eindeutige Übereinstimmung in der Darstellung dieses Merkmals fest (ANDREWS 1913: Abb. 63, Taf. VI, Fig. 6). Außerdem stellte ANDREWS (1913) fest, daß die Sacralrippen von *Metriorhynchus* wesentlich schlanker seien als die entsprechenden Elemente von *Steneosaurus*, die recht robust und massiv wirken.

Der Artikulationsmodus zwischen den beiden Sacralwirbeln scheint nach ANDREWS (1913) durch die Durchmesser der Gelenkflächen der Centra bestimmt zu sein. So ist die anteriore Artikulationsfläche des ersten Sacralwirbels kleiner als seine posteriore Gelenkfläche. Proportional umgekehrt verhält es sich bei dem zweiten Sacralwirbel (Tab. 3). Daraus folgt, daß PHB W 38/1 der erste und PHB W 12/1+42/1 der zweite Sacralwirbel ist.

Die Caudalwirbel des Tieres stammen aus unterschiedlichen Positionen innerhalb des Schwanzes, weil ihre Größe unterschiedlich ist (Tab. 4). Sie sind durch ihre verlängerten Centra gekennzeichnet. Diesem Trend folgen auch die Dornfortsätze. Bei einigen Exemplaren ist eine ventrale Abflachung der Centra zu bemerken. Den Wirbelkörpern fehlen, bis auf eine Ausnahme (PHB W 34/1), jegliche Artikulationsflächen für die Befestigung eventueller Rippen. Dafür sind am ventralen Rand der anterioren und posterioren Gelenkfacetten Ansatzstellen von Hämalbögen zu erkennen.

Tabelle 4: Meßwerte von *Steneosaurus* sp.- Caudalwirbeln aus Wallücke. Die Wirbel sind von links nach rechts nach abnehmender Größe geordnet. Zu beachten ist, daß viele Daten Schätzwerte sind, da das fragmentäre Material keine genaueren Messungen gestattete. Alle Angaben sind in mm.

Maße:	PHB W 37/1	PHB W 34/1	PHB W 33/1	PHB W 14/1	PHB W 29/1
Länge des Centrums ventral	61	57	54	53	53
Höhe des Centrums anterior	32	32	32	28	28
Höhe des Centrums posterior	42	31	30	27	25
Breite des Centrums anterior	29	28	30	25	25
Breite des Centrums posterior	33	29	--	26	25

Insgesamt wurden 15 Panzerplattenfragmente in Assoziation mit dem *Steneosaurus*-Skelett gefunden (Taf. 5, Fig. a, b, c). Ihre Umrisse entsprechen in etwa zugerundeten bis ellipsoidalen Rhomboiden. Die Panzerplatten besitzen eine glatte Basalfläche, mit der sie in die Körperoberfläche eingebettet waren. Die Ränder können dabei gesägt oder zerschlitzt erscheinen, sie sind aber meistens glatt. Die andere Plattenseite ist mit Grübchen besetzt. Ihre Formen variieren zwischen annähernd kreisrund bis gerundet drei- oder viereckig. Sie sind so angeordnet, daß sich zwischen ihnen ein System von sich kreuzenden Kämmen entwickelt. Diese Kämme begrenzen die einzelnen Grübchen. Je näher die Grübchen am Rand der Platte liegen, desto geringer ist ihre Einsenkungstiefe. Man kann zwei Grundformen anhand von Oberflächenmerkmalen unterscheiden. Zum einen gibt es Panzerplatten, die einen Kiel auf der Außenfläche tragen. Dieser verläuft von der anterior zugespitzten Plattengrenze parallel zur Längsachse des Körpers nach posterior. Diese Platten waren auf dem Rücken des Krokodils platziert. Zum anderen sind einfache ungekielte Panzerplatten vorhanden. Diese Elemente gehörten wahrscheinlich dem Ventralpanzer an (ANDREWS 1913). Obwohl Panzerplatten von Krokodiliern nicht diagnostisch sind (ADAMS-TRESMAN 1987b), läßt sich in diesem Fall eine Zuordnung dennoch durchführen, weil diese Platten im Zusammenhang mit identifizierten Überresten von *Steneosaurus* sp. gefunden wurden und der andere Krokodilier aus Wallücke, *Metriorhynchus*, keine Panzerung hatte. Ähnliche Panzerplatten beschrieb KREBS (1962) aus dem oberen Jura von Dielsdorf in der Schweiz, die im Zusammenhang mit einem *Steneosaurus*-Fund standen.

Familie **Metriorhynchidae** FITZINGER 1843

Metriorhynchus MEYER 1830

Metriorhynchus sp.

Abb. 17, Taf. 5, Fig. d-g

Verschiedene Skelettelemente konnten der Gattung *Metriorhynchus* zugeschrieben werden. Sie sind ausnahmslos als isolierte Reste geborgen worden. Daher dürfte jeder Rest ein einzelnes Individuum repräsentieren.

Der Rest eines linken Unterkiefers (PM 17005/6; Abb. 17, Taf. 5, Fig. f, g) ist ein solches Exemplar. Erhalten ist der posteriore Abschnitt des Kieferastes. Er besteht aus dem Angulare, Surangulare und dem Präartikulare. Aufgrund des Fehlens des Artikulares ist auch der mediale Fortsatz der Kiefergelenkfläche nicht überliefert.

Das Surangulare liegt dem Angulare lateral auf. Die Sutur ist im anterioren Querbruch deutlich sichtbar. Außerdem läßt sie sich sowohl auf der Median- als auch auf der Lateralseite verfolgen. Sie ist durch eine suturnahe aufgerauhte Oberfläche charakterisiert. Die dorsolaterale Artikulationsfläche ist ca. 3 cm lang. Sie

wird von dem Surangulare gebildet. Nach median hin ist die Suturfläche für das fehlende Artikulare sichtbar. Bis auf diesen Bereich ist dieser Knochen recht dünn. Auf der Lateralseite ist kurz anterior der Gelenkfläche eine flache Mulde entwickelt. Sie ist nach anterior geöffnet. Ihre Öffnung ist leicht nach dorsal geneigt. Die Muldenoberfläche ist auffallend glatt und wird nur durch haarfeine Blutgefäßöffnungen durchbrochen.

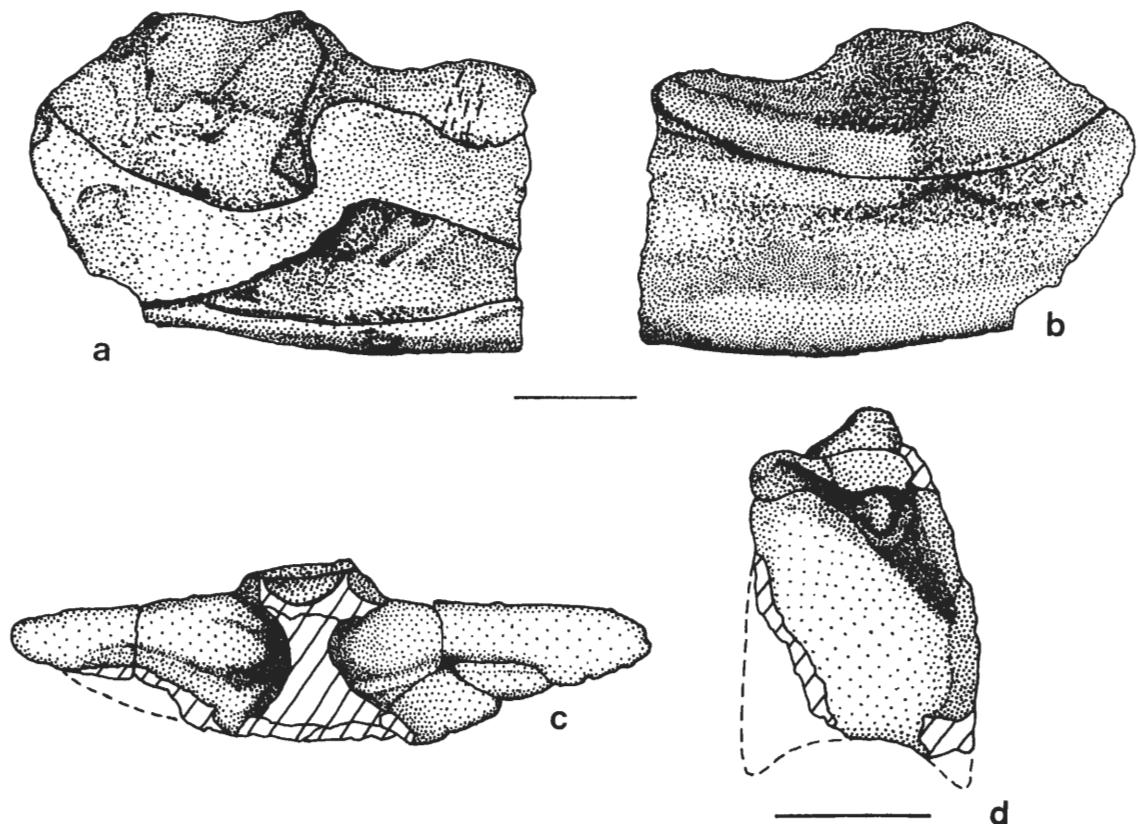


Abb. 17: *Metriorhynchus* sp.: WMfN PM 17005/6, Fragment eines linken Unterkieferastes, a in medianer Ansicht, b in lateraler Ansicht; Maßstab entspricht 2 cm. WMfN P 17009/1 Dorsalwirbel: c in dorsaler Ansicht, d in links lateraler Ansicht. Die gestrichelten Linien geben die Gestalt des fehlenden Knochenbereichs wieder. Maßstab entspricht 2,5 cm.

Durch einen massiven Wulst zeichnet sich das Angulare aus. Dieser Wulst zieht sich anteroposterior entlang des ventralen Randes. Nach posterior wird er auch allmählich dünner. Schließlich übernimmt er in der Nähe des postartikularen Fortsatzes die normale Knochendicke. Anterior des Kiefergelenks sitzt diesem Wulst das Präartikulare auf. Dieses ist etwa von dreieckiger Form. Es stand über eine posterodorsale Suturfläche mit dem Artikulare in Verbindung.

ANDREWS (1913) weist auf die Ähnlichkeit der Unterkiefer von *Metriorhynchus* und *Steneosaurus* hin. Dennoch lassen sich die beiden Gattungen anhand der Form des Präartikulare unterscheiden. Weiterhin ist die Existenz einer lateralen Mulde ein weiteres Kriterium, da sie nur bei *Metriorhynchus* vorhanden ist. Deswegen kann PM 17005/6 als Unterkiefer von *Metriorhynchus* sp. bestimmt werden.

Es wurden zwei Rückenwirbel (WMfN P 17009/1 und PHB W 32/1) von *Metriorhynchus* in Wallücke gefunden (Abb. 17, Taf. 5, Fig. d, e). Sie sind insofern charakteristisch, als daß ihr Centrum recht kurz und hoch ist sowie in der Ausbildung ihrer Par- und Diapophysen. Diese sind nämlich miteinander verschmolzen und bilden eine charakteristische Mulde entlang ihrer Verwachsungsrichtung. Beide Transversalfortsätze haben je eine Gelenkfläche, die zur Verbindung mit den Rumpfrippen diente. Außerdem reichen die Neuralbögen mit ihren basalen Ansatzstellen bis an die Lateralseite des Centrums heran. Die Transversalfortsätze sind deshalb weit von der neuro-centralen Sutur nach dorsal verlegt.

Bei *Steneosaurus*-Dorsalwirbeln ist dies nicht der Fall. Vielmehr sind die Basen der Diapophysen und Parapophysen nahe der neuro-centralen Verbindungsnaht plaziert. Ein weiterer Unterschied ist die relative Länge der Centra bei den zwei Gattungen. Bei *Steneosaurus* sind die dorsalen Centra im Verhältnis zu ihrer Gesamtgröße länger als bei *Metriorhynchus*. Dies spiegelt sich auch in der anteroposterioren Länge der Dornfortsätze wider (bei *Steneosaurus* sind die Dornfortsätze länger als bei *Metriorhynchus*; vergleiche auch Abb. 36 mit Abb. 62 in ANDREWS 1913). Aus diesen Gründen können die beschriebenen Wirbelkörper der Gattung *Metriorhynchus* zugeordnet werden. Sie sind jedoch nicht als Grundlage für eine artspezifische Ansprache brauchbar. ADAMS-TRESMAN (1987a) führte eine Revision der Gattung *Metriorhynchus* durch, begründete aber ihre Diagnosen allein auf craniale Merkmale.

Ein kleiner, platycoeler Krokodilwirbel (PWB 09) entspricht der Gestalt eines anterioren Caudalwirbels von *Metriorhynchus*. Die anteroposterioren Gelenkflächen sind kreisrund und der Wirbelkörper ist spindelförmig. Das isoliert gefundene Exemplar ist anteroposterior recht kurz (bei *Steneosaurus* ist es umgekehrt). An den lateralen Seiten des Neuralbogens sitzen kurze, dorsoventral leicht abgeflachte Transversalfortsätze. Diese liegen horizontal und sind nach posterior gerichtet.

Superordnung **Dinosauria** OWEN 1841
 Ordnung **Ornithischia** SEELEY 1888
 Subordnung **Thyreophora** NOPCSA 1915
 Infraordnung **Stegosauria** MARSH 1877
 Familie **Stegosauridae** MARSH 1880
Lexovisaurus HOFFSTETTER 1957
Lexovisaurus sp.
 Abb. 18, 19, Taf. 6, Fig. a-d

Der Beleg für diese Gattung ist, im Gegensatz zur Annahme von PROBST & WINDOLF (1993), nur ein einzelner, fragmentärer Stachel (WMfN PM 17006/8; Abb. 19, Taf 6, Fig. a, b). Von ihm ist ungefähr ein Drittel der ursprünglichen Gesamtlänge inklusive der teilweise beschädigten Basis vorhanden. Der Stachel ist massiv gebaut.

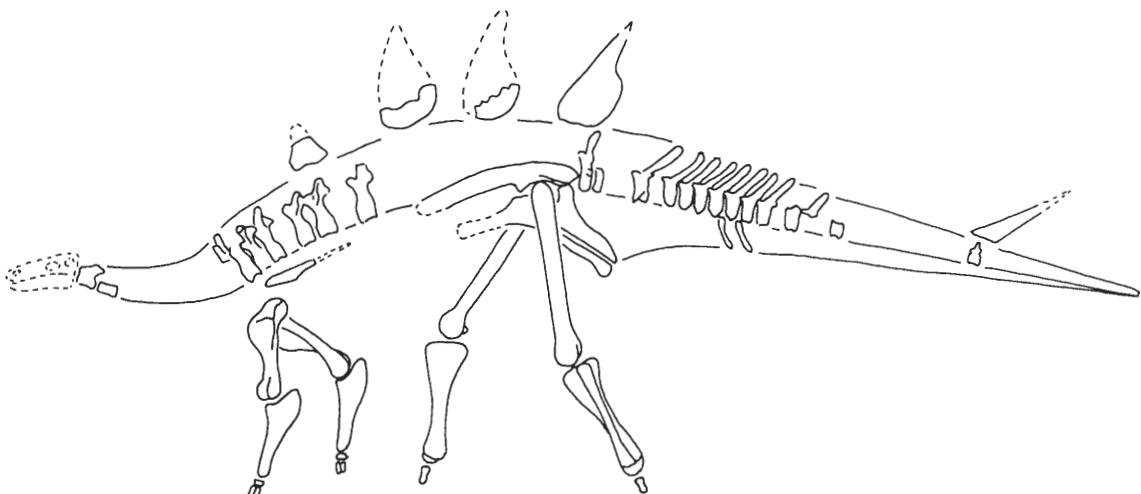


Abb. 18: Skelettrekonstruktion des Stegosauriers *Lexovisaurus* sp. Die Position des Schwanzstachels in dieser Rekonstruktion entspricht wahrscheinlich der natürlichen Lage des Stachels WMfN PM 17006/8 (aus WEISHAMPEL et al. 1990, nach GALTON et al. 1980). Maßstab entspricht 1 m.

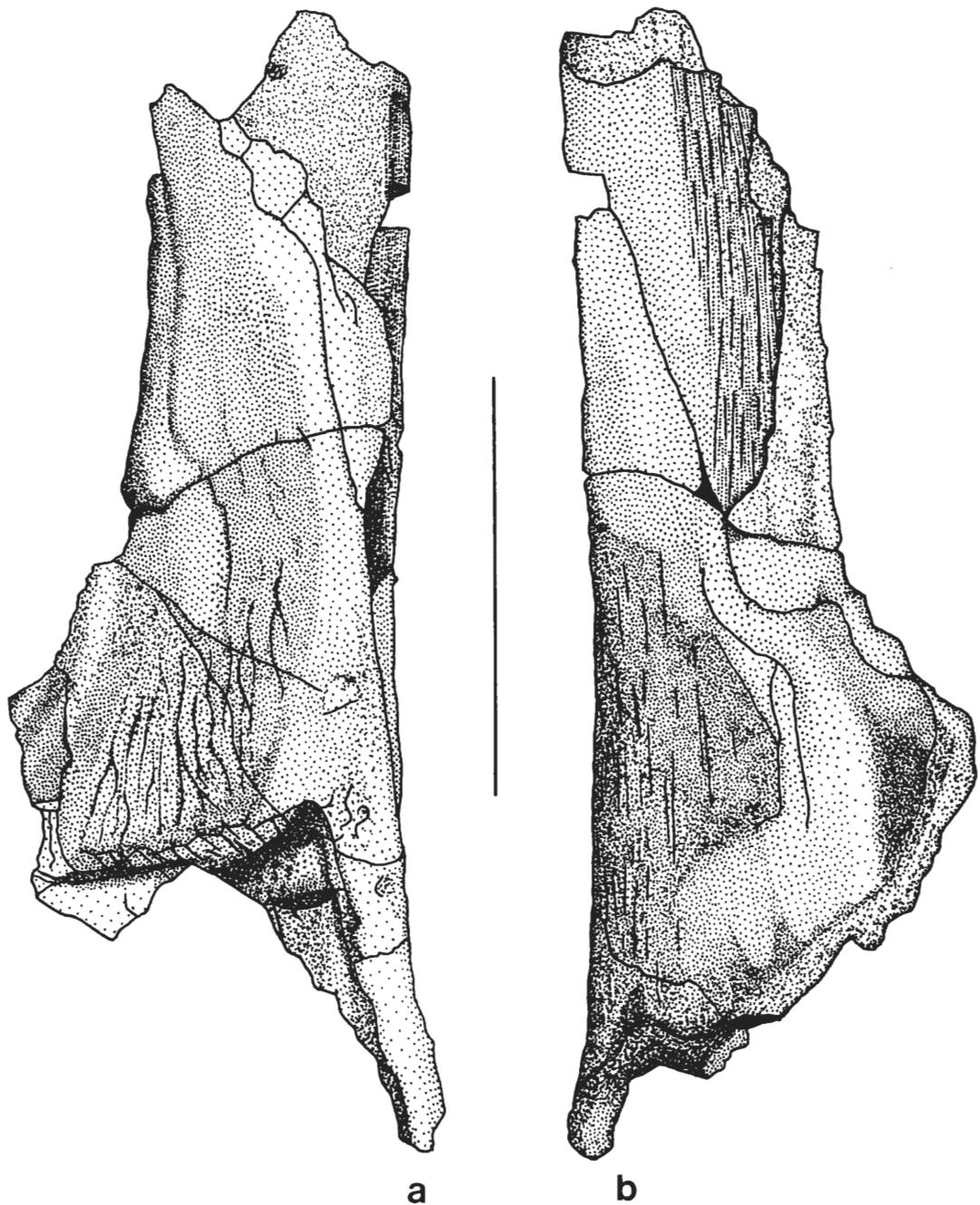


Abb. 19: *Lexovisaurus* sp. WMfN PM 17006/8: linker Stachel aus dem vorderen Schwanzbereich: a in medianer Ansicht, b in lateraler Ansicht; Maßstab entspricht 10 cm.

Die Asymmetrie der Basis deutet darauf hin, daß der Stachel ursprünglich auf der linken Körperhälfte positioniert war. Auf der linken Seite der Basis ist nämlich eine Aussparung entwickelt, die für eine Ansatzstelle von Körpergewebe spricht. In Bezug auf die Basisfläche ist der Knochen leicht nach posterior geneigt. Seine Form ist geradegestreckt und seitlich abgeflacht. Anterior befindet sich eine flache Stirnseite, die recht schmal ist und ungefähr mit einem rechten Winkel an die Seitenflächen grenzt. Nach posterior laufen Lateral- und Medianseite relativ spitz zusammen. Die hintere Kante fehlt jedoch, und daher läßt sich der Querschnitt des Knochens nicht sicher rekonstruieren. Es kann aber ausgeschlossen werden, daß der Stachel einen ovalen oder gar runden Querschnitt besaß. An der distalen beziehungsweise medianen Bruchfläche ist eine längliche Hohlform im Knochen sichtbar. Diese ist mit siltigem Sediment aufgefüllt worden. In diesem Siltstein sind Schalenabdrücke von Invertebraten erhalten. Demnach muß der Knochen eine gewisse Zeitlang auf dem Meeresboden gelegen haben, bevor er eingebettet wurde.

Wenn nicht bereits Stegosaurierstachel aus dem Callovium von Europa beschrieben worden wären (GALTON 1985, GALTON et al. 1980, LULL 1915, NOPCSA 1911, OWEN 1875, 1877), könnte man keine schlüssige Zuordnung dieses Elementes durchführen. Wie im Fall des Dryosauriden von Wallücke, so basiert auch in diesem Fall die Klassifizierung auf der engen morphologischen Ähnlichkeit zu bereits bestimmtem Material. Dazu wurde Vergleichsmaterial im BMNH und im SMC begutachtet. Es konnte jedoch nur ein Exemplar (SMC J46879; Taf. 6, Fig. c, d) zum näheren Vergleich herangezogen werden, weil die übrigen Stachelreste nicht aus dem gleichen Körperabschnitt stammen. Dazu gab es zu viele morphologische Diskrepanzen, wie zum Beispiel massiverer Bau, größere Länge, schwach abgewinkelte Basisfläche und entsprechende Orientierung des Stachels nach posterior sowie ein ovaler Querschnitt, die darauf deuten, daß die Stachel im BMNH wahrscheinlich aus dem Dorsalbereich stammen. Es gibt keine weiteren Unterschiede, die gegen eine Zuordnung von WMfN PM 17006/8 zu *Lexovisaurus* sprechen würden.

Subordnung **Cerapoda** SERENO 1986
Infraordnung **Ornithopoda** MARSH 1881
Familie **Dryosauridae** MILNER & NORMAN 1984
Dryosauridae indet.
Taf. 5, Fig. h-i

Ein etwas problematischer Fund ist ein isolierter und nur teilweise erhaltener Langknochen (PWB 07 & 08) eines Reptils. Der Rest liegt in zwei Stücken vor, dem proximalen Gelenkkopf (PWB 08) und dem Schaft inklusive des distalen Gelenkkopfes (PWB 07). Eventuell handelt es sich bei dem Knochen um eine Tibia.

Die Gelenkfläche von PWB 08 ist glatt und wird von einem gerundeten Rand nach distal ringsherum begrenzt. Die Gelenkfläche ist im Umriß von ovaler Form, wobei ihr größerer Durchmesser etwa 2 cm mißt. Unterhalb des Kopfes schnürt sich der Knochen ein, so daß der ungefähr kreisrunde Querschnitt des dazugehörigen Schaftes daraus hervorgeht.

Vollständiger ist der Schaft an der anderen Hälfte (PWB 07) erhalten. Der runde Knochenquerschnitt wird über mehr als die halbe Schaftlänge beibehalten. Erst ca. 4 cm oberhalb des distalen Übergangs in den dortigen Gelenkkopf verbreitert sich der Schaft. Er nimmt dabei eine ovale Form an, die dem Umriß des distalen Gelenkkopfes angeglichen ist. Damit wirkt an dieser Stelle der Übergang zum Gelenkkopf nicht so markant, wie es am proximalen Abschnitt der Fall ist. Dennoch sind Schaft und Gelenkfläche deutlich von einander abgesetzt. An der Basis des Gelenkkopfes ist die anteriore Seite des Schaftes mit einer Reihe feiner, longitudinaler Rippen belegt. Solche Strukturen treten auch bei Mesosuchierlangknochen häufiger auf. Die abgeflachte Artikulationsfacette ist quer zu ihrer Längsachse schwach konkav eingemuldet.

Beim Vergleich des Langknochens PWB 07 & 08 mit Material von marinen Krokodiliern aus dem Oxfordton fiel die relative Ähnlichkeit zur Tibia von *Steneosaurus* auf. So ist die Schaftoberfläche häufig schalig abgeplatzt, ein Merkmal, das vor allem bei Krokodilknochen nicht selten auftritt. Jedoch gab es auch eine Differenz bei der Gestaltung des proximalen Gelenkkopfes. Dieser ist bei *Steneosaurus* einfach gestaltet, weil er ohne starke Abwandlung aus dem Schaft hervorgeht. Bei PWB 07 & 08 ist im Gegensatz dazu ein deutlicher Absatz entwickelt. Solche Formen treten andererseits häufig bei Epipodia von ornithopoden Dinosauriern auf (NORMAN pers. Mitteil.). Auch der Vergleich mit BMNH-Material von *Dryosaurus lettow-vorbecki*, einem kleinen ornithopoden Dinosaurier aus dem oberen Jura von Ostafrika, erbrachte keine positiven Übereinstimmungen außer in der allgemeinen Morphologie. GALTON (1977a) berichtete von einer schlanken Tibia (SMC J46889), die im Oxfordton gefunden wurde und bestimmte das Exemplar als *Dryosaurus* sp. Etwas später nahm derselbe Autor diese gewagte Zuordnung zurück und beließ die Bestim-

mung mit Hypsilophodontidae *incertae sedis* (GALTON 1977b, 1980a). Auch MARTILL (1988b) nennt dieses Exemplar in seiner Zusammenstellung der terrestrischen Vertebratentaxa aus dem englischen Oxfordton und ordnet es in die Familie Hypsilophodontidae unter der Gattung *Dryosaurus* ein. Im Text betont der Autor jedoch, daß das Material für eine Zuordnung auf dem Gattungsniveau nicht diagnostisch genug sei, was im Widerspruch zu seinem in der Systematik angegebenen Gattungsnamen steht (cf. MARTILL 1988b, S. 183). Die Bestimmung des Knochens PWB 07 & 08 von Wallücke folgt dem Beispiel der beiden genannten Autoren, da auch sie sich nur auf allgemeine morphologische Ähnlichkeiten stützten. Obwohl wir uns der Möglichkeit einer fehlerhaften Identifizierung der Stücke PWB 07 & 08 bewußt sind, denken wir jedoch, daß es zur Zeit keine hinreichende Argumente gibt, die diese Zuordnung widerlegen können. Deshalb klassifizieren wir PWB 07 & 08 als Dryosauridae indet.

6. Diskussion

6.1 Allgemeines

Der Oxfordton von England und sein französisches Äquivalent in der Normandie ist ein zum Teil extrem fossilreiches Sediment (MARTILL 1985a, 1986, MARTILL & HUDSON 1991). Die Diversität an Vertebraten und Invertebraten ist sehr hoch (Abb. 20). Eine ausführliche Auflistung der aus dem Oxfordton bekannt gewordenen Fossilien geben MARTILL & HUDSON (1991) und MARTILL et al. (1994).

Schon seit mehr als einem Jahrhundert sind die fossilen Wirbeltiere aus dem englischen Oxfordton bekannt (MARTILL & HUDSON 1991). In Frankreich wurden zur gleichen Zeit marine Krokodile und andere Reptilien in der Umgebung von Caen in der Normandie entdeckt und beschrieben (ADAMS-TRESMAN 1987a, b, BARDET 1993). Auch im norddeutschen Wiegengebirge sind Funde von Invertebraten entsprechendem geologischen Alters nicht selten. Erstaunlicherweise sind dort erst in jüngerer Zeit Vertebratenreste entdeckt worden, obwohl schon vor mehr als einem Jahrhundert Wirbeltierfossilien aus dem „Corallium“ (Tithon) Süddeutschlands beschrieben wurden (FRAAS 1855, QUENSTEDT 1858). Pliosaurierfunde aus dem oberen Mittel- oder dem unteren Oberjura von Württemberg (MEYER 1841, 1856a, cf. TARLO 1960) sowie aus dem Oxfordium des schweizer Kantons Aargau (MEYER 1856b, cf. TARLO 1960) sind ebenfalls in der Mitte des letzten Jahrhunderts bekannt geworden.

Auch aus der Schichtenfolge des Moskauer Beckens (Callovium, Oxfordium und Kimeridgium) sind diverse Plesiosaurierfunde seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts bekannt. Nach TARLO (1960) lassen sich alle aus dieser Schichtenfolge beschriebenen Pliosaurier als jüngere Synonyma zu Taxa stellen, die bereits aus England und der Normandie bekannt waren.

Ungefähr gleichzeitig mit den norddeutschen Entdeckungen wurde auch aus Chile eine ähnliche marine Fauna bekannt gemacht (GASPARINI & DIAZ 1977). Im weiteren werden aber nur die Vorkommen in England eingehender mit den norddeutschen verglichen, da dies die bisher am besten erforschte Faunenassoziation ihrer Art ist.

6.2 Faunistischer Vergleich

Die Fischfauna aus dem englischen Oxfordton zählt je 17 Elasmobranchier- und Knochenfischarten (MARTILL & HUDSON 1991). Davon sind nur einige Arten auch im Material von Wallücke vertreten. Dies wären folgende Taxa: *Hybodus* sp., *Asteracanthus ornatissimus*, *Notidanus muensteri*, *Notidanus serratus*, *Lepidotus* sp. und *Leedsichthys problematicus*. Im Gegensatz dazu sind im Oxfordton noch keine Vertreter der Lamniformen oder gar der Lamnidae gefunden worden. Die Funde aus Wallücke sind zur Zeit die geologisch ältesten Nachweise für diese Neoselachiergruppe. Eine weitere Besonderheit der Haifauna von Wallücke ist das Fehlen von Vertretern der Gattung *Hybodus* mit einer „clutching-type“-Bezahnung, während in England die meisten *Hybodus*-Zähne dem „clutching-type“ entsprechen (cf. MARTILL & HUDSON 1991).

Ichthyosaurier sind im englischen Oxfordton durch zwei Arten einer einzelnen Gattung vertreten: *Ophthalmosaurus icenicus* und *Ophthalmosaurus monochractus*. In Wallücke sind nur zwei Wirbel gefunden worden, die jedoch keine weiteren Aussagen erlauben. Zumindest konnte die Existenz dieser wichtigen marin

Reptilgruppe auch für das Callovium Norddeutschlands gesichert werden. Das vergleichsweise seltene Vorkommen von Ichthyosauriern im Wiehengebirge wird auf die landnahe Position des Fundortes während des Mittelcalloviums zurückgeführt (MÖNNIG 1989, 1993). Als vollmarine Reptilien bevorzugten Ichthyosaurier das offene Meer. Dabei deuten die großen Orbitalöffnungen und der entsprechend große Skleralring auf große, in dunklen Habitaten gut zum Sehen geeignete Augen hin, die vermutlich an größere Wassertiefen und/oder trübe Wasserverhältnisse angepaßt waren (MARTILL et al. 1994).

Tabelle 5: Liste der Wirbeltierfunde aus dem oberen Mittelcallovium des Steinbruches Störmer (Wallücke, Wiehengebirge).

Klasse Chondrichthyes

Unterklasse Elasmobranchii

- Asteracanthus ornatissimus*
Hybodus sp.
Notidanus muensteri
N. serratus
Lamnidae indet.

Unterklasse Holocephali

- Chimaeroidei indet.

Klasse Osteichthyes

- cf. *Lepidotus* sp.
Leedsichthys problematicus

Klasse Reptilia

Ordnung Ichthyosauria

- Ichthyosauria indet.

Ordnung Plesiosauria

- Plesiosauria indet.
Plesiosauroidea indet.
Elasmosauridae indet.
Pliosauridae indet.
Liopleurodon pachydeirus
cf. *Liopleurodon* sp.
Peloneutes philarchus

Ordnung Crocodylia

- Steneosaurus leedsi*
Steneosaurus sp.
Metriorhynchus sp.

Überordnung Dinosauria

- Lexovisaurus* sp.
Dryosauridae indet.

Von der Superfamilie Plesiosauroidea sind aus dem Oxfordton insgesamt fünf Arten bekannt. Im Callovium von Wallücke sind ebenfalls Vertreter dieser Gruppe vorhanden. Auch in diesem Fall ist das Material nicht diagnostisch genug, um es genauer identifizieren zu können. Nur anhand eines Cervicalcentrums war es möglich, einen Vertreter der Plesiosauroidea auf Familienebene zu bestimmen. Es handelt sich dabei um einen primitiven Vertreter der Familie Elasmosauridae. Der einzige andere primitive Elasmosauridae, *Microcleidus*, ist zwar auch in England gefunden worden, er stammt aber nicht aus dem Oxfordton, sondern aus dem unteren Jura. Damit stellt der Fund aus Wallücke eine gewisse Ausnahme dar und belegt, daß Formen, die in ihrer Evolution intermediär zwischen primitiven Plesiosauridae und fortschrittlichen Elasmosauridae sind, bis in das obere Mittelcallovium existierten.

Wesentlich besser ist der Beleg der Pliosauroidea in Wallücke mit drei Gattungen, von denen zwei auch artlich angesprochen werden konnten: *Liopleurodon pachydeirus*, *Peloneustes philarchus* und cf. *Pliosaurus* sp. Alle drei Taxa sind auch in der englischen Fauna gewöhnlich. Allerdings sind noch zwei weitere Arten aus dem Oxfordton bekannt.

Das Anglo-Pariser-Becken war zur Sedimentationszeit des Oxfordtons der Lebensraum für vier verschiedene marine Krokodilarten. Sie repräsentieren mit je zwei Arten die Gattungen *Steneosaurus* und *Metriorhynchus*. In der Wallücke-Fauna sind beide Gattungen sicher nachgewiesen. Bei drei Funden ist es gelungen, die Art zu identifizieren, nämlich *Steneosaurus leedsi*. Der Nachweis anderer Arten blieb jedoch versagt, weil die dafür wichtigen cranialen Elemente nur untergeordnet auftreten.

An Dinosauriermaterial aus dem Oxfordton ist eine große Vielfalt aus England und der Normandie bekannt. Jedoch handelt es sich dabei um allochthone Faunenelemente, die als Kadaver ins Meer gelangten und nicht dort primär lebten. Insgesamt sind acht verschiedene Dinosauriertaxa bekannt. Dabei repräsentiert jedes Taxon eine eigene Gattung und Art. MARTILL (1988b) gibt eine Übersicht der terrestrischen Faunenelemente des Oxfordtons. Es wird auch auf die einzelnen Fundhorizonte Bezug genommen, in denen Überreste von terrestrischen Wirbeltieren gefunden wurden. Auch in der Wirbeltierfauna von Wallücke sind allochthone Einflüsse zu bemerken. Im Verhältnis zur Gesamtheit aller Funde von Wallücke erscheinen die zwei Zeugnisse von Dinosauriern, wie auch im englischen Oxfordton, eher von untergeordneter Bedeutung. Allerdings müssen die Funde aus Wallücke vor dem Hintergrund des wesentlich geringeren Fundmaterials, des eng begrenzten Fundgebietes und der erst kurzen Erforschungsgeschichte gesehen werden. So ist es erstaunlich, daß überhaupt Reste von Landtieren im Fundgut auftauchen; eine Tatsache, die wohl auf die größere Landnähe von Wallücke im Vergleich mit den englischen Lokalitäten zurückgeführt werden muß.

Glücklicherweise ließ sich das Dinosauriermaterial wenigstens zum Teil bestimmen. Der Schwanzstachel von *Lexovisaurus* sp. konnte dabei mit Originalmaterial in Cambridge verglichen und nachgewiesen werden. Schwieriger war es, das Epipodium des Dryosauriden zu identifizieren.

Ein Faunenelement ist bisher nur im englischen Oxfordton entdeckt worden, nämlich Pterosauriermaterial. In Anbetracht der Tatsache, daß Pterosaurierknochen auf Grund ihrer fragilen Konstruktion nur sehr selten erhalten bleiben, darf uns das Fehlen von Pterosaurierresten außerhalb Englands nicht wundern. Schließlich sind dort die Erhaltungsbedingungen für Fossilien in diesem Sediment am besten gewesen. Diese Tatsache läßt sich leicht aus der Fülle des Fundmaterials ablesen, wenn man sie in Relation zur Qualität und Quantität der Fossilien aus den Fundgebieten außerhalb Englands setzt. Immerhin sind im Oxfordton auch nicht mehr als vier Individuen dieser Gruppe nachgewiesen worden (MARTILL & HUDSON 1991), so daß man nicht von einer überproportionalen Fundhäufigkeit dieser Reptilgruppe sprechen kann.

6.3 Paläobiogeographie

Abschließend kann gefolgert werden, daß die Vertebratenfauna von Wallücke sich in ihrer Zusammensetzung kaum von jener aus dem Oxfordton von England unterscheidet. Eine Ausnahme bildet das bis dato auf Norddeutschland beschränkte Vorkommen der Lamniden-Zähne. Ähnliches gilt auch im Hinblick auf die klassischen Wirbelturfunde aus der Normandie. BARDET (1993) stellt eine Faunenliste mariner Reptilien aus der Normandie zusammen, die zu jedem Taxon ein Gegenstück im englischen Oxfordton enthält. Daraus läßt sich schließen, daß das Anglo-Pariser-Becken im Callovium einen ziemlich einheitlichen Lebensraum darstellte. Daher tritt auch eine starke Übereinstimmung in der faunistischen Zusammensetzung der beiden Fundgebiete auf (weitere Literatur über die Vertebratenfauna aus dem Callovium der Normandie findet man in BARDET et al. 1991, BARDET et al. 1993a, b). Da die englischen und französischen Faunenelemente in annähernd allen Punkten übereinstimmen, gilt dies auch umgekehrt für die Ähnlichkeit in der

Zusammensetzung der norddeutschen und französischen Vertebratenfaunen.

Eine Erkenntnis, die nun aus dem Vergleich der Vertebratenfauna von Wallücke mit den englischen und französischen Faunen gewonnen wird, ist, daß die paläobiogeographische Verbreitung von hauptsächlich marinen Wirbeltiertaxa während des Calloviums von der Normandie und von England bis ins östliche Wiedergebirge reichte. Dabei blieb die qualitative Zusammensetzung der drei untersuchten Faunen relativ konstant. Selbst wenn man die terrestrischen Wirbeltierfossilien in die faunistische Betrachtungen miteinbezieht, so ergibt sich dennoch ein sehr ähnliches Bild der damaligen Wirbeltierfaunen.

Beachtenswert ist die Tatsache, daß die Funde aus dem Wiedergebirge trotz ihrer relativ jungen Erforschungsgeschichte in ihrer faunistischen Zusammensetzung jenen aus den etablierten und seit langem bearbeiteten klassischen Fundstellen bereits in so vielen Punkten entsprechen. Schließlich sei noch angemerkt, daß sich eine paläobiogeographische Verbindung zumindest eines Teils der marinen Vertebratenfauna (Pliosaurier) von England bis zum Moskauer Becken rekonstruieren läßt.

6.4 Paläökologie, insbesondere die Nahrungsbeziehungen

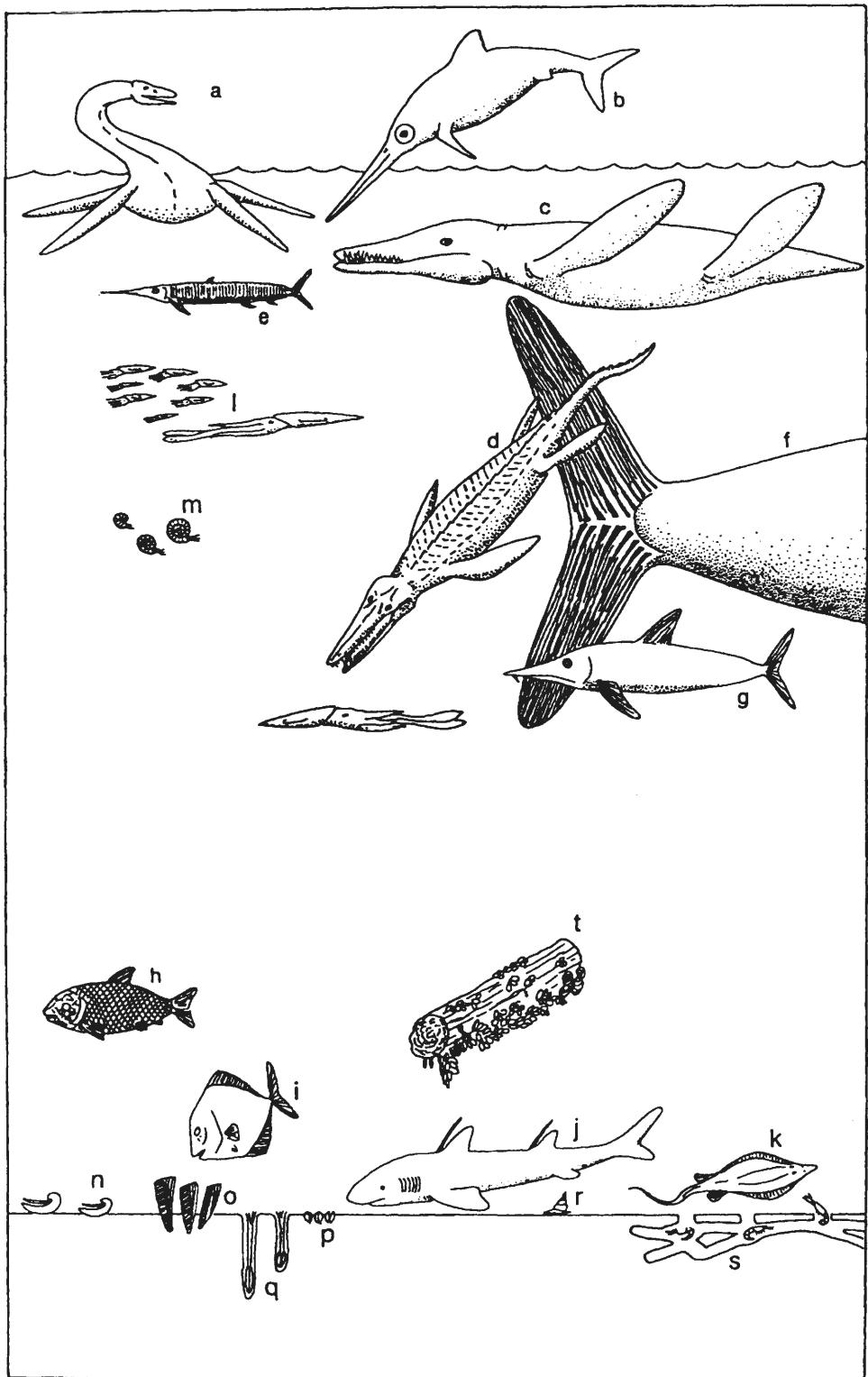
Da nicht nur die Vertebraten- sondern auch die Invertebratenfauna (LANGE 1973 und eigene Beobachtungen) von Wallücke mit jener aus dem Unteren Oxfordton Englands übereinstimmt, erscheint ein Nahrungsnetz, wie es von MARTILL et al. (1994) erstellt wurde, auch für das Mittelcallovium Norddeutschlands zumindest wahrscheinlich.

MARTILL et al. (1994) versuchten für den Unteren Oxfordton (Peterborough-Member des Oxford Clay-Formation) ein Nahrungsnetz der überlieferten Lebewelt zu erarbeiten. Weiterhin sollten das damit verbundene Habitat und die Lebensweise der Tiere rekonstruiert werden. Bei diesen Untersuchungen wurden folgende Faktoren berücksichtigt: Makro-, Mikro- und Ichnofossilien, vergleichende Anatomie und Funktionsanalysen, geochemische sowie isotopengeochemische Daten und Aspekte der Sedimentologie und Taphonomie. Das Nahrungsnetz wurde in Abhängigkeit der Wassertiefe und des Nahrungsangebotes in zwei Bereiche untergliedert. Der eine betrachtet die Lebewelt des Benthos und der angrenzenden, bodennahen Wasserschicht. Der zweite Abschnitt beschäftigt sich mit der Lebewelt im oberen Teil der Wassersäule.

Als Primärproduzenten des bodennahen und benthonischen Lebensraums werden Lebewesen der Mikroflora und -fauna, Sedimentfresser und Filtrierer genannt. Diese Gruppe stellt die Nahrungsbasis für Ammoniten, Belemniten, kleinere Fische und Haie dar. Die Endglieder dieses Nahrungsnetzes stellen molluscvore Fische und Haie, Ichthyosaurier und größere Fleischfresser dar, die zum Teil auch in den oberen Bereichen der Wassersäule jagten. Von größerer Bedeutung im benthischen Bereich war die Verwertung von Aas.

►

Abb. 20: Eine Darstellung der Wirbeltierfauna aus dem Unteren Oxfordton. Sie zeigt welche unterschiedlichen Lebensräume und Ernährungsweisen unter den Wirbeltieren auftraten. So waren viele der heute von marinen Säugetieren besetzten Nischen damals von marinen Reptilien und Fischen besetzt. Auf die oberflächennahe Wasserzone beschränkt waren a, Plesiosauroidea, b, Ichthyosaurier, c, Pliosaurier und d, marine Krokodile. Zu den Fischen dieses Lebensraumes gehören e, *Aspidorhynchus* sp. zusammen mit Schulen von *Leptolepis* (hier nicht abgebildet). In mittlerer Wassertiefe schwammen wahrscheinlich f, *Leedsichthys problematicus*, g, *Hypsocormus* sp., *Asthenocormus* sp. und *Sauropsis* sp. Zu den benthischen Lebewesen zählen h, *Hypsocormus* sp., i, *Pycnodontier*, j, *Asteracanthus ornatissimus* und k, verschiedene kleinere Elasmobranchier. Die Invertebraten beinhalten l, m, Cephalopoden oberflächennah in offenen Gewässern. Benthische Molusken waren, n *Gryphaea* sp., o, *Pinna* sp., p, Sediment-fressende Bivalven, q, bohrende Bivalven und r, weidende Gastropoden. Bohrende Arthropoden, s, können in einigen Horizonten häufig auftreten (aus MARTILL & HUDSON 1991; eigene Übersetzung).



Weiter oberhalb in der Wassersäule stellte Phytoplankton die Basis des Nahrungsnetzes dar. Das nächste Glied bildete das Zooplankton, von dem sich wiederum Cephalopoden, Fische und der Planktonfiltrierer *Leedsichthys* ernährten. Größere Fische und marine Reptilien (Plesio-, Pliosaurier und Krokodile) sowie Pterosaurier fraßen Cephalopoden und kleinere Fische. Sie wurden selber von den großen Pliosauriern erbeutet.

Danksagung

Den Privatsammlern Wilhelm Brandhorst, Caius Diedrich, Dr. Rainer Ebel, Gert Greitens sowie Stefan und Matthias Metz aus dem Raum um Wallücke danken wir für die ausgezeichnete Kooperation bezüglich der Ausleihe ihres Materials und der Beschaffung von Informationen sowie für viele andere Hilfestellungen. Sie haben damit einen sehr großen Beitrag zu dieser Abhandlung über die Vertebratenfauna des Calloviums von Norddeutschland geleistet.

Die Wirbeltierfauna von Wallücke hätte nicht ohne die Zustimmung des Steinbruchbesitzers geborgen werden können. Wir danken deshalb der Firma Fritz Störmer für die ständige Erlaubnis zum Betreten der Fundstelle ganz herzlich.

Herrn Dr. Rupert Wild (Stuttgart) möchten wir unseren besonderen Dank ausprechen für die vielfältige Hilfe in den verschiedenen Phasen dieses Projektes, angefangen mit der Erstbestimmung der Funde bis zur Anregung der Bearbeitung durch die jetzigen Autoren. Unterstützung bei der Literatursuche und Diskussion der fossilen Haizähne wurde uns durch Herrn René Kindlimann (Zürich) und Herrn Marc C. Halter (Aachen) zuteil.

Desgleichen richten wir unseren herzlichen Dank an Frau Sandra Chapman (BMNH, London), Herrn Dr. David B. Norman (SMC, Cambridge) und Herrn Dr. Eberhard Pannkoke (TKDM, Bünde) für ihre Erlaubnis und wertvolle Unterstützung beim Studium der Vergleichsobjekte in ihrer Obhut.

Herr Georg Oleschinski und Frau Dorothea Kranz (beide Institut für Paläontologie der Universität Bonn) unterstützten uns in ihrer gewohnt professionellen Weise bei der Produktion der Tafeln durch Photographie und Layout.

Besonderer Dank für finanzielle Unterstützung des Erstautors im Rahmen eines Werkvertrages zur Untersuchung der Fauna von Wallücke gebührt dem Westfälischen Museum für Naturkunde, Münster, und seinem Direktor, Herrn Dr. Alfred Hendricks.

7. Literatur

- ADAMS-TRESMAN, S. M. (1987a): The Callovian (Middle Jurassic) marine crocodile *Metriorhynchus* from central England.- *Palaeontology*, 30 (1): 179-194, 9 Abb, 2 Tab.; London.
- ADAMS-TRESMAN, S. M. (1987b): The Callovian (Middle Jurassic) teleosaurid marine crocodiles from central England.- *Palaeontology*, 30 (1): 195-206, 8 Abb., 3 Tab.; London .
- AGASSIZ, L. (1833-1843): *Recherches sur les Poissons fossiles*, 3: I-VIII, 1-390, Atlas: 1-34, 83 Taf.; Neuchâtel und Soleure.
- ANDREWS, C. W. (1909): On some new steneosaurs from the Oxford Clay of Peterborough.- *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3 (15): 299-308; London.
- ANDREWS, C. W. (1910): Descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay.- *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Part 1: 1-205, 94 Abb., 10 Taf.; London.
- ANDREWS, C. W. (1913): Descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay.- *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Part 2: 1-206, 73 Abb., 13 Taf.; London.
- BARDET, N. (1993): Pliosaurs and plesiosaurs from the Middle Jurassic (Callovian) of Normandy.- *Revue de Paléobiologie*, Vol. spéc. 7: 1-17, 2 Abb., 1 Taf.; Genf.
- BARDET, N., PENNETIER, G. & PENNETIER, E. (1991): *Muraenosaurus leedsii* Seeley (Plesiosauria, Elasmosauridae) dans le Callovien du Calvados (France).- *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1991 (7): 402-408, 1 Abb.; Stuttgart.

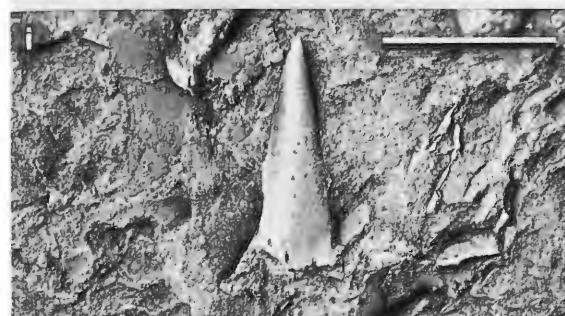
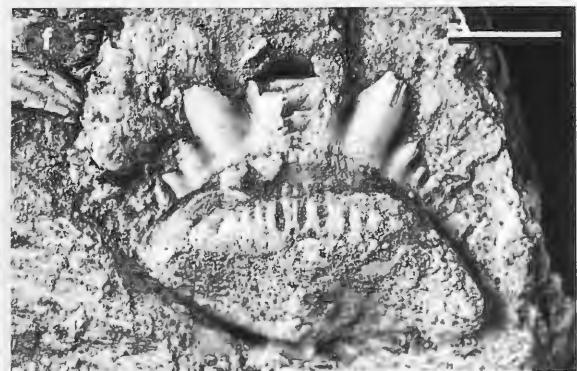
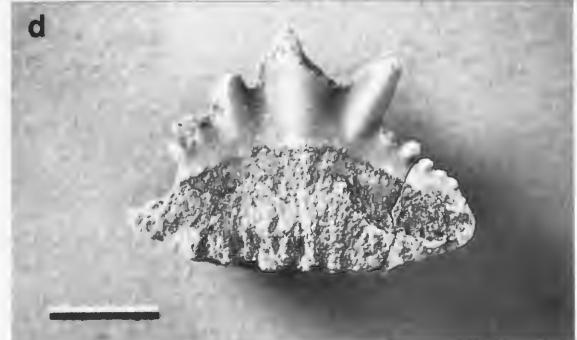
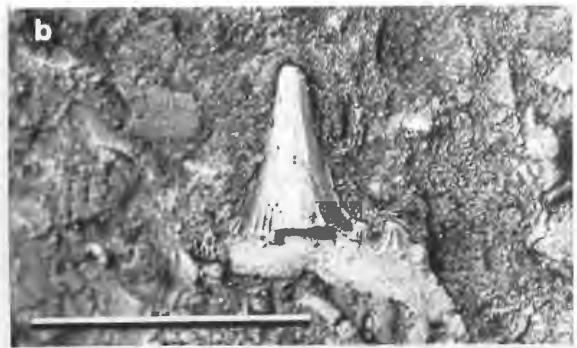
- BARDET, N., PENNETIER, G., PENNETIER, E. & QUEROMAIN, J. (1993): Presence du pliosaure *Liopleurodon ferox* Sauvage dans le Jurassique moyen (Callovien) de Villers-sur-mer, Normandie.- Bull. Soc. Géol. Normandie et Amis Mus. Havre, 89 (3 & 4): 11-14, 1 Taf.; Le Havre.
- BARDET, N., PENNETIER, G., PENNETIER, E., CHARLES, A. & CHARLES, J. (1993): Des os énigmatiques a section triangulaire dans le Jurassique moyen (Callovien) de Normandie.- Bull. Soc. Géol. Normandie et Amis Mus. Havre, 89 (3 & 4): 7-10, 1 Taf.; Le Havre.
- BEAUMONT, G. de (1960): Observations préliminaires sur trois Sélaciens nouveaux du Calcaire lithographique d'Eichstätt (Bavière).- Eclogae geologicae Helvetiae, 53 (1): 315-328, 9 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Basel.
- BENNET, C. S. (1992): Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests.- J. Vert. Pal., 12 (4): 422-434, 7 Abb., 6 Tab.; Lawrence/Kansas.
- BENTON, M. J. (1993): The Fossil Record 2. 1. Aufl.- 1-845, 165 Abb.; Chapman & Hall (London).
- BIGOT, A. (1939): Sauroptérygien du Jurassique du Calvados.- Bull. Soc. géol. France, Paris, 5 (8): 631-637, 1 Abb., 1 Taf.; Paris.
- BROWN, D. S. (1981): The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria.- Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.), 35 (4): 253-347, 44 Abb.; London.
- CAPPETTA, H. (1987): Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii.- in SCHULTZE, H.-P. (Hrsg.): Handbook of Palaeoichthyology Vol. 3b.- 1-193, 148 Abb.; G. Fischer (Stuttgart, New York).
- CAPPETTA, H. (1990): Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Crétace inférieur du Sud de la France.- Palaeovertebrata, 20 (1): 33-54, 11 Abb., 3 Taf.; Montpellier.
- CARROLL, R. L. (1988): Vertebrate paleontology and evolution.- 1-698, 682 Abb.; W. H. Freeman and Company (New York, Oxford).
- FRAAS, O. F. (1855): Beiträge zum obersten weißen Jura von Schwaben.- Jahressch. Ver. Naturk. Würt., 11: 77-107, 1 Taf, Stuttgart.
- GALTON, P. M. (1977a): The ornithopod dinosaur *Dryosaurus* and a Laurasia-Gondwanaland connection in the Upper Jurassic.- Nature, 268: 230-232, 2 Abb., 2 Tab.; London.
- GALTON, P. M. (1977b): Upper Jurassic dinosaur *Dryosaurus* and a Laurasia-Gondwanaland connection.- Milwaukee Pub. Mus. Spec. Publ. Biol. Geol., 2: 41-54; Milwaukee.
- GALTON, P. M. (1980a): *Dryosaurus*, a hypsilophodontid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and Africa. Postcranial skeleton.- Paläont. Z., 55 (3/4): 271-312, 20 Abb., 6 Tab.; Stuttgart.
- GALTON, P. M. (1980b): European Jurassic ornithopod dinosaurs of the families Hypsilophodontidae and Camptosauridae.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 160 (1): 73-95, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- GALTON, P. M. (1985): British plated dinosaurs (Ornithischia, Stegosauridae).- J. Vert. Pal., 5 (3): 211-254, 23 Abb., 2 Tab.; Lawrence/Kansas.
- GALTON, P. M., BRUN, R. & RIOULT, M. (1980): Skeleton of the stegosaurian dinosaur *Lexovisaurus* from the lower part of Middle Callovian (Middle Jurassic) of Argences (Calvados), Normandy.- Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre, 67 (4): 39-60, 5 Abb., 1 Taf; Le Havre.
- GASPARINI, Z. B. de & DIAZ, C. (1977): *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic of Chile, South America.- N. Jb. Geol. Pal. Mh., 153: 341-360, 5 Abb.; Stuttgart.
- HUDSON, J. D. & MARTILL, D. M. (1994): The Peterborough Member (Callovian, Middle Jurassic) of the Oxford Clay Formation at Peterborough, UK.- J. Geol. Soc., London, 151: 113-124; London.
- HUENE, F. von (1901): Notizen aus dem Woodwardian Museum in Cambridge.- Centralbl. Min. Geol. Pal., 23: 715-719, 3 Abb.; Stuttgart.
- HUENE, F. von (1938): Ein Pliosauridae aus Abessinien.- Zentralbl. Min. Geol. Pal., 1938: 370-376, 4 Abb.; Stuttgart.
- HULKE, J. W. (1887): Note on some dinosaurian remains in the collection of A. Leeds, Esq., of Eyebury, Northamptonshire.- Quart. J. Geol. Soc. London, 43: 695-702, 2 Abb.; London.
- KIPRIJANOFF, W. (1880): Über fossile Fische des Moskauer Gouvernements.- Bull. Soc. Natural. Moscou, 55, 1: 1-7; Moskau.
- KLASSEN, H. (1984): Geologie des Osnabrücker Berglandes. 1. Aufl.- Textband: XVI, 1-672, 127 Abb., 24 Tab., 10 Taf.; Anlageband: 30 Anl., geologische Karte 1:200 000 CC 39/10 Bielefeld; Naturwissenschaftliches Museum Osnabrück, Rasch (Bramsche).
- KREBS, B. (1962): Ein *Steneosaurus*-Rest aus dem Oberen Jura von Dielsdorf, Kt. Zürich, Schweiz.- Mém. Suisses de Paléont., 79: 1-28, 7 Abb., 2 Taf.; Basel.
- LANGE, W. (1973): Ammoniten und Ostreeen (Biostratigraphie, Ökologie, Zoogeographie) des Callovium-Oxfordium Grenzbereichs im Wiehengebirge.- Münst. Forsch. Geol. Paläont., 27: 1-209, 27 Abb., 5 Tab., 25 Taf.; Münster.
- LANSER, K.-P. (1995): Neue Funde aus der Jurazeit in Westfalen.- in: HORN, H. G. et al. (Hrsg.): Ein Land macht Geschichte. Archäologie in Nordrhein-Westfalen: 152-155, 4 Abb.; Philipp von Zabern, Mainz.

- LINDER, H. (1913): Beiträge zur Kenntnis der Plesiosaurier-Gattungen *Peloneustes* und *Pliosaurus*.- Geologische und Paläontologische Abhandlungen, 11 (15): 1-73, 40 Abb., 4 Taf.; Jena.
- ULL, C. S. (1915): Sauropoda and Stegosauria of the Morrison of North Amerika compared with those of Europe and eastern Africa.- Bull. geol. Soc. of America, 26: 323-334; Washington.
- MAISEY, J. G. (1977): The fossil selachian fishes *Palaeospinax* Egerton, 1872 and *Nemacanthus* Agassiz, 1837.- Zool. J. Lin. Soc., 60: 259-273, 5 Abb., 2 Taf.; London.
- MAISEY, J. G. (1986): The Upper Jurassic hexanchid elasmobranch *Notidanoides* n. g.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 172 (1): 83-106, 9 Abb.; Stuttgart.
- MARTILL, D. M. (1985a): The preservation of marine vertebrates in the Lower Oxford Clay (Jurassic) of central England.- Phil. Trans. R. Soc. Lond., B311: 155-165, 5 Abb., 1 Taf.; London.
- MARTILL, D. M. (1985b): The worlds largest fish.- Geology Today, 2: 61-63; Oxford.
- MARTILL, D. M. (1986): The stratigraphic distribution and preservation of fossil vertebrates in the Oxford Clay of England.- Mercian Geologist, 10 (3): 161-186, 17 Abb., 3 Taf.; Nottingham.
- MARTILL, D. M. (1988a): *Leedsichthys problematicus*, a giant filter-feeding teleost from the Jurassic of England and France.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1988 (11): 670-680, 7 Abb.; Stuttgart.
- MARTILL, D. M. (1988b): A review of the terrestrial vertebrate fossils of the Oxford Clay (Callovian-Oxfordian) of England.- Mercian Geologist, 11 (3): 171-190, 7 Abb., 1 Tab.; Nottingham.
- MARTILL, D. M. (1989): A new hybodont shark (*Hybodus dawni*) from the Lower Oxford Clay of Peterborough, Cambridgeshire.- Mercian Geologist, 11 (4): 245-249, 1 Abb., 1 Taf.; Nottingham.
- MARTILL, D. M. & HUDSON, J. D. (1991): Fossils of the Oxford Clay. 1. Aufl.- The Palaeontological Association. Field Guides to Fossils, 4: 1-286, 40 Abb., 44 Taf.; The Palaeontological Association (London).
- MARTILL, D. M., TAYLOR, M. A. & DUFF, K. L. (1994): The trophic structure of the biota of the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK.- J. Geol. Soc., London, 151: 173-194, 8 Abb., 4 Tab.; London.
- MASSARE, J. A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles.- J. Vert. Pal., 7 (2): 121-137, 16 Abb., 3 Tab.; Lawrence/Kansas.
- MEYER, H. v. (1841): *Thaumatosaurus ooliticus* der fossile Wunder-Saurus aus dem Oolith.- N. Jb. Min. Geol. Paläont., 1838: 413-418; Stuttgart.
- MEYER, H. v. (1856a): *Thaumatosaurus ooliticus* aus dem Oolith von Neuffen.- Palaeontographica, 6: 14-18, 2 Taf.; Stuttgart.
- MEYER, H. v. (1856b): *Ischyrodon Meriani* aus dem Oolith im Frickthale.- Palaeontographica, 6: 19-21, 1 Taf.; Stuttgart.
- MÖNNIG, E. (1989): Stratigraphie und Fazies des Callovium im Raum Porta-Hannover-Hildesheim.- Clausthaler geowissenschaftliche Dissertationen Nr. 37: 103 S., 38 Abb., 37 Tab., 3 Taf.; Clausthal-Zellerfeld.
- MÖNNIG, E. (1993): Die Ornatenton-Formation in NW-Deutschland.- Newsl. Stratigr., 28 (2/3): 131-150, 7 Abb., 1 Tab.; Berlin, Stuttgart.
- NOPCSA, F. von (1911): Notes on British Dinosaurs. Part IV: *Stegosaurus priscus* sp. nov.- Geol. Mag., 5 (8): 109-115, 145-153, 9 Abb.; London.
- OWEN, R. (1875): Monograph on the fossil Reptilia of the Mesozoic formations (Parts 2 and 3) (Genera *Bothriospondylus*, *Cetiosaurus*, *Omosaurus*).- Palaeontographical Society Monographs, 29: 15-94; London.
- OWEN, R. (1877): Monograph on the fossil Reptilia of the Mesozoic formations (*Omosaurus*, continued).- Palaeontographical Society Monographs, 31: 95-97, 2 Taf.; London.
- PATTERSON, C. (1973): Interrelationships of holosteans.- in: GREENWOOD, P. H., MILES, R. S. & PATTERSON, C. (Hrsg.): Interrelationships of fishes.- Zool. J. Lin. Soc., 53, Suppl. 1: 233-305; London.
- PFEIL, F. H. (1983): Zahnmorphologische Untersuchungen an renzenten und fossilen Haien der Ordnungen Clamydoselachiformes und Echinorhiniformes.- Palaeoichthyologica, 1: 1-315; München.
- PREUSCHOFT, H., REIF, W.-E. & MÜLLER, W. H. (1974): Funktionsanpassungen in Form und Struktur an Haifischzähnen.- Z. Anat. Entwickl. Gesch., 143: 315-344, 19 Abb.; Berlin.
- PRIEM, F. (1911): Etude des poissons fossiles du bassin parisien (Suppl.).- Ann. Paléont. 6 (11): 1-44, 5 Taf.; Paris.
- PROBST, E. & WINDOLF, R. (1993): Dinosaurier in Deutschland.- 1-316, 107 Abb., 9 Taf.; C. Bertelsmann (München).
- QUENSTEDT, F. A. (1858): Der Jura.- 1-842, 45 Abb., Atlas: 100 Taf.; Laupp (Tübingen).
- REIF, W.-E. (1973): Morphologie und Ultrastruktur des Hai-“Schmelzes”.- Zoologica Scripta, 2: 231-250, 25 Abb.; Stockholm.
- RIESS, J. (1887): Ueber einige fossile Chimaeriden-Reste im Münchener palaeontologischen Museum.- Palaeontographica, 34: 1-28, 3 Taf.; Stuttgart.
- ROMER, A. S. (1956): Osteology of the Reptiles.- 1-772, 248 Abb.; University of Chicago Press (Chicago).

- SCHAEFFER, B. & PATTERSON, C. (1984): Jurassic fish of the western United States, with comments on Jurassic fish distribution.- Am. Mus. Nov., 2796: 1-86, 39 Abb., 4 Tab.; New York.
- SCHULTKA, S. (1991): Beiträge zur oberjurassischen Flora des Wiehengebirges.- Geol. Paläont. Westf., 19: 55-93; Münster.
- TARLO, L. B. (1960): A review of the Upper Jurassic Pliosaurs.- Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. Ser. 4 (5): 147-189, 9 Abb., 9 Taf.; London.
- THIES, D. (1983): Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und Süd-England.- CFS, Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 58: 1-117, 11 Abb., 15 Taf.; Frankfurt/ Main.
- WARD, D. J. (1979): Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 3. A review of the hexanchid sharks with a description of four new species.- Tertiary Res., 2 (3): 111-129, 2 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; London.
- WARD, D. J. & McNAMARA, K. J. (1977): Associated dentition of the chimaeroid fish *Brachymylus altidens* from the Oxford Clay.- Palaeontology, 20 (3): 589-594, 1 Abb., 1 Taf.; London.
- WARD, D. J. & THIES, D. (1987): Hexanchid shark teeth (Neoselachii, Vertebrata) from the Lower Cretaceous of Germany and England.- Mesozoic Res., 1 (2): 89-106, 2 Abb., 2 Taf.
- WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMOLSKA, H. (1990): The Dinosauria.- 1-733, 298 Abb., 27 Tab.; University of California Press (Berkeley and Los Angeles, California).
- WOODWARD, A. S. (1886): On the palaeontology of the selachian genus *Notidanus* Cuvier.- Geol. Mag., 3 (3): 205-217, 253-259, 1 Taf.; London.
- WOODWARD, A. S. (1889): Catalogue of Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part 1. Elasmobranchii.- I-XLVII, 1-474, 17 Taf.; London.
- WOODWARD, A. S. (1890): Notes on gill-rakers of *Leedsia problematica*.- A gigantic fish from the Oxford Clay.- Geol. Mag., 3 (7): 292-293, 1 Taf.; London.
- WOODWARD, A. S. (1892): On some teeth of new chimeroid fishes from the Oxford and Kimeridge Clays of England.- Ann. Mag. nat. Hist., 6 (10): 13-16, 1 Taf.; London.
- WOODWARD, A. S. (1895): Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part 3.- I-XLII, 1-544, 18 Taf.; London.

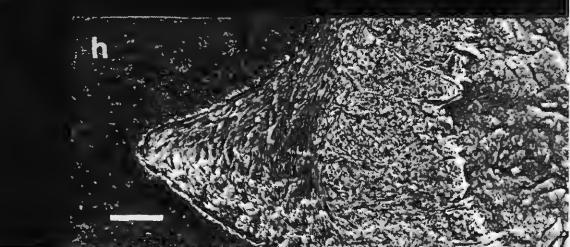
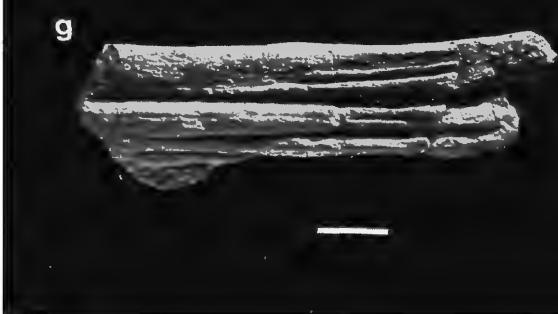
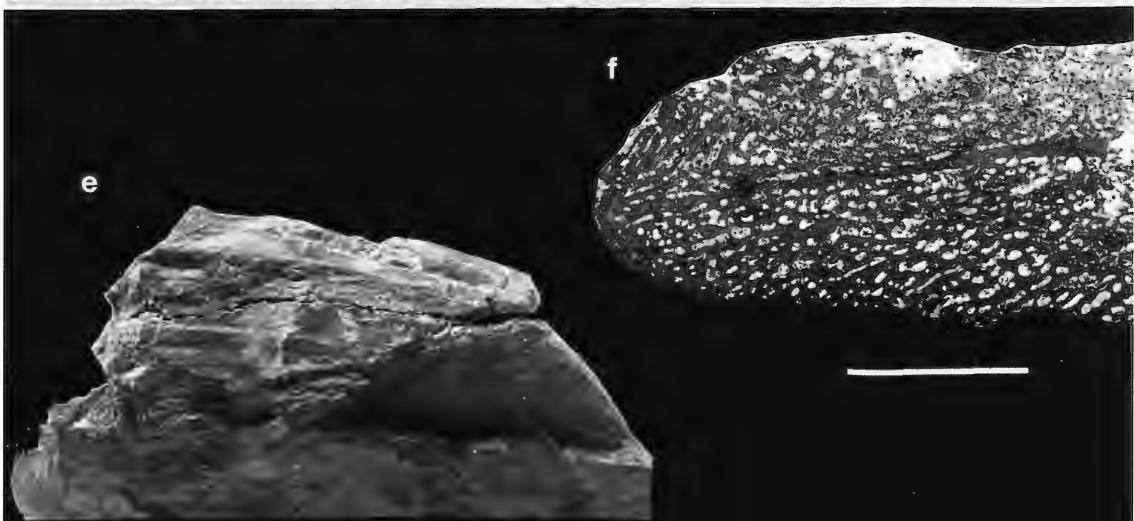
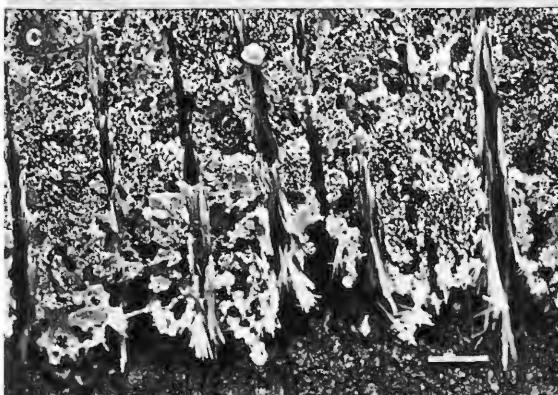
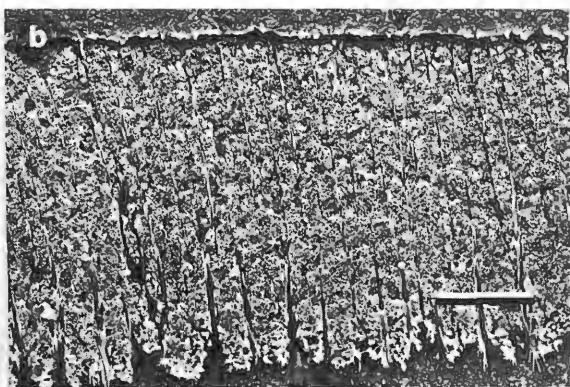
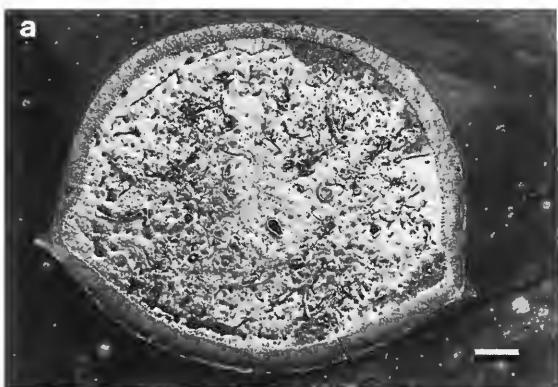
Tafel 1

- Fig. a:** *Hybodus* sp. WMfN P 13348 anterolateraler Zahn in labialer Ansicht. Deutlich erkennbar sind die longitudinalen Rippen, die die Basis der Spitze säumen sowie die mesiale und die distale Schneidekante; Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. b:** *Hybodus* sp. PHB W 126 anterolateraler Zahn in lingualer Ansicht. Rechts neben der Basis der Spitze ist die kleine Nebenspitze zu sehen. Sie trägt ebenso wie die Hauptspitze longitudinale Rippen; Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. c:** *Asteracanthus ornatissimus* PGG 01 lateraler Zahn in occlusaler Ansicht. Hier ist die Umrißform des Zahnes gut sichtbar. Man erkennt weiterhin die typische, stark ausgeprägte Ornamentierung der Zahnoberfläche in Form von sich verzweigenden Runzeln. Typisch ist auch, daß diese nach außen in ein feinmaschiges Netzmuster übergehen; Maßstab entspricht 1 cm.
- Fig. d:** *Notidanus muensteri* PHB W 124/4 symphysialer Zahn in labialer Ansicht. Auch in diesem fragmentären Zustand ist die Bilateralsymmetrie zwischen Mesial- und Distalhälfte recht gut zu sehen; Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. e:** *Notidanus muensteri* PHB W 117/4 oberer Lateralzahn in lingualer Ansicht. Hier läßt sich der nicht nach distal gekrümmte Acrocon demonstrieren, der für Lateralzähne aus dem Oberkiefer von hexanchiden Haien charakteristisch ist (cf. CAPPETTA 1987); Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. f:** *Notidanus muensteri* PHB W 124/4 symphysialer Zahn in lingualer Ansicht. Die wulstartige Verdickung der Wurzel mit ihren Nährforamina ist hier sichtbar. Außerdem ist die Bilateralsymmetrie zwischen dem Mesial- und Distalabschnitt der Krone recht gut zu sehen; Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. g:** *Notidanus muensteri* PHB W 119/4 unterer Lateralzahn in lingualer Ansicht. In diesem Fall ist die obere Hälfte des Acrocons etwas nach distal geneigt. Die sehr breite Basis des Acrocons sowie die ungesägte Schneidekante, welche weit nach mesial reicht, sind zusätzliche Anzeichen dafür, daß es sich hierbei um einen Lateralzahn des Unterkiefers handelt; Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. h:** *Notidanus serratus* PHB W 123/4 unterer Lateralzahn in labialer Ansicht. Die gesägte mesiale Schneidekante rechts im Bild sowie die stark distalwärts geneigten Spitzen wirken hier im Vergleich zu *Notidanus muensteri*-Zähnen besonders markant; Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. i:** Lamnidae indet. PHB W 130 anterolateraler Zahn in lingualer Ansicht. Typisch ist die langgestreckte Hauptspitze, die im mesiodistalen Profil sigmoidal gekrümmmt ist, was aber in der hier gewählten Aufsicht nur angedeutet ist; Maßstab entspricht 0,5 cm.
- Fig. j:** Lamnidae indet. PHB W 127 anterolateraler Zahn in labialer Ansicht. Dies ist der am besten erhaltene Zahn eines Lamniden aus Wallücke. Dabei lassen sich die spitzkonischen Nebenspitzen gut erkennen, die ebenso wie der Apex ohne jegliche Ornamentierung sind; Maßstab entspricht 0,5 cm.



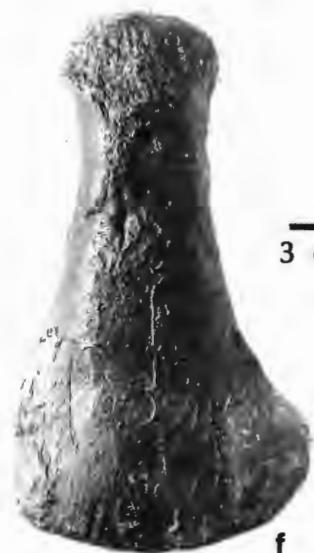
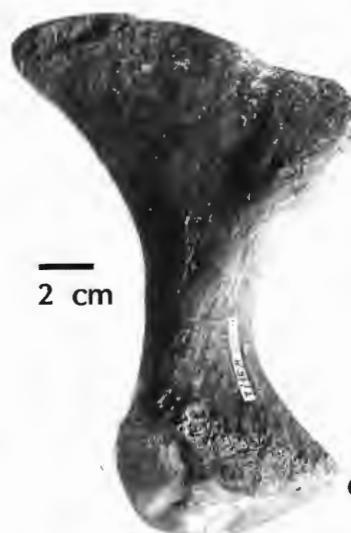
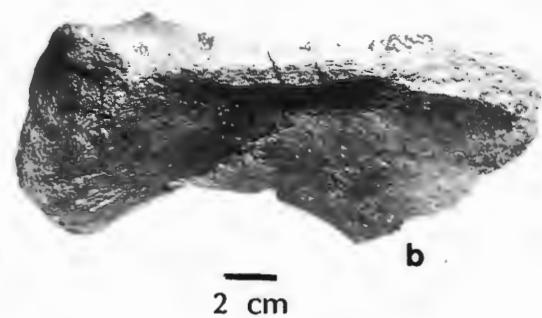
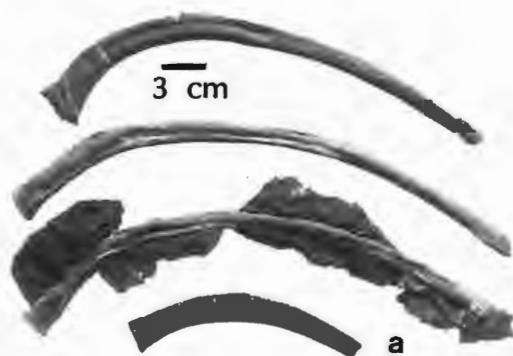
Tafel 2

- Fig. a:** Lamnidae indet. PHB W 132 anterolateraler Zahn: REM-Aufnahme des Zahnquerschnittes. Deutlich unterscheidbar sind die schwach konvexe Labial- und die stark konvexe Lingualseite; Maßstab entspricht 300 µm.
- Fig. b:** Lamnidae indet. PHB W 132 anterolateraler Zahn: REM-Aufnahme der Enameloidschicht im Querschnitt. Die parallelfaserige Schmelzsenschicht ist im mittleren Bereich sichtbar. Der Schmelz-Dentin-Kontakt ist am Unterrand der Abbildung; Maßstab entspricht 30 µm.
- Fig. c:** Lamnidae indet. PHB W 132 anterolateraler Zahn: REM-Detailaufnahme der Enameloidschicht mit dem wirrfaserigen und darüber dem parallelfaserigen Schmelz; unten ist der Schmelz-Dentin-Kontakt sichtbar; Maßstab entspricht 10 µm.
- Fig. d:** Lamnidae indet. PHB W 132 anterolateraler Zahn: REM-Nahaufnahme der Enameloidschicht im Bereich der äußeren Glanzschicht, die durch viele kleine und kurze, nadelförmige Apatitkristallite in regelloser Anordnung charakterisiert ist. Die untere Bildhälfte wird durch parallelfaserigen Schmelz eingenommen; Maßstab entspricht 3 µm.
- Fig. e:** Chimaeroidei indet. WMfN P 17008/5 Mandibularzahnplatte in oraler Aufsicht. Am oberen Rand des Fragmentes befindet sich die Symphyse. Ihre posteriore Fortsetzung (links) ist nicht erhalten. Der Oralrand (unten rechts) ist ebenfalls beschädigt; Maßstab entspricht 1 cm.
- Fig. f:** *Leedsichthys problematicus* WMfN (WMfN P 20238 a, b, c) Dünnschliff einer Knochenleiste: Maßstab entspricht 3,5mm. Die faserige Struktur der Knochenoberfläche ist auf das Vorhandensein haarfeiner Blutgefäßkanäle im Knochen zurückzuführen. Sie sind hier im Querschnitt als helle, durch Calcit ausgefüllte Hohlräume zu erkennen. Ein weiteres Merkmal, das die Zuordnung dieses Knochens zu einem Fisch und nicht zu einem Landwirbeltier ermöglicht, ist das Fehlen der Compacta.
- Fig. g:** *Leedsichthys problematicus* WMfN PM 17006/1 Flossenstrahlen in lateraler Ansicht; Maßstab entspricht 3 cm. An diesem Stück ist die Aufspaltung und Verzweigung großer Flossenstrahlen in kleinere sehr deutlich zu erkennen.
- Fig. h:** Lamnidae indet. PHB W 132 anterolateraler Zahn: REM-Nahaufnahme der Enameloidschicht im Bereich der Schneidekante, die spezielle Strukturen zeigt; rechts ist der Schmelz-Dentin-Kontakt sichtbar; Maßstab entspricht 30 µm.



Tafel 3

- Fig. a:** Pliosauridae, von oben nach unten PHB W 80, PHB W 79/2, PHB W 77, PHB W 78 Dorsalrippen in anteriorer und/oder posteriorer Ansicht. Die Morphologie dieser Rippen ist nur auf Familien-ebene diagnostisch, aber PHB W 79/2 konnte aufgrund der Fundsituation *Peloneustes philarchus* zugeordnet werden. Man beachte die charakteristische Form der Verdickung, die den proximalen Gelenkkopf umgibt.
- Fig. b:** cf. *Liopleurodon* sp. PMM 26 rechte Scapula in ventraler Ansicht. Der nicht erhaltene dorsale Fortsatz wäre in dieser Abbildung nach oben orientiert. Nach links ist die glenoidale Gelenkfläche gerichtet, an die sich schräg nach links unten die kleinere Artikulationsfläche für das Coracoid anschließt. Der Rest des ventrolateralen Kammes ist zu sehen. Rechts befindet sich der Bereich des ventralen Fortsatzes. Er ist flach und brettartig geformt.
- Fig. c:** *Peloneustes philarchus* BMNH R. 2438 linkes Ilium in medianer Ansicht. Diese Darstellung soll die auffallende Ähnlichkeit zum Ilium PHB W 97/2 demonstrieren.
- Fig. d:** *Peloneustes philarchus* PHB 97/2 linkes Ilium in medianer Ansicht.
- Fig. e:** *Peloneustes philarchus* PHB W 83/2 linker Humerus in ventraler Ansicht. In dieser Lage ist das ungewöhnliche Entepicondylarforamen (Pfeil) gut zu sehen. In dieser Ansicht wird auch die Gestalt des Schaftes sowie seine Übergänge zum proximalen und distalen Ende sichtbar.
- Fig. f:** *Peloneustes philarchus* PHB W 82 linker Humerus in ventraler Ansicht. Auf dieser Seite ist das Entepicondylarforamen noch stark vom anhaftendem Gestein verdeckt und ist somit nicht sichtbar.
- Fig. g:** Pliosauridae indet. PHB W 82 Propodium in dorsaler Ansicht. An diesem Stück wird die typische Morphologie der Propodia von Pliosauriern deutlich. Sie sind nämlich lang und schlank gestaltet. Im Gegensatz dazu sehen die Propodia von Plesiosauriern i.e.S. (Plesiosauroidae) kurz und massiv aus, wobei das distale Ende häufig stark verbreitert ist, um die massiven Epipodien aufnehmen zu können (ROMER 1956).
- Fig. h:** Pliosauridae indet. PHB W 83/2 Propodium in ventraler Ansicht.



Tafel 4

- Fig. a:** *Peloneustes philarchus* BMNH R. 6306 Ulna in ventraler Ansicht (linke Körperseite). Das Gattungs-spezifische Längen/Breiten-Verhältnis dieses Knochens ist kleiner als eins.
- Fig. b:** *Peloneustes philarchus* BMNH R. 6306 Radius in ventraler Ansicht (linke Körperseite). Das Längen/Breiten-Verhältnis des Radius' ist sichtbar größer als eins. Die Epipodien in Fig. a und b werden hier abgebildet, um einen Vergleich mit den Stücken PHB W 84/2 und PHB W 85/2 zu ermöglichen (Taf. 4, Fig. c, d).
- Fig. c:** *Peloneustes philarchus* PHB W 84/2 Gesteinsblock, in dem (mit abnehmender Größe) die linke Ulna, das linke Intermedium und ein Phalangenrest enthalten sind (ventrale Ansicht).
- Fig. d:** *Peloneustes philarchus* PHB W 85/2 linker Radius in ventraler Ansicht. Seine subquadratische Form kommt hier gut zum Ausdruck.
- Fig. e:** *Peloneustes philarchus* PHB W 88/2 linkes Ulnare in dorsaler Ansicht.
- Fig. f:** *Peloneustes philarchus* PHB W 92/2 Metacarpale der linken Vorderextremität (in dorsaler oder ventraler Ansicht).
- Fig. g:** *Peloneustes philarchus* PHB 93/2 Metacarpale der linken Vorderextremität (in dorsaler oder ventraler Ansicht). Da die proximalen Enden (im Bild oben) der Phalangenknochen PHB 92/2 (Taf. 4, Fig. f) und PHB 93/2 massiv und recht komplex ausgebildet sind, kann man annehmen, daß sie aus dem proximalen Bereich des zweiten und dritten Fingerstrahls stammen. Sie sind im Querschnitt subquadratisch.
- Fig. h:** *Peloneustes philarchus* PHB W 86/2 Block mit drei Phalangen der linken Vorderextremität. Die Querschnittsform dieser Phalangen ist in etwa dreieckig. Zusammen mit ihrer spindelförmigen Gestalt sprechen diese Kennzeichen für eine randliche Position innerhalb der Paddel. Da die Knochen länglich sind, gehören sie in den proximalen Abschnitt der Finger.
- Fig. i:** Plesiosauroidea indet. PWB 02 proximaler Gelenkkopf eines Propodiums in posteriorer? Ansicht. Der massive Trochanter ist oben im Bild zu sehen.
- Fig. j:** Plesiosauroidea indet. PWB 02 distaler Schaftbereich eines Propodiums in dorsaler? Ansicht. Nach distal (unten) verbreitert sich der Schaft stark. Man beachte auch die relativ geringe Größe dieses Propodiums (siehe auch Taf. 4, Fig. i).
- Fig. k:** *Steneosaurus leedsi* PHB W 81 Zahn in anterolateraler Ansicht. Für diese Bestimmung waren die spitzkonische Form und die Ornamentierung der Oberfläche durch Runzeln ausschlaggebend.
- Fig. l:** *Steneosaurus leedsi* PMM 37 Zahn in labialer oder lingualer Ansicht; Maßstab in mm. Auch hier ist die spitzkonische Krone mit ihrer runzeligen Oberfläche gut zu sehen.



2 cm



1 cm



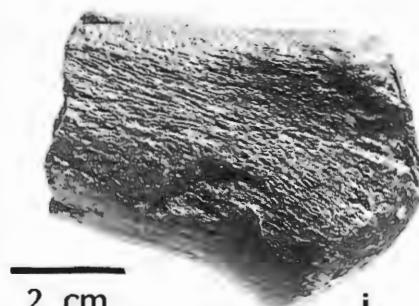
2 cm



2 cm



2 cm



2 cm

1 cm



1 cm



1 cm

k

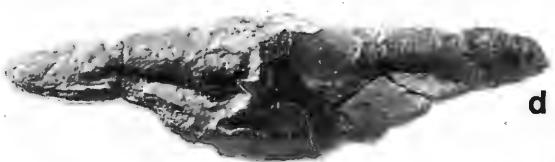
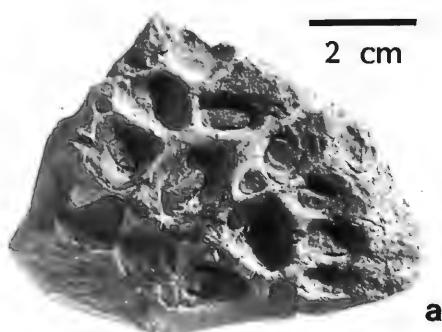


1 cm

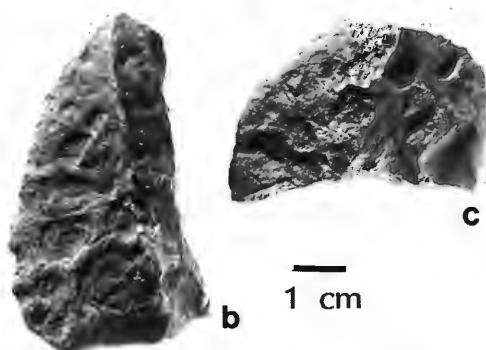
l

Tafel 5

- Fig. a:** *Steneosaurus* sp. PHB W 26/1 Panzerplatte, möglicherweise aus dem Ventralpanzer. Im Gegensatz zu Panzerplatten des Dorsalpanzers besitzen solche des Ventralpanzers keinen Kamm (vergleiche auch Taf. 5, Fig. b).
- Fig. b:** *Steneosaurus* sp. PHB W 22/1 Panzerplatte aus dem Dorsalpanzer. Auf der Oberfläche dieser Panzerplatte ist der Rest eines medianen Kammes sichtbar.
- Fig. c:** *Steneosaurus* sp. PHB 28/1 Panzerplatte aus dem Dorsalpanzer. An dieser Panzerplatte ist rechts oben der teilweise gezackte Rand sichtbar.
- Fig. d:** *Metriorhynchus* sp. WMfN P 17009/1 Dorsalwirbel in dorsaler Ansicht. Der Wirbel ist mit seiner anterioren Seite nach unten gerichtet. Die anterioposteriore Kürze des Wirbels wird hierbei deutlich. Sie ist typisch für die Gattung *Metriorhynchus*.
- Fig. e:** *Metriorhynchus* sp. WMfN P 17009/1 Dorsalwirbel in anteriorer Ansicht. Charakteristisch ist die hochovale Form des Centrums.
- Fig. f:** *Metriorhynchus* sp. WMfN PM 17005/6, Fragment eines linken Unterkieferastes im Gelenkbe-reich in medialer Ansicht. Die dorsomediane Gelenkfacetten des Kiefergelenks sind nicht erhalten.
- Fig. g:** *Metriorhynchus* sp. WMfN PM 17005/6, Fragment eines linken Unterkieferastes in lateraler An-sicht. Die unterschiedliche Beschaffenheit der Oberfläche kennzeichnet die verschiedenen Kno-chen, die in diesem Abschnitt den Unterkiefer bilden.
- Fig. h:** Dryosauridae indet. PWB 07 & 08 Langknochen (Tibia?) in posteriorer Ansicht. Man beachte die Rippen, die im Bereich des distalen Gelenkkopfes auftreten und in Knochenlängsrichtung verlau-fen (links im Bild).
- Fig. i:** Dryosauridae indet. PWB 07 & 08 Langknochen (Tibia?) in anteriorer Ansicht. Man erkennt in der Mitte des Schaftes die schalenartig abgeplatteten Lagen der Knochenoberfläche.



a



c



f



e



g



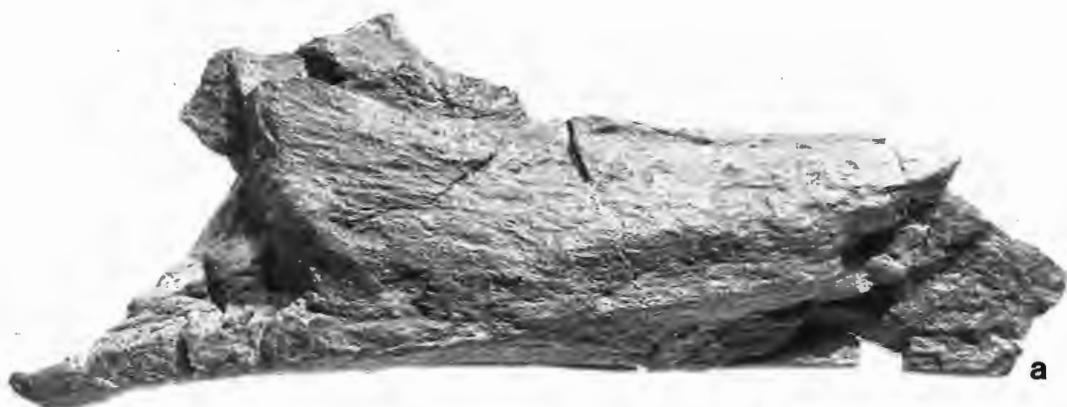
h



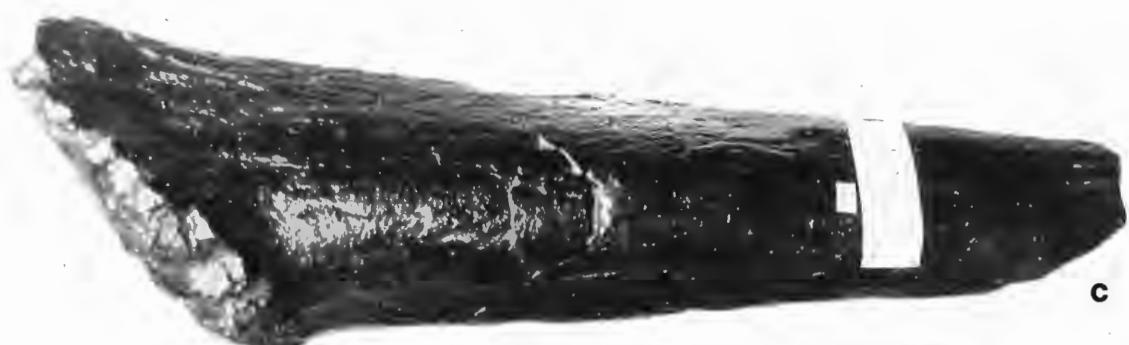
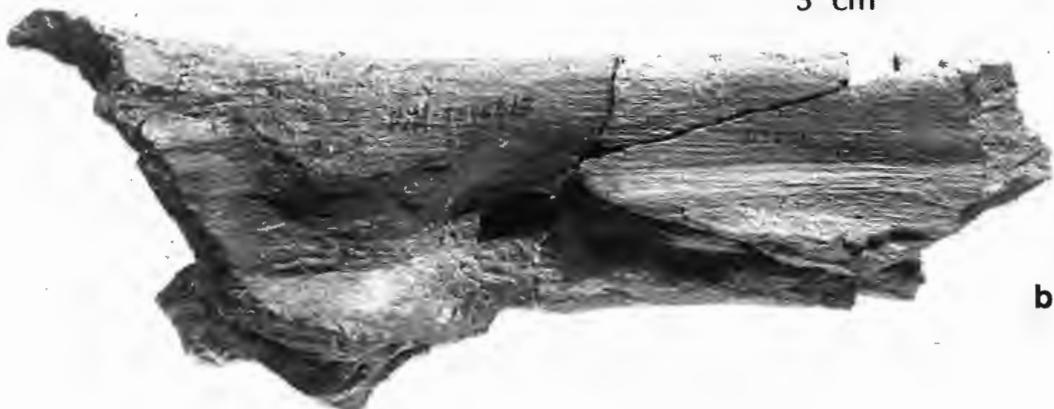
i

Tafel 6

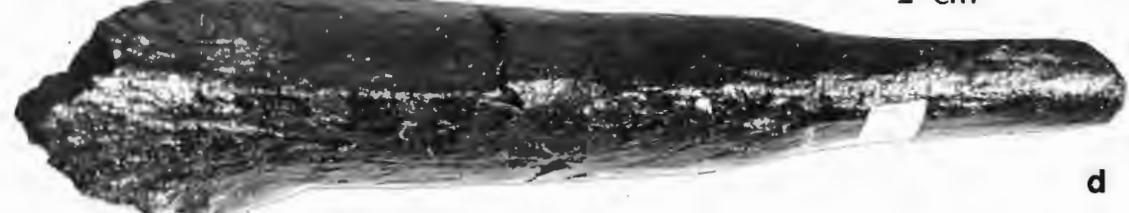
- Fig. a:** *Lexovisaurus* sp. WMfN PM 17006/8: linker Stachel aus dem vorderen Schwanzbereich in lateraler Ansicht. Man beachte, daß die Basisfläche schräg nach posterior und dorsal geneigt ist. Dies ist auch beim Vergleichsstück SMC J 46879 der Fall (vergleiche mit Taf. 6, Fig. c).
- Fig. b:** *Lexovisaurus* sp. WMfN PM 17006/8: linker Stachel aus dem vorderen Schwanzbereich in mediaaler Ansicht. Im Querbruch des Knochens rechts oben im Bild ist zu erkennen, daß der Stachel hohl war. Der Hohlraum ist jetzt mit Sediment ausgefüllt.
- Fig. c:** *Lexovisaurus* sp. SMC J 46879 linker Stachel aus dem vorderen Schwanzbereich in lateraler Ansicht.
- Fig. d:** *Lexovisaurus* sp. SMC J 46879 linker Stachel aus dem vorderen Schwanzbereich in anteriorer Ansicht. Zu sehen ist, daß die Basis leicht asymmetrisch ist, wobei die laterale Hälfte (hier rechts im Bild) etwas stärker ausgebildet ist als die mediale. Durch diese Asymmetrie nahm der Stachel eine aufrechte Position ein.



3 cm



2 cm



Appendix: Adressen der im Text erwähnten Repositorien der Wirbeltierfunde aus Wallücke

Wilhelm Brandhorst
Bökenring 13
32609 Hüllhorst

Hariy Breitkreutz
Lachtropweg 9
32130 Enger

Deutsches Tabak- und Zigarrenmuseum und Kreisheimatmuseum
32257 Bünde

Dr. Rainer Ebel
Luisenstraße 53
32257 Bünde

Gert Greitens
Oberlohmannshof 1
33739 Bielefeld-Jöllenbeck

Matthias und Stefan Metz
Ahler Straße 121
32257 Bünde

Westfälisches Museum für Naturkunde
Sentruper Straße 285
48161 Münster