

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 59 (1966)  
**Heft:** 1

**Artikel:** Der Schädel von paranothosaurus amsleri Peyer aus dem Grenzbitumenhorizont der anisich-ladinischen Stufe der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz)  
**Autor:** Kuhn-Schnyder, Emil  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-163387>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 15.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Der Schädel von *Paranotosaurus amsleri* PEYER aus dem Grenzbitumenhorizont der anisich-ladinischen Stufe der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz)

von Emil Kuhn-Schnyder (Zürich)<sup>1)</sup>

Mit 2 Tafeln (I-II) und 2 Textfiguren

## 1. Einleitung

Im Jahre 1939 konnte B. PEYER das fast vollständige Skelett eines der grössten bisher bekannt gewordenen Nothosauriden beschreiben. Der Fund von ca. 3,8 m Länge wurde im Stollen «Fortuna» bei Cava Tre Fontane der «Società anonima miniere scisti bituminosi di Meride e Besano» 1932 geborgen. Auf Grund der ausserordentlich niedrigen Dornfortsätze der hinteren Halswirbel sowie aller Wirbel der Thoracolumbalregion schuf B. PEYER die neue Gattung *Paranotosaurus*. Der Schädel selbst bietet, wie B. PEYER (1939, S. 8) betont, sowohl in der Dorsalansicht als in der Ventralansicht durchaus das Bild eines *Nothosaurus*-Schädels, wie man es aus der germanischen Trias durch zahlreiche trefflich erhaltene Funde kennt. Diese Feststellung bezieht sich auf die äussere Form sowie auf Lage und Grösse der Schädelöffnungen, nicht jedoch auf die Ausbildung der einzelnen Schädelelemente. Dass die Knochennähte nicht sicher zu verfolgen waren, rührt nach B. PEYER einerseits davon her, dass ein ausgewachsenes, altes Individuum vorliegt, andererseits wird der Schädel von einer Unmenge von Sprüngen und Rissen durchsetzt, die leicht zu Verwechslung mit Suturen Anlass geben können. Deshalb gab er den Versuch einer Beschreibung der Knochengrenzen als zu unsicher auf. Diese Wissenslücke ist darum besonders bedauerlich, weil wir von der Gattung *Nothosaurus* bisher nur einen einzigen Rest kennen, bei dem neben dem Schädel grössere Teile des zugehörigen postcranialen Skelettes erhalten sind. Es ist dies *Nothosaurus raabi* SCHROEDER (1914) aus den Orbicularis-Schichten des Unteren Muschelkalkes von Rüdersdorf. Was sonst vorliegt, sind isolierte Schädel und isolierte Teile des postcranialen Skelettes.

Die seitherigen Erfahrungen beim Umgang mit fossilen Wirbeltieren ermunterten Präparator J. AICHINGER den Schädel von *Paranotosaurus amsleri* PEYER einer Neupräparation zu unterziehen. Wie schon B. PEYER beobachtet hatte, ist der grösste Teil der Schädeloberfläche von einer überaus dünnen, aber zäh anhaftenden dunklen Bitumenhaut überdeckt. Diese lässt sich jedoch unter dem Binokular mittels feiner zugeschliffener Nadeln wegpräparieren. Darunter kam die graue Knochen-

<sup>1)</sup> Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Künstlergasse 16, 8006 Zürich.

oberfläche mit deutlichen Knochennähten zum Vorschein. Für die Geduld und Sorgfalt, welche diese Arbeit verlangte, sowie für die photographischen Aufnahmen danke ich Präparator J. AICHINGER herzlich. Die Zeichnungen verdanke ich dem gewandten Stift von Herrn O. GARRAUX. Mein aufrichtiger Dank gilt ferner dem Kuratorium der Georges und Antoine Claraz-Schenkung, das nicht nur seinerzeit die Bergung des Fossils ermöglichte, sondern auch die Kosten der Abbildungsvorlagen übernahm. Und sodann schulden wir dem Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung besonderen Dank, weil wir seit 1954 mit seiner Hilfe die Geländearbeiten in der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin) fortsetzen können.

