

Geol. Paläont. Westf.	<b>79</b>	56 S.	28 Abb. 2 Taf.	Münster März 2011
--------------------------	-----------	-------	-------------------	----------------------

## **Osteologie und Phylogenie von *Westphaliasaurus simonsensii*: Ein neuer Plesiosauride (Sauropterygia) aus dem Unteren Jura (Pliensbachium) von Sommersell (Kreis Höxter), Nordrhein-Westfalen, Deutschland**

Leonie Schwermann, P. Martin Sander

### **Zusammenfassung**

Im Juni 2007 wurde in der Ziegelei-Tongrube Lücking in Sommersell, Kreis Höxter, Nordrhein-Westfalen, das teilartikulierte Skelett eines Plesiosauriers entdeckt. Die Bergung und Präparation des Fossils erfolgte durch das Westfälische Museum für Naturkunde in Münster. Stratigraphisch ist der Fund aus den Schichten des unteren Pliensbachiums zwischen bekannten Taxa aus dem Hettangium und Sinemurium Englands und dem Toarcium Süddeutschlands und Englands einzuordnen.

Der Schädel und die distalen Elemente der Extremitäten sind nicht überliefert, während der Großteil des Axialskeletts vorhanden ist. Insgesamt liegen 76 Wirbel, Schulter- und Beckengürtel, sowie die proximalen Elemente der Vorder- und Hinterextremität (Humerus, Radius, Ulna / Femur, Tibia, Fibula) vor. Carpalia, Tarsalia und Phalangen sind unvollständig und befinden sich verstreut auf der Gesteinsplatte. Parallel zu der osteologischen Bearbeitung des Individuums wurde der Vergleich mit bekannten, vor allem unterjurassischen Taxa in der Literatur und mit Sammlungsmaterial des Natural History Museum in London und des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart durchgeführt. Einige Merkmale unterscheiden das Taxon aus Sommersell eindeutig von bestehenden Taxa.

Nach dem osteologischen Vergleich wurde die Eigenständigkeit des Fundes aus Sommersell zusätzlich durch eine phylogenetische Analyse überprüft, wobei der Fund zu dem Datensatz von KETCHUM & BENSON (2010) hinzugefügt wurde. Das Ergebnis bestätigte die bei der osteologischen Beschreibung entstandene Vermutung und zeigte deutlich, dass es sich um ein neues Taxon handelt, das sich durch die Kombination von insgesamt sechs eindeutigen („*unambiguous*“) Synapomorphien begründet. Drei dieser Synapomorphien treten innerhalb der Gruppe, in die das Taxon gehört, einmalig auf. Es steht gemeinsam mit *Plesiosaurus dolichodeirus*, *Seeleyosaurus guelmiimperatoris*, *Microcleidus homalospondylus*, *Occitanosaurus tournemirensis* und *Hydrorion brachypterygius* innerhalb der monophyletischen Gruppe der Plesiosauridae. Die stratigraphische und paläogeographische Lage des Fundes unterstützen dieses Ergebnis ebenfalls. Auf der Grundlage der Ergebnisse der phylogenetischen Analyse werden eine neue Gattung und eine neue Art, *Westphaliasaurus simonsensii*, für das Taxon aus Sommersell errichtet.

---

Anschrift der Autoren:

Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Nussallee 8, 53115 Bonn,  
E-Mail: leonie.schwermann@uni-bonn.de

## Abstract

In June 2007 the partly articulated skeleton of a plesiosaur from the Lower Jurassic (Pliensbachian) was found in a clay pit named „Lücking“ in Sommersell, district Höxter, North Rhine-Westphalia, Germany. It was recovered and afterwards prepared by the Museum of Natural History in Münster (Westfalia). The stratigraphical position of the specimen is between common taxa from the Hettangian and Sinemurian of Enland and the Toarcian of Southern Germany and England.

The skull as well as the distal parts of the limbs is not preserved, but the bigger part of the axial skeleton is retained. A total of 76 vertebrae, pectoral and pelvic girdles and the proximal parts of the fore- and hindlimbs (humerus, radius, ulna / femur, tibia, fibula) are existant. Carpals, tarsals and phalanges are scattered around the specimen. In addition to the osteological description of the specimen a comparison with common Lower Jurassic taxa in the literature and with material from the collections of the Natural History Museum in London and the “Staatliches Museum für Naturkunde“ in Stuttgart was made. Some characters distinguish the Sommersell taxon distinctly from existant taxa.

After the osteological comparison the discreteness of the specimen was verified by a phylogenetical analysis. For this purpose the specimen was subjoined to the dataset of KETCHUM & BENSON (2010). The result approved the assumption that was generated during the osteological description and comparison and shows distinctly that the specimen from Sommersell is a new taxon. It is based on the combination of a total of six unambiguous synapomorphies. Three of these synapomorphies are unique in between the Plesiosauridae. Together with *Plesiosaurus dolichodeirus*, *Seeleyosaurus guelmiimperatoris*, *Microcleidus homalospondylus*, *Occitanosaurus tournemirensis* and *Hydrorion brachypterygius* the Sommersell taxon is situated in the monophyletic taxon Plesiosauridae. The stratigraphical as well as the paleogeographical position also support these results. On the base of the results of the phylogenetic analysis a new genus and a new species, *Westphaliasaurus simonsensii*, are erected for the taxon from Sommersell.

# Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung

Abstract

<b>1. Einleitung</b> .....	8
<b>2. Geologischer Rahmen</b> .....	11
<b>3. Beschreibung des Fundstücks</b> .....	12
3.1 Erhaltung und Taphonomie .....	12
3.2 Fundmaterial .....	13
3.3 Maße des Skeletts .....	13
<b>4. Osteologie von <i>Westphaliasaurus simonsensii</i></b> .....	14
4.1 Die Wirbelsäule .....	14
4.1.1 Cervicalwirbel und -rippen .....	14
4.1.2 Pectoralwirbel und -rippe .....	20
4.1.3 Dorsalwirbel und -rippen .....	22
4.1.4 Sakralwirbel und -rippen .....	24
4.1.5 Caudalwirbel und -rippen .....	26
4.2 Der Schultergürtel .....	29
4.3 Der Beckengürtel .....	32
4.4 Die Extremitäten .....	35
4.4.1 Vorderextremität .....	35
4.4.2 Hinterextremität .....	39
4.5 Ontogenetisches Stadium .....	41
<b>5. Phylogenetische Analyse</b> .....	43
5.1 Terminale Taxa .....	43
5.2 Merkmalskodierung .....	43
5.3 Analyse der Datenmatrix .....	44
5.4 Ergebnisse der Analyse .....	46
5.5 Robustheit des Kladogramms .....	47
5.6 Phylogenetische Stellung von <i>Westphaliasaurus simonsensii</i> .....	47
<b>6. Systematische Paläontologie</b> .....	49
<b>7. Diskussion</b> .....	50
<b>8. Literatur</b> .....	53

# 1. Einleitung

Diese Arbeit befasst sich mit der osteologischen Beschreibung und phylogenetischen Einordnung eines Plesiosaurierskeletts, das im Juni 2007 in der Ziegelei-Tongrube Lücking entdeckt wurde. Die Fundlokalität ist in der Region Ostwestfalen-Lippe in Nordrhein-Westfalen, im Kreisgebiet Höxter, angesiedelt (Abb. 1). Sie liegt etwa 1,2 km südlich des Dorfes Sommersell, das zu der etwa 6 km südwestlich davon gelegenen Stadt Nieheim gehört. Diese Tongrube der Ziegelei Lücking bildet eine zusätzliche Quelle von Rohmaterial für den Betreiber, der eine weitere Grube in Bonenburg besitzt. Das Material aus Sommersell wird nach dem Abbau zum Werk in Bonenburg transportiert, wo daraus hauptsächlich Ziegelsteine und Dachpfannen hergestellt werden.

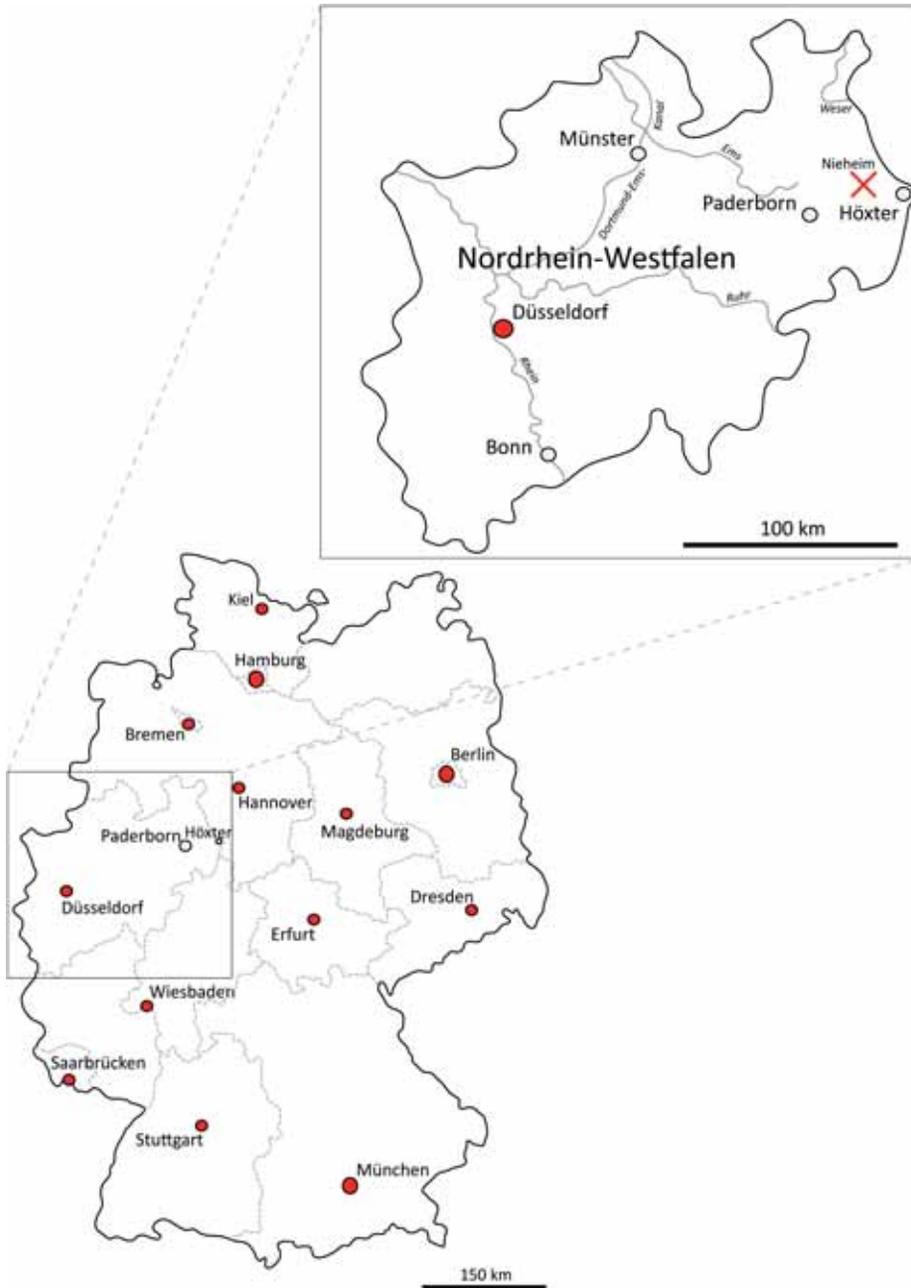


Abb. 1: Übersichtskarte über Deutschland und Nordrhein-Westfalen. Das rote Kreuz markiert den Fundort des Plesiosauriers in Sommersell.

Stratigraphisch sind die in der Tongrube aufgeschlossenen Gesteine in den mittleren Unterjura, das Pliensbachium, einzuordnen (Abb. 2). Die Fundschicht des Plesiosauriers konnte anhand des Leitammoniten *Beaniceras centaurus* D'ORBIGNY (1844) in der Begleitfauna sicher in die *valdani*-Subzone, die innerhalb der unteren *ibex*-Zone des unteren Pliensbachiums liegt, eingeordnet werden (SCHUBERT, 2010). Aufgrund dieser stratigraphischen Position, die zwischen den bekannten Plesiosaurier-Funden aus dem Hettangium und Sinemurium Englands und dem Toarcium Süddeutschlands und Englands liegt, ist der Fund aus Sommersell besonders im Vergleich mit den englischen und süddeutschen Arten interessant. Nach ausgiebigen Literaturrecherchen ist festzustellen, dass aus dem Pliensbachium weltweit nur wenige, meist fragmentarische, Reste von Plesiosauriern bekannt sind (SMITH, 2008; STORRS, 1995; BARDET et al., 2008). In seiner Vollständigkeit und guten Erhaltung stellt der Plesiosaurier aus Sommersell daher eine Besonderheit für diesen Zeitabschnitt dar.

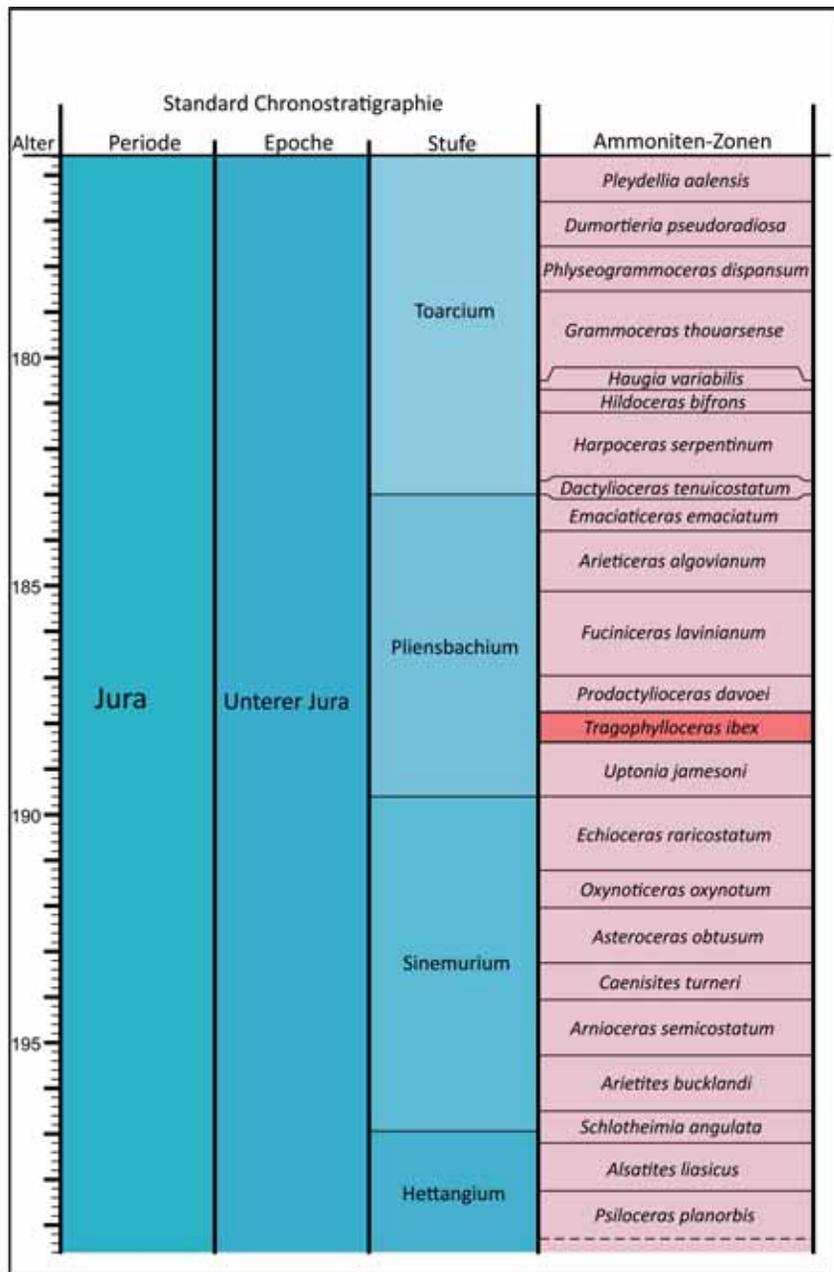


Abb. 2: Stratigraphie des Unterjuras. Die stratigraphische Position des Individuums aus Sommersell liegt innerhalb der oberen *ibex*-Zone des Pliensbachiums und ist durch Funde des Leitammoniten *Beaniceras centaurus* D'ORBIGNY (1844) bestätigt (Quelle: Time Scale Creator 4.2).

Die Entdeckung des Fossils machte der Sammler Sönke Simonsen, der die Besonderheit des Fundes erkannte und die Information zügig an das Westfälische Museum für Naturkunde in Münster weitergab. Dieses ist, als Vertretung der Paläontologischen Bodendenkmalpflege in Westfalen-Lippe, zuständig für diese Fundregion. Aufgrund der exponierten Lage des Fossils und seiner Einbettung in ein toniges, sehr verwitterungsanfälliges und brüchiges Material, war eine schnelle Bergung notwendig. Zusätzlich bestand bei Regen und dem damit verbundenen Grundwasseranstieg die akute Gefahr einer Überschwemmung der Fundschicht. Daher wurde durch den Landschaftsverband Westfalen-Lippe nach einer Begehung der Fundstelle im Juni 2007 eine sechswöchige Notgrabung veranlasst. Die bereits erwähnte geringe Stabilität des umgebenden Materials und die Ausmaße des Fundes, mit einer Gesamtlänge von etwa vier Metern, machten eine vollständige Bergung in einem Stück unmöglich. Stattdessen wurde die gesamte Fläche in insgesamt zehn Blöcke unterteilt, die dann einzeln geborgen wurden. Zur Bergung wurden die Gesteinsblöcke von der Ober- und Unterseite mit angespitzten Stahlplatten stabilisiert, da eine hohe Bruchgefahr vorhanden war. Auch die Präparation des Plesiosauriers erfolgte im Anschluss an die Bergung im Westfälischen Museum für Naturkunde. Sie wurde von Manfred Schlösser durchgeführt, der auch bereits an der Bergung des Fossils beteiligt war. Es erfolgte zunächst die Präparation der isolierten Gesteinsblöcke im Einzelnen. Dabei wurden zunächst die innenliegenden Blöcke, auf denen die Wirbelsäule liegt, bearbeitet. Im Anschluss an die Präparation wurden die fertiggestellten Blöcke wieder aneinandergesetzt (Abb. 5, Kap. 3). Die äußeren Blöcke, auf denen hauptsächlich verdriftete *Carpalia*, *Tarsalia* und *Phalangen* zu erwarten sind, sind zum Zeitpunkt der Bearbeitung noch nicht präpariert.



Abb. 3: Tongrube der Ziegelei Lücking in Sommersell, Juni 2007. Die weiße Ellipse markiert die Fundstelle. Die untere Sohle wird durch die Fundschicht gebildet und das Skelett des Plesiosauriers liegt teilweise an der Oberfläche frei. Foto: Sönke Simonsen

## 2. Geologischer Rahmen

Sommersell liegt im südlichen Randbereich der Blomberg-Steinheimer Senke in einem Störungssystem, welches als Falkenhagener Grabensystem bezeichnet wird. In diesem ostnordöstlich-westwärts gerichteten Störungsaufkommen sind mehrere, durch horstartige Erhebungen voneinander getrennte Grabeneinbrüche entstanden, die sich über eine Strecke von etwa 40 km erstrecken (LOTZE, 1938; STILLE & MESTWERDT, 1935). Innerhalb von weiträumig abgelagerten, triassischen Gesteinen sind in diesen Gräben relikartig Ablagerungen des Unteren und Mittleren Juras erhalten. Der südliche Anschluss wird durch die Brakeler Muschelkalkschwelle gegeben, während die herzynisch streichenden Sättel und Mulden des Leineberglandes die östliche Begrenzung bilden. Im Westen schließt sich das Osning-System an (Abb. 4; LOTZE, 1938; STILLE & MESTWERDT, 1935).

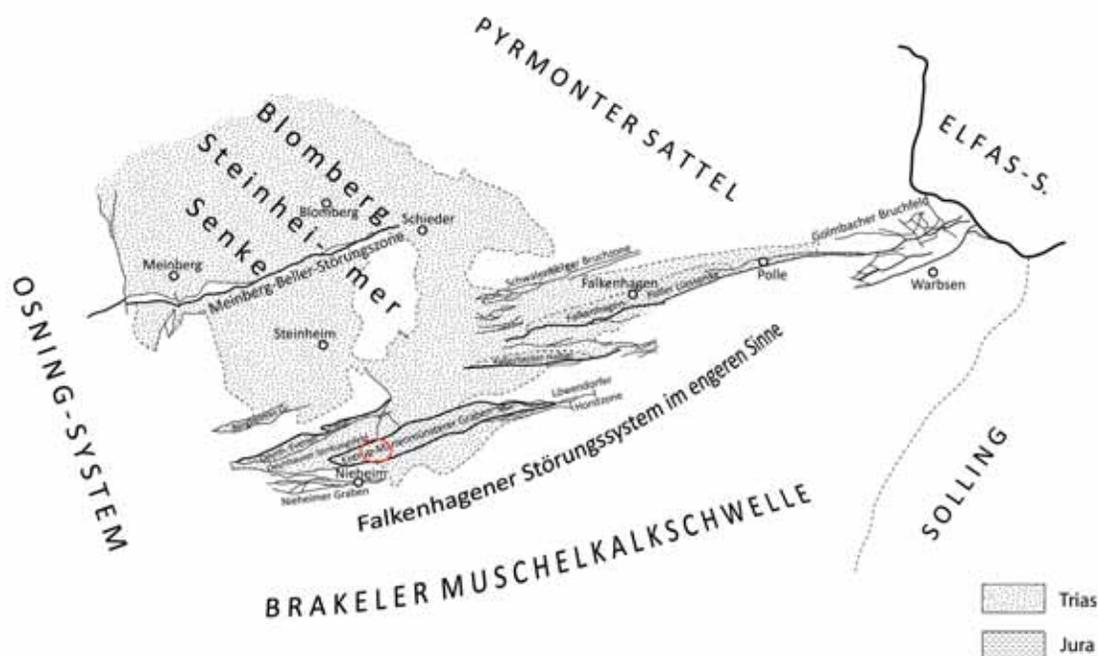


Abb. 4: Geologische Karte der Blomberg-Steinheimer Senke und des im Süden davon liegenden Falkenhagener Grabensystems. Die durch die Ellipse markierte Fundlokalität in Sommersell liegt im Westen des Entrup-Marienmünsterer Grabens, nordöstlich von Nieheim. Maßstab 1:250.000. Verändert nach LOTZE (1931).

Der zeitliche Rahmen der tektonischen Entwicklung des Gebietes ist nicht eindeutig zu bestimmen, da verschiedene Prozesse an der Entstehung des heutigen Erscheinungsbildes teil hatten. Nach GRUPE (1927) hat zu der Entstehung des Bruchsystems auf der einen Seite eine Kompression, auf der anderen Seite eine Dehnung der Schichten beigetragen. Die kompressiven Kräfte werden dabei in Zusammenhang mit der Bildung des Pyrmontersattels gesehen, während die Dehnungsbewegungen als lokale Erscheinungen gedeutet werden, die zu einem anderen Zeitpunkt stattgefunden haben müssen (LOTZE, 1938). LOTZE (1938) bringt die Bildung des Grabensystems mit der Faltung des Osning in Zusammenhang und schlussfolgert daraus, dass die Hauptentwicklung sich über zwei Phasen erstreckte, die erste präkretazisch, die zweite postkretazisch bis prämiozän. GRUPE (1927) betont die Annahme, dass sämtliche Liasgräben des Falkenhagener Grabensystems bei einem einzigen tektonischen Vorgang entstanden seien, der spätestens im Alttertiär stattgefunden hat. Diesen Schluss bringt das diskordante, miozäne Auflager auf einer der Hauptstörungen des Systems mit sich (GRUPE 1927).

In den aufgeschlossenen jurassischen Ablagerungen des Grabensystems sind einige Tongruben entstanden, die dem Gewinn von Rohmaterial für die Herstellung verschiedener Ziegeleiprodukte dienen. Die Tongrube Lücking befindet sich innerhalb des, nach LOTZE (1931) als Entrup-Marienmünsterer bezeichneten

neten Grabens im Südosten des Bruchsystems. Bei GRUPE (1927) wird die gleiche Struktur als Graben von Kleinenbreden-Marienmünster bezeichnet. Es handelt sich dabei um einen tiefen Einbruch, in dem hauptsächlich liassische Ablagerungen erhalten sind. Er erstreckt sich, im Westen nordöstlich von Nieheim beginnend, nach Osten bis Kleinenbreden über eine Strecke von etwa 11 km (LOTZE, 1931). Südlich von Sommersell erreicht der Graben seine größte Breite, ist jedoch aufgrund von weiträumigen Lösslehmablagerungen nur an wenigen Stellen aufgeschlossen (GRUPE, 1927). Von diesem Punkt an findet in östlicher Richtung eine zunehmende Verjüngung der Grabenbreite statt, bis er schließlich jenseits von Kleinenbreden ausläuft (GRUPE, 1927). Die jurassischen Gesteine sind, im Norden wie im Süden, weitestgehend von flach liegenden Schichten des tieferen Mittelkeupers eingefasst. Im Osten ist der tektonische Bau des Grabens gut zu erkennen, während der Blick auf die Randstörungen im Westen durch tertiäres und quartäres Auflager verdeckt ist. Innerhalb des Grabens ist die Tendenz eines Einfallens der Schichten nach Westen ausgeprägt, so dass gegen Osten nach und nach ältere Schichten aufgeschlossen sind. In der Gegend von Kleinenbreden ist somit die größte Verbreitung von Lias gegeben, während dieser im Westen von jüngerem Lias überlagert wird (LOTZE, 1931).

In den Gräben des Falkenhagener Störungssystems sind vor allem Gesteine des unteren und mittleren Lias, untergeordnet auch des oberen Lias aufgeschlossen (GRUPE, 1927). Die Fundschicht des Plesiosauriers liegt im mittleren Lias, im Pliensbachium. Die vorherrschenden Gesteine sind dunkle, schwärzlich-graue, fein zerblätternde Schiefertone, die in gewissen Schichten zahlreiche Kalk- und Toneisensteingeden enthalten (GRUPE, 1927). Sie sind unter marinen, anoxischen Bedingungen gebildet worden, weshalb immer wieder Einlagerungen von Pyrit vorkommen.

Das Falkenhagener Grabensystem prägt das Landschaftsbild in dieser Region Westfalens maßgeblich. Während die mit weichen Lias-Tonen gefüllten Gräben zur Ausbildung von Senken und Tälern führen, so bilden die härteren Schichten des Keupers im Gegensatz dazu Rücken und Hochflächen aus. GRUPE (1927) beschreibt das Gebiet zwischen Kleinenbreden und Marienmünster mit ostnordöstlich-west-südwestlich gerichteten, meist bewaldeten und zum Teil plateauartig abgeflachten Berggrücken, die durch Längstäler voneinander getrennt werden. Die Längstäler sind die Liasgräben des Falkenhagener Grabensystems, während es sich bei den Berggrücken um die Ablagerungen der Trias handelt.

### **3. Beschreibung des Fundstücks**

#### **3.1 Erhaltung und Taphonomie**

Die Erhaltung der Knochen des Individuums aus Sommersell ist größtenteils sehr gut, auch wenn an einigen Stellen Einlagerungen des Minerals Pyrit die Oberflächen angreifen. Der Pyrit bereitet vor allem bei der Präparation und der anschließenden Konservierung des Fossils Schwierigkeiten, da das Mineral unter dem Einfluss von Sauerstoff oxidiert. Dieser Prozess hat einen langsamen Zerfall der pyrithaltigen Knochen zur Folge, der bis zur vollständigen Zerstörung fortschreiten kann. Eine spezielle Konservierung des Skeletts, möglichst unter Sauerstoffabschluss, ist deshalb erforderlich.

Der Plesiosaurier kam nach dem Tode in dorsaler Lage auf dem Meeresgrund zum Liegen. Durch die Präparation von der Schichtunterseite ist nun der Blick auf die Dorsalseite frei, während die Ventralseite in der Gesteinsplatte liegt. Durch Bewegungen und Verdriftungen zahlreicher Knochen sind jedoch auch einige der ventralen Oberflächen sichtbar. Die gesamte Wirbelsäule ist auf die rechte Seite gekippt worden, so dass die Dornfortsätze der Neuralbögen nun in Richtung der rechten Körperhälfte weisen und ein freier Blick auf die linke Seite der Wirbel besteht. Bei der Präparation konnten wenige Knochen vollständig aus der Gesteinsplatte gelöst werden, so dass eine Betrachtung von allen Seiten möglich ist. An diesen ist zu erkennen, dass keine starke Komprimierung des Skeletts vorliegt, wie es die Plesiosaurier-Funde aus Holzmaden zeigen. Ein gewisser Druck muss dennoch auf das Fossil gewirkt haben, da einige plattige Elemente des Schulter- und Beckengürtels, sowie einige der Dornfortsätze der Wirbel, Deformationen aufweisen. Diese wurden entweder durch unter- oder überlagernde Knochen oder sehr hartes, konkretionäres Gestein verursacht. An den frei präparierten Knochen sind auf der ehemaligen Oberfläche Bissspuren und Strukturen, die auf mikrobielle Aktivität zurückgeführt werden, vorhanden. Diese Spuren deuten darauf hin, dass der Kadaver eine gewisse Zeit lang auf dem Meeresboden lag, bevor die Einbettung in das Sediment erfolgte. Sie werden als Spuren von Aasfressern und Mikroorganismen bewertet, die den Kadaver des



Abb. 5a: Fotografie des Plesiosauriers aus Sommersell. Nach der Präparation von der Schichtunterseite ist der Blick auf die Dorsalseite ist frei. Der Schädel und ein Teil der Wirbelsäule, sowie die distalen Extremitätenknochen fehlen oder sind noch nicht präpariert. Die Abbildung zeigt das Fundstück im Februar 2010, die Präparation des Rumpfes und der Seitenblöcke ist noch nicht abgeschlossen.

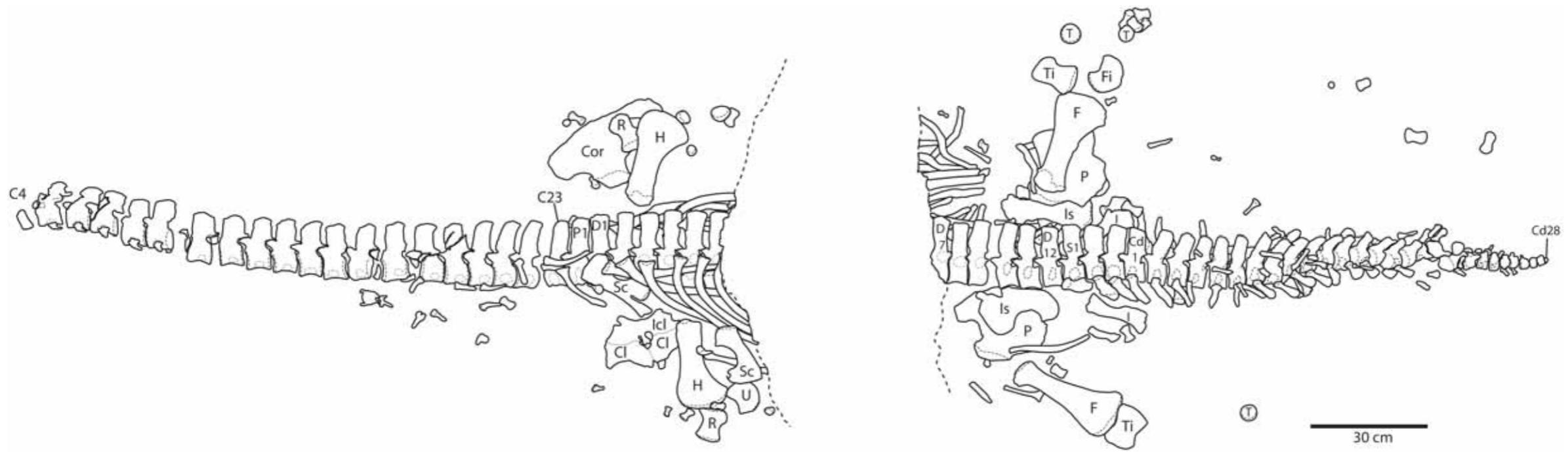


Abb. 5b: Übersichtsskizze des Plesiosauriers aus Sommersell. In dem ausgesparten Bereich im Rumpf des Fossils ist die Präparation noch nicht abgeschlossen. C4 = Cervicalwirbel 4, C23 = Cervicalwirbel 23, P1 = Pectoralwirbel 1, D1 = Dorsalwirbel 1, D12 = Dorsalwirbel 12, S1 = Sakralwirbel 1, Cd1 = Caudalwirbel 1, Cd 28 = Caudalwirbel 28, Cor = Coracoid, Icl = Interclavicula, Cl = Clavicula, Sc = Scapula, H = Humerus, R = Radius, U = Ulna, P = Pubis, Is = Ischium, I = Ilium, F = Femur, Ti = Tibia, Fi = Fibula, T = Tarsalia.

Plesiosauriers als Futterquelle oder Lebensraum genutzt haben. Die Entwicklung von Lebensräumen um Wal-Kadaver in der Tiefsee dient als Vergleich für diese Annahme. Nach SMITH & BACO (2003) durchlaufen Wal-Kadaver, die auf den Meeresgrund in der Tiefsee gelangen, drei Stadien: Im ersten Stadium (Monate bis Jahre) werden Weichteile von mobilen Aasfressern (Haie, Aale, Invertebraten) entfernt; im zweiten Stadium (Monate bis Jahre) werden die freiliegenden Knochen und das umgebende, an organischem Material angereicherte Sediment von dichten Kolonien opportunistischer Polychaeten und Crustaceen besiedelt; im dritten Stadium (Dekaden) wird das Skelett von anaeroben Bakterien besiedelt, die den freiwerdenden Schwefel als Lebensgrundlage nutzen. Auf der ehemals freiliegenden Oberseite, der Ventralseite des Skeletts, sind an allen frei präparierten Knochen Bissspuren und Zerstörungen an der Knochenoberfläche zu erkennen (siehe Abb. 20, Kap. 4.4.1 und Abb. 22, Kap. 4.4.2). Die Dorsaloberflächen, die durch das unterlagernde Sediment geschützt waren, weisen keine vergleichbaren Strukturen auf.

### 3.2 Fundmaterial

Die erhaltene, fast vier Meter lange Wirbelsäule besteht aus insgesamt 76 Wirbeln, die bis auf die ersten drei Halswirbel artikuliert überliefert sind. Sie untergliedern sich in 23 Cervicalwirbel, einen bis zwei Pectoralwirbel, 20 bis 22 Dorsalwirbel, drei Sakralwirbel und 28 Caudalwirbel. Die Cervicalwirbelsäule endet cranial abrupt an einer großen Störungszone im Gestein. In einem und zwei Metern Entfernung wurden zwei weitere, isolierte Cervicalwirbel gefunden, des Weiteren konnte bei der Präparation ein dritter isolierter Wirbel freigelegt werden, der entlang des Skeletts nach hinten verdriftet wurde und auf Höhe des 16. Cervicalwirbels zum Liegen gekommen ist (Abb. 5). Die isolierten Wirbel können anhand ihrer Osteologie eindeutig dem übrigen Skelett zugeordnet werden. Der neben der artikulierten Wirbelsäule liegende Cervicalwirbel ist aufgrund seiner geringen Größe als ein Wirbel aus dem vordersten Bereich der Wirbelsäule anzusehen.

Der Schultergürtel des Individuums ist bis auf das fehlende linke Coracoid vollständig erhalten, obwohl die beteiligten Knochenelemente (Claviculae, Interclavicula, Scapulae, Coracoide) teilweise stark bewegt wurden und so nicht mehr die artikulierte Lage zeigen. Dadurch ist zum Teil die ventrale Oberfläche sichtbar. Aufgrund der Vollständigkeit der überlieferten Knochen ist eine Rekonstruktion des Schultergürtels möglich.

Im Beckengürtel sind jeweils Pubis, Ischium und Ilium der rechten und linken Seite vorhanden, jedoch durch gegenseitige Überlagerungen nicht vollständig sichtbar und zugänglich. Auch hier sind die Knochen, ähnlich wie im Schultergürtel, bewegt und rotiert worden.

In den Extremitäten sind die proximalen Elemente, die Humeri, Radii und Ulnae in den Vorderextremitäten, sowie Femora, Tibiae und Fibulae in den Hinterextremitäten vorhanden. Die Fibula der linken Hinterextremität befindet sich allerdings noch auf einem der unpräparierten Seitenblöcke. Die distalen Extremitätenknochen, Carpal- und Tarsalknochen sowie Phalangen, sind größtenteils nicht überliefert. Es sind zwar einzelne Carpal- und Tarsalknochen vorhanden, die jedoch verdriftet sind und deren ursprüngliche Position aufgrund ihrer unspezifischen, rundlichen Form nicht exakt zu bestimmen ist. Ebenso sind die zahlreichen Phalangen, die zu Lebzeiten des Tieres einen Großteil der Paddel aufgebaut haben, disartikuliert und weit auf der präparierten Gesteinsplatte verstreut. Es ist jedoch anzunehmen, dass auf den zu diesem Zeitpunkt noch unpräparierten Seitenblöcken noch weitere Carpal- und Tarsalknochen sowie Phalangen enthalten sind.

### 3.3 Maße des Skeletts

Das Fundstück weist eine erhaltene Gesamtlänge von 399 cm auf, die sich auf den Großteil des Postcranialskeletts verteilt. Der Schädel und der vordere Teil der Halswirbelsäule sind nicht überliefert. Der vorhandene Abschnitt des Halses nimmt eine Länge von 138 cm ein, wobei die addierten Längen der Wirbel zusammen lediglich 125 cm Länge erreichen. Die zusätzlichen 13 cm ergeben sich durch einen diagenetisch bedingten Streckungseffekt. Neben der großen Störungszone, an der der Hals abrupt endet, sind auch in dem vorderen Bereich der artikulierten Cervicalwirbelsäule mehrere kleine Störungen vorhanden, die fast senkrecht zu der Wirbelsäule laufen und somit zahlreiche, parallele Brüche in diesem Abschnitt verursacht haben (Abb. 5). Durch diese wird die Wirbelsäule in die Länge gezogen.

Nach Vergleichen mit vollständigen Exemplaren verschiedener Arten lässt sich vermuten, dass neben Atlas und Axis, die bei den Plesiosauriern im Laufe der Ontogenese zu einer Einheit verwachsen, etwa sieben weitere Cervicalwirbel fehlen, die eine zusätzliche Länge von etwa 45 cm verursacht haben dürften. Damit erreichte der gesamte Hals eine geschätzte Länge von etwa 170 cm. Der sich daran anschließende Rumpf misst 150 cm, während der Schwanz mit einer Länge von 111 cm den kürzesten Abschnitt des Postcranialskeletts bildet. Bei einer durchschnittlichen Schädellänge von etwa 20 cm, die bei einem Plesiosaurier dieser Größe und Körperform nach Vergleichen in der Literatur als wahrscheinlich angenommen wird, lässt sich für das lebendige Tier eine Gesamtlänge von etwa 450 cm rekonstruieren. Der überwiegende Anteil wird dabei durch den Hals gebildet.

## 4. Osteologie von *Westphaliasaurus simonsensii*

### 4.1 Die Wirbelsäule

Die Wirbelsäule, von der 76 Wirbel überliefert sind, gliedert sich in 23 Cervicalwirbel, einen bis zwei Pectoralwirbel, 20 bis 22 Dorsalwirbel, drei Sakralwirbel und 28 Caudalwirbel. Die erhaltene Gesamtlänge beträgt 399 cm. Bis auf die ersten vier Cervicalwirbel ist sie vollständig und in Artikulation erhalten und anhand von osteologischen Merkmalen eindeutig in ihre anatomischen Abschnitte zu gliedern. Der Blick auf die linke Seite und einen Teil der Ventralseite liegt frei, außerdem sind zwei Caudalwirbel (C21 und C22; für die Bezeichnungen der Wirbel siehe Abb. 5) aus dem hinteren Abschnitt des Schwanzes, sowie die isoliert gefundenen Halswirbel frei präpariert, so dass sie von allen Seiten betrachtet werden können. Des Weiteren ist ein Dorsalwirbel (D9) von posterior präpariert, da an dieser Stelle eine Grenze zwischen zwei Blöcken vorlag. In der nachfolgenden Beschreibung der Wirbelsäule beziehen sich die Bezeichnungen der Wirbel auf die gewählten Bezeichnungen in der Übersichtsskizze (Abb. 5). Die Zahlen geben keine exakte Position der Wirbel innerhalb der Wirbelsäule an.

#### 4.1.1 Halswirbel und -rippen

Die ersten beiden Halswirbel, Atlas und Axis, sowie ein weiterer Teil der anterioren Halswirbelsäule sind nicht überliefert. Stattdessen endet der Hals, ausgehend vom Pectoralwirbel, nach 20 artikulierten Cervicalwirbeln abrupt an einer großen Störungszone im Gestein (Abb. 5). Jenseits dieser Störung wurden in einem und zwei Meter Entfernung zwei isolierte Halswirbel gefunden. Zusätzlich wurde ein dritter isolierter Wirbel bei der Präparation neben der artikulierten Wirbelsäule entdeckt (Abb. 5). Diese drei Wirbel sind im Vergleich zu dem ersten artikulierten Cervicalwirbel deutlich kleiner, was eine Position im vorderen bis vordersten Bereich des Halses anzeigt. Insgesamt sind somit 23 Halswirbel überliefert. Der Vergleich mit verschiedenen bekannten Arten (*Plesiosaurus dolichodeirus*, *Attenborosaurus conybeari*, *Hydrorion brachypterygius*, *Thaumatosauros victor*), die aufgrund des ähnlichen Körperbaus und der stratigraphischen Nähe zu *Westphaliasaurus simonsensii* betrachtet wurden, lässt vermuten, dass mit Atlas und Axis insgesamt etwa neun Halswirbel fehlen. Dabei wurde die größte Gewichtung bei dem Vergleich auf *P. dolichodeirus* gelegt, da die Gestalt der Wirbel und die Relationen der Wirbelkörpermaße denen von *Westphaliasaurus simonsensii* sehr ähnlich sind (Tab. 1). Ausgehend von einem vergleichbaren Größenunterschied zwischen dem größten und dem kleinsten Halswirbel und einer ähnlichen Größenzunahme zwischen den aufeinander folgenden Wirbeln im vorderen Halsbereich, ließ sich die ungefähre Anzahl der fehlenden Wirbel bestimmen. Insgesamt fehlen demnach etwa neun Halswirbel, also Atlas, Axis und sieben weitere Wirbel, die eine zusätzliche Halslänge von etwa 45 cm verursacht haben dürften. Damit ergibt sich eine Gesamtlänge von 170 cm für die Halswirbelsäule von *Westphaliasaurus simonsensii*, verteilt auf insgesamt etwa 32 Wirbel. Der Hals bildet somit, bei einer Unterteilung des Postcraniums in Hals, Rumpf und Schwanz, mit ca. 38 % der Gesamtkörperlänge den längsten Abschnitt.

Wirbel	<i>P. dolichodeirus</i> , BMNH 22656, Holotyp			<i>P. dolichodeirus</i> , R14316			Sommersehl Taxon		
	Länge	Höhe	Breite	Länge	Höhe	Breite	Länge	Höhe	Breite
Cv1	11	-	-	15	16,5	20,8	32,1	28,9	35,7
Cv2	15	-	-	17,2	18	20	37,9	33,2	39
Cv3	17,4	-	-	19,2	17,5	20	43	35	44,8
Cv4	20	-	-	18,8	18,4	22,7	54,5	45,2	53,7
Cv5	20,2	-	-	21,1	19,5	24,4	56,2	44,9	> 44
Cv6	22,5	-	-	22,2	19,7	25,2	54,5	45,1	> 39
Cv7	22,5	-	-	22	21,8	25,8	55,4	47,2	> 49
Cv8	23,6	-	-	24,3	23	28,9	55,3	48,2	> 42
Cv9	-	21,7	27,7	24,9	22,9	29,8	56,2	50,7	> 52
Cv10	27,6	-	-	25,7	25,3	31	59,5	51,7	> 47
Cv11	26,9	-	-	25,5	26,2	31,8	58,1	52,2	> 54
Cv12	28,3	-	-	27,3	27,6	33,1	59,6	52,6	> 57
Cv13	28,3	-	-	30,7	31,3	38,1	59,4	53,7	> 52
Cv14	27,2	-	-	30	31,6	37,4	58,5	53,8	> 52
Cv15	29,5	-	-	31	30,4	37	59	56,8	68,8
Cv16	28,4	-	-	31,5	32	39,7	57,8	54	> 55
Cv17	29,4	-	-	30	30,2	38,4	53,9	55,7	-
Cv18	29,2	-	-	32,4	33,1	40,5	55,6	56,7	-
Cv19	36,2	-	-	30,5	31,3	39,3	55,3	58,5	-
Cv20	32	-	-	31	33,1	40	56,7	58,7	-
Cv21	33	-	-	30,8	34,5	41,2	56,8	59,2	-
Cv22	33,4	-	-	31,6	33,6	41,7	57,8	59,2	67,9
Cv23	36,9	-	-	31,7	35,2	41,9	55,5	56,7	-
Cv24	35,5	-	-	31,3	35,3	42,7			
Cv25	35	-	-	31,1	34,3	42,8			
Cv26	38,8	-	-						
Cv27	41,2	-	-						
Cv28	34,6	36,2	40						
Cv29	36,3	37,1	-						
Cv30	35,6	38,5	40						
Cv31	34	38,1	43,4						

Tab. 1: Maße der Cervicalwirbel bei dem Holotyp von *P. dolichodeirus* (BMNH 22656), einem weiteren Individuum von *P. dolichodeirus* (R14316) und *Westphaliasaurus simonsensii*. Obwohl die Wirbel von *Westphaliasaurus simonsensii* deutlich größer sind, sind sich die Maße in ihren Relationen zueinander recht ähnlich.

Der cervico-dorsale Index von *Westphaliasaurus simonsensii* beträgt 113,3 (Tab. 2). Diese Größe dient nach SOLLAS (1881) dem Vergleich der Längen der einzelnen Körperabschnitte verschiedener Arten. Sie ergibt sich aus dem Verhältnis der Länge des Halses zu der Länge des Rumpfes. Danach liegt der Index von *Westphaliasaurus simonsensii* zwischen dem des basalen *A. rostratus*, des kurzhalsigen *R. megacephalus* und der langhalsigen Mitglieder der Plesiosauridae. Es ist jedoch zu bemerken, dass die Differenz zwischen den Indices bei verschiedenen Individuen einer Art bei einigen Taxa recht groß ist. Es wurden zwei Individuen von *Hydrorion brachypterygius* (SMNS 51141, SMNS 51143) vermessen und die Maße eines dritten Individuums (GPIT/RE/3185) aus der Literatur entnommen, bei denen sich cervico-dorsale Indices von 109,5 für GPIT/RE/3185, 136 für SMNS 51141 und 174 für SMNS 51143 ergaben. Diese Unterschiede könnten mit der ontogenetischen Individualentwicklung zusammenhängen und mindern die Aussagekraft des Index erheblich.

	Anzahl Cervicalwirbel	Anzahl Dorsalwirbel	Cervico-dorsaler Index
<i>A. rostratus</i>	24	24	92,3
<i>A. conybeari</i>	38	21	153
<i>H. brachypterygius</i>	36	20	109,5-174
<i>M. longirostris</i>	33	25	87,5
<i>M. homalospondylus</i>	38	22	105
<i>M. macropterus</i>	39	24	132
<i>P. dolichodeirus</i>	41	21	133,3-139,5
<i>R. megacephalus</i>	30	26	92,6
<i>S. guelmiimperatoris</i>	37	16	163,7
<i>T. hawkinsii</i>	31	23	156,2
<i>W. simonsensii</i>	32-?	21-22	113,3

Tab. 2: Cervico-dorsaler Index verschiedener Arten. Verändert nach SOLLAS (1881).

Nach den Proportionen der Wirbelkörper lässt sich die Cervicalwirbelsäule von *Westphaliasaurus simonsensii* in zwei Abschnitte gliedern. Einen ersten Abschnitt, der vom ersten bis zum 16. Cervicalwirbel reicht, in dem die Länge des Wirbelkörpers die Höhe übertrifft, und einen zweiten, der den Rest der Cervicalwirbelsäule bis zum Pectoralwirbel umfasst, in dem die Höhe die Länge übertrifft. Die Breite übertrifft sowohl im ersten als auch im zweiten Abschnitt Länge und Höhe, so dass ein transversal-ovaler Umriss der Wirbelkörper in der anterioren und posterioren Ansicht besteht (Abb. 6A-D). Eine vergleichbare Ausprägung ist bei einem Exemplar von *P. dolichodeirus* (NHM R14316) zu beobachten. Der erste Abschnitt, mit längeren als hohen Wirbelkörpern, reicht hier bis zum 12. Cervicalwirbel, während der hintere Abschnitt der Wirbelsäule wiederum höhere als lange Wirbelkörper aufweist. Länge und Höhe werden auch bei diesem Individuum stets von der Breite übertroffen.

Die Wirbelkörper sind amphicoel, die Artikulationsflächen weisen eine leichte Konkavität auf, die sich besonders zum Mittelpunkt der Fläche verstärkt und einen Tiefpunkt im Zentrum der Gelenkfläche verursacht (Abb. 6A-D). Dieser amphicoele Zustand ist eine der sieben eindeutigen Synapomorphien, die die Monophylie der Plesiosauridae unterstützen (Merkmal 124, Kap. 5.6). Der Rand ist gerundet und fällt in der Ansicht von anterior und posterior nach einem umlaufenden Wulst zum Wirbelkörper hin wieder ab. In diesem abfallenden Bereich sind zum Teil sehr deutlich Rillen zu erkennen, die parallel zu der randlichen Begrenzung der Artikulationsfläche verlaufen. Unterhalb des Neuralkanals ist der Rand der Gelenkfacette leicht konkav, an dem frei präparierten Cervicalwirbel 3 kann eine Einkerbung in diesem Randbereich beobachtet werden (Abb. 6C, D).

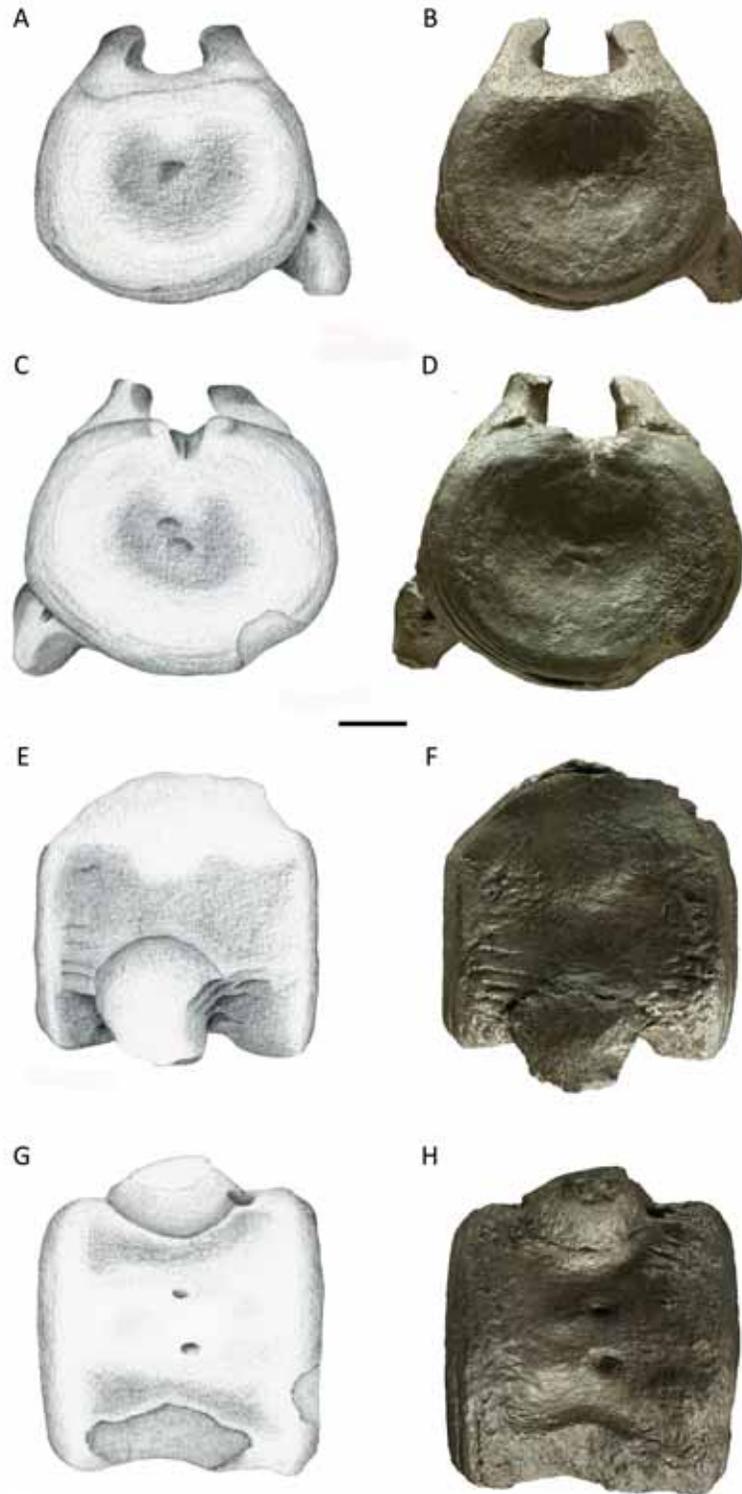


Abb. 6: Die Cervicalwirbel (hier Cv3) zeigen in anteriorer (A, B) und posteriorer (C, D) Ansicht eine zum Mittelpunkt der Gelenkfläche verstärkte Konkavität. Die laterale Ansicht (E, F) von links zeigt eine anteroposterior und dorsoventral leicht konkave Ausbildung. Lateroventral befinden sich die Ansatzstellen für die Halsrippen. Die linke Halsrippe ist mit dem Wirbelkörper verwachsen, während sie auf der rechten Seite abgebrochen ist. Sie weist eine leichte Tendenz nach caudal auf. In der ventralen Ansicht (G, H) sind die paarig angelegten *Foramina subcentralia* zu erkennen. Die ventrale Oberfläche ist relativ eben mit einer sehr leicht ausgeprägten medialen Konvexität. Maßstab 2 cm.

Lateroventral befinden sich an den Wirbelkörpern die Artikulationsflächen für die Halsrippen. Auch im Hinblick auf diese lässt sich der gesamte Hals in zwei Abschnitte teilen, die der obigen Unterteilung anhand der Maße entspricht. Von Cervicalwirbel 1 bis hin zu Cervicalwirbel 16 sind die Facetten für die Rippen eindeutig durch einen anteroposterior gerichteten Steg in der Mitte der Gelenkfläche unterteilt, während dieser bei den anschließenden Cervicalwirbeln 17 bis 23 fehlt. Die Gelenkköpfe der Rippen selbst sind nur an wenigen Stellen vollständig sichtbar, jedoch kann von den Facetten an den Wirbeln ausgehend vermutet werden, dass diese im ersten Abschnitt des Halses doppelköpfig, später dann einköpfig sind. Vom Gelenkkopf nach distal laufen die Cervicalrippen schmal zu und sind dorsoventral abgeflacht. Ein nach anterior gerichteter Fortsatz ist nicht vorhanden. Die Abwesenheit dieses Fortsatzes ist ein Merkmal von *Westphaliasaurus simonsensii*, das diese Art in seiner Ausbildung von den anderen Plesiosauridae unterscheidet (Merkmal 134, Kap. 5.6). An den Cervicalwirbeln 1 und 2 sind die Halsrippen, im Gegensatz zur restlichen Wirbelsäule, mit dem Wirbelkörper verwachsen. Bei beiden ist deutlich die Sutura zwischen Rippe und Wirbel zu erkennen (Abb. 7). Cervicalwirbel 3 weist zumindest auf der linken Seite eine verwachsene Rippe mit erkennbarer Sutura auf, auf der rechten Seite ist diese jedoch abgebrochen (Abb. 6). An den folgenden Cervicalwirbeln sind die Rippen nicht mehr mit den Wirbelkörpern verwachsen, sondern liegen stattdessen daneben oder sind verdriftet und den dazugehörigen Wirbeln nicht mehr zuzuordnen. An den wenigen mit dem Wirbelkörper verwachsenen Halsrippen, ist eine leichte Tendenz in caudale Richtung ausgebildet (Abb. 6E, F und Abb. 7).

Die laterale Oberfläche der Wirbelkörper ist durch eine schwache Konkavität zwischen der Rippenfacette und dem Neuralbogen sowie der anterioren und posterioren Gelenkfläche gekennzeichnet (Abb. 6E, F). Diese konnte ebenfalls an den Cervicalwirbeln des Holotyps von *P. dolichodeirus* (BMNH 22656) beobachtet werden, ist aber nicht bei allen Plesiosauriern ausgeprägt. An den beiden letzten Cervicalwirbeln (C22 und C23) ist über der Artikulationsfläche für die Rippe ein dorsoventral gerichteter Kiel ausgebildet, der bereits die Veränderung zu der sehr hohen, schmalen Gelenkfacette des sich anschließenden Pectoralwirbels andeutet (Abb. 8).

Die Ventraloberfläche der Wirbel ist relativ eben ausgebildet. Es ist eine schwache Konkavität von anterior nach posterior, sowie von einer Seite zur anderen zu beobachten, mit Ausnahme einer leichten Konkavität im medialen Bereich. Diese ebene bis leicht konvexe Ausbildung der Ventralseite der Cervicalwirbel ist eine weitere der sieben eindeutigen Synapomorphien, die die Monophylie der Plesiosauridae unterstützen (Merkmal 123, Kap. 5.6). Außerdem zeigt die Ventralseite ein Paar Nutritivforamen, die als *Foramina subcentralia* bezeichnet werden und ein Merkmal der meisten Plesiosaurier darstellen (Abb. 6G, H). Auch bei den Stammgruppenvertretern *Pistosaurus* und *Augustasaurus* treten sie bereits auf (Abb. 23, Kap. 5). Im kleinsten Cervicalwirbel (C1) sind die *Foramina subcentralia* nicht erkennbar, ab dem zweiten Cervicalwirbel sind sie, wenn auch zunächst sehr klein, vorhanden und nehmen im weiteren Verlauf der Halswirbelsäule stetig an Größe zu.

Die Neuralbögen sind über die gesamte Wirbelsäule mit den Wirbelkörpern verwachsen. Allerdings ist die Neurozentralsutura an dem kleinsten Cervicalwirbel, sowie an den posterioren Caudalwirbeln, deutlich zu erkennen (Abb. 7; Abb. 16, Kap. 4.1.5). Die Neuralbögen erreichen fast die gleiche Länge wie die Wirbelzentren und weisen stark entwickelte Zygapophysen auf, deren Länge die der Wirbelkörper übertrifft. Ihre Breite ist dagegen deutlich schmaler als die der Wirbelkörper. Dieses Merkmal teilt *Westphaliasaurus simonsensii* mit *Occitanosaurus tournemirensis*. Die Gelenkfacetten der Zygapophysen sind aufgrund der Artikulation der Wirbel untereinander nicht sichtbar, scheinen jedoch in der Lateralansicht im cranialen Teil des Halses (C1 bis C12) eher flach ausgebildet zu sein, während sie anschließend zunehmend konkav (Präzygapophysen), bzw. konvex (Postzygapophysen) werden. An den Cervicalwirbeln 21 und 22 ist aufgrund eines Bruchs unterhalb der Zygapophysen der Neuralbogen mit den Prä- und Postzygapophysen frei präpariert. An dieser Stelle ist deutlich zu erkennen, dass die Facetten der Zygapophysen relativ stark konkav/konvex sind. Die Neuralbögen der Cervicalwirbel sind breiter als die der Dorsal- und Caudalwirbel. Ab dem zwölften Cervicalwirbel haben die Dornfortsätze distal eine terminale, zunächst noch relativ kleine, aber im weiteren Verlauf der Wirbelsäule an Größe zunehmende Gelenkfläche, an der zu Lebzeiten des Tieres Knorpel aufsaß. Die Dornfortsätze sind größtenteils gerade nach dorsal gerichtet, während sie im letzten Abschnitt des Halses, ab Cervicalwirbel 20, eine leichte Tendenz in caudale Richtung aufweisen. Die Neuralbögen nehmen von cranial nach caudal kontinuierlich in der Breite und Höhe zu. Vom vordersten vollständigen Neuralbogen (Cervicalwirbel 1) bis zum Fortsatz des letzten Cervicalwirbels nimmt die Höhe von 32,2 mm auf schließlich 122,3 mm zu. Dabei wurde die Höhe der Neuralbögen von der medialen dorsalen Begrenzung des Wirbelkörpers bis zum distalen Ende des Dornfortsatzes gemessen.



Abb. 7: Der kleinste Cervicalwirbel (C1), der bei der Präparation neben der Wirbelsäule freigelegt wurde, in lateraler Ansicht von links. Die Suturen zwischen dem Wirbelkörper und der Halsrippe, sowie zwischen dem Wirbelkörper und dem Neuralbogen sind noch deutlich zu erkennen. Oberhalb der Suture zwischen Wirbelkörper und Neuralbogen sind die Zygapophysen und der Dornfortsatz vom Wirbelkörper abgebrochen. Die Halsrippe zeigt deutlich eine Tendenz in caudale Richtung. Maßstab 1 cm.

#### 4.1.2 Pectoralwirbel und -rippe

Die Wirbelsäule der Plesiosaurier weist einen oder mehrere Wirbel auf, die nach SEELEY (1874) als Pectoralwirbel bezeichnet werden, und im Bereich des Schultergürtels den Übergang zwischen der Cervical- und der Dorsalwirbelsäule bilden. *Westphaliasaurus simonsensii* besitzt einen oder zwei Pectoralwirbel. Der Wirbelkörper, der caudal auf den Pectoralwirbel folgt, wird vollständig von der linken Scapula verdeckt, weshalb nicht eindeutig zu sagen ist, ob es sich dabei um einen zweiten Pectoralwirbel oder um den ersten Dorsalwirbel handelt. Der nächste sichtbare Wirbel ist eindeutig als Dorsalwirbel zu identifizieren.

Die Cervicalwirbel, an denen die Rippen ausschließlich lateroventral am Wirbelkörper ansetzen, weisen eine rundliche Facette auf. Im Vergleich dazu ist die Rippenfacette an dem Pectoralwirbel sehr hoch und schmal und wird gemeinsam von Neuralbogen und Wirbelkörper aufgebaut (Abb. 8 und 9). Bei den sich



Abb. 8: Übergang von der Cervical- zur Dorsalwirbelsäule über einen Pectoral-wirbel (rechts), der einen sehr langen und schmalen Rippenansatz aufweist. Dieser wird von Wirbelkörper und Neuralbogen gemeinsam aufgebaut. In den beiden letzten Cervicalwirbeln deutet sich diese Entwicklung durch die Bildung eines Kiels oberhalb der Rippenfacette bereits an. Maßstab 2 cm.

anschließenden Dorsalwirbeln artikulieren die Rippen dann ausschließlich mit dem Neuralbogen. Die Rippe, deren Zuordnung zu dem Pectoralwirbel auf ihrer Lage auf dem Wirbel, der Form des Gelenkkopfes und der Länge basiert, ist mit 15,7 cm Länge deutlich länger als die vermutete letzte Cervicalrippe, die eine Länge von 12,9 cm aufweist.

Wie in Kap. 4.1.1 bereits beschrieben, deutet ein dorsoventral gerichteter Kiel, der auf der Lateralseite der letzten beiden Cervicalwirbel von der Gelenkfacette bis zum Neuralbogen verläuft, bereits auf diese Entwicklung hin (Abb. 8). Der Dornfortsatz des Pectoralwirbels zeigt, ebenso wie die letzten drei Cervicalwirbel, eine leichte Tendenz nach caudal. Die Ventraloberfläche des Wirbelkörpers ist nicht sichtbar, daher kann keine Aussage über die Ausbildung der *Foramina subcentralia* gemacht werden. Im Allgemeinen sind diese jedoch ein Merkmal der Cervicalwirbel und daher nicht unbedingt zu erwarten.

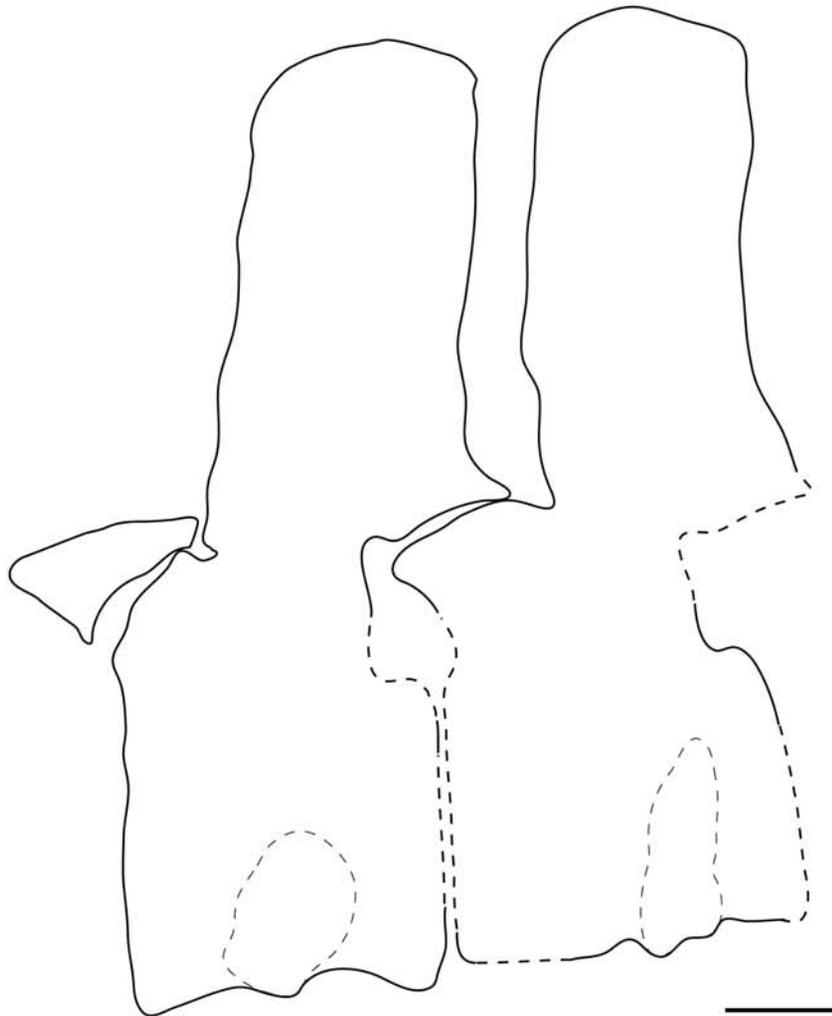


Abb. 9: Die Skizze zeigt den letzten Cervicalwirbel und den Pectoralwirbel. Die Rippenfacette des Pectoralwirbels ist im Vergleich zu der rundlichen des Cervicalwirbels sehr schmal und hoch. Maßstab 2 cm.

#### 4.1.3 Dorsalwirbel und -rippen

Die Dorsalwirbel bilden den dritten Abschnitt der Wirbelsäule. Ihre genaue Anzahl ist aufgrund der noch nicht abgeschlossenen Präparation zum jetzigen Zeitpunkt nicht eindeutig zu bestimmen. Außerdem ist der Wirbel zwischen dem Pectoralwirbel und dem ersten eindeutigen Dorsalwirbel von der linken Scapula bedeckt, so dass dieser nicht eindeutig der Pectoral- oder Dorsalwirbelsäule zugeordnet werden kann.

Der letzte messbare Wirbel vor dem noch unpräparierten Abschnitt (D5) weist eine Länge von 63,7 mm auf, während der erste messbare Wirbel danach (D8) 52 mm lang ist (Tab. 3). Geht man also von einer durchschnittlichen Länge von 57,85 mm für die dazwischen liegenden Wirbel aus, so ergibt sich, dass neun bis zehn Wirbel unter dem Gestein verborgen sind. Damit wird eine Gesamtanzahl von 20 bis 22 Dorsalwirbeln erreicht. Die Breite der Wirbelkörper ist mit Ausnahme des von posterior präparierten Wirbels D10 aufgrund der Lage in der Gesteinsplatte nicht messbar. An diesem einen Wirbel zeigt sich jedoch deutlich, dass die Breite von 75,7 mm die Höhe von 53,5 mm eindeutig übertrifft, wodurch ein transversal-ovaler Umriss der Artikulationsflächen gegeben ist (Abb. 10). Das Höhen/Längen-Verhältnis ist ausgeglichener, wobei die Höhe die Länge jedoch stets um einen geringen Teil übertrifft (Tab. 3). Die laterale und ventrale Oberfläche der Wirbelkörper ist glatt und insgesamt ist der Wirbelkörper anteroposterior leicht eingeschnürt.

Wirbel	Länge [mm]	Höhe [mm]	Breite [mm]	Höhe Neuralbogen [mm]
D1	57,5	-	-	118,8
D2	60,7	-	-	114,1
D3	60,3	-	-	114,4
D4	60,7	-	-	122,1
D5	63,7	-	-	120,8
D6	-	-	-	116,3
D7	-	-	-	111,1
D8	52	51,8	-	109,6
D9	52	52,5	-	115,3
D10	53	53,5	75,7	104,5
D11	52,1	53,7	> 65	104,3
D12	48,1	52,4	> 60	101,6

Tab. 3: Maße der Dorsalwirbel. Die Bezeichnungen der Wirbel beziehen sich auf die Bezeichnungen in der Übersichtsskizze (Abb.5). Im posterioren Bereich des Rumpfes ist eine Längenabnahme der Wirbelkörper zu beobachten. Ebenso kommt es im Bereich der Dornfortsätze zu einer Höhenabnahme.

Der gleichmäßige transversal-ovale Umriss ist am oberen Rand, unterhalb des annähernd dreieckigen Neuralkanals, durch eine leichte Vertiefung gekennzeichnet. Der die gesamte Fläche umlaufende Rand ist abgerundet und leicht wulstartig ausgebildet. Die anterioren und posterioren Artikulationsflächen sind schwach konkav. Unterhalb des Neuralbogens ist diese Konkavität unter dem wulstigen Rand der Gelenkfläche durch eine leichte Erhebung aufgehoben (Abb. 10).



Abb. 10: Dorsalwirbel D10 von posterior. Die die Höhe deutlich übertreffende Breite bedingt einen transversal-ovalen Umriss der Artikulationsflächen des Wirbelkörpers. Diese sind leicht konkav, wobei diese Konkavität am oberen Rand unterhalb des Neuralkanals aufgehoben ist. Der Rand der Gelenkfläche ist leicht wulstartig ausgebildet. Maßstab 2 cm.

Die Neuralbögen sind insgesamt etwas schwächer ausgebildet als im Halsbereich. Sowohl die Zygophysen sind deutlich schmaler und kleiner ausgebildet, als auch die Dornfortsätze, die gerade nach oben gerichtet sind, und etwa die gleiche Länge wie die Wirbelkörper aufweisen. Im caudalen Bereich der Dorsalwirbelsäule verlieren die Neuralbögen wieder kontinuierlich an Höhe. Während der höchste Neuralbogen noch 122,1 mm (D4) misst, weist der letzte eine Höhe von lediglich 101,6 mm (D12) auf (Tab. 3). Die Neuralbögen tragen lateral Transversalfortsätze, an deren Enden sich die Artikulationsflächen für die Dorsalrippen befinden (Abb. 10 u. 11). An den ersten fünf sichtbaren Dorsalwirbeln nehmen die Transversalfortsätze stetig an Länge zu, während sie in den letzten sichtbaren Wirbeln, die auf den unpräparierten Abschnitt folgen, wieder kürzer werden. Die endständigen Rippenfacetten sind nahezu kreisförmig (Abb. 11). An den letzten drei Dorsalwirbeln (D10, D11, D12) kann nicht mehr von einem Fortsatz gesprochen werden. Vielmehr sind die Rippenfacetten hier wiederum direkt am Neuralbogen angebracht und wandern langsam hinab zum Wirbelzentrum, bis der Übergang zu den Sakralwirbeln erfolgt.



Abb. 11: Dorsalwirbel D1 bis D6 von links. Die Längenzunahme der Transversalfortsätze ist deutlich sichtbar. Endständig befinden sich die nahezu kreisförmigen Facetten für die Dorsalrippen. Maßstab 5 cm.

Vor dem unpräparierten Abschnitt des Rumpfes sind links von der Wirbelsäule sechs lange Rippen zu sehen, die den Wirbeln trotz leichter Verschiebungen zuzuordnen sind. Da der Gelenkkopf der ersten Rippe relativ lang und schmal ist, besteht die Annahme, dass es sich bei dem von der Scapula verdeckten Wirbel um einen weiteren Pectoralwirbel handelt. Da aufgrund der unvollendeten Präparation keine einzige Dorsalrippe vollständig freiliegt, kann nur eine Minimallänge von 35 cm angegeben werden. Die Rippen sind stark nach posterior gebogen und weisen auf der vermuteten dorsalen Oberfläche eine Einwölbung auf, die vor allem in der Biegung besonders deutlich wird.

Die Länge des gesamten Rumpfbereiches, der die Pectoralwirbel und Sakralwirbel mit einschließt, beträgt 150 cm und damit fast 90 % der erhaltenen Halslänge.

#### 4.1.4 Sakralwirbel und -rippen

Es sind drei Sakralwirbel vorhanden, die der Verbindung der Wirbelsäule mit dem Becken dienen. Die Wirbelkörper sind anteroposterior leicht eingeschnürt. Die anterioren und posterioren Gelenkflächen sowie die Ventralseite des Wirbelkörpers sind aufgrund der angrenzenden Wirbel und der ventral vorgelagerten Sakralrippen nicht sichtbar. Die Neuralbögen und ihre Dornfortsätze sind etwas breiter als die der Dorsalwirbel und gerade nach oben gerichtet.

Wirbel	Länge [mm]	Höhe [mm]	Breite [mm]	Höhe Neuralbogen [mm]
S1	52	48	> 50	98
S2	48	47,5	> 50	98,5
S3	48,5	48	> 50	98

Tab. 4: Maße der Sakralwirbel. Die Sakralwirbel unterscheiden sich in ihren Maßen nicht sehr stark voneinander. Es ist jedoch eine deutlich Höhenabnahme des Neuralbogens im Vergleich zu den Dorsalwirbeln (Tab. 3) zu beobachten.

Ihre Höhe wird wie bereits im letzten Teil der Dorsalwirbelsäule zunehmend geringer. Während der Neuralbogen des letzten Dorsalwirbels 101,6 mm misst, weisen die der Sakralwirbel alle eine Länge von 98 mm auf (Tab. 3 und 4).

Die Artikulationsflächen für die Rippen, die von Neuralbogen und Wirbelkörper gemeinsam aufgebaut werden, sind deutlich breiter und höher als bei den vorangegangenen Dorsalwirbeln und den sich anschließenden Caudalwirbeln (Abb. 12). Die Sakralrippen der linken Körperseite sind sichtbar und im Vergleich zu den Dorsalrippen kurz und kräftig ausgebildet. Sie unterscheiden sich in ihrer distal verbreiterten, kompakten Form und den terminalen Gelenkflächen, die der Artikulation mit dem Ilium dienen, deutlich von den Caudalrippen der Schwanzwirbel (Abb. 12).



Abb. 12: Die drei Sakralwirbel (2., 3. und 4. Wirbel von links) sind durch sehr breite und hohe Rippenfacetten gekennzeichnet. Die ersten drei Rippen von links, die unterhalb der Sakralwirbel liegen, sind die Sakralrippen. Sie sind deutlich kräftiger ausgebildet als die sich anschließenden Caudalrippen (1. und 2. Rippe von rechts). Ansicht von lateral (links). Maßstab 5 cm.

#### 4.1.5 Caudalwirbel und -rippen

Die Caudalwirbel bauen den letzten anatomischen Abschnitt der Wirbelsäule auf. Mit 28 Wirbeln ist die Caudalwirbelsäule vollständig überliefert. Sie weist eine Länge von 111 cm auf und bildet damit etwa ein Viertel der Gesamtkörperlänge. Die Wirbelkörper sind generell höher als lang und breiter als hoch, und haben somit einen transversal-ovalen Umriss. Die Wirbelkörper sind amphicoel mit einem besonders stark eingesenkten Zentrum (Abb. 13A-D). Der die Gelenkfläche umlaufende Rand ist gerundet und weist einen schwachen Wulst auf, der dorsal unterhalb des Neuralkanals leicht eingebuchtet ist.

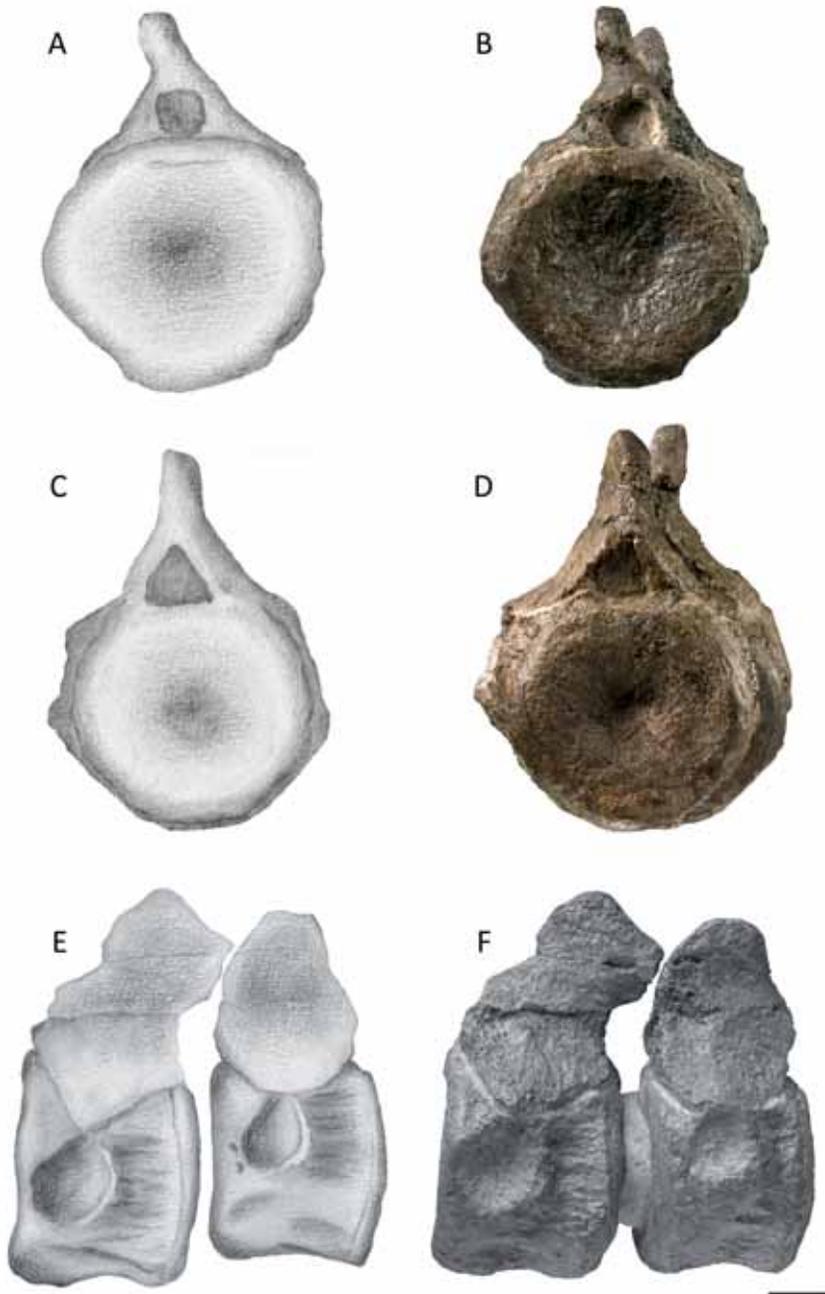


Abb. 13: Anteriore Artikulationsfläche von Caudalwirbel 21 (A, B) und posteriore Artikulationsfläche von Caudalwirbel 22 (C, D). Die zentral verstärkte Konkavität tritt deutlich hervor. (E) und (F) zeigen Cd21 und Cd22 in lateraler Ansicht von links. Die Rippenansatzstellen sind bei diesen Wirbeln aus dem hinteren Bereich des Schwanzes nahezu kreisförmig. Zwischen den Ansatzstellen und der posterioren Begrenzung ist die Oberfläche konkav ausgebildet. Maßstab 1 cm.

Wirbel	Länge [mm]	Höhe [mm]	Breite [mm]	Höhe Neuralbogen [mm]
Cd1	50	50	> 60	90
Cd2	45,5	52,4	> 60	88,6
Cd3	42,5	52,3	> 60	83,7
Cd4	42	54	> 60	82
Cd5	41	54,7	> 60	80,3
Cd6	41	50	> 50	87
Cd7	40	48	> 50	83
Cd8	40	51	> 50	78
Cd9	40	52	> 50	66
Cd10	41	52	> 50	61
Cd11	40	48	> 50	60
Cd12	40	48	> 50	50
Cd13	> 40	48	> 50	39 (-)
Cd14	41	48	> 50	40 (-)
Cd15	> 35	44 (+)	> 50	44
Cd16	35	> 30	> 50	48 (-)
Cd17	32,5	> 34	> 50	27
Cd18	31,5	> 34	51	37 (-)
Cd19	> 20	43 (+)	> 50	36,9
Cd20	29,9	> 33	-	31 (-)
Cd21	27,8	38,2 (+)	43,6	27,8
Cd22	25,4	32 (+)	42,5	25,4
Cd23	24,7	30 (+)	36,5	23
Cd24	22,6	> 24	32,4	22,2
Cd25	20,2	20	29,2	16,5
Cd26	17,1	> 17	27,1	14,7
Cd27	16,8	> 15	25,8	12,9
Cd28	5,9	> 15	13,7	-

Tab. 5: Maße der Caudalwirbel von *Westphaliasaurus simonsensii*. Die Wirbel werden nach caudal zunehmend kleiner und der Neuralbogen verliert kontinuierlich an Höhe. (+) und (-) zeigen gute und schlechte Messungen an.

Die Wirbelkörper sind anteroposterior leicht eingeschnürt. Lateral befinden sich die Ansatzstellen für die Caudalrippen. Die laterale Oberfläche der Wirbelkörper ist zwischen der Rippenansatzstelle und der posterioren Begrenzung leicht konkav (Abb. 13E, F). Ventral sind keine Facetten für die Hämapophysen erkennbar, allerdings mag dies durch die Lage im Gestein begründet sein. Es sind nämlich, neben den Caudalrippen, zahlreiche kleine, stabförmige Knochen um die Schwanzwirbel herum verteilt, die deutlich kleiner und schmaler ausgebildet sind, als die Caudalrippen. Es handelt sich dabei vermutlich um die noch nicht verwachsenen Elemente der Hämapophysen, die in diesem Fall ein Juvenilmerkmal darstellen würden (Abb. 5, Kap. 3). Die ventrale Oberfläche der Caudalwirbel ist, im Gegensatz zu den glatten Dorsalwirbeln, in leichte Vertiefungen und Grate strukturiert. Die Artikulationsflächen für die Caudalrippen sind deutlich kleiner, vor allem schmaler, im Vergleich zu den davor liegenden Sakralwirbeln. Der Umriss der Gelenkfläche ist im cranialen Teil der Caudalwirbelsäule eher dreieckig mit einem breiten unteren und einem spitzen

oberen Rand (Abb. 14), während er im hinteren Teil nahezu kreisförmig wird (Abb. 13E, F). In der gesamten Caudalwirbelsäule fällt wieder, wie bereits bei den Sakralwirbeln, die starke Konkavität der Rippenansatzstellen auf. Die Caudalrippen sind grundsätzlich nicht mit den Wirbelkörpern verwachsen, sondern liegen verstreut neben der artikulierten Wirbelsäule. Sie sind stabförmig und dorsoventral abgeflacht, wobei diese Abflachung von cranial nach caudal fortschreitend zunimmt. Zusätzlich verändert sich die Form der Rippen zum Ende des Schwanzes. Ab Cd22 kommt es von einer zunächst nach distal spitz zulaufenden Gestalt zu einer distal verbreiterten, zunehmend paddelartigen Form. Die Länge der Schwanzrippen nimmt von dem ersten Caudalwirbel bis zu dem letzten, der noch Rippen aufweist (Cd24), kontinuierlich ab. Die letzten vier Caudalwirbel (Cd25 bis Cd28) weisen keine Rippenfacetten auf.

Die Präzygapophysen sind schwach konkav, während die Postzygapophysen entsprechend schwach konvex sind. Vom zweiten Caudalwirbel an nimmt die Größe der Zygapophysen langsam ab, bis sie am sechsten Caudalwirbel schließlich vollständig fehlen (Abb. 14). Die Dornfortsätze der Caudalwirbel sind,



Abb. 14: Reduktion der Zygapophysen in der Caudalwirbelsäule. Bis zum fünften Caudalwirbel (Cd5) werden die Zygapophysen zunehmend kleiner bis sie bei Cd6 (dritter Wirbel von links im Bild) schließlich vollständig fehlen. Maßstab 2 cm.



Abb. 15: Posteriorer Abschnitt der Caudalwirbelsäule. Die hier abgebildeten letzten fünf Wirbel zeigen eine deutliche Neurozentralsutur. Maßstab 2 cm.

entgegen den vorangegangenen Wirbelsäulenabschnitten, vom ersten Caudalwirbel an leicht nach hinten geneigt. Der Grad dieser Neigung wird in caudaler Richtung zunehmend verstärkt. Insgesamt sind die Dornfortsätze etwas schmaler als in den vorherigen Abschnitten der Wirbelsäule und verlieren nach caudal kontinuierlich an Höhe. Während der Dornfortsatz des ersten Caudalwirbels noch eine Höhe von 90 mm aufweist, so ist beim letzten Wirbel nur noch eine Höhe von 12,9 mm vorhanden (Tab. 5). Im hinteren Bereich des Schwanzes ist von Caudalwirbel 18 bis 28 die Neurozentralsutur deutlich zu erkennen (Abb. 15). Die zwei cranial davon gelegenen Wirbel (Cd17, Cd16) zeigen nur noch eine schwache Sutur, bevor dann im cranialen Teil des Schwanzes keine Sutur mehr zu sehen ist und man von der vollständigen Verschmelzung der beiden Elemente sprechen kann.

#### 4.2 Der Schultergürtel

Der Schultergürtel der Plesiosaurier wird im Allgemeinen von mehreren stark verbreiterten Knochenplatten aufgebaut. Die Hauptelemente sind dabei die Coracoide und die Scapulae, außerdem können dermale Elemente, Claviculae und Interclavicula, vorkommen. In frühen Formen sind die dermalen Elemente, die fest miteinander verwachsen können, häufig vorhanden, während sie in späteren Formen meist reduziert sind. Die Scapulae liegen anterior zu den Coracoiden und an der Nahtstelle bauen sie gemeinsam die Glenoidfacette auf, mit welcher der Humerus artikuliert.

Der Schultergürtel des Individuums aus Sommersell ist bis auf das linke Coracoid vollständig erhalten und weist alle vier Elemente auf. Die Claviculae und die Interclavicula, die rechte und linke Scapula, sowie das rechte Coracoid sind dementsprechend überliefert. Einige Knochen sind bewegt und dabei herumgedreht worden, wodurch zum Teil die ventrale Oberfläche sichtbar ist.

Die Claviculae sind mit der Interclavicula zu einem Knochen verschmolzen, der als **Furculum** bezeichnet wird (Abb. 16). Die dorsale Oberfläche ist eingebettet, während die ventrale Oberfläche sichtbar ist. Zwischen den drei ursprünglich einzelnen Elementen sind deutlich die Suturlinien zu erkennen. Die Interclavicula ist zentral vor den Claviculae angeordnet, die als paarige Elemente anterior mit dem posterioren Rand der Interclavicula und medial auch miteinander verwachsen sind. In dem Punkt, in dem die drei Suturen zwischen Interclavicula und linker Clavicula, Interclavicula und rechter Clavicula und den Claviculae untereinander zusammentreffen würden, befindet sich ein herzförmiges Fenster, in welches von anterior der posteriore Fortsatz der Interclavicula hineinragt (Abb. 16).

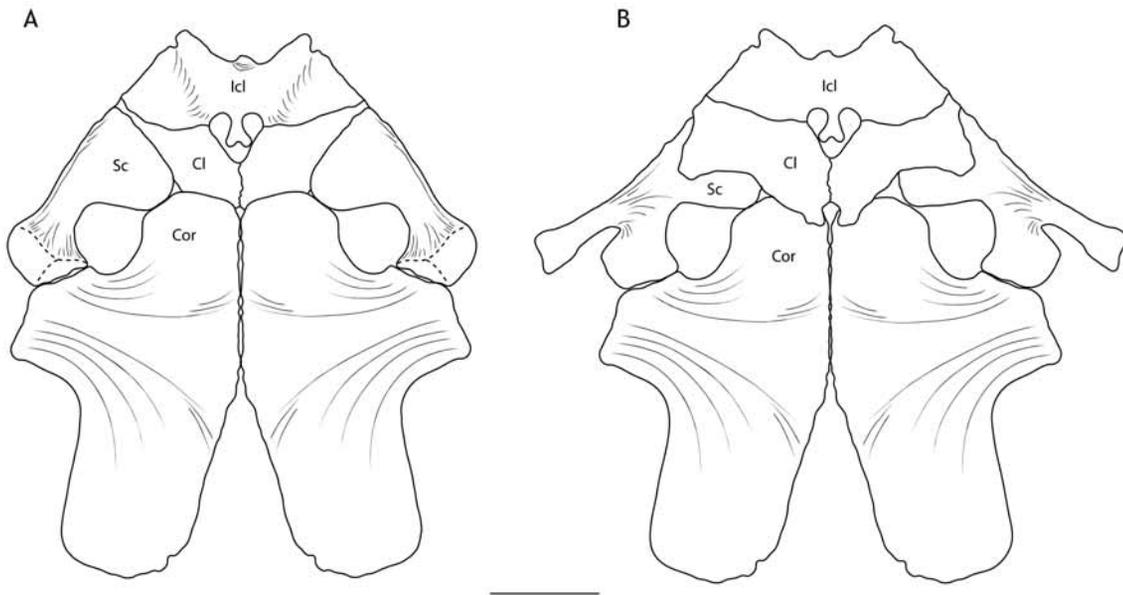


Abb. 16: Rekonstruktion des Schultergürtels. (A) ventrale Ansicht, (B) dorsale Ansicht. Es ist ein geschlossenes Pectoralfenster, aufgebaut von Scapula und Coracoid, vorhanden. Ein medialer Steg ist nicht ausgebildet. Der anteromediale Rand des Coracoids berührt die Claviculae. Die dermalen Elemente des Schultergürtels, Claviculae und Interclavicula, sind fest zu einem Knochen, dem Furculum, verwachsen. Die Suturen zwischen den Claviculae und der Interclavicula sind deutlich zu erkennen. Maßstab 10 cm.

Die **Interclavicula** ist bilateral-symmetrisch aufgebaut und besteht aus zwei von medial ausgehenden flügelartigen Abschnitten, die eine Gesamtbreite von 223 mm aufweisen. Der lateroantere Rand dieser Flügel weist auf beiden Seiten jeweils einen kleinen Fortsatz auf. Zwischen diesen Fortsätzen ist der anteriore Rand konkav ausgebildet und zeigt lediglich in der Mitte eine wenige Millimeter breite Ausbuchtung auf. Der posteriore Rand der Interclavicula ist, bis auf den medialen Bereich mit dem 31 mm langen, posterioren Fortsatz, mit den Claviculae verwachsen. Insgesamt betrachtet handelt es sich bei dem Furculum um ein plattes Element. Im anterioren Bereich der Interclavicula ist jedoch eine Verdickung und Aufwölbung der ventralen Oberfläche festzustellen, wobei sich der höchste Punkt mittig zwischen dem Ansatz des posterioren Fortsatzes und dem anterioren Rand befindet. Von dieser Stelle aus nimmt die Dicke des Knochens zu allen Seiten hin ab.

Die **Claviculae** sind paarig ausgebildete, flügelartige Knochenplatten, deren anteriore Ränder mit der Interclavicula verwachsen sind. Medial sind die Claviculae unterhalb des Fensters zwischen den drei Elementen ebenfalls miteinander verwachsen. Der posteriore Rand der Claviculae ist konkav. Nach medial laufen die Ränder spitz aufeinander zu und bilden posterior je einen Fortsatz. Ein Einschnitt hinter der medialen Suture verursacht eine Trennung der beiden Fortsätze voneinander. Die Claviculae sind insgesamt flach ausgebildet und weisen stellenweise sogar eine schwach konkave ventrale Oberfläche auf. Dies kann jedoch auch durch eine leichte Deformation der Knochen verursacht sein.

Die **Scapulae** sind beidseitig erhalten und von zwei unterschiedlichen Seiten zu betrachten. Während die linke Scapula, die auf der Wirbelsäule aufliegt, in dorsaler Ansicht offen liegt, so ist die rechte Scapula auf die linke Seite des Skeletts verdriftet und so gedreht worden, dass nun der Blick auf die ventrale Oberfläche freigegeben ist. Der laterale Rand, der in anteroposteriorer Erstreckung 183 mm langen rechten und linken Scapula ist nahezu gerade mit einer sehr schwachen Konkavität. Der mediale Rand dagegen, der gemeinsam mit dem lateralen Rand des Coracoids das Pectoralfenster umschließt, ist stark konkav ausgebildet. In der Mitte sind die Scapulae am schmalsten, während nach anterior und posterior eine zunehmende Verbreiterung zu beobachten ist. Das anteriore Ende der rechten Scapula ist dabei mit 95 mm wesentlich breiter als das posteriore Ende der linken Scapula mit einer maximalen Breite von 77,4 mm. Die

Vermessung beider Enden an der Scapula einer Seite ist nicht möglich. Die Verbreiterung ist sowohl anterior, als auch posterior hauptsächlich nach medial gerichtet, wodurch der konkave mediale Rand entsteht. Aufgrund der Einbettung in die Gesteinsplatte ist die Dicke des Knochens nicht exakt zu bestimmen. Das anteriore Ende ist jedoch wesentlich flacher als das posteriore Ende, an dem sich die Suture für das Coracoid und die Glenoidfacette befinden. Während in dem verbreiterten anterioren Bereich eine Mächtigkeit von wenigen Millimetern anzunehmen ist, so nimmt diese zu den posterolateralen Gelenkflächen hin bis auf 43 mm zu. An der laterodorsalen Oberfläche der linken Scapula setzt in 32 mm Entfernung zu den posterioren Gelenkflächen ein 79,8 mm langer, stabförmiger, nach posterior gerichteter Fortsatz an, der nach distal leicht verbreitert ist und terminal eine glatte, ovale Fläche aufweist. An der umgedreht liegenden, rechten Scapula ist dieser dorsale Fortsatz aufgrund der Lage in der Gesteinsplatte nicht zu sehen. Die unterschiedliche Dicke des Knochens im anterioren und posterioren Bereich ist an der ventralen Oberfläche gut erkennbar, denn es entsteht eine leichte anteroposteriore Konkavität durch die starke Dickenzunahme am posterioren Gelenkende. Die ventrale Oberfläche ist glatt und weist am lateralen Rand einen schwach ausgebildeten Kiel auf, dem ein nahezu rechteckiger Winkel zwischen der ventralen und der lateralen Oberfläche folgt. An dieser ist sehr gut zu beobachten, wie bald nach dem sehr flachen anterioren Rand die Dicke des Knochens in posteriorer Richtung zunimmt. Einige Millimeter oberhalb der Artikulationsfläche für das Coracoid ist auf der ventralen Oberfläche der rechten Scapula ein 17 x 20 mm großes Loch mit sehr glatten Kanten in der Oberfläche zu sehen, das möglicherweise eine Bissspur darstellt.

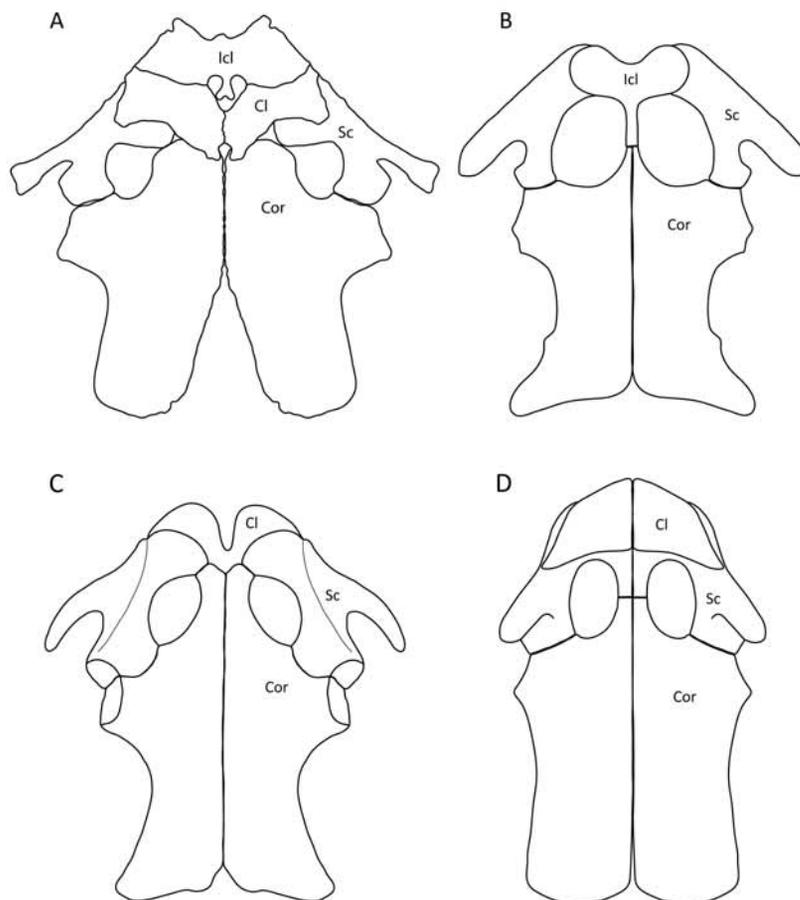


Abb. 17: Schultergürtel von *Westphaliasaurus simonsensii* im Vergleich mit anderen Plesiosauridae, die keine breite und rechteckige, sondern eine schmale Ausdehnung des präglenoidalen Coracoids aufweisen. (A) *Westphaliasaurus simonsensii*; (B) *Occitanosaurus tournemi-ensis*, nach BARDET et al. (1999); (C) *Plesiosaurus dolichodeirus*, nach STORRS (1997); (D) *Microcleidus homalospondylus*, nach WATSON (1909).

Im aktuellen Präparationszustand ist nur ein **Coracoid** sichtbar. Der Lage nach zu urteilen handelt es sich um das rechte Coracoid, welches herumgedreht wurde und nun mit der dorsalen Oberfläche im Gestein eingebettet ist, während die ventrale Oberfläche sichtbar ist. Das Coracoid ist ein anteroposterior gestreckter, plattiger Knochen mit einer rundlichen Kontur, der eine maximale Länge von 369 mm und eine maximale Breite von 220 mm aufweist. Der lateroposteriore Rand des Coracoids ist aufgrund der darüber liegenden Extremitätenknochen Humerus und Radius nicht sichtbar. In diesem Bereich wurde das Coracoid außerdem mit starker Auflast auf den posterioren Rand der Ulna gedrückt, so dass der Knochen an dieser Stelle zerstört wurde. Der anteriore Randbereich ist dagegen vollständig erhalten und es ist deutlich erkennbar, dass der Knochen an dieser Stelle nur wenige Millimeter dick ist. Als innerhalb der Plesiosauridae einmaliges Merkmal ist die breite und annähernd rechteckige, präglenoidale Ausdehnung des Coracoids zu nennen (Merkmal 150, Kap. 5.6). Durch diese Ausbildung unterscheidet *Westphaliasaurus simonsensii* sich von den anderen Mitgliedern der Plesiosauridae (Abb. 17).

Die anterioren und posterioren Ränder sind stark konvex, ebenso ist der mediale Rand leicht konvex. Der anterolaterale Rand ist stark konkav und umschließt gemeinsam mit dem konkaven medialen Rand der Scapula das Pectoralfenster. Der posterolaterale Randbereich ist nicht sichtbar, wird aber als ebenfalls konkav angenommen (Abb. 16). Die Oberfläche ist, abgesehen von taphonomisch und diagenetisch bedingten Brüchen und Unebenheiten, relativ glatt und weist lediglich schwach ausgebildete Rillen auf, die von den lateralen Gelenkflächen zu der medialen Symphyse gerichtet sind. Der Verlauf der Rillen umzeichnet einen sanften Rücken, der sich von der lateralen Gelenkfläche in mediale Richtung zieht und sich etwa über die Breite der lateralen Gelenke (etwa 115 mm) erstreckt (Abb. 16). Die Dicke des Coracoids ist im Bereich der lateral gelegenen Gelenkflächen für Humerus und Scapula mit 46 mm am größten, während sie in mediale Richtung zunächst stark abnimmt, bevor sie im Bereich der medialen Symphyse wieder auf 25 mm zunimmt. Die Glenoidfacette, mit der der Humerus artikuliert, ist stark konkav ausgebildet und besitzt eine relativ glatte Oberfläche, während die daran angrenzende Artikulationsfläche für die Scapula relativ eben ist und eine eher rugose Oberfläche aufweist.

Die überlieferten Elemente des Schultergürtels ermöglichten eine **Rekonstruktion** (Abb. 16). Diese zeigt, dass ein von Scapula und Coracoid aufgebautes, geschlossenes Pectoralfenster vorhanden ist. An den Berührungspunkten dieser beiden Knochen sind zwar keine Artikulationsflächen erkennbar, aber die Winkel der Gelenkflächen zueinander lassen keine wesentlich andere Position der Scapulae zu. Der Kontakt zwischen Coracoid und Scapula ist eine der sieben eindeutigen Synapomorphien, die die Monophylie der Plesiosauridae unterstützen (Merkmal 144, Kap. 5.6). Das anterior positionierte Furculum liegt von dorsal auf den Scapulae und den Coracoiden auf, so dass der Raum zwischen diesen lateralen und posterioren Elementen ausgefüllt ist und eine insgesamt geschlossene Brustplatte entsteht. Die Ausbildung eines relativ geschlossenen Ventralpanzers, der durch den Schultergürtel, den Beckengürtel und die dazwischen liegenden Gastralia gebildet wird, ist typisch für Plesiosaurier. Der Kontakt zwischen dem anteromedialen Rand des Coracoids und den dermalen Gürtel-elementen, hier den Claviculae, ist eine Synapomorphie von *Westphaliasaurus simonsensii*. Konvergent ist dieses Merkmal bei *Plesiosaurus dolichodeirus* ausgebildet.

#### 4.3 Der Beckengürtel

Auch der Beckengürtel der Plesiosaurier wird, vergleichbar dem Schultergürtel, von ausgedehnten Knochenplatten aufgebaut. Die Hauptelemente des Beckens sind die Pubes und die Ischia, während die stabförmigen Iliä, die den Kontakt zwischen dem Beckenkomplex und der Wirbelsäule herstellen, stark reduziert sind. Der Beckengürtel des Individuums aus Sommersell ist zwar vollständig, jedoch nicht im ursprünglichen Knochenverband, erhalten. Die Ergänzung der fehlenden oder verdeckten Teile durch die Spiegelung der Elemente der anderen Seite ermöglichte eine Rekonstruktion der vollständigen Beckenelemente (Abb. 18).

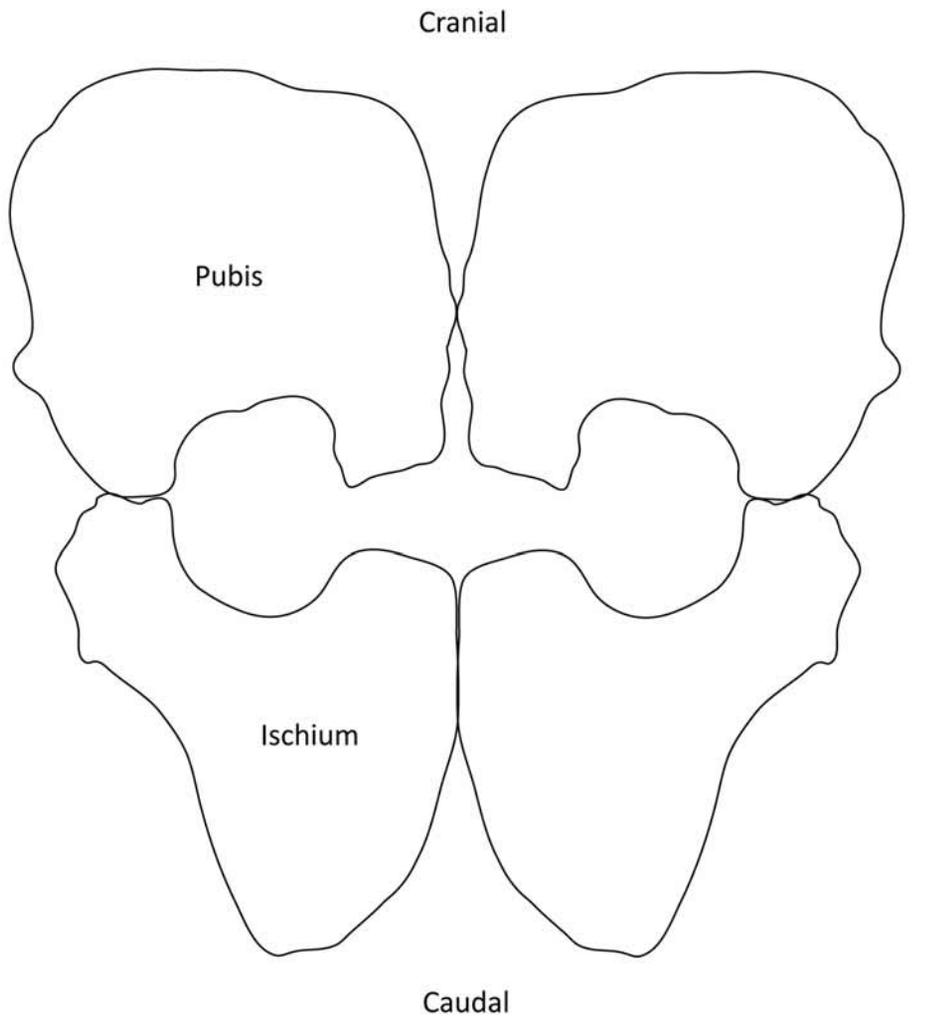


Abb. 18: Der Beckengürtel von *Westphaliasaurus simonsensii*. Das zwischen Pubes und Ischia entstehende Thyroidfenster ist nicht geschlossen. Ein von Pubes und Ischia gebildeter medialer, longitudinaler Steg ist nicht vorhanden. Dieser Zustand tritt innerhalb der Plesiosauridae bei *Westphaliasaurus simonsensii* einmalig auf. Maßstab 10 cm.

In der rechten Körperhälfte ist das **Pubis** durch das unterlagernde Femur leicht deformiert, Bruchkanten sind jedoch nicht erkennbar. Man blickt auf die Dorsalseite der Knochenplatte. Der Umriss ist, abgesehen von dem konkaven posterioren Rand, der die anteriore Begrenzung des Thyroidfensters bildet, nahezu quadratisch. Der anteriore Rand des Pubis ist dagegen leicht konvex, während am lateralen Rand eine schwache Konkavität ausgebildet ist. Am anterioren Rand ist erkennbar, dass der Knochen an dieser Stelle nur wenige Millimeter dick ist. Die Dicke nimmt in Richtung des posterolateral gelegenen Acetabulums und der Sutura zum Ischium fortschreitend bis auf 28 mm zu. Durch einen Vergleich mit dem linken Pubis wird deutlich, dass das rechte Pubis kompaktiert wurde, da in den Artikulationsflächen der linken Seite eine maximale Dicke von 48 mm auftritt. Das Acetabulum, mit dem das Femur artikuliert, und das gemeinsam von Pubis und Ischium aufgebaut wird, ist lateral positioniert. Posterior befindet sich in einem Winkel von 120° dazu die ischiale Sutura. Das Acetabulum ist konkav und mit einer glatten Oberfläche versehen, während die Sutura für das Ischium relativ eben ausgebildet ist und eine stärkere Rauigkeit aufweist. In Richtung der etwa 83 mm langen, medialen Symphyse zwischen den paarigen Knochen nimmt ebenfalls die Dicke des Knochens in geringem Maße zu. Mit den Ilii stehen die Pubes nicht in Kontakt.

Das **Ischium** der rechten Seite liegt zu großen Teilen unter dem Pubis verborgen. Die fehlenden Teile lassen sich jedoch gut durch das Exemplar der linken Seite ergänzen, da es dort dem Pubis aufliegt. Das rechte Ischium ist herumgedreht worden und nun von der ventralen Seite zu betrachten, während beim linken Ischium der Blick auf die dorsale Oberfläche freiliegt. Das linke Ischium ist zwar nicht vollständig erhalten, lässt sich aber durch den sichtbaren Teil des rechten Iliums ergänzen. Der posteriore Rand, der beim linken Exemplar freiliegt, ist gerade bis schwach konkav ausgebildet, während der im rechten Ischium sichtbare anteriore Rand eine starke Konkavität aufweist. Gemeinsam mit dem davor liegenden Pubis baut der anteriore Rand des Ischiums das Thyroidfenster auf. Insgesamt ergibt sich ein beilkopffartiger Umriss des Ischiums (Abb. 18). Der lateral gelegene Gelenkkopf besitzt drei aneinander grenzende Facetten bzw. Suturen, die anterior mit dem Pubis, lateral mit dem Femur (Acetabulum) und posterior mit dem Ilium artikulieren. Der Winkel zwischen der Suture zum Pubis und dem Acetabulum beträgt  $115^\circ$ , während er zwischen Acetabulum und der Suture zum Ilium  $140^\circ$  aufweist. Die Oberfläche zeigt in allen Gelenkflächen eine starke Rauigkeit und ist in der Ilium-Suture schwach konkav ausgebildet. Im Bereich der Artikulationsflächen ist der Knochen bis 45 mm dick, während der sich nach medial anschließende Hals eingeschnürt und abgeflacht ist. Die Dicke beträgt dann zunächst weniger als einen Zentimeter, bevor sie schließlich im Bereich der 99 mm langen medialen Symphyse wieder auf 19,4 mm zunimmt. Die maximale Länge des Ischiums ist mit 143,6 mm deutlich geringer als die maximale Breite mit 240 mm. Das Verhältnis von Länge und Breite des Ischiums stellt eine Synapomorphie von *Westphaliasaurus simonsensis* dar, die er mit *Seeleyosaurus guelmiimperatoris* teilt (Merkmal 173, Kap. 5.6). Bei *Microcleidus homalospodylus* nähern sich Länge und Breite des Ischiums im Gegensatz dazu an.

Das **Ilium** ist ein 156 mm langer, stabförmiger Knochen (Abb. 19). Er weist an beiden Enden Gelenkflächen auf, die ventral der Artikulation mit dem Ischium und dem Femur dienen und dorsal die Verbindung des Beckengürtels mit den Sakralwirbeln gewährleisten. Diese Verbindung besteht beidseitig über jeweils drei Sakralrippen, die sehr kräftig ausgebildet sind und distale Gelenkflächen aufweisen, die mit dem Ilium artikulieren (siehe Kap. 4.1.4). Der lang gestreckte Knochen weist eine leichte Biegung auf, so dass die laterale Seite konkav ausgebildet ist, während die mediale Seite von cranial nach caudal zunächst konkav und dann konvex ausgebildet ist (Abb. 19). Das ventrale Ende des rechten Iliums liegt teilweise unter den Dorsalfortsätzen des ersten und zweiten Sakralwirbels. An der vermuteten medialen Seite im dorsalen Bereich befindet sich in 48 mm Entfernung vom dorsalen Gelenkende ein wenige Millimeter langer Fortsatz, der bei dem linken Ilium nicht zu sehen ist (Abb. 19). Dies könnte entweder eine Folge der unterschiedlichen Lage im Gestein (Vgl. Scapula, Kap. 4.2) oder eine pathologische Veränderung des Knochens sein, möglicherweise als Folge einer Verletzung. Aufgrund der fehlenden Ähnlichkeiten im Vergleich mit den Iliia anderer Taxa wird letztere These favorisiert. Die Rekonstruktion des Beckengürtels zeigt, dass das Thyroidfenster im Beckengürtel nicht geschlossen und somit kein longitudinaler, medialer Steg ausgebildet ist.



Abb. 19: Linkes und rechtes Ilium. Am rechten Ilium zeigt sich 48 mm von der dorsalen Gelenkfläche entfernt ein Fortsatz, der am linken Ilium nicht zu sehen ist. Die Ursache für die unterschiedliche Ausbildung könnte in der Lage im Gestein liegen. Denkbar ist aber auch eine pathologische Veränderung des Knochens. Maßstab 5 cm.

Die Abwesenheit des medialen Stegs im Beckengürtel ist ein Merkmal von *Westphaliasaurus simonsen-sii*, das ihn von den anderen Mitgliedern der Plesiosauridae unterscheidet (Merkmal 171, Kap. 5.6). Einige Merkmale des Skeletts weisen jedoch darauf hin, dass das Individuum nicht vollständig ausgewachsen war. Ein fortschreitendes Wachstum könnte möglicherweise die Schließung des Thyroidfensters zur Folge haben. Dieser Aspekt wird in Kapitel 7 diskutiert.

#### 4.4 Die Extremitäten

Die Extremitäten der Plesiosaurier sind als Anpassung an die marine Lebensweise zu vier großen Paddeln umgebaut. Die beteiligten Knochen sind dementsprechend modifiziert. Es ist eine generelle dorsoventrale Abflachung bei gleichzeitiger Verbreiterung und zum Teil auch Verkürzung zu beobachten. Ein weiteres Merkmal, das der Vergrößerung der Paddelflächen dient, ist die Hyperphalangie, eine Vermehrung der Phalangen.

##### 4.4.1 Vorderextremität

Die Vorderextremitäten der rechten und linken Seite sind jeweils mit dem Humerus und den beiden Unterarmknochen, Radius und Ulna, überliefert. Über die gesamte Platte sind im aktuellen Präparationszustand außerdem insgesamt neun Carpal- oder Tarsalknochen, sowie 23 Phalangen unterschiedlicher Größe verteilt, deren anatomische Positionen jedoch aufgrund ihrer gleichförmigen Gestalt nicht bestimmt werden können.

Der frei präparierte, linke *Humerus* (Abb. 20) ist mit einer Länge von 280 mm geringfügig kleiner als das frei präparierte, rechte Femur, dessen Länge 290 mm beträgt. Der Humerus ist im Gegensatz zum Femur leicht nach caudal abgewinkelt. Das proximale Ende, dessen Gelenk mit dem Schultergürtel artikuliert, ist 73 mm breit und 68 mm dick und damit deutlich dicker als der restliche Knochen (Abb. 20C). Die Gelenkfläche ist in der Aufsicht nahezu kreisförmig und durch austretende Vaskularkanäle stark rugos, wobei diese Rugosität im dorsal gelegenen Teil deutlich stärker ausgeprägt ist (Abb. 20D). Zu Lebzeiten des Individuums war das Gelenk mit Knorpel besetzt. Distal des Kopfes verjüngt sich der Knochenschaft, bis 112 mm unterhalb des proximalen Endes mit 65 mm Breite die schmalste Stelle erreicht ist. Von da an findet zum distalen Ende wieder eine starke Verbreiterung bis auf 132 mm statt. Gleichzeitig erfolgt eine kontinuierliche dorsoventrale Abflachung des Knochens, die am distalen Ende im verbreiterten Bereich mit einer Dicke von 34 mm ihr Maximum erreicht. Der Knochen weist am distalen Ende also nur die Hälfte der Dicke des proximalen Kopfes auf (Abb. 20D, E).

Die distale Gelenkfläche ist deutlich in zwei Facetten geteilt, die mit einem Winkel von 145° aufeinander treffen (Abb. 20E). Die längere, anterior gelegene Facette dient der Artikulation mit dem Radius und ist deutlich rugosier als die posteriore Gelenkfläche, die mit der Ulna artikuliert. Auf der ventralen Seite des Knochens befindet sich am Treffpunkt der beiden Gelenkfacetten ein kleiner Fortsatz, der die Trennung der beiden Flächen zusätzlich hervorhebt. Am anterioren Rand des Humerus läuft die distale Gelenkfläche in proximaler Richtung in einem etwa 50 mm langen, scharfen Grat aus. Der Endpunkt dieses Grates könnte als Muskelansatzstelle gedient haben. Am proximalen Ende ist auf der Dorsalseite ein Trochanter ausgebildet, der jedoch im Vergleich zum entsprechenden Trochanter des Femurs deutlich kleiner ist. Ansonsten sind keine erhabenen Stellen zu erkennen, die als Muskelansätze gedient haben könnten.

Die ventrale Oberfläche des frei präparierten, rechten Humerus ist jedoch vor allem im proximalen Abschnitt stark beschädigt und erlaubt somit keine eindeutige Aussage über die ehemalige Oberfläche und eventuelle Ansatzstellen in diesem Bereich (Abb. 20B).

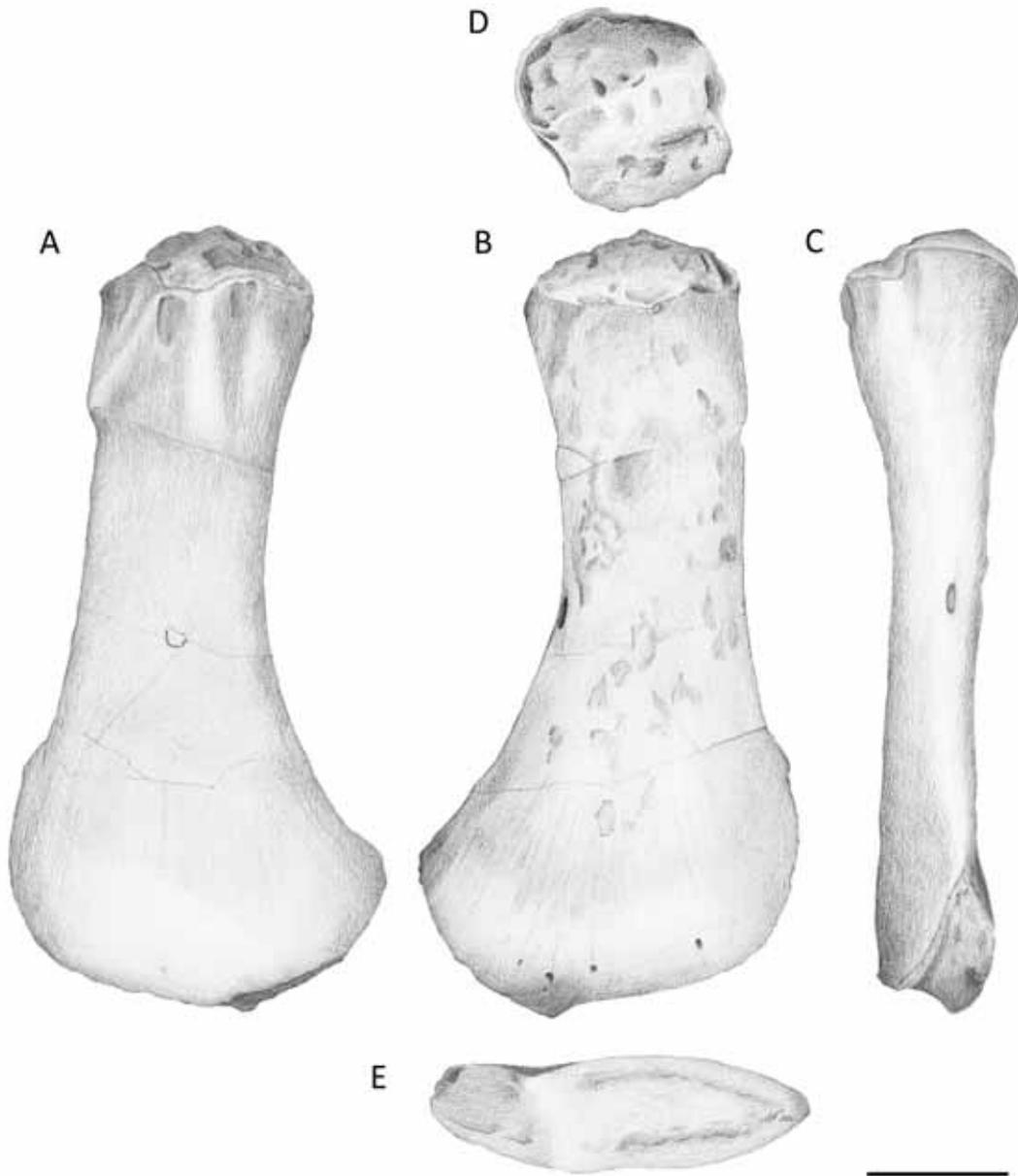


Abb. 20: Linker Humerus in der Dorsalansicht (A), Ventralansicht (B) und Lateralansicht von posterior (C). (D) (oben = dorsal) und (E) (oben = ventral) zeigen die proximale und distale Gelenkfläche in der Aufsicht. Auffällig ist die starke distale Verbreiterung bei gleichzeitiger dorsoventraler Abflachung. Die ventrale Oberfläche ist stark beschädigt, daher sind hier keine Muskelansatzstellen oder ähnliches zu erkennen. Maßstab 5 cm..

Die dorsale Oberfläche ist bis etwa 116 mm unterhalb des proximalen Gelenks und etwa 90 mm oberhalb des distalen Gelenks mit longitudinalen Rillen versehen, die besonders distal sehr deutlich ausgeprägt sind. Teilweise kommt es auch zu dichotomen Verzweigungen der Rillen. Der Schaft zwischen diesen strukturierten Bereichen weist eine relativ glatte, unstrukturierte Oberfläche auf. Die ventrale Oberfläche ist im distalen Bereich ähnlich gestaltet wie die Dorsalseite, während proximal aufgrund der bereits erwähnten Zerstörungen keine Aussage darüber möglich ist. Der anteriore Rand des Humerus ist gerade bis geringfügig konkav, während der posteriore Rand stark konkav ausgebildet ist. Die distale Verbreiterung richtet sich demnach hauptsächlich nach caudal. Am posterioren Rand des Schaftes befindet sich 135,8 mm distal des proximalen Gelenks ein lang gestrecktes Foramen, das 10,1 mm lang und 3 mm breit ist (Abb. 20B, C).

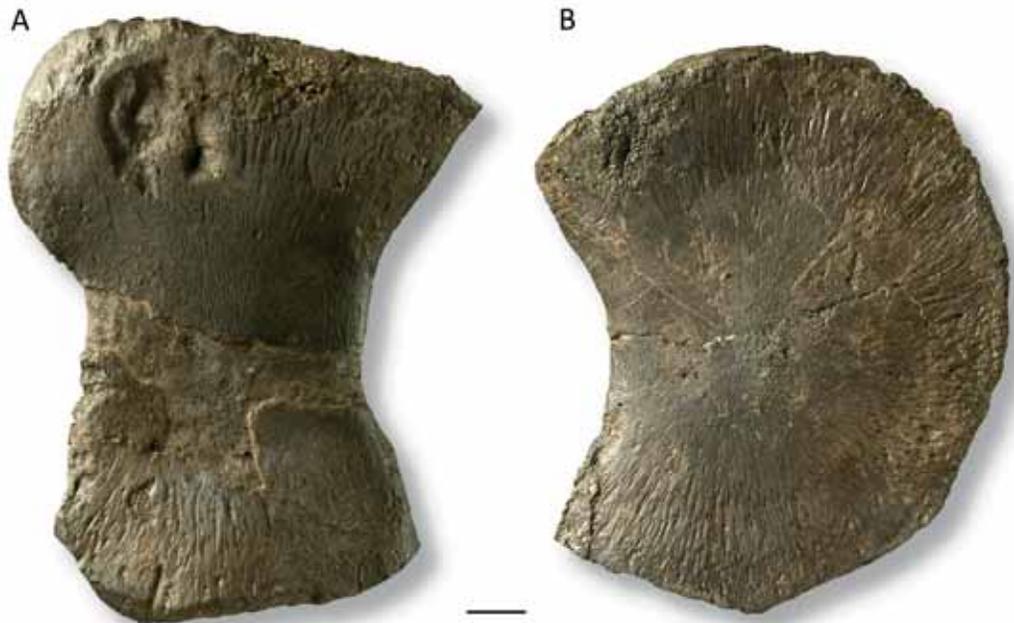


Abb. 21: Linker Radius (A) und linke Ulna (B) in der Dorsalansicht. Die semilunare Form der Ulna ist ein typisches Merkmal früher Plesiosaurier. Maßstab 1 cm.

Radius und Ulna sind bei den Plesiosauriern, als Anpassung an die Fortbewegung mittels der vier großen Paddel, abgeflacht und verkürzt (Abb. 21). Sie unterscheiden sich in ihrer Form von normalen Langknochen, wie dem Humerus oder Phalangen. Diese veränderte Form kommt durch die Reduktion des periostealen Knochens zustande. Diese hat eine Zunahme der Komplexität der Artikulationsflächen des Knochens zur Folge (CALDWELL, 1997). Die Reduktion von periostealem Knochen ist nach CALDWELL (1997) eine Anpassung an das aquatische Leben und dem damit verbundenen Umbau zu paddelähnlichen Extremitäten, die bei Plesiosauriern und Ichthyosauriern auftritt. Der Verlust von periostealem Knochen tritt innerhalb der Plesiosaurier erstmals an den präaxialen Rändern von Ulna und Fibula bei unterjurassischen Formen, z.B. *Plesiosaurus dolichodeirus*, auf (CALDWELL, 1997). Die Länge des frei präparierten, linken **Radius** übertrifft seine Breite mit 99,2 mm (Abb. 21A). Das proximale Ende des Knochens ist mit 75 mm Breite deutlich ausladender als das 61 mm breite, distale Ende. Mittig ist der Schaft sowohl anteroposterior, als auch dorsoventral eingeschnürt, wobei die schmalste Stelle vom vorderen bis zum hinteren Rand lediglich 45,7 mm misst.

Der posteriore, der Ulna zugewandte Rand ist deutlich konkav ausgebildet. Der anteriore Rand dagegen ist bis etwa 40 mm unterhalb des proximalen Gelenks deutlich konvex und setzt sich von diesem Punkt an bis zum distalen Gelenk relativ gerade fort. Die Artikulationsflächen sind sowohl proximal als auch distal rugos und weisen zahlreiche Vertiefungen und Erhebungen auf. Die distale Gelenkfläche gliedert sich in drei unterschiedlich große Facetten, die mit den Carpalia artikulieren. Die mittlere Fläche ist die größte; die beiden kleineren Facetten sind posterior mit einem Winkel von  $156^\circ$  und anterior mit einem Winkel von  $134^\circ$  nach proximal abgewinkelt, und grenzen sich dadurch deutlich von der mittleren Fläche ab. Die Oberfläche des gesamten Knochens ist sowohl dorsal als auch ventral mit longitudinalen Rillen versehen, die bis etwa 28 mm unter- und oberhalb der proximalen und distalen Gelenke sehr deutlich ausgebildet sind und zum Teil verzweigen. Die Oberfläche des dazwischen liegenden Schaftes zeigt zwar ebenfalls longitudinale Rillen, die jedoch deutlich schwächer ausgebildet sind.

Die linke **Ulna** ist der Fibula der Hinterextremität sehr ähnlich. Sie ist, wie auch der Radius, stark abgeflacht und besitzt einen semilunaten Umriss (Abb. 21B). Diese Form ist typisch für frühe Plesiosaurier. Proximal ist die Ulna breiter ausgebildet als distal. Etwa ab der Mitte wird der Knochen nach distal zunehmend schmaler. Die maximale Breite liegt im proximalen Bereich und beträgt bei der frei präparierten, linken Ulna 67,8 mm. Der anteriore Rand, an dem eine Reduktion des periostealen Knochens stattgefunden hat, ist

konkav. Der posteriore Rand dagegen ist stark konvex ausgebildet. Das proximale Gelenk weist eine Facette für die Artikulation mit dem Humerus auf, während im distalen Gelenk zwei Facetten vorhanden sind, die in einem Winkel von  $135^\circ$  zueinander stehen. Diese artikulieren mit den Carpalknochen. Die Oberflächen der Artikulationsflächen sind insgesamt rugos ausgebildet. Sowohl dorsal als auch ventral sind auf der Oberfläche der Ulna Rillen zu erkennen, die radial vom Mittelpunkt des Knochens in Richtung der Gelenke und des posterioren Randes laufen.

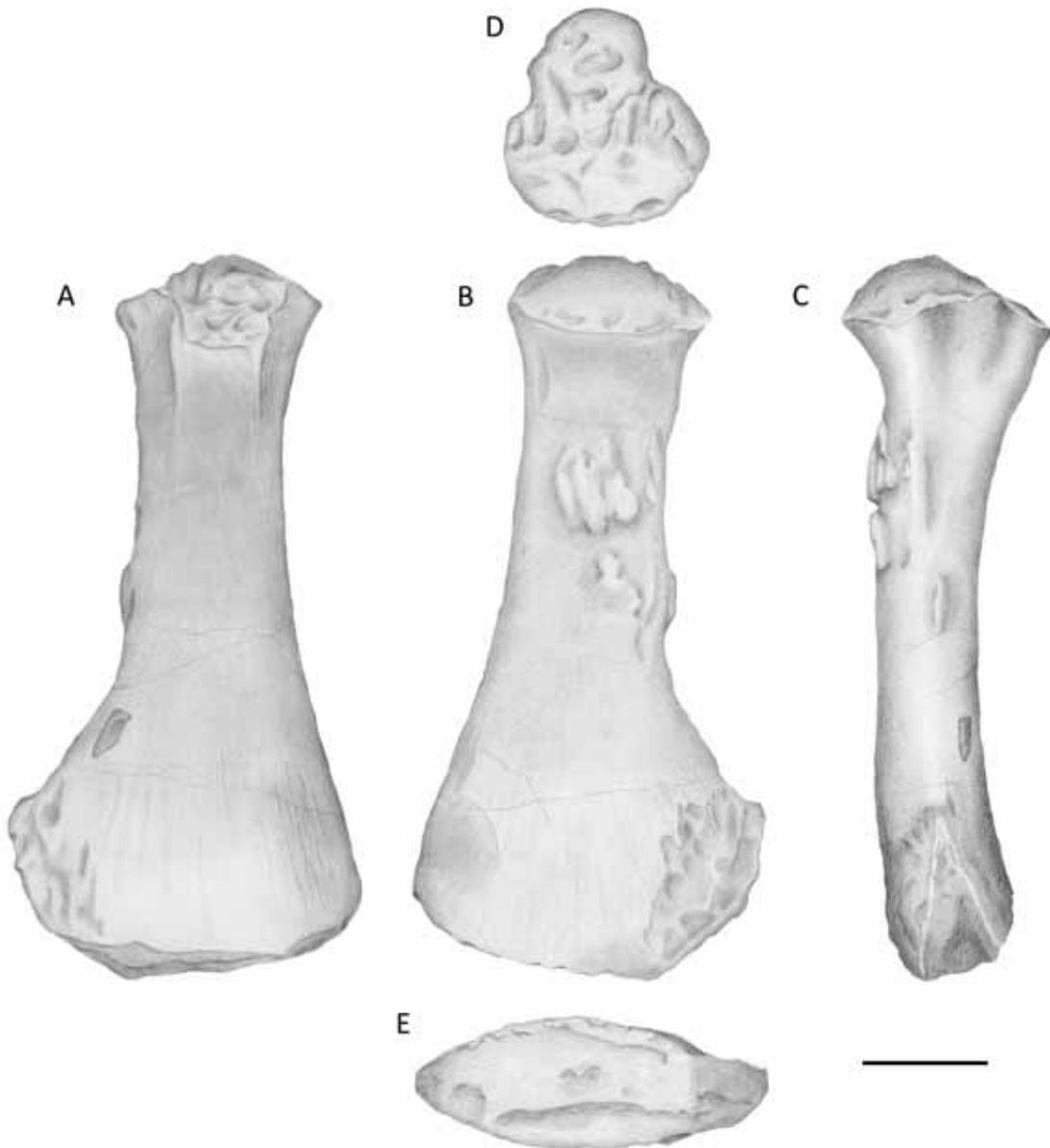


Abb. 22: Rechtes Femur in Dorsalansicht (A), Ventralansicht (B) und Lateralansicht von posterior (C). (D) (oben = dorsal) und (E) (oben = ventral) zeigen die proximale und distale Gelenkfläche in der Aufsicht. Wie bereits im Humerus fällt auch hier die starke distale Verbreiterung des Knochens auf. Dorsal ist unterhalb des proximalen Gelenks ein großer Trochanter ausgebildet. Ein weiterer, kleiner Trochanter ist am posterioren Rand zu erkennen. Auf der ventralen Oberfläche sind deutlich weitere Ansatzstellen für die kräftige Femoral-Muskulatur zu erkennen. Maßstab 5 cm.

Die *Carpalia* sind größtenteils nicht überliefert oder noch nicht präpariert. Es befinden sich jedoch nahe dem rechten Humerus vier annähernd kreisrunde Knochen, die vermutlich Carpalia der rechten Vorderextremität sind. Sie sind unterschiedlich groß mit einem Durchmesser von etwa 2 - 4 cm und weisen eine angeraute Oberfläche auf.

Die *Phalangen* der Vorderextremität sind ebenfalls nur sehr unvollständig überliefert. Es befinden sich sieben Phalangen unterschiedlicher Größe im vorderen Bereich des Rumpfes. Sie haben eine stabförmige Gestalt mit einer Einschnürung in der Schaftmitte. Zum Teil ist der Knochen von einem konkretonären Mantel umgeben.

#### 4.4.2 Hinterextremität

In den Hinterextremitäten sind, ähnlich den Vorderextremitäten, die proximalen Elemente, Femora und die beiden Unterschenkelknochen erhalten. Die distalen Extremitätenknochen, Tarsalia und Phalangen, sind auch hier nur vereinzelt vorzufinden. Obwohl die Vorder- und Hinterextremitäten des Individuums aus Sommersell nicht vollständig überliefert sind, lässt sich aus dem Größenvergleich der vorhandenen Knochen des Stylo- und Zeugopodiums schließen, dass die Hinterextremität insgesamt etwas größer als die Vorderextremität ist.

Das frei präparierte, rechte *Femur* ist dem in Kapitel 4.4.1 beschriebenen, linken Humerus grundsätzlich relativ ähnlich, ist jedoch mit 290 mm Länge geringfügig größer. In ihrem Umriss ähneln sich die beiden Knochen stark, bis auf die beim Humerus vorhandene leichte Biegung in caudale Richtung (Abb. 20 und 22). Proximal befindet sich am rechten Femur ein konvexer Gelenkkopf, der eine durch austretende Vascularkanäle stark rugose Oberfläche aufweist, die zu Lebzeiten mit Knorpel bedeckt war (Abb. 22D). Mit 84,8 mm ist an dem proximalen Gelenk die maximale Dicke des Knochens erreicht. Unterhalb des proximalen Gelenks ist auf der Dorsalseite des Knochens ein prominenter Trochanter ausgebildet, dessen proximales, raues Ende in den Gelenkkopf übergeht. In distaler Richtung erfährt der Knochen entlang des Schaftes eine zunehmende dorsoventrale Abflachung, so dass sich der Querschnitt des Schaftes von einem höheren als breiteren zu einem ovalen Umriss im distalen Bereich, der viel breiter als hoch ist, verändert. Distal des 79,6 mm breiten, proximalen Endes kommt es zunächst zu einer leichten Einschnürung des Knochens auf 58,5 mm, bevor schließlich eine starke Verbreiterung auf 141 mm am distalen Gelenkende folgt. Die Höhe beträgt am distalen Ende nur noch 50,4 mm. Dadurch sind sowohl der anteriore, als auch der posteriore Rand des Knochens konkav ausgebildet, wobei die Konkavität durch die hauptsächlich nach posterior gerichtete Verbreiterung dort deutlich stärker ausgeprägt ist. Die Zustandsänderung von Merkmal 175 in der phylogenetischen Analyse (Kap. 5.6) zeigt, dass bei *Westphaliasaurus simonsensii* die Tendenz zu einer distalen Verbreiterung des Femurs vorhanden ist. Im Gegensatz dazu tritt bei *Hydrorion brachypterygius* eine Zustandsänderung in entgegengesetzter Richtung auf.

Die distale Artikulationsfläche des Femurs ist in zwei Facetten unterteilt, die in einem Winkel von 142° zueinander stehen (Abb. 22E). Die größere der beiden Facetten, die mit der Tibia artikuliert, ist schwach konvex und weist eine rugose Oberfläche auf, die vor allem durch eine dorsal gelegene, prominente Rinne gekennzeichnet ist. Die kleinere, posterior gelegene Facette für die Artikulation mit der Fibula ist dagegen schwach konkav ausgebildet und nur leicht rugos.

Die Knochenoberfläche der Dorsalseite ist etwa 80 mm vom proximalen und distalen Gelenk zur Schaftmitte hin durch longitudinale Rillen gekennzeichnet, die zum Teil dichotom verzweigen. Der Bereich dazwischen weist eine relativ glatte Oberfläche auf.

Auf der Ventralseite ist 67 mm distal des proximalen Gelenks eine Muskelansatzstelle ausgebildet, die sich deutlich über die eigentliche Oberfläche erhebt (Abb. 22B). Sie weist eine Länge von 63 mm und eine Breite von 32 mm auf. Distal dieser Struktur ist die ventrale Oberfläche zunächst glatt, bis 70 mm proximal des distalen Endes ebenfalls longitudinale Rillen zu erkennen sind, die teilweise dichotom verzweigen. Am posterioren Rand des Femurs ist 105 mm distal des proximalen Gelenks ein weiterer, kleiner Trochanter ausgebildet, der vermutlich als Ansatzstelle für Muskeln oder Sehnen diente.



Abb. 23: Rechte Tibia (A) und rechte Fibula (B) in der Dorsalansicht. Die distale Gelenkfläche der Tibia zeigt deutlich durch Winkel voneinander abgesetzte Facetten für die Tarsalia. Die Fibula weist, wie auch die Ulna, einen semilunaten Umriss auf, der durch die Reduktion des periostealen Knochens am postaxialen Rand zustande kommt. Maßstab 1 cm.

Die frei präparierte, rechte **Tibia** ist abgeflacht und weist große Ähnlichkeit mit dem Radius auf, ist jedoch mit 112 mm Länge etwas größer (Abb. 23A). Das proximale Ende ist mit 84,6 mm deutlich breiter als das 75,7 mm breite distale Ende. Der Schaft des Knochens ist mittig eingeschnürt und misst an der schmalsten Stelle lediglich 59,8 mm. Gemeinsam mit der abnehmenden Breite des Schaftes geht eine dorsoventrale Abflachung im mittleren Bereich des Schaftes einher. Die proximale Artikulationsfläche zeigt eine schwache Konvexität und Rugosität. Ebenso ist die distale Gelenkfläche konvex, jedoch weniger rugos ausgebildet. Außerdem ist diese in drei winkelig zueinander stehenden Facetten für die Artikulation mit den Tarsalknochen unterteilt. Die Knochenoberfläche ist sowohl dorsal als auch ventral durch longitudinale Rillen gekennzeichnet, die mit wachsender Entfernung zu den Gelenkenden an Intensität verlieren.

Die rechte **Fibula** ähnelt stark der Ulna, denn sie weist in dorsaler und ventraler Ansicht den gleichen semilunaten Umriss auf (Abb. 23B). Mit einer Maximallänge von 103 mm ist sie etwas größer als die 95,5 mm lange Ulna. Die proximale Artikulationsfläche für das Femur ist mit 55 mm etwas breiter als die distale Fläche, die eine Breite von 48 mm aufweist. Insgesamt ist der proximale Teil des plattigen Knochens breiter als der distale Bereich. Die breiteste Stelle liegt mit 72 mm im oberen Drittel der Fibula, während sie von dieser Stelle nach distal zunehmend schmaler wird. Der anteriore Rand ist konkav abgerundet, während der posteriore Rand dagegen stark konvex ist, wodurch die Halbmondform entsteht. Diese ungleichmäßige Form, die eine zunehmende Komplexität der Artikulationsflächen mit sich bringt, ist eine Folge der Reduktion des periostealen Knochens am postaxialen Rand der Fibula (CALDWELL, 1997). Ebenso wie die Ulna zeigt auch die Oberfläche der Fibula leichte Rillen, die vom Zentrum des Knochens radial zum proximalen, posterioren und distalen Rand gerichtet sind.

Es sind fünf annähernd kreisrunde Knochen unterschiedlichen Durchmessers überliefert, die aufgrund ihrer Lage im caudalen Bereich des Skeletts als **Tarsalia** interpretiert werden. Tatsächlich sind sie jedoch nicht von den Carpalia zu unterscheiden, da sie keine speziellen Merkmale aufweisen. Auch die **Phalangen** der Hinterextremitäten sind nicht in einem artikulierten Zustand vorzufinden. Sie sind stattdessen entlang des Skeletts verdriftet. Im aktuellen Präparationszustand sind 16 Phalangen im hinteren Bereich des Skeletts zu sehen, die in ihrer Länge zwischen 2,1 und 5,8 cm variieren. Sie sind stabförmig und in der

Mitte eingeschnürt. Wieder ist zum Teil eine Umhüllung durch konkrektionäres Material gegeben. Dadurch wird die Länge der Knochen künstlich vergrößert und ihre Gestalt wirkt insgesamt etwas plump.

#### 4.5 Ontogenetisches Stadium

Das ontogenetische Stadium eines fossilen Individuums zu bestimmen ist nicht immer einfach. Die Körpergröße allein ist kein Indiz, da sie artspezifisch stark variiert und auch innerartlich eine gewisse Variation vorhanden sein kann. Dennoch ist es wichtig eine Möglichkeit zu finden, das ontogenetische Stadium zumindest einzugrenzen, da sonst die Gefahr besteht, dass ontogenetische Merkmale als morphologische Unterschiede in phylogenetische Analysen eingehen und die Ergebnisse verfälschen. Auch die ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature) empfiehlt neue Taxa nach Möglichkeit nur auf Adulttieren zu begründen (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999). Eine Möglichkeit, das ontogenetische Stadium eines Fossils einzugrenzen ist die Betrachtung von Ossifikationsmustern.

Über die ontogenetische Entwicklung von Plesiosauriern ist bisher nur wenig bekannt (BUCHY et al., 2005; VINCENT, 2010). Zum Vergleich können jedoch Arbeiten über die Entwicklung und das Wachstum von rezenten Krokodilen und Squamaten herangezogen werden (BROCHU, 1996; RIEPPEL, 1993). Dabei ist zu bemerken, dass Plesiosaurier verwandtschaftlich den Lepidosauriern näher stehen als den Archosauriern (BUCHY et al., 2005). Dennoch weisen Plesiosaurier nach BUCHY et al. (2005) im Vergleich zu rezenten Vertretern beider Gruppen eine größere Ähnlichkeit zu Archosauriern als zu Lepidosauriern auf. Es sind einige morphologische Merkmale (z.B. thecodonte Bezahnung, longirostriner Schädel) und die aquatische Lebensweise, die Plesiosaurier mit Krokodilen gemeinsam haben (BUCHY et al., 2005). Das Skelett des Plesiosauriers aus Sommersell zeigt einige Merkmale in der Wirbelsäule und in den Extremitätengürteln, die darauf hinweisen könnten, dass es sich um ein nicht vollständig ausgewachsenes Individuum handelt.

BROCHU (1996) postuliert als wesentliches Merkmal die Verwachsung der Neurozentralsutur in der Ontogenese von Krokodilen. Diese Verwachsung folge einem ganz bestimmten Muster, und zwar einer deutlichen Abfolge von caudal nach cranial. Auch RIEPPEL (1993) beschreibt diese Ossifikationssequenz für *Alligator*. Als letzte Veränderung vor dem Erreichen des Adultstadiums beschreibt BROCHU (1996) die Schließung der Neurozentralsutur des Axis. Diese Ossifikationsmuster werden in einigen Krokodilgattungen als sicherer Indikator für das morphologische Adultstadium betrachtet (BROCHU, 1996). RIEPPEL (1993) stellte heraus, dass die Ossifikationssequenz der Neurozentralsutur bei Squamaten im Gegensatz zu den Krokodilen von cranial nach caudal abläuft.

Bei der Betrachtung der Wirbelsäule des Individuums aus Sommersell fällt auf, dass ein direkter Vergleich mit Krokodilen, genauso wie mit Squamaten, anscheinend nicht funktioniert. Der kleinste Cervicalwirbel, der noch hinter Atlas und Axis positioniert war, weist eine noch sichtbare Neurozentralsutur auf (Abb. 7, Kap. 4.1.1). Die Verschmelzung ist an dieser Stelle dementsprechend noch nicht vollständig abgeschlossen. Die gleiche Beobachtung ist jedoch ebenfalls in der Caudalwirbelsäule zu machen. Die letzten zwölf Caudalwirbel (Cd16 bis Cd28) zeigen deutliche bis nach cranial zunehmend schwächere Neurozentralsuturen (Abb. 15, Kap. 4.1.5). Eine deutliche Abfolge der Verwachsung der Neurozentralsutur von caudal nach cranial, wie sie bei BROCHU (1996) für das Wachstum von Krokodilen postuliert wird, kann also für Plesiosaurier nicht bestätigt werden. Ebenso ist eine gegenläufige Sequenz, wie sie bei den Squamaten zu beobachten ist, nicht zu erkennen. Allerdings beschreibt ANDREWS (1910) in seiner Arbeit über *Cryptocleidus oxoniensis* eine craniocaudale Ossifikationssequenz der Neurozentralsutur. Unabhängig von der Richtung der Verwachsung kann jedoch angenommen werden, dass unvollständig geschlossene Neurozentralsuturen als Juvenilmerkmal gedeutet werden können. VINCENT (2010) bemerkt, dass offene Neurozentralsuturen bei einigen subadulten Spezies auftreten (SMNS 16812; *Thalassiodracon hawkinsi* (O'KEEFE, 2004; STORRS & TAYLOR, 1996)) und schließt daraus, dass es sich dabei um eines der letzten juvenilen Merkmale handelt, das in der Ontogenie der Plesiosaurier verschwindet. Demnach wäre der Fund aus Sommersell nicht mehr als juveniles, sondern höchstens als subadultes Tier zu bezeichnen.

Ein weiteres Juvenilmerkmal, dass von BROWN (1981) in seiner Arbeit über *Cryptocleidus eurymerus* genannt wird, stellen nicht mit den Wirbelkörpern verwachsene Cervical- und Caudalrippen dar. Pectoral-, Dorsal- und Sakralrippen bleiben nach BROWN (1981) auch im Adultstadium frei. Bei dem Individuum aus Sommersell ist eine beginnende Verwachsung der Cervicalrippen zu beobachten. Der kleinste Cervicalwir-

bel (C1) weist verwachsene Rippen auf, obwohl die Suture zwischen dem Wirbelkörper und den Rippen noch zu erkennen ist (Abb. 7, Kap. 4.1.1). Ebenso sind bei dem zweiten und dritten Cervicalwirbel (C2, C3) die Rippen angewachsen und die Suturen sichtbar. In der Caudalwirbelsäule ist an Cd24, dem letzten rippentragenden Wirbel, die Rippe mit dem Wirbelkörper verwachsen. Auch hier ist eine sehr deutliche Suture erkennbar (Abb. 15, Kap. 4.1.5). Der Prozess der Verwachsung der Cervical- bzw. Caudalrippen mit den Wirbelkörpern hat demnach gerade erst begonnen.

BROWN (1981) beschreibt als weitere ontogenetische Entwicklung das Wachstum des Schultergürtels im Skelett von *Cryptocleidus eurymerus* und *Muraenosaurus leedsi*. Im juvenilen Tier sind die einzelnen Elemente nicht stark ausgeformt und durch viel Knorpel miteinander verbunden. Im weiteren Wachstumsverlauf formen sich die Knochen zunehmend aus bis sie im Adultstadium schließlich aneinandergrenzen, jedoch zunächst als einzelne Elemente erhalten bleiben. Sehr alte Individuen weisen schließlich vollständig verwachsene Schultergürtelglieder auf. ANDREWS (1910) beschreibt diesen Unterschied im Schultergürtel zwischen juvenilen, subadulten und adulten Tieren ebenfalls anhand verschiedener Individuen von *Cryptocleidus oxoniensis* (Abb. 24). Eine Übertragung dieses Musters auf das Individuum aus Sommersell würde die Einordnung in ein subadultes Stadium nach sich ziehen. Die einzelnen Elemente des Schultergürtels und ihre Gelenke sind bereits gut ausgeformt, jedoch abgesehen vom Furculum nicht miteinander verwachsen. Eine ähnliche ontogenetische Entwicklung durchläuft der Beckengürtel von *Cryptocleidus oxoniensis* (ANDREWS, 1910). Die einzelnen Elemente, anfangs in ihrer Form noch sehr undefiniert und über Knorpel miteinander verbunden, ossifizieren im Laufe des Wachstums zunehmend und verwachsen schließlich miteinander.

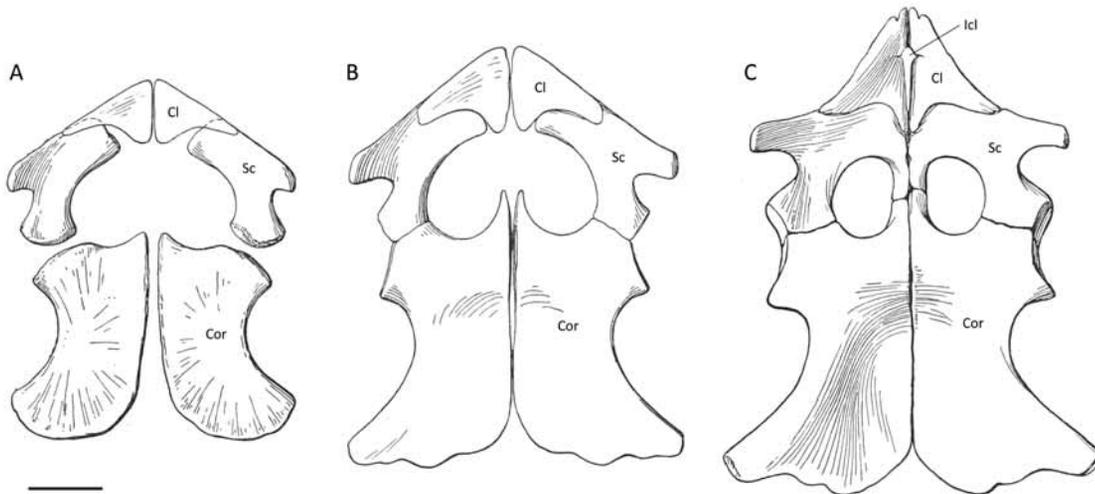


Abb. 24: Schultergürtel von *Cryptocleidus oxoniensis* in verschiedenen ontogenetischen Stadien. Im juvenilen Individuum (A) ist die Form der Knochen und der Gelenke noch nicht sehr deutlich. Das etwas ältere, juvenile bis subadulte Individuum (B) zeigt bereits klarere Formen und artikulierende Gelenke. Der Schultergürtel des adulten Individuums (C) ist vollständig ausgewachsen und kann mit zunehmendem Alter bis auf die Claviculae zu einem einzigen Teil verwachsen. Maßstab 10 cm. Verändert nach ANDREWS (1910): Text-fig. 88 u. 89.

Dabei kann es zum medialen Kontakt zwischen Pubes und Ischia kommen. In diesem Fall wäre ein medialer, longitudinaler Steg vorhanden und das Thyroidfenster geschlossen. Es gibt aber auch Spezies, wie z.B. *Cryptocleidus oxoniensis*, die im Adultstadium keinen medialen Steg und ein offenes Thyroidfenster aufweisen (ANDREWS, 1910). Bereits in Kapitel 3.3 wurde die Frage gestellt, ob das geöffnete Thyroidfenster und die Abwesenheit des medialen Stegs im Beckengürtel des Fundstücks aus Sommersell taxonomische Merkmale darstellen oder ob der Zustand ontogenetisch bedingt ist. Die verwachsenen Elemente im Schultergürtel, Claviculae und Interclavicula, zeigen, dass die Verschmelzung bereits begonnen hat. Auch die klar voneinander abgegrenzten Suturen und das Acetabulum an Pubis und Ischia sprechen eher für ein subadultes, als für ein juveniles Individuum. Auch die bereits diskutierten Merkmale sprechen

insgesamt nicht für ein juveniles Stadium, sondern deuten auf ein subadultes Tier hin. Ein geringfügiges weiteres Wachstum des Beckengürtels wäre demnach vermutlich zwar zu erwarten, jedoch nicht mehr mit gravierenden Veränderungen verbunden. Dementsprechend wird die Abwesenheit des medialen Stegs nicht als ontogenetisches, sondern als taxonomisches Merkmal gedeutet, welches verwendbar für die phylogenetische Analyse ist.

## 5. Phylogenetische Analyse

Nach der morphologischen Beschreibung und dem Vergleich mit verschiedenen Taxa in der Literatur, sowie bei Besuchen des Natural History Museum in London und des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart, bestand der Verdacht auf die Eigenständigkeit des Taxons aus Sommersell. Um diese zu belegen und die verwandtschaftliche Stellung des Fundes zu anderen Taxa zu bestimmen, wurde eine phylogenetische Analyse durchgeführt. Als Grundlage wurde dazu die derzeit aktuellste und umfassendste Analyse, von KETCHUM & BENSON (2009), verwendet. Sie basiert auf insgesamt 63 terminalen Taxa aus Trias, Jura und Kreide und soll die globalen Zusammenhänge innerhalb der Plesiosauria aufdecken und sowohl die Zusammenhänge innerhalb der basalen und frühen Plesiosaurier, als auch die der höheren Gruppen darstellen (KETCHUM & BENSON, 2009). Nach Untersuchungen mehrerer Autoren (z.B. ZWICKL & HILLIS, 2002; HEATH et al., 2008) ist die Auswahl der terminalen Taxa sehr wichtig für die Genauigkeit einer phylogenetischen Analyse. Besonders problematisch ist die Analyse einer geringen Anzahl terminaler Taxa unter Verwendung sehr vieler Merkmale. Parsimonie-Methoden funktionieren unter diesen Voraussetzungen nicht, sondern liefern widersprüchliche Ergebnisse und erzeugen falsche Topologien (FELSENSTEIN, 1978; zitiert in HEATH et al., 2008: 240). Bei dem Versuch einer Reduktion des Datensatzes durch die Beschränkung auf unterjurassische Formen konnte dieses Problem tatsächlich beobachtet werden. Die Ergebnisse der Analyse waren widersprüchlich zu den vermuteten Zusammenhängen, sowie zu der Topologie, die der vollständige Datensatz erbrachte. Um den direkten Vergleich zu KETCHUM & BENSON (2009) zu haben und ein möglichst fehlerfreies Ergebnis zu erhalten, wurde daher der komplette Datensatz für die Analyse verwendet.

### 5.1 Terminale Taxa

Als Grundlage der phylogenetischen Analyse wurde die vollständige Datenmatrix mit den 63 terminalen Taxa der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009) verwendet. Es handelt sich dabei um Taxa auf Artniveau, darunter sieben bislang unbeschriebene Individuen. Das Taxon aus Sommersell wurde zusätzlich mit allen bestimmbar Merkmalzuständen zu dem vorhandenen Datensatz hinzugefügt. Aufgrund des nicht überlieferten Schädels konnten lediglich die Merkmale 118-178, die sich auf das Postcranialskelett beziehen, für das Individuum kodiert werden.

Drei Taxa bilden die Außengruppe der Analyse, nämlich *Augustasaurus hagdorni* (Pistosauridae), *Cymatosaurus* (Cymatosauridae) und *Simosaurus gaillardoti* (Nothosauroidae), die innerhalb der Sauropterygia sukzessive Außengruppen zu den Plesiosauria darstellen (Abb. 15; RIEPPEL, 2000).

### 5.2 Merkmalskodierung

In der phylogenetischen Analyse von KETCHUM & BENSON (2009) sind alle nicht-quantitativen Merkmale konventionell kodiert, so dass der primitivere Merkmalszustand jeweils mit (0) und sukzessive abgeleitete Zustände mit (1), (2), etc. kodiert wurden. Merkmale, die bei einem oder mehreren Taxa als „nicht anwendbar“ („inapplicable“) bewertet wurden, werden von dem verwendeten Algorithmus PAUP\*4.0b10 (SWOFFORD, 2002) als fehlend behandelt.

Die quantitativen Merkmale, die generell ein Problem in phylogenetischen Analysen darstellen, da die Kodierung von Merkmalen mit sehr vielen möglichen Zuständen schwierig ist, wurden diskretisiert. Eine Diskretisierung quantitativer Merkmale durch eine willkürliche oder zumindest subjektive Einteilung in verschiedene Merkmalszustände wird von KETCHUM & BENSON (2009) kritisiert. Daher wird stattdessen eine objektive Methode der Diskretisierung quantitativer Merkmale, das „gap weighting“ (THIELE, 1993), angewendet. Dabei werden die quantitativen Werte eines Merkmals proportional einer großen Anzahl verschiedener Merkmalszustände zugeordnet. Die Anzahl der Merkmalszustände ist durch das verwendete

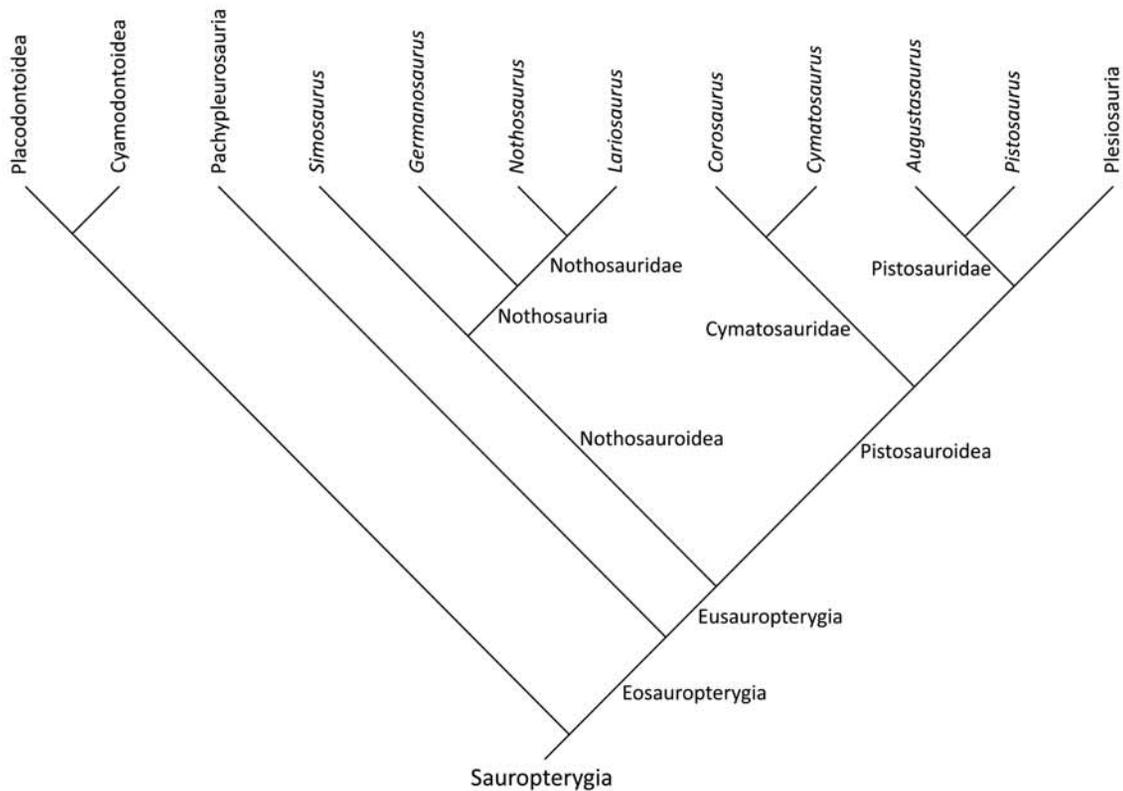


Abb. 25: Verwandtschaftsverhältnisse der Stammgruppen-Sauropterygia nach Rieppel (2000).

te Programm limitiert, so liegt in der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009) die von MacClade 4.0 maximal zugelassene Anzahl von 26 Merkmalszuständen vor. Die quantitativen Merkmale wurden geordnet behandelt und normal (mit 1) gewichtet. Alle nicht-quantitativen Merkmale wurden dagegen mit 26 gewichtet, um eine Übergewichtung der quantitativen Merkmale als Folge ihrer potentiell sehr großen Anzahl von Transformationsschritten zu vermeiden.

### 5.3 Analyse der Datenmatrix

KETCHUM & BENSON (2009) verwendeten für eine Vorauswahl von Kladogrammen, die für die Analyse mit PAUP\*4.0b10 (SWOFFORD, 2002) als Startkladogramme benutzt wurden das Programm PAUPRat (SIKES & LEWIS, 2001). Die Analyse in dieser Arbeit erfolgte dagegen ausschließlich mit PAUP\*4.0b10. Da PAUPRat nicht direkt verfügbar und eine Einarbeitung in weitere Phylogenie-Programme aus zeitlichen Gründen nicht möglich war, wurde keine Vorauswahl von Start-Kladogrammen getroffen, sondern eine direkte Analyse des Datensatzes mit PAUP\*4.0b10 durchgeführt. Abgesehen davon entsprachen die in PAUP\*4.0b10 angewendeten Einstellungen exakt den Einstellungen der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009). Aufgrund der umfangreichen Matrix konnte weder die Methode der erschöpfenden Suche („*exhaustive search*“), noch die „*branch and bound*“-Methode angewendet werden. Stattdessen wurde die heuristische Suchoption („*heuristic search*“) verwendet, die auch große Datenmengen innerhalb relativ kurzer Zeit verarbeiten kann (RIEPEL, 1999). Die heuristische Suche wurde unter Anwendung des ‚TBR‘-Algorithmus („*tree bisection and reconnection*“) durchgeführt. Um die sparsamsten Kladogramme zu erhalten wurden verschiedene Optionen der Anlagerungssequenz („*addition sequence*“) getestet. So wurden schließlich unter der Einstellung „*simple*“ im Menü der „*Stepwise-Addition Option*“ mit *Augustasaurus hagdorni* als Referenztaxon 220 gleichsam sparsame Kladogramme mit einer Länge von jeweils 15516 Transformationsschritten gefunden. Diese haben einen Konsistenz-Index (CI) von 0,349, einen Retentions-Index (RI) von 0,610 und einen berichtigten Konsistenz-Index (RC) von 0,213. Der RC stellt den CI unter Ausschluss der uninformativen Merkmale dar und ermöglicht so eine bessere Vergleichbarkeit phylogene-

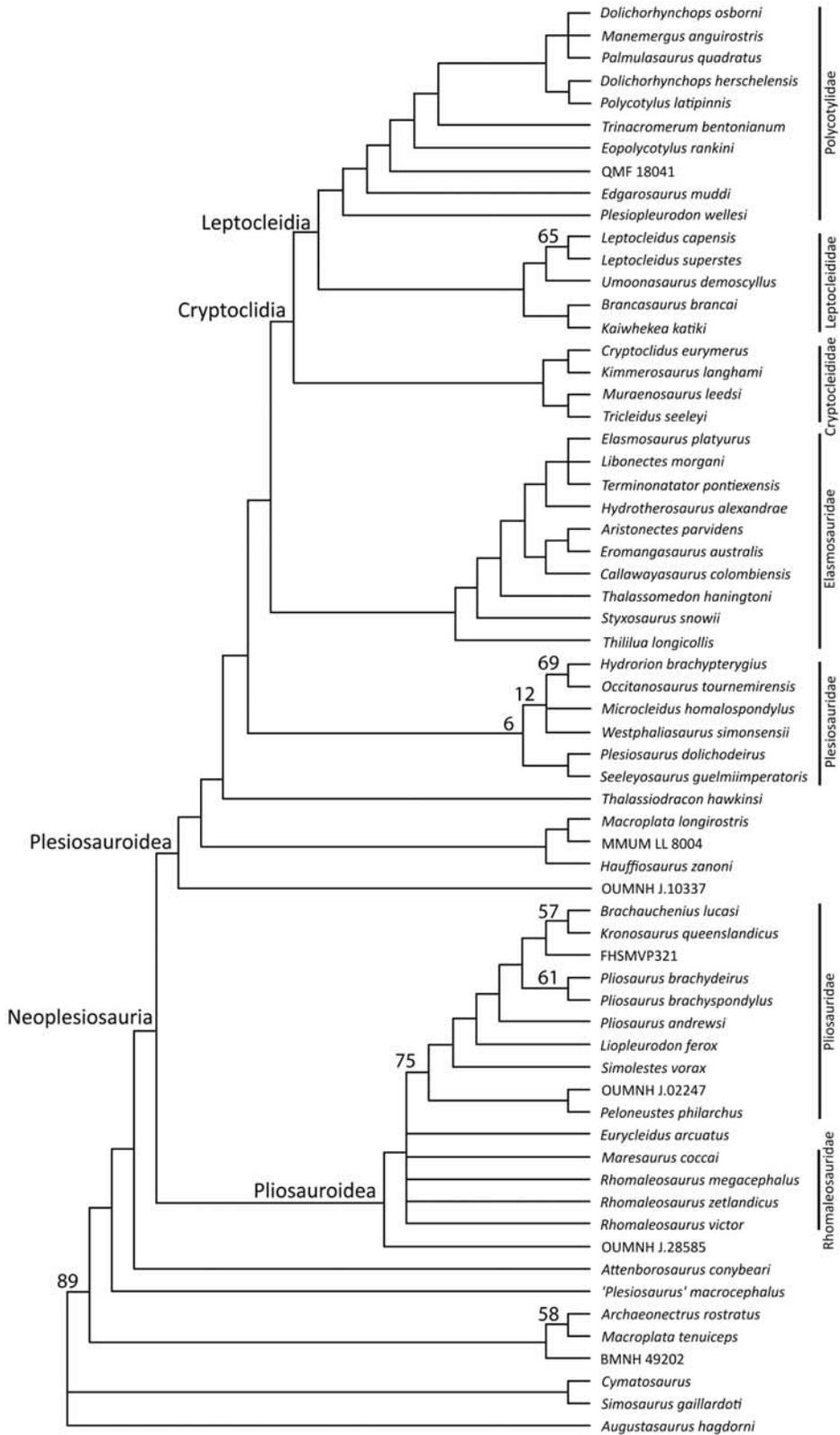


Abb. 26: Strikter Konsensus-Baum aus den 220 gleichermaßen sparsamen Kladogrammen der Analyse von 64 Taxa und 178 Merkmalen. *Westphaliasaurus simonsensii* steht innerhalb der monophyletischen Plesiosauridae. Die Bootstrap-Werte für die Innengruppen sind allgemein sehr niedrig und daher nur für die Plesiosauridae aufgetragen.

tischer Analysen untereinander (RIEPEL, 1999). Die heuristische Suche wurde insgesamt 100 Mal durchgeführt, um sicher zu gehen, dass es sich bei dem Ergebnis nicht um ein lokales Sparsamkeitsmaximum handelt. Die Ergebnisse der Analysen waren stets identisch.

Aus den 220 gleichsam sparsamen Kladogrammen wurde der strikte Konsensus gebildet, der eine Summation dieser darstellt und nur diejenigen Gabelpunkte beinhaltet, die in allen gleichermaßen sparsamen Kladogrammen in gleicher Weise bestimmt sind (RIEPEL, 1999). Das Konsensus-Kladogramm hat einen gesamten Konsistenz-Index (CI) von 0,345, einen Retentions-Index (RI) von 0,602 und einen berichtigten Konsistenz-Index (RC) von 0,208. Der CI unter Ausschluss der uninformativen Merkmale liegt bei 0,336.

#### 5.4 Ergebnisse der Analyse

Das strikte Konsensus-Kladogramm ist mit einem CI von 0,344, bzw. 0,336 unter Ausschluss der uninformativen Merkmale, nicht sehr robust. Die Werte sind jedoch vergleichbar mit den Ergebnissen der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009), die den niedrigen CI, vor allem im Vergleich zu den phylogenetischen Analysen von DRUCKENMILLER & RUSSELL (2008) und O'KEEFE (2004), mit der deutlich höheren Anzahl terminaler Taxa und dem Anteil fehlender Daten in der verwendeten Matrix erklären. Auch die Konsistenzindizes der einzelnen Merkmale (ci) sind im Allgemeinen relativ gering (Vgl. Kap. 5.6). Sie sind ebenso durch die hohe Anzahl terminaler Taxa und fehlende Daten in der Datenmatrix zu erklären, aber auch die große Ähnlichkeit vieler Formen untereinander trägt zu diesem Ergebnis bei. Es kommt innerhalb der Plesiosauroidea zu zahlreichen synapomorph oder homoplastisch auftretenden Merkmalen, die die ci-Werte beeinflussen (RIEPEL, 1999). Eine detailliertere Untersuchung sämtlicher Fundstücke und eine Überarbeitung der bisherigen Merkmale und ihrer Zustände könnten möglicherweise zu einem verbesserten Ergebnis einer phylogenetischen Analyse beitragen. Die Topologie des strikten Konsensus-Schemas, der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Analyse, ist im Wesentlichen vergleichbar mit den Ergebnissen der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009), obwohl auf die Vorauswahl von Start-Kladogrammen mit PAUPRat verzichtet wurde (Abb. 26).

Als basalste Plesiosauroidea treten zum einen die monophyletische Gruppe aus BMNH 49202, *Macroplata tenuiceps* und *Archaeonectrus rostratus*, und zum anderen die beiden außerhalb davon stehenden Taxa *Plesiosaurus macrocephalus* und *Attenborosaurus conybeari* auf. Diese fünf Taxa stehen somit außerhalb des Aufspaltungsereignisses in die Plesiosauroida und die Pliosauroida, und damit nach KETCHUM & BENSON (2009) außerhalb der Neoplesiosauroidea, die diese beiden großen, monophyletischen Gruppen umfassen (Abb. 26). Die monophyletischen Pliosauroida schließen zwei monophyletische Taxa mit früherem Familien-Rang ein, die Rhomaleosauridae und die Pliosauridae. Als basalster Pliosauroida tritt außerhalb dieser beiden Gruppen das unbeschriebene Taxon OUMNH J.28585 auf (Abb. 26). Die zweite große, monophyletische Gruppe innerhalb der Neoplesiosauroidea, die Plesiosauroida, umfasst insgesamt fünf monophyletische Gruppen mit früherem Familien-Rang, und zwar die Plesiosauridae, Elasmosauridae, Cryptocleididae, Leptocleididae und Polycotylidae. Außerhalb dieser Gruppen stehen einige basale Formen. Der basalste Plesiosauroida ist das unbeschriebene Taxon OUMNH J.10337, darauf folgen sukzessive zunächst eine monophyletische Gruppe, die *Hauffiosaurus zanoi*, MMUM LL 8004 und *Macroplata longirostris* einschließt, sowie *Thalassiodracon hawkinsi*.

Das Taxon aus Sommersell bildet gemeinsam mit *Seeleyosaurus guelmiimperatoris*, *Plesiosaurus dolichodeirus*, *Microcleidus homalospondylus*, *Occitanosaurus tournemirensis* und *Hydrorion brachypterygius* die monophyletische Gruppe der Plesiosauridae. Die Monophylie dieser Gruppe wurde in der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009) als eines der neuen Schlüsselergebnisse postuliert und wird auch hier noch einmal bestätigt. *Plesiosaurus dolichodeirus* und *Seeleyosaurus guelmiimperatoris*, sowie *Occitanosaurus tournemirensis* und *Hydrorion brachypterygius* sind jeweils Schwestertaxa (Abb. 26). Das Taxon aus Sommersell steht basal innerhalb einer monophyletischen Gruppe mit *Microcleidus homalospondylus*, *Occitanosaurus tournemirensis* und *Hydrorion brachypterygius*.

Die Position in dem Kladogramm stellt das Sommersell Taxon als eigenständiges Taxon dar, das phylogenetisch in die Familie der Plesiosauridae zu stellen ist (Abb. 26). Die Analyse der Ergebnisse zeigt, dass es sich durch die Kombination von sechs Synapomorphien von den anderen Taxa abgrenzt. Drei dieser Synapomorphien treten innerhalb der Plesiosauridae einmalig auf. Auf Grundlage dieses Ergebnisses wird die neue Gattung und Art, *Westphaliasaurus simonsensii*, aufgestellt (Kap. 6).

Insgesamt korrespondieren die Ergebnisse, bis auf leicht veränderte verwandtschaftliche Verhältnisse einzelner Taxa, gut mit denen der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009). Da diese Variationen in den Großgruppen auftreten, die für die Stellung von *Westphaliasaurus simonsensii* keine Relevanz haben, werden sie an dieser Stelle nicht weiter diskutiert.

### 5.5 Robustheit des Kladogramms

Zum Abschluss der Analyse wurde das Konsensus-Kladogramm auf seine Robustheit getestet. Dabei kann mit PAUP\*4.0b10 unter Einsatz verschiedener Verfahren ermittelt werden, wie gut die einzelnen Gabelpunkte des Kladogramms und somit auch die monophyletischen Gruppen, die dort auftreten, begründet sind (RIEPEL, 1999). Als Methode wurde das sogenannte „Bootstrapping“ gewählt. Dabei wird für jeden Gabelpunkt des Kladogramms ein Index geliefert, der dessen relative Robustheit ausdrückt. Das Bootstrapping wurde entsprechend den Einstellungen der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009) durchgeführt. Es wurden 10.000 Replikate erstellt, wobei die maximale Anzahl zu prüfender Bäume auf 100 herabgesetzt wurde, um die Rechenzeit zu reduzieren. Die Ergebnisse entsprechen weitestgehend denen von KETCHUM & BENSON (2009). Die Monophylie der Plesiosauria wird mit 89 % unterstützt, die Monophylie der Pliosauridae mit 75 %. Innerhalb der Plesiosauridae wird die Schwestertaxa-Stellung von *Hydrorion brachypterygius* und *Occitanosaurus tournemirensis* mit 69 % unterstützt. Für die verwandtschaftlichen Beziehungen der Innengruppen gibt es insgesamt jedoch wenig Unterstützung (Abb. 26).

### 5.6 Phylogenetische Stellung von *Westphaliasaurus simonsensii*

*Westphaliasaurus simonsensii* ist phylogenetisch in die monophyletische Gruppe der Plesiosauridae einzuordnen. Die Monophylie der Plesiosauridae wird durch sieben eindeutige („unambiguous“) Synapomorphien unterstützt, die sowohl unter ACCTAN-Merkmalsoptimierung („accelerated character transformation“), als auch unter DELTRAN-Merkmalsoptimierung („delayed character transformation“) erlangt werden (Tab. 6).

Merkmal	Zustandsänderung	ci	Ausprägung
18	1==>0	0,17	Das Frontale hat keinen Anteil am Rand der externen Nasenlöcher
45	0==>1	0,2	Das Suspensorium ist signifikant geneigt
87	1==>0	0,33	Das Spleniale hat keinen Anteil an der Mandibularsymphyse
111	C==>9	0,19	Anzahl der Zähne im Maxillare (quantitativ)
123	2==>0	0,27	Die ventrale Oberfläche der Cervicalwirbelkörper ist eben oder nur leicht konvex ausgebildet
124	0==>1	0,18	Die Gelenkfläche der Cervicalwirbelkörper ist schwach konkav
144	0==>1	0,2	Der anteromediale Rand des Coracoids berührt die Scapula

Tab. 6: Eindeutige Synapomorphien der monophyletischen Plesiosauridae.

Der Konsistenzindex der einzelnen Merkmale (ci) beträgt maximal 0,333. Dieser geringe Wert kommt, wie in Kapitel 5.4 bereits beschrieben, durch die hohe Anzahl terminaler Taxa und Merkmale zustande. Die Zustandsveränderung von C ==> 9 bei dem quantitativen Merkmal 111 bedeutet eine Reduktion der Anzahl der Zähne im Maxillare von 29 auf 25.

Innerhalb der Plesiosauridae steht *Westphaliasaurus simonsensii* an basaler Stelle in einer monophyletischen Gruppe mit *Microcleidus homalospondylus* und den beiden Schwestertaxa *Occitanosaurus tournemirensis* und *Hydrorion brachypterygius*, die die Schwestertaxa zu *Plesiosaurus dolichodeirus* und *Seeleyosaurus guelmiimperatoris* bildet. Diese Gruppe wird durch drei, ebenfalls unter ACCTAN- und DELTRAN-Merkmalsoptimierung, eindeutige Synapomorphien gestützt (Tab. 7). Dabei hat das Merkmal 26 einen ci von 1, d.h. es ist eine unzweideutige („unequivocal“) Synapomorphie. Die quantitativen Merkmale, die auch für *Westphaliasaurus simonsensii* kodiert wurden, weisen einen relativ niedrigen ci auf (Tab. 7). Die Zustandsänderung von 9==>7 in Merkmal 111 zeigt eine weitere Reduktion der Zähne im Maxillare von 25 auf 23 an. Das Verhältnis von Humerus- zu Femurlänge wird entsprechend der Merk-

Merkmal	Zustandsänderung	ci	Ausprägung
26	0==>1	1	Das Jugale ist durch einen Kontakt zwischen Maxillare und Postorbitale vom Rand der Orbita ausgeschlossen
111	9==>7	0,19	Anzahl der Zähne im Maxillare (quantitativ)
153	D==>C	0,25	Verhältnis von Humerus- zu Femurlänge (quantitativ)

Tab. 7: Eindeutige Synapomorphien der monophyletischen Gruppe, die *Westphaliasaurus simonsensii*, *Microcleidus homalospondylus*, *Occitanosaurus tournemirensis* und *Hydrorion brachypterygius* einschließt.

malsänderung von D==>C in Merkmal 153 kleiner, es besteht also die Tendenz zu einem größeren Femur als Humerus.

Die Gültigkeit des neuen Taxons, *Westphaliasaurus simonsensii*, begründet sich durch die Kombination sechs eindeutiger Synapomorphien, die sowohl unter ACCTAN-, als auch unter DELTRAN-Merkmalsoptimierung als eindeutige Synapomorphien erlangt werden (Tab. 8). Die ci-Werte für die einzelnen Merkmale sind wiederum relativ gering. Die Merkmale 134, 150 und 171 treten in ihrer Ausbildung bei *Westphaliasaurus simonsensii* innerhalb der Plesiosauridae einmalig auf und können somit trotz des geringen ci-Wertes zur Diagnose des Taxons genutzt werden.

Merkmal	Zustandsänderung	ci	Ausprägung
134	0==>1	0,2	Der anteriore Fortsatz der Cervicalrippen in dorsaler Ansicht ist nicht vorhanden
143	0==>1	0,17	Der anteromediale Rand der Coracoide berührt die dermalen Gürtелеlemente
150	1==>0	0,33	Die präglenoidale Ausdehnung des Coracoids ist breit und rechteckig
171	0==>1	0,2	Ein medialer Steg im Beckengürtel ist nicht vorhanden
173	9==>0	0,31	Verhältnis von Ischiumlänge zu -breite (quantitativ)
175	7==>6	0,38	Verhältnis von Femurlänge- zu breite (quantitativ)

Tab. 8: Synapomorphien von *Westphaliasaurus simonsensii*. Die einmalige Kombination dieser Apomorphien und die in der monophyletischen Gruppe einmalige Ausbildung der Merkmale 134, 150 und 171 begründen das neue Taxon.

Die Position im Kladogramm (Abb. 26) würde die Zuordnung zu der Gattung *Microcleidus* erlauben. Um eine mögliche, spätere Paraphylie des Taxons zu vermeiden, wird jedoch eine neue Gattung für das Sommersell Taxon aufgestellt (Kapitel 6). Das quantitative Merkmal 173 bezieht sich auf das Verhältnis von Länge und Breite des Ischiums. Die Zustandsänderung von 9==>0 bedeutet eine Tendenz zu einer Verkürzung und gleichzeitiger Verbreiterung des Ischiums. *Westphaliasaurus simonsensii* zeigt mit einer maximalen Länge des Ischiums von 143,6 mm eine mit 240 mm deutlich größere Breite. Dieser Merkmalszustand ist eine Synapomorphie von *Westphaliasaurus simonsensii*, die konvergent bei *Seeleyosaurus guelmiimperatoris* auftritt. Bei *Microcleidus homalospondylus* dagegen ändert sich der Zustand in die andere Richtung, d.h. die Werte von Länge und Breite des Ischiums nähern sich an. Die Zustandsänderung von 7==>6 in Merkmal 175 zeigt eine distale Verbreiterung des Femurs bei *Westphaliasaurus simonsensii*. Entgegengesetzt dazu erfolgt bei *Hydrorion brachypterygius* eine Reduktion der distalen Verbreiterung des Femurs.

## 6. Systematische Paläontologie

DIAPSIDA OSBORN, 1903

SAUROPTERYGIA OWEN, 1860

PLESIOSAURIA DE BLAINVILLE, 1835

PLESIOSAUROIDEA WELLES, 1943

PLESIOSAURIDAE GRAY, 1925

*Westphaliasaurus* gen. n.

DIAGNOSE: Entsprechend der Art.

ETYMOLOGIE: Der Gattungsname bezieht sich auf die Fundregion der Typusart. Der Fundort Sommersell (Stadt Nieheim, Kreis Höxter) befindet sich in Westfalen und die Typusart ist in der Sammlung des LWL-Museum für Naturkunde in Münster (Westfalen), Nordrhein-Westfalen, Deutschland.

TYPUSART: *Westphaliasaurus simonsensii*

*Westphaliasaurus simonsensii* sp. n.

DIAGNOSE: Mindestens 4,5 m großer, plesiomorpher Vertreter der Plesiosauroidea. *Westphaliasaurus simonsensii* ist ein Mitglied der monophyletischen Gruppe der Plesiosauridae mit folgenden, innerhalb der Gruppe einmalig auftretenden, Synapomorphien: Ein anteriorer Fortsatz der Cervicalrippen in dorsaler Ansicht ist nicht vorhanden (Merkmal 134, Zustand 1); die präglenoidale Ausdehnung des Coracoids ist breit und rechteckig (Merkmal 150, Zustand 0); ein medialer Steg im Beckengürtel ist abwesend (Merkmal 171, Zustand 1). Die Ausprägung dieser drei Merkmale unterscheidet *Westphaliasaurus simonsensii* von allen anderen Plesiosauridae. Des Weiteren sind folgende Synapomorphien zu nennen: Der anteromediale Rand der Coracoide berührt die dermalen Gürtелеlemente (Merkmal 143, Zustand 1); das Verhältnis von Ischiumlänge zu -breite (143,6 mm/240 mm) zeigt eine Tendenz zur Verkürzung und Verbreiterung (Merkmal 173, Zustand 0); das Verhältnis von Femurlänge zu -breite zeigt eine Tendenz zu einer zunehmenden distalen Verbreiterung des Femurs auf 144,3 mm (Merkmal 175, Zustand 6). Die Merkmalsveränderung von dem primitiven Zustand (0) zum abgeleiteten Zustand (1) bei Merkmal 143 tritt konvergent auch bei *Plesiosaurus dolichodeirus* auf. Im primitiven Zustand, der bei den anderen Plesiosauridae zu beobachten ist, berühren sich die Coracoide und die dermalen Gürtелеlemente nicht. Der Zustand von Merkmal 173 tritt konvergent bei *Seeleyosaurus guelmiimperatoris* auf. Diese Ausbildung unterscheidet beide Arten von *Microcleidus homalospondylus*, bei dem eine Tendenz zu sich annähernden Werten von Ischiumlänge und -breite besteht. Die Veränderung des Zustandes von Merkmal 175 zeigt eine distale Verbreiterung des Femurs bei *Westphaliasaurus simonsensii* an. Im Gegensatz dazu steht die Entwicklung bei *Hydrorion brachypterygius*, bei dem die distale Verbreiterung reduziert wird.

TYPMATERIAL: Der Holotyp, der das einzige bekannte Stück darstellt, befindet sich unter der Inventarnummer P58091 im Westfälischen Museum für Naturkunde in Münster (Westfalen), Nordrhein-Westfalen, Deutschland. Vorhanden sind große Teile des Axial- und Appendikularskeletts, der Schädel und die distalen Teile der Extremitäten fehlen. Kapitel 3 enthält eine ausführliche Beschreibung des Holotyps.

ETYMOLOGY: Das artspezifische Epitheton bezieht sich auf den Finder der Typusart, Sönke Simonsen, durch dessen schnelles Handeln das Fundstück geborgen, präpariert und wissenschaftlich bearbeitet werden konnte. Aufgrund der Endung des Findernamens auf -en wurde die Endung -ii statt -is gewählt, da die Endung -ensis in der Regel eine Ortsbezeichnung kennzeichnet, die hier nicht zutreffend wäre.

TYPLOKALITÄT: *ibex*-Zone, Pliensbachium, Sommersell, Stadt Nieheim, Kreis Höxter, NRW, Deutschland.

BESCHREIBUNG: Das Kapitel 4 liefert eine ausführliche osteologische Beschreibung des Holotyps und einzigen bekannten Exemplars.

## 7. Diskussion

### Osteologie und Phylogenie

Während der osteologischen Untersuchung und Beschreibung des Fundes aus Sommersell fand ein Vergleich mit bekannten, hauptsächlich unterjurassischen Arten in der Literatur (ANDREWS, 1910, 1913, 1922; BARDET et al., 1999, 2008; CARTE & BAILY, 1863; CONYBEARE, 1824; CRUICKSHANK, 1994; DAMES, 1895; FRAAS, 1910; GASPARINI, 2002; GROSSMANN, 2006, 2007; HAWKINS, 1834, 1840; HOPLEY, 2000; V. HUENE, 1921, 1923; HUXLEY, 1858; O'KEEFE, 2001, 2004; OWEN, 1940, 1965; REIFF, 1935; SEELEY, 1865, 1874; SMITH, 2008; SOLLAS, 1881; STORRS, 1195, 1997; STORRS & TAYLOR, 1996; STUTCHBURY, 1846; WATSON, 1909, 1910, 1911; WELLES, 1943; WHITE, 1940), sowie einigen Taxa der Sammlungen des Natural History Museum in London und des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart statt. Es waren sowohl Gemeinsamkeiten zwischen *Westphaliasaurus simonsensii* und anderen Arten, als auch Unterschiede, die eine Abgrenzung des Taxons von bekannten Arten ermöglichten, festzustellen.

Die Gestalt der Cervicalwirbelkörper von *Westphaliasaurus simonsensii* und ihre Relationen von Länge und Höhe zueinander weisen eine starke Ähnlichkeit zu denen von *Plesiosaurus dolichodeirus* auf (Kap. 4.1.1). Die Ausbildung der Zygapophysen dagegen, die in der Cervicalwirbelsäule deutlich schmaler sind als die Wirbelkörper, entspricht eher den Cervicalwirbeln von *Occitanosaurus tournemirensis* (Kap. 4.1.1). Auch im Schultergürtel sind Ähnlichkeiten zu *Plesiosaurus dolichodeirus* vorhanden. Der Kontakt zwischen dem anteromedialen Rand des Coracoids und den dermalen Gürtелеlementen im Schultergürtel ist bei beiden Taxa vorhanden (Kap. 4.2). Der Beckengürtel von *Westphaliasaurus simonsensii* weist, speziell im Verhältnis von Länge und Breite des Ischiums, Ähnlichkeiten zu dem Becken von *Seeleyosaurus guelmiimperatoris* auf (Kap. 4.3). Im Gegensatz dazu steht die Ausbildung des Ischiums bei *Microcleidus homalospondylus*. Statt einer Verbreiterung bei gleichzeitiger Verkürzung, die konvergent bei *Westphaliasaurus simonsensii* und *Seeleyosaurus guelmiimperatoris* auftritt, kommt es hier zu einer Annäherung der beiden Werte.

Einige Merkmale grenzen *Westphaliasaurus simonsensii* deutlich von anderen Taxa ab. Hier ist vor allem die Abwesenheit des anterioren Fortsatzes der Cervicalrippen in dorsaler und ventraler Ansicht zu nennen, die ihn von allen anderen Arten der Plesiosauridae unterscheidet. Auch außerhalb dieser Familie treten nur wenige Taxa auf, die diesen Fortsatz nicht tragen (Kap. 4.1.1). Im Schultergürtel ist die breite und annähernd rechteckige Form des Coracoids kennzeichnend für *Westphaliasaurus simonsensii* (Kap. 4.2). Auch diese Merkmalsausbildung kommt innerhalb der Plesiosauridae kein zweites Mal vor. Ein drittes Merkmal, welches *Westphaliasaurus simonsensii* deutlich von den anderen Plesiosauridae unterscheidet ist die Abwesenheit eines medialen Stegs im Beckengürtel.

Die Schultergürtelkonfiguration im Allgemeinen wurde bereits zu einem frühen Zeitpunkt der Untersuchung für eine erste grobe Einordnung des Taxons verwendet. Nach WHITE (1940), der eine Klassifikation der Plesiosauria nach der Konfiguration des Schultergürtels aufstellte, wurde *Westphaliasaurus simonsensii* anhand seiner vorhandenen Schultergürtel-elemente, Clavicula, Interclavicula, Scapula und Coracoid (Kap. 4.2), und deren spezifischer Ausbildung, bereits der Familie der Plesiosauridae zugeordnet. Die Aktualität vorkladistischer Klassifikationen (PERSSON, 1960; ROMER, 1956; WELLES, 1943; WHITE, 1940) ist im Allgemeinen jedoch nicht mehr gegeben. Die im Anschluss an die osteologische Untersuchung durchgeführte, phylogenetische Analyse sollte daher ein klares Bild über die Eigenständigkeit von *Westphaliasaurus simonsensii* und seine verwandtschaftliche Stellung zu anderen, insbesondere unterjurassischen Formen, liefern. Die Ergebnisse der Analyse, die auf der Grundlage der Analyse von KETCHUM & BENSON (2009) durchgeführt wurde, unterstützen die vorherige, auf dem osteologischen Vergleich und der Klassifikation von WHITE (1940) basierende Einschätzung zur Stellung von *Westphaliasaurus simonsensii* innerhalb der Plesiosauria. Außerdem wurde die Eigenständigkeit des Taxons durch eine Kombination von insgesamt sechs eindeutigen Synapomorphien bestätigt (Kap. 5.6). Phylogenetisch steht *Westphaliasaurus simonsensii* gemeinsam mit fünf weiteren Taxa, *Plesiosaurus dolichodeirus*, *Seeleyosaurus guelmiimperatoris*, *Microcleidus homalospondylus*, *Occitanosaurus tournemirensis* und *Hydrorion brachypterygius*, innerhalb der monophyletischen Gruppe der Plesiosauridae. Diese Stellung ergibt in gemeinsamer Betrachtung mit der Osteologie des Taxons, der stratigraphischen Position und der paläogeographischen Verbreitung des Fundes ein schlüssiges Gesamtbild.

## Ontogenie

Das ontogenetische Stadium des Individuums aus Sommersell wurde, aufgrund der Bedeutung für die nachfolgende phylogenetische Analyse, bereits in Kapitel 4.5 anhand verschiedener, juveniler Skelettmerkmale ausführlich diskutiert. An dieser Stelle soll daher nur festgestellt werden, dass es sich nach der Betrachtung der Gesamtheit aller möglichen Juvenilmerkmale bei dem Individuum nicht um ein juveniles, sondern um ein subadultes Tier handelt. Das Wachstum des Tieres war, bis auf die Verschmelzung einiger Elemente miteinander, bereits weitgehend abgeschlossen.

## Paläogeographie und Stratigraphie

Die phylogenetische Stellung von *Westphaliasaurus simonsensii* innerhalb der monophyletischen Plesiosauridae ergibt im Zusammenhang mit der stratigraphischen Position und der paläogeographischen Verbreitung der übrigen Taxa dieser Gruppe ein stimmiges Gesamtbild. *Plesiosaurus dolichodeirus* ist durch zahlreiche Funde aus den Schichten des Sinemuriums an der Südküste Englands (Lyme Regis) bekannt, während *Microcleidus homalospondylus* im oberen „Alum Shale“ des Toarciums an der Ostküste Englands bei Whitby auftritt. Auch *Seeleyosaurus guelmiimperatoris* und *Hydrorion brachypterygius* treten in toarci-

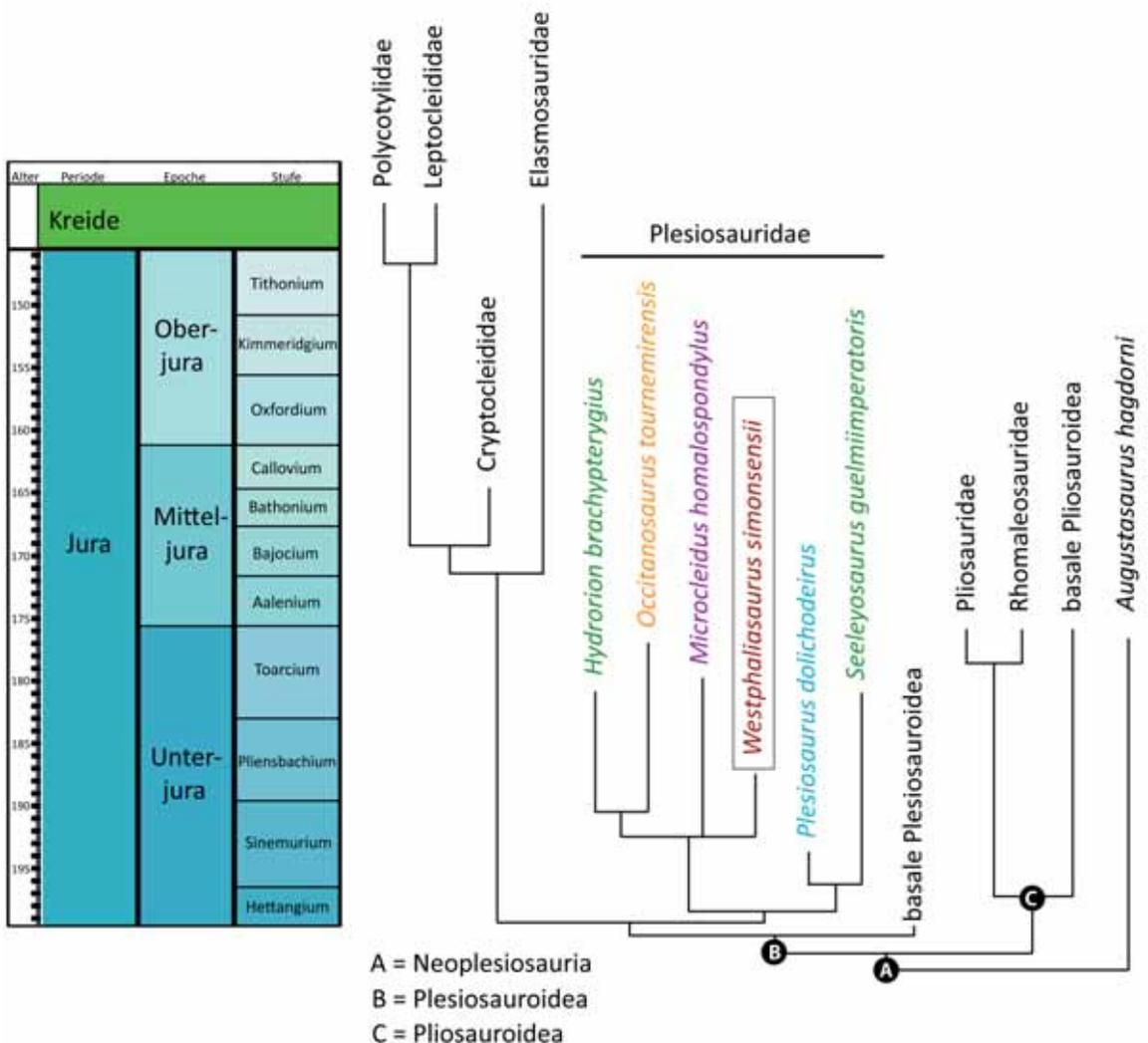


Abb. 27: Phylogenie und stratigraphisches Vorkommen der Plesiosaurier. *Westphaliasaurus simonsensii* steht innerhalb der Plesiosauridae und tritt im unteren Pliensbachium auf. Auch die übrigen Taxa der monophyletischen Plesiosauridae treten im Unterjura auf. Die paläogeographische Verbreitung der Arten ist in Abb. 28 zu sehen.

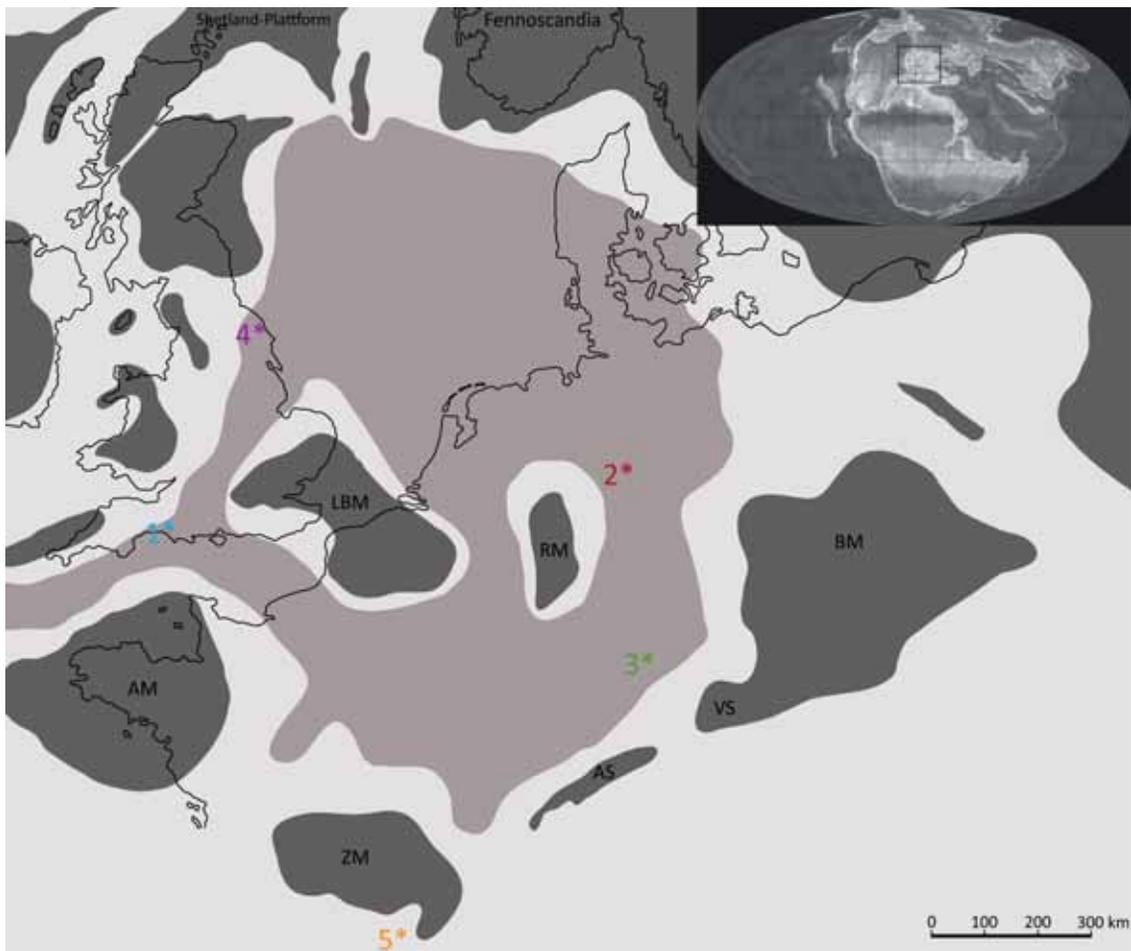


Abb. 28: Die Paläogeographie des Unterjuras im europäischen Raum (dunkelgrau = Landmassen, mittelgrau = Verbreitung mariner, anoxischer Tonschiefer, hellgrau = mariner Bereich ohne Ablagerungen anoxischer Tonschiefer). Die Punkte 1\*-5\* markieren die Fundorte der Plesiosauridae (1\* = *Plesiosaurus dolichodeirus*, 2\* = *Westphaliasaurus simonsensii*, 3\* = *Hydrorion brachypterygius*, *Seeleyosaurus guelmi-imperatoris*, 4\* = *Microcleidus homalospondylus*, 5\* = *Occitanosaurus tournemirensis*). Der Fossilbericht spricht für eine geringe Verbreitung der Plesiosaurier auf Art- und Gattungsniveau, während die Radiation der Plesiosauridae sich über den gesamten europäischen Raum erstreckt. AM = Armorikanisches Massiv, AS = Alemannische Schwelle, BM = Böhmisches Massiv, LBM = London-Brabanter Massiv, RM = Rheinisches Massiv, VS = Vindelizische Schwelle, ZM = Zentralmassiv. Verändert nach ZIEGLER (1990).

schen Schichten in Süddeutschland (Holzmaden) auf. *Occitanosaurus tournemirensis* kommt aus dem obersten Unterjura Südfrankreichs (Aveyron, Tournemire) (Abb. 27 und 28). Es ist also festzustellen, dass alle Taxa innerhalb der Plesiosauridae somit unterjurassischen Alters sind aus dem europäischen Raum stammen.

Im Unterjura war Europa weitgehend überflutet. Im marinen, teilweise anoxischen Milieu kam es zu weiträumigen Ablagerungen dunkler, organisch angereicherter Tonschiefer. Diese Sedimente boten ein gutes Erhaltungspotential für verendete, auf den Meeresboden gesunkene Organismen (Abb. 28). Die großflächige Ausdehnung des Meeres, das nur von nur wenigen Landmassen durchbrochen wurde, ermöglichte die Ausbreitung und Entwicklung verwandter Plesiosaurierarten im europäischen Raum. Obwohl die paläogeographische Verbreitung auf Gattungs- und Artniveau nach bisherigen Untersuchungen anscheinend eher gering war (GODEFROIT, 1994; MAISCH & ANSORGE, 2004; GROSSMANN, 2007), so ist die Radiation der Plesiosauridae durchaus als europäisches Phänomen zu betrachten. *Westphaliasaurus simonsen-*

*sii* steht, als Fossil aus dem Pliensbachium von Norddeutschland, sowohl stratigraphisch, als auch paläogeographisch zwischen den anderen Mitgliedern der Plesiosauridae. Diese Faktoren untermauern seine phylogenetische Stellung innerhalb dieser Gruppe.

## 8. Literatur

- ADAMS, E.N. (1972): Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees.- *Systematic Zoology* 21: 390-397.
- ALBRIGHT, L.B. III, GILLETTE, D.D. & TITUS A.L. (2007): Plesiosaurs from the Upper cretaceous (Cenomanian-Turonian) Tropic Shale of southern Utha, part 2: Polycotylidae.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 41-58.
- ANDREWS, C.W. (1910): A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part I.- British Museum (Natural History), London, England.
- ANDREWS, C.W. (1913): A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part II.- British Museum (Natural History), London, England.
- ANDREWS, C.W. (1922): Description of a new plesiosaur from the Weald Clay of Berwick (Sussex).- *Quarterly Journal of the Geological Society* 78: 285-300.
- BARDET, N., GODEFROIT, P. & SCIAU, J. (1999): A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of southern France.- *Palaeontology* 42 (5): 927-952.
- BARDET, N., FERNÁNDEZ, M., GARCÍA-RAMOS, C.G., SUPERBIOLA, X.P., PINUELA, L., RUIZ-OMENACA, J.I. & VINCENT, P. (2008): A juvenile plesiosaur from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of Asturias, Spain.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (1): 258-263.
- BUCHY, M.-C., MÉTAYER, F., FREY, E. (2005): Osteology of *Manemergus anguirostris* n. gen. et sp., a new plesiosaur (Reptilia, Saurpoterygia) from the Upper Cretaceous of Morocco.- *Palaeontographica Abt. A* 272: 97-120.
- BROCHU, C.A. (1996): Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: Implications for maturity assessment in fossil archosaurs.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (1): 49-62.
- BROWN, D.S. (1981): The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria.- *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* 35 (4): 253-347.
- CALDWELL, M.W. (1997): Limb osteology and ossification patterns in *Cryptoclidus* (Reptilia: Plesiosauroidea) with a review of sauropterygian limbs.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (2): 295-307.
- CALDWELL, M.W. (1997): Modified perichondral ossification and the evolution of paddle-like limbs in ichthyosaurs and plesiosaurs.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (3): 534-547.
- CARPENTER, K. (1999): Revision of North American elasmosaurids from the Cretaceous of the western interior.- *Paludicola* 2: 148-173.
- CARTE, A. & BAILY, W.H. (1863): Description of a New Species of *Plesiosaurus*, from the Lias, near Whitby, Yorkshire.- *Journal of the Royal Dublin Society* 4: 160-170.
- CONYBEARE, W.D. (1824): On the discovery of an almost perfect skeleton of the *Plesiosaurus*.- *Transactions of the Geological Society of London* 1 (2): 381-389.
- CRUICKSHANK, A.R.I. (1994): A juvenile plesiosaur (Plesiosauria: Reptilia) from the Lower Lias (Hettangian: Lower Jurassic) of Lyme Regis, England: a pliosauroid-plesiosauroid intermediate?.- *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 151-178.
- DAMES, W. (1895): Die Plesiosaurier der Süddeutschen Liasformation.- *Abhandlungen der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1895: 1-81.
- DE BLAINVILLE, H.D. (1835): Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système general d'Erpetologie et d'Amphibiologie.- *Nouvelles Annales du Muséum (National) d'History Naturelle*, Paris 4: 233-296.
- DRUCKENMILLER, P.S. & RUSSELL, A.P. (2008): A phylogeny of Plesiosauria (Sauropterygia) and its bearing on the systematic status of *Leptocleidus* Andrews, 1922.- *Zootaxa* 1863: 1-120.
- FRAAS, E. (1910): Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden.- *Palaeontographica* 57: 105-140.
- GASPARINI, Z., BARDET, N. & ITURRALDE-VINENT, M. (2002): A new cryptoclidid plesiosaur from the Oxfordian (Late Jurassic) of Cuba.- *Geobios* 35: 201-211.
- GASPARINI, Z., BARDET, N., MARTIN, J. & FERNANDEZ, M. (2003): The elasmosaurid plesiosaur *Aristonectes cabrera* from the latest Cretaceous of South America and Antarctica.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 104-115.

- GODEFROIT, P. (1994): Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique Inferieur) Belgo-Luxembourgeois.- Mémoires pour servir à l'Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique 39: 1-98.
- GRAY, J.E. (1825): A synopsis of the genera of Reptiles and Amphibia, with a description of some new species.- Annals of Philosophy 26: 193-217.
- GROSSMANN, F. (2006): Taxonomy, phylogeny and paleoecology of the plesiosaurids (Sauropterygia, Reptilia) from the Posidonia shale (Toarcian, Lower Jurassic) of Holzmaden, south west Germany.- Dissertation, Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
- GROSSMANN, F. (2007): The taxonomic and phylogenetic position of the Plesiosauroidea from the Lower Jurassic Posidonia Shale of South-West Germany.- Palaeontology 50 (3): 545-564.
- GRUPE, O. (1927): Erläuterungen zur geologischen Karte von Preußen und benachbarten Ländern. Blatt Schwalenberg.- Preußische Geologische Landesanstalt, 1-47.
- HAMPE, O. (1992): Ein großwüchsiger Pliosauride (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien.- Courier Forschungsinstitut Senckenberg 145: 1-32.
- HAWKINS, T. (1834): Memoirs of Ichthyosauri and Plesiosauri. Extinct Monsters of the Ancient Earth.- 1-89, 28 Tafeln; Relfe & Fletcher, Cornhill.
- HAWKINS, T. (1840): The Book of the Great Sea-Dragons, Ichthyosauri and Plesiosauri: Extinct Monsters of the Ancient Earth.- 1-40; W. Pickering, London.
- HEATH, T.A., HEDTKE, S.M. & HILLIS, D.M. (2008): Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analyses.- Journal of Systematics and Evolution 46 (3): 239-257.
- HOPLEY, P.J. (2000): A new plesiosaurid specimen from the Sinemurian, Lower Jurassic, of Southern England.- Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society 122: 129-138.
- V. HUENE, F. (1921): Ein Plesiosaurierrest aus dem untersten Lias Württembergs.- Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie 1921: 401-405.
- V. HUENE, F. (1923): Ein neuer Plesiosaurier aus dem oberen Lias Württembergs.- Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg 79: 3-23.
- HUXLEY, T.H. (1858): On a new species of *Plesiosaurus* from Street, near Glastonbury; with Remarks on the Structure of the Atlas and Axis Vertebrae, and of the Cranium, in that Genus.- Quarterly Journal of the Geological Society 14: 281-294.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (1999): International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. Published by The International Trust for Zoological Nomenclature 1999.
- KETCHUM H.F. & BENSON, B.J. (2009): Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses.- Biological Reviews 85: 361-392.
- LOTZE, F. (1931): Das Falkenhagener Störungssystem. Göttinger Beiträge zur saxonischen Tektonik III.- Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt 128: 38-128.
- MAISCH, M.W. & ANSORGE, J. (2004): The Liassic ichthyosaur *Stenopterygius* cf. *quadriscissus* from the lower Toarcian of Dobbertin (northeastern Germany) and some considerations on lower Toarcian marine reptile palaeobiogeography.- Paläontologische Zeitschrift 78 (1): 161-171.
- O'KEEFE, F.R. (2001): A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia).- Acta Zoologica Fennica 213: 1-63.
- O'KEEFE, F.R. (2004): Preliminary description and phylogenetic position of a new plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Toarcian of Holzmaden, Germany.- Journal of Paleontology 78 (5): 973-988.
- O'KEEFE, F.R. (2008): Cranial Anatomy and Taxonomy of *Dolichorhynchops bonneri* New Combination, a Polycotyloid (Sauropterygia: Plesiosauria) from the Pierre Shale of Wyoming and South Dakota.- Journal of Vertebrate Paleontology 28: 664-676.
- O'KEEFE, F.R. & WAHL, W. (2003): Preliminary report on the osteology and relationships of a new aberrant cryptocleidoid plesiosaur from the Sundance Formation, Wyoming.- Paludicola 4: 48-68.
- OSBORN, H.F. (1903): The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the Early History of the Diapsosauria.- Memoirs of the American Museum of Natural History 1: 449-507.
- OWEN, R. (1840): Report on british fossil reptiles, Part 1.- Report of the British Association for the Advancement of Science 9: 43-126.
- OWEN, R. (1860): On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution through time.- Report of the British Association for the Advancement of Science 29: 153-166.
- OWEN, R. (1865): Monograph of the fossil Reptilia of the Liassic Formations. Part III. Sauropterygia.- Monograph of the Palaeontographical Society 17: 1-40, pl. 1-16.

- PERSSON, P.O. (1960): A revision of the classification of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group.- Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd.2 59 (1): 1-57.
- REIFF, W. (1935): Saurierreste des Lias der Langenbrückener Senke.- Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie 1935: 227-253.
- RIEPEL, O. (1993): Studies on skeleton formation in reptiles: V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIN (Reptilia, Crocodylia).- Zoological Journal of the Linnean Society 109: 301-325.
- RIEPEL, O. (1994): Osteology of *Simosaurus gaillardoti* and the relationships of stem-group Sauropterygia.- Fieldiana (Geology) 28: 1-85.
- RIEPEL, O. (1999): Einführung in die computergestützte Kladistik.- Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 1-112.
- RIEPEL, O. (2000): Sauropterygia I.- Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 12A; Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 1-134.
- ROMER, A.S. (1956): Osteology of the reptiles.- The University of Chicago Press: 1-772.
- SANDER, P.M. (2000): Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny.- Paläontologische Zeitschrift 74 (1/2): 1-35.
- SATO, T. (2002): Description of plesiosaurs (Reptilia: Sauropterygia) from the Bearpaw Formation (Campaian-Maastrichtian) and a phylogenetic analysis of the Elasmosauridae.- PhD thesis, University of Calgary.
- SCHOLS, P., D'HONDT, C., GEUTEN, K., MERCKX, V., JANSSENS, S., SMETS, E. (2004): MorphoCode: coding quantitative data for phylogenetic analysis.- Phylolnformatics 4: 1-4.
- SCHUBERT, S. (2010): Geologische Erkenntnisse aus den Tongruben bei Sommersell, Stadt Nieheim.- Geologie und Paläontologie in Westfalen 74: 5-38.
- SCIAU, J., CROCHET, J.-Y. & MATTEI, J. (1990): Le premier squelette de plesiosaure de France sur le causse du Larzac (Toarcien, Jurassique Inférieur).- Geobios 23 (1): 111-116.
- SEELEY, H.G. (1865): On *Plesiosaurus macropterus*, a new species from the Lias of Whitby.- Annals and Magazine of Natural History 15 (3): 49-53.
- SEELEY, H.G. (1874): On *Muraenosaurus leedsi*, a plesiosaurian from the Oxford Clay.- Quarterly Journal of the Geological Society 30: 197-208.
- SEELEY, H.G. (1874): Note on some of the generic modifications of the plesiosaurian pectoral arch.- Quarterly Journal of the Geological Society 30: 436-449.
- SEELEY, H.G. (1892): The nature of the shoulder girdle and clavicular arch in Sauropterygia.- Proceedings of the Royal Society of London 51: 119-151.
- SIKES, D.S. & LEWIS, P.O. (2001): Beta software, Version 1. PAUPRat: Paup implementation of the parsimony ratchet. Distributed by the authors.- Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs.
- SMITH, A.S. (2003): Cladistic analysis of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia).- Masterarbeit, University of Bristol.
- SMITH, A.S. (2008): Plesiosaurs from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of Bornholm, Denmark.- Journal of Vertebrate Paleontology 28 (4): 1213-1217.
- SMITH, A.S. & DYKE, G.J. (2008): The skull of the giant predatory pliosaur *Rhomaleosaurus cramptoni*: implications for plesiosaur phylogenetics.- Naturwissenschaften 95: 975-980.
- SMITH, C.R. & BACO, A.R. (2003): Ecology of whale falls at the deep-sea floor.- Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 41: 311-354.
- SOLLAS, W.J. (1881): On a new species of *Plesiosaurus* (P. Conybeari) from the Lower Lias of Charmouth; with observations on *P. megacephalus*, Stutchbury, and *P. brachycephalus*, Owen.- Quarterly Journal of the Geological Society 37: 440-481.
- STILLE, H. & MESTWERDT, A. (1935): Geologische Karte von Preussen und benachbarten deutschen Ländern. Erläuterungen zu Blatt Steinheim (Nr. 2295).- Preussische geologische Landesanstalt, 1-24.
- STORRS, G.W. (1991): Anatomy and relationships of *Corosaurus alcovensis* (Diapsida: Sauropterygia) and the Triassic Alcova Limestone of Wyoming.- Peabody Museum of Natural History Bulletin 44: 1-151.
- STORRS, G.W. (1995): A Juvenile Specimen ?*Plesiosaurus* sp. from the Lias (Lower Jurassic, Pliensbachian) near Charmouth, Dorset, England.- Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society 116: 71-76.
- STORRS, G.W. (1997): Morphological and taxonomic clarification of the genus *Plesiosaurus*.- In: Callaway, J.M. & Nicholls, E.L. (Edt.), Ancient marine reptiles: 145-190. Academic Press, San Diego, Kalifornien.

- STORRS, G.W. & TAYLOR, M.A. (1996): Cranial anatomy of a new plesiosaur genus from the lowermost Lias (Rhaetian/Hettangian) of Street, Somerset, England.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (3): 403-420.
- STUTCHBURY, S. (1846): Description of a new species of *Plesiosaurus*, in the Museum of the Bristol Institution.- *Quarterly Journal of the Geological Society* 2: 411-417.
- SWOFFORD, D. (2002): PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony (\* and other methods). Version 4.0b10.- Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TAYLOR, M.A. (1992): Taxonomy and taphonomy of *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower Jurassic) of the Yorkshire coast.- *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 49 (1): 49-55.
- TAYLOR, M.A. & CRUICKSHANK, A.R.I. (1989): The Barrow Kipper '*Plesiosaurus*' *megacephalus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Lower Lias (Lower Jurassic) of Barrow-Upon-Soar, Leicestershire.- *Transactions of the Leicester Literary and Philosophical Society* 83: 20-24.
- THIELE, K. (1993): The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data.- *Cladistics* 9: 275-304.
- VINCENT, P. (2010): A juvenile plesiosaur specimen from the Lower Jurassic of Holzmaden, Germany.- *Palaeontographica, Abt. A: Palaeozoology – Stratigraphy* 291 (1-3): 45-61.
- VINCENT, P., BARDET, N. & MOREL, N. (2007): An elasmosaurid plesiosaur from the Aalenian (Middle Jurassic) of Western France.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 243 (3): 363-370.
- WALTER, R. (1992): *Geologie von Mitteleuropa*.- 561 S., Stuttgart (Schweizerbart).
- WATSON, D.M.S. (1909): A Preliminary Note on two new genera of Upper Liassic plesiosaurs.- *Memoirs of the Manchester Museum* 54: 1-29.
- WATSON, D.M.S. (1910): The Upper Liassic Reptilia. Part II. The Sauropterygia of the Whitby Museum.- *Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society* 54 (4): 1-28.
- WATSON, D.M.S. (1911): The Upper Liassic Reptilia. Part III. *Microcleidus macropterus* (Seeley) and the limbs of *Microcleidus homalospondylus* (Owen).- *Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society* 55 (17): 1-9.
- WATSON, D.M.S. (1911): A Plesiosaurian Pectoral Girdle from the Lower Lias.- *Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society* 16: 1-7.
- WELLES, S. P. (1943): Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado.- *Memoirs of the University of California* 13 (3): 125-215.
- WHITE, T.E. (1940): Holotype of *Plesiosaurus longirostris* BLAKE and classification of the plesiosaurs.- *Journal of Paleontology* 14 (5): 451-467.
- WILKINSON, M. (1994): Common cladistic information and its consensus representation: reduced Adams and reduced cladistic consensus trees and profiles.- *Systematic Biology* 43 (3): 343-368.
- ZIEGLER, P. A. (1990): *Geological Atlas of Western and Central Europe*. Second and completely revised edition.- Shell Internationale Petroleum Maatschappij, the Netherlands: 1-239, Anhang 56 Seiten.
- ZWICKL, D.J., & HILLIS, D.M. (2002): Increased taxon sampling greatly reduces phylogenetic error.- *Systematic Biology* 51: 588-598.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Geologie und Paläontologie in Westfalen](#)

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: [79](#)

Autor(en)/Author(s): Schwermann Leonie, Sander Martin P.

Artikel/Article: [Osteologie und Phylogenie von Westphaliasaurus simonsensii: Ein neuer Plesiosauride \(Sauropterygia\) aus dem Unteren Jura \(Pliensbachium\) von Sommersell \(Kreis Höxter\), Nordrhein-Westfalen, Deutschland 5-56](#)