Der vorliegende Aufsatz ist Prof. Dr. M. REICHEL zum 70. Geburtstag gewidmet, hat er sich doch, neben seinen grundlegenden Untersuchungen auf mikropaläontologischem Gebiete, auch der Wirbeltierpaläontologie gewidmet und ihre Fortschritte mit nie erlahmendem Interesse verfolgt.

## 2. Beschreibung des Schädels

### a. Erhaltungszustand (Taf. I und II)

Der Kadaver des Sauriers wurde auf dem Meeresgrund in Rückenlage eingebettet. Durch den Gebirgsdruck ist das Skelett in der Folge ausserordentlich stark komprimiert worden. Der Schädel weist besonders dort Verletzungen auf, wo er aus funktionellen Gründen schwächer konstruiert werden konnte. B. PEYER (1939) hat diesen nach der Einbettung erfolgten Läsionen grosse Aufmerksamkeit geschenkt. Bei der Wiedergabe der Beobachtungen folgen wir zum Teil seinen Ausführungen.

Ein flüchtiger Blick auf den Schädel täuscht eine unnatürliche Breite vor, weil die hinteren Hälften der Unterkieferäste bei der Kompression gewaltsam seitlich umgelegt wurden. Vorn liegt der Unterkiefer dem Schädel dicht an. Dagegen wurden die caudalen Hälften um etwas mehr als 90° nach aussen gedreht. Die Oberkanten der Kiefer kamen deshalb nach innen zu liegen. Dieser Drehung konnte die vordere Partie des Unterkiefers deswegen nicht folgen, weil sie durch die starke knöcherne Symphyse und durch das Ineinandergreifen der unteren und oberen Zähne daran gehindert wurde. So musste es zu Brüchen kommen. Die stärksten Brüche, die von bedeutenden Lageverschiebungen der benachbarten Knochen- teile begleitet sind, finden sich hinter den grossen Fangzähnen des Maxillare, etwa 25–30 cm vom Schnauzenende entfernt. Nach den folgenden 5 cm ist die Umlegung der Unterkieferäste in die Horizontale bereits vollzogen. Von der Hauptbruchzone bis zum Gelenk zeigen die Kieferäste nur noch wenige Läsionen, während der Processus retroarticularis jederseits von vielen Sprüngen durchsetzt ist.

Auf der Ventralseite des Schädels ist das Munddach von der Gegend der Choanen ab zwischen die beiden Unterkieferäste eingepresst und an das Schädel- dach angedrückt worden. B. PEYER (1939, S. 12/13) schätzt die Distanz von der Ebene der Choanen zur Ebene der Umrandung der knöchernen äusseren Nasen- öffnung auf ca. 11 mm. Besonders stark äussert sich diese Kompression im mittleren Drittel des Schädels. Randlich schmiegt sich das eingedrückte Munddach den Kieferrändern an. Etwa 5 cm hinter den Choanen zieht eine Verwerfung quer über

den Gaumen, entlang welcher die caudale Partie um ca. 5 mm stärker eingedrückt ist. Auch die Pterygoide haben dem Druck nicht widerstanden; sie sind nun in longitudinaler Richtung bedeutend ventralwärts vorgewölbt. Etwa 12 cm vor dem Condylus occipitalis werden sie, etwa im Scheitel der genannten Wölbung, von einem klaffenden schrägen Riss durchsetzt. Dahinter hat sich die ursprüngliche Gestalt der Pterygoide insofern erhalten, als sich die sogenannte mediane Rinne (H. SCHROEDER, 1914, S. 14), die in transversaler Richtung ventralwärts konkave Wölbung, in offenbar ursprünglicher Konfiguration erhalten hat. Dagegen ist die hintere Partie der Pterygoide wiederum stark deformiert. Die mittlere Platte ist bei der Aufpressung auf das Basioccipitale so zerquetscht worden, dass sich zwar wohl noch die ungefähre Ausdehnung, nicht aber der genaue Verlauf des Hinterandes feststellen lässt. Die seitlichen Flügel, die zu den Quadrata ziehen, sind an sich weniger zertrümmert, aber im ganzen zusammengepresst. Auch der Condylus occipitalis wurde bei der Kompression lädiert.

Auf der Dorsalseite des Schädels fällt auf, dass sein Profil allmählich von vorn nach hinten ansteigt, um den höchsten Punkt nicht am hohen Hinterhaupt, sondern bereits in der Mitte der Brücke zwischen den beiden Augenöffnungen zu erreichen, weil die hintere Schädelpartie eingedrückt wurde. So findet sich eine quere Bruchzone im Bereiche der Grenze zwischen den Frontalia und den Parietalia. Ebenso sind die beiden Schläfenspangen mehrfach geknickt. Stark mitgenommen ist sodann der Hirnschädel. Das Supraoccipitale wurde in eine horizontale Lage gepresst. Auf die Hinterseite des Schädels schoben sich Elemente der vordersten Halswirbel. In der Schnauzenregion wurde die Brücke zwischen den äusseren knöchernen Nasenöffnungen eingedrückt.

#### b. Dorsalansicht

Der Umriss des Schädels von oben gesehen erinnert an eine Rheinweinflasche. Auffallend breit ist der Schädel in der kurzen Hinterhauptsgegend. Dann verschmälert er sich plötzlich und behält seine Breite bis kurz vor der vorderen Begrenzung der Schläfenöffnung bei. Dort auf der Höhe der Grenze zwischen Parietalia, Frontalia und Postfrontalia biegt er etwas nach aussen, um sich im Gebiete der Orbita langsam zu verschmälern. Vor den äusseren Nasenöffnungen schnürt er sich deutlich ein und dann verläuft die äussere Begrenzung auf kurze Strecke mehr oder weniger parallel, um zuletzt in einer gerundeten Schnauze zu enden.

Die knöchernen äusseren Nasenöffnungen sind Ovale, deren Längsachsen nach hinten und aussen divergieren, so dass ihre trennende Brücke caudal breiter wird. An der Bildung dieser Brücke nehmen vor allem die Nasalia teil, vorn die caudalen Spitzen der Praemaxillaria. Die Längsachsen der Orbitae verlaufen fast parallel der Medianlinie. Der laterale Rand der Orbita ist nahezu gerade und länger als der stärker gewölbte mediane Rand. Der Innenrand weist vorn eine kleine Einbuchtung auf, so dass sich dort die schmalste Stelle der interorbitalen Brücke befindet, welche fast ausschliesslich durch die Frontalia gebildet wird. Die grosse Schläfenöffnung besitzt eine fast gerade, laterale Begrenzung. Die Knochenpartie zwischen den Vorderenden der Schläfenöffnungen ist sehr breit. Abweichend von einer ovalen Form, endet deshalb die Schläfenöffnung vorn mit einer lateralwärts gelegenen verengten Partie.

Die Brücke zwischen äusserer Nasenöffnung und Orbita wird hauptsächlich vom Maxillare, diejenige zwischen Orbita und Schläfenöffnung vom Postorbitale gebildet. Die Brücke zwischen Orbita und Schläfenöffnung ist breiter als jene zwischen der Orbita und der äusseren Nasenöffnung.

Am Aufbau der zwischen dem Vorderende der beiden Schläfenöffnungen befindlichen breiten Knochenpartie beteiligen sich Postorbitalia, Postfrontalia und Frontalia. Etwa 2 cm dahinter übernehmen die verschmolzenen Parietalia die Bildung der intertemporalen Brücke. Diese verschmälert sich caudalwärts von ursprünglich 10 cm Breite bis auf eine solche von 1 cm. Diese schmalste Stelle liegt ca. 1,5 cm vor dem Foramen parietale. Im Gebiet dieses Foramens und dahinter nehmen die Parietalia wieder etwas an Breite zu, um sich dann in die beiden Äste zu gabeln, welche sich mit den Squamosa verbinden. Das Foramen parietale ist auffallend gross. Seine Umgrenzung erinnert an ein spitzwinkliges Dreieck, dessen leicht gebogene Basis hinten liegt.

Die äussere Begrenzung der Schläfenöffnung wird durch einen schlanken Schläfenbogen gebildet. Seine innere Kante verläuft ziemlich geradlinig, parallel der Medianlinie, während die äussere in der Mitte eine flache Einbuchtung zeigt. Der Schläfenbogen ist an seiner schmalsten Stelle nur ca. 13 mm breit, während die Breite vorn ca. 28 mm, hinten ca. 23 mm misst. Am Aufbau des Schläfenbogens nehmen vor allem ein Ast des Squamosums und ein solcher des Postorbitale teil. Das Jugale beteiligt sich nur in geringem Maße daran.

#### c. Ventralansicht

Die Ventralansicht des Schädels wird dadurch beeinträchtigt, weil sie teilweise durch den Unterkiefer bedeckt ist. Deshalb liess sich über die Foramina prae-maxillaria nichts ermitteln. Die grosse Achse der längsovalen Choanen verläuft parallel zum Unterkieferrand. Ihre laterale Begrenzung wird durch die Unterkieferäste verdeckt. Die Knochenbrücke zwischen den beiden Choanen hat eine Breite von ca. 22 mm. Sie wird von den paarigen Vomeres gebildet. Der Hinterrand der Choanen liegt etwas caudal vom Hinterrand der äusseren Nasenöffnungen, so dass der Atemweg wenig schräg von dorsal-rostral nach ventral-caudal verlief. B. PEYER (1939, S. 12) stellte bereits fest, dass die rechte Choane etwas weniger weit rückwärts reicht als die linke. «Diese Differenz könnte ausschliesslich von der Deformierung des Schädels herrühren; doch sei darauf hingewiesen, dass z.B. bei dem von H. SCHROEDER (1914, Taf. 4, Fig. 2) abgebildeten Schädel von *N. procerus*, der Hinterrand der linken Choane weiter zurück liegt, als derjenige der rechten.»

Die grossen subtemporalen Ausschnitte werden vorn vom Ectopterygoid und median vom Pterygoid begrenzt.

#### d. Ansicht des Hinterhauptes

Wegen der ventro-dorsalen Einbettung des Schädels und seiner nachträglichen Kompression kann über die topographischen Verhältnisse des Hinterhauptes wenig ausgesagt werden. Wir erfahren nichts über das Foramen magnum, über die Öffnungen der Bahnen von Hirnnerven (VII, IX, X, XI, XII), von Blutgefässen (Carotis interna, Vena jugularis) sowie allfällige posttemporale Öffnungen. Es lassen sich einzig die beiden äusseren Durchbrüche der Gehörgänge erkennen.

e. Die Schädelelemente (Textfig. 1 und 2)

Praemaxillare (pm): Die kraftvolle Schnauze wird von den verwachsenen Praemaxillaria gebildet, die sich mit einer Spitze zwischen die Nasalia schieben. Sie nehmen deshalb nur in geringem Umfang an der Bildung der Trennungsbrücke zwischen den knöchernen äusseren Nasenöffnungen teil und begrenzen diese vorn. Die Oberfläche der dorsalen Partie der Praemaxillaria besitzt zahlreiche feine Ge-

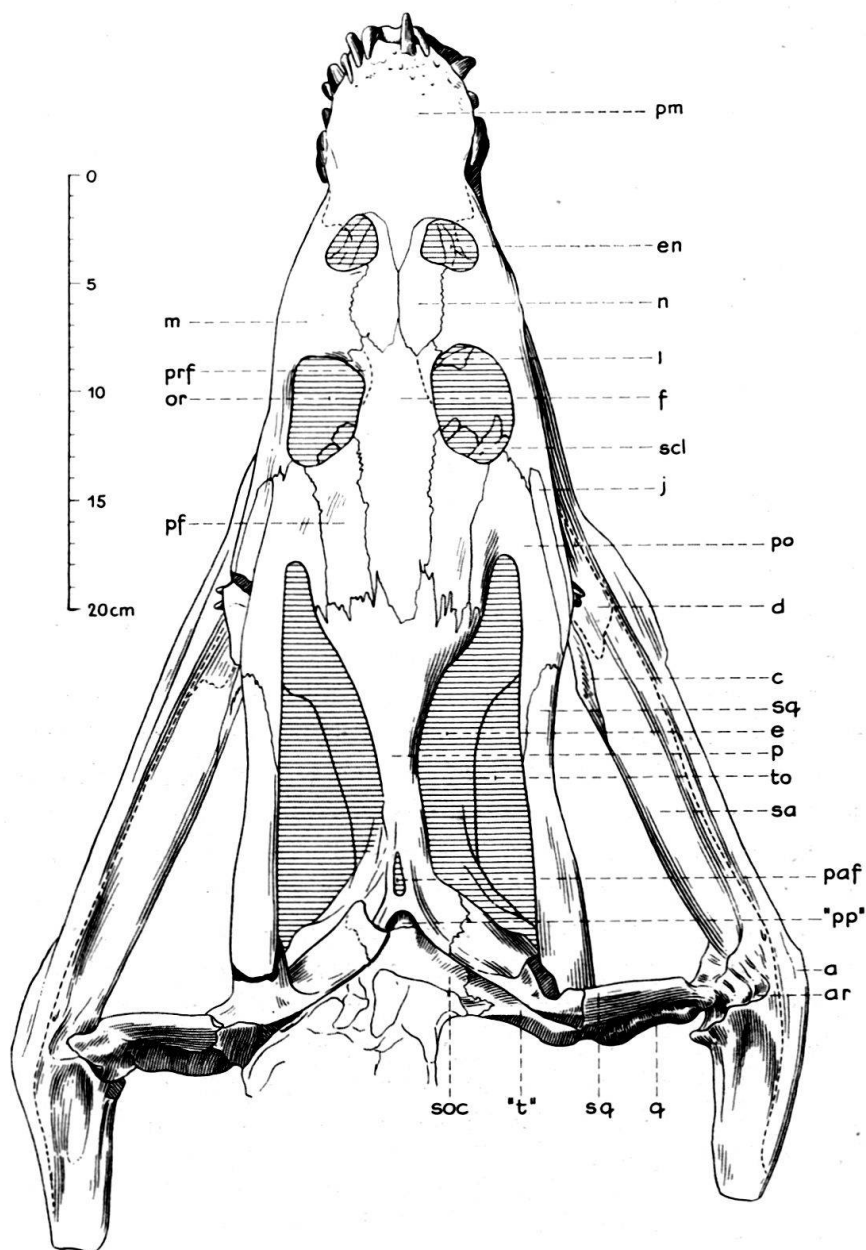


Fig. 1. *Paranthosaurus amsleri* PEYER. Dorsalansicht des Schädels. 3/10 nat. Gr. Grenzbitumenzone der anisich/ladinischen Stufe der Trias. Cava Tre Fontane, Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). - a Angulare, ar Articulare, c Coronoid, d Dentale, e Epipterygoid, en äussere Nasenöffnung, f Frontale, j Jugale, l Lacrimale, m Maxillare, n Nasale, or Orbita, p Parietale, paf Foramen parietale, pf Postfrontale, pm Praemaxillare, po Postorbitale, «pp» Postparietale?, prf Praefrontale, q Quadratum, sa Surangulare, scl Elemente des Sclerotalringes, soc Supraoccipitale, sq Squamosum, «t» Tabulare?, to Schläfenöffnung.

fässöffnungen. Über die Gestaltung des ventralen Teiles der Praemaxillaria lässt sich wegen der Verdeckung durch den Unterkiefer leider nichts aussagen. Bezahnung siehe Seite 530.

**Maxillare (ma):** Die Maxillaria sind kräftige, ausgedehnte Elemente, die caudalwärts bis zur Höhe der Vorderränder der Schläfenbogen reichen. Das Maxillare begrenzt den lateralen und hinteren Rand der äusseren Nasenöffnung sowie den Vorder- und Seitenrand der Orbita. Im Gebiete der Brücke zwischen äusserer Nasenöffnung und Orbita, dort wo es zwei grosse Fangzähne trägt, springt sein Alveolarrand bedeutend ventralwärts vor. Die Sutura mit dem Praemaxillare ist wegen Rissen und Sprüngen nicht sicher zu ermitteln. Wahrscheinlich verlief sie ungefähr von der Mitte des Lateralrandes der äusseren Nasenöffnung etwas nach hinten, um dann bogenförmig nach vorn aussen zu ziehen. Am Vorderrand der Orbita endet das Maxillare mit einer Spitze, die sich wahrscheinlich mit dem Praefrontale verband, so dass mit dem Frontale kein Kontakt bestand (siehe unter Praefrontale, S. 522/3). Derselbe Ast des Maxillare besitzt eine kurze Sutura mit dem kleinen Lacrimale. Mit tief verzahnter Sutura grenzt das Maxillare ferner auf kurzer Strecke an das Postorbitale, wodurch das Jugale von der Teilnahme an der Umrandung der Orbita ausgeschlossen wird. – In der vorderen Partie besitzt seine dorsale Oberfläche zahlreiche feine Gefässöffnungen, weiter hinten zeigen sich dicht nebeneinanderliegende cranio-caudal verlaufende Rillen. Über die Beziehungen des Maxillare zum Palatinum und Ectopterygoid lässt sich nichts Sicheres aussagen. Es ist anzunehmen, dass es aussen an die Choane grenzt und sich davor mit dem Vomer verband. Bezahnung siehe Seite 530.

**Nasalia (n):** Die Nasalia grenzen mit gerader Naht median aneinander. Sie begrenzen die äusseren Nasenöffnungen innen und ein wenig hinten. Vorn schiebt sich eine Spitze der verwachsenen Praemaxillaria, hinten eine Spitze der verwachsenen Frontalia zwischen die Nasalia. Lateral verbinden sich die Nasalia mit fein gezackter Sutura auf längerer Strecke mit den Maxillaria, am caudalen Ende kurz mit den Praefrontalia. Dadurch werden die Nasalia von der Begrenzung der Orbitae ausgeschlossen. Die mediane Partie ihrer Oberfläche weist einige feine Gefässöffnungen auf.

**Frontale (f):** Die Frontalia zeigen keine trennende mediane Naht und zeichnen sich durch eine bedeutende Länge aus. Sie beginnen mit einer Spitze, die etwas vor der Höhe des Vorderrandes der Orbita liegt und reichen bis hinter die Höhe des Vorderrandes der Schläfenöffnungen. Vorn median dringen sie mit einer Spitze zwischen die Nasalia. Seitlich grenzen sie an die Praefrontalia, um sodann an der Bildung des medianen Randes der Orbitae teilzunehmen. Die Grenze mit dem Postfrontale verläuft nahezu parallel mit der Medianen. Die Naht mit den Parietalia ist tief gezackt. Im vorderen Gebiet des Frontalia fallen unregelmässig verteilte Gefässöffnungen auf. Die ganze Knochenoberfläche ist fein gestreift. Diese Streifung strahlt von einem Zentrum aus, das sich auf der Mitte der interorbitalen Brücke befindet.

**Praefrontale (prf):** Das Praefrontale ist am vorliegenden Schädel nicht durch eine Sutura von den Nachbar-elementen abgegrenzt. Doch spricht die Skulptur

der Knochenoberfläche im Bereiche des vorderen Innenbogens der Begrenzung der Orbita für einen selbständig angelegten Knochen. Das Areal des Praefrontale zeichnet sich durch eine nicht faserige, fein punktiert erscheinende Oberfläche aus. Die ursprünglich vorhandene Grenze zog ungefähr von der Mitte des Innenrandes der Orbita in einem Bogen bis zur caudalen Spitze des Nasale, wo das Praefrontale in Kontakt mit dem Maxillare trat. Die Naht mit dem Nasale ist fein, diejenige mit dem Maxillare kräftiger gezackt. Die Beziehungen zum Lacrimale können nicht genau festgestellt werden.

Lacrimale (l): Am Innenrand der vorderen Begrenzung der rechten Orbita wurde ein kleines Element teilweise freigelegt, das dem Lacrimale entsprechen dürfte. Lateral besitzt es ein deutliches Foramen. Das Lacrimale scheint in die Tiefe hinunterzusteigen. Möglicherweise beteiligt es sich am Aufbau jener Säule, die den vorderen Orbitalrand mit dem Palatinum verbindet. Eine klare Abgrenzung der Beziehungen der drei Elemente Maxillare, Praefrontale und Lacrimale ist leider unmöglich.

Postfrontale (pf): Das Postfrontale nimmt an der hinteren medianen Begrenzung der Orbita teil. Es zieht dann mit parallel verlaufenden medianen und lateralen Suturen nach hinten, um sich mit gezackter Naht mit dem Parietale zu verbinden. Von der Begrenzung der Schläfenöffnung wird es durch das Postorbitale abgedrängt. Die vorderen Partien der Nähte zum Frontale und zum Postorbitale sind fein gezähnt. Eine Faserung der Knochenoberfläche strahlt von einem Zentrum im vorderen Gebiete des Postfrontale nach den Seiten und nach hinten. Vor diesem Zentrum ist die Knochenoberfläche mit wenigen unregelmässigen Erhebungen versehen; einige feine Gefässöffnungen strahlen gegen die Naht mit dem Frontale.

Postorbitale (po): Das Postorbitale begrenzt den Hinterrand der Orbita und bildet die vordere Begrenzung der Schläfenöffnung. Median steht es mit dem Postfrontale auf langer Strecke in Kontakt. Vorn lateral verbindet es sich auf kurzer Strecke mit dem Maxillare, so dass das Jugale von der Begrenzung der Orbita verdrängt wird. Die Naht mit dem Jugale verläuft gerade. Hinter dem distalen Ende scheint es sich wieder mit dem Maxillare zu treffen, was an unserem Schädel wegen den angepressten Unterkieferästen nicht beobachtet werden kann. Der Vorderrand der Schläfenöffnung wird vom Postorbitale gabelartig umfasst. Medial findet es Anschluss an das Parietale, lateral steht es mit dem Squamosum in Verbindung, mit dem es in der Hauptsache den schlanken Schläfenbogen bildet. Dabei umfasst das Postorbitale dorsal das spitze Ende des Squamosums gabelartig, wobei der mediane Ast des Postorbitale weiter caudalwärts reicht. Auch die Oberfläche des Postorbitale zeichnet sich durch eine faserige Struktur aus. Das Zentrum von dem die Faserung ausstrahlt findet sich ca. 1 cm cranialwärts vom Vorderrande des Schläfenbogens entfernt. Auf der Oberfläche des Postorbitalastes, der zum Squamosum zieht, wird die Faserung caudalwärts kräftiger.

Jugale (j): Das Jugale ist auf beiden Seiten deutlich zu umgrenzen. Es ist ein kleines schmales Knochenstück. Vorn ist es quer abgeschnitten und von der Umrandung der Orbita ca. 3,5 cm durch das Maxillare und das Postorbitale abgedrängt. Nach hinten verbreitert es sich zuerst etwas, dann spitzt es sich langsam zu und

keilt zwischen dem Maxillare und Postorbitale aus, ohne also den Hinterrand des Oberkiefers zu erreichen. Die Faserstruktur der Knochenoberfläche verläuft in der Längsrichtung des Jugale.

Parietale (p): Die beiden Parietalia zeigen keine Spur einer medianen Naht. Ihr Umriss entspricht einem gleichseitigen sehr spitzwinkligen Dreieck, dessen Spitze caudalwärts zeigt. Die Basis dieses Dreiecks verbindet sich mit tiefen Zacken mit den Frontalia, Postfrontalia und Postorbitalia. Die Parietalia verschmälern sich caudalwärts, von ca. 10 cm Breite auf ca. 1 cm. Die Stelle geringster Breite liegt ca. 1,5 cm vor dem Foramen parietale. Gegen hinten nehmen die Parietalia wieder etwas an Breite zu, um dann hinter dem Foramen parietale mit seitlichen Flügeln den medianen Teil der hinteren Begrenzung der Schläfenöffnung zu bilden. Die Naht mit dem Flügel des Squamosums steigt verzahnt, senkrecht von oben nach unten. Die hintere Begrenzung der Parietalia bildet einen Winkel, in den sich möglicherweise ein Postparietalia schmiegt. Im Gebiete des Foramen parietale senden die Parietalia jederseits eine senkrechte Knochenlamelle ventralwärts, die sich an der Bildung der Seitenwand des Hirnschädels beteiligen. Diese Seitenlamellen standen in Verbindung mit den Epipterygoiden. Die Seitenwände des Hirnschädels sind leider am vorliegenden Exemplar so zerdrückt, dass sich über den Verlauf der ventralen Begrenzung nichts Bestimmtes aussagen lässt. Die vordere Dorsalfläche der Parietalia zeigt wiederum die charakteristische streifige Skulptur, die scheinbar ohne Unterbruch, von den Frontalia, Postfrontalia und Postorbitalia kommend, nach hinten zieht. Die Oberflächen der lateralen absteigenden Lamellen und der caudalen Flügel sind glatt.

Das grosse Foramen parietale befindet sich weit hinten, nur 5 mm vom Hinterhauptswinkel getrennt. Seine grösste Länge beträgt ca. 20 mm, seine grösste Breite 7 mm. Es erinnert in seiner Form an den Umriss eines Apfelkernes, dessen Spitze nach vorn weist.

Postparietale («pp»): Unter dem Hinterhauptswinkel der Parietalia, der scharf von der Dachplatte abgesetzt ist und steil nach unten abfällt, könnte sich ein kleines Postparietale erhalten haben. Sein Vorkommen lässt sich jedoch am vorliegenden Schädel nicht sicher beweisen.

Squamosum (sq): Von den Fortsätzen des stark entwickelten Squamosums seien zuerst die beiden dorsalen Äste charakterisiert. Besonders ausgedehnt ist der Ast, welcher mit dem Postorbitale die äussere Begrenzung des Schläfenbogens bildet. Von seinem Ursprung bis zur cranialen Spitze, die vom Postorbitale umschlossen wird, misst er ca. 15,5 cm. Während der Innenrand des Schläfenbogens fast gerade nach vorn zieht, biegt der Aussenrand erst leicht nach innen, um von der Mitte an wieder etwas nach aussen zu biegen. Die Knochenoberfläche zeigt die charakteristische Längsfaserung, die sich von hinten nach vorn verstärkt. Am vorliegenden Schädel sind besonders die beiden Frakturen auffällig, die wenig nach dem Ursprung, die Basis als glatte gebogene Brüche durchqueren. Fast erwecken sie den Eindruck von Suturen? Ein weiterer Fortsatz zieht als Knochenlamelle medianwärts, um sich mit dem hinteren Lateralflügel des Pterygoids zu verbinden. Miteinander bilden die beiden Fortsätze den hinteren Abschluss der Schläfen-

öffnung. Am unzerdrückten Schädel waren diese Lamellen offenbar senkrecht gestellt.

Der dritte Fortsatz des Squamosums bildet die seitliche bogige Umrandung des Hinterhauptes und legt sich aussen an das Quadratum an. Er zieht basalwärts bis zum Condylus externus des Quadratus. Eine feine Streifung der Knochenoberfläche ist auf der Hinterfläche des Fortsatzes zu beobachten. Der vierte Fortsatz bildet die mediane Begrenzung des Gehörganges, dessen Basis vom Quadratum und dem distalen Teil des Pterygoids gebildet wird. Die Nahtstellen mit dem Supraoccipitale und dem Opisthoticum sind leider an unserem Schädel nicht zu sehen.

Die beiden anderen Fortsätze des Squamosums schliessen, als divergierende Arme einen stumpfen Winkel bildend, die seitliche und mediane Begrenzung der hinteren dreieckigen Öffnung des Gehörganges. Seine Basis wird vom Quadratum und dem distalen Teil des Pterygoides gebildet.

Supraoccipitale (so): Als Supraoccipitale ist die durch die Kompression des Schädels horizontal umgelegte Knochenplatte zu deuten, die den Hinterhauptswinkel ausfüllt. Ob zwischen dem Caudalende der Parietalia und dem Supraoccipitale noch ein selbständiges Postparietale entwickelt war, lässt sich an unserem Fund nicht entscheiden. Die laterale Begrenzung des Supraoccipitale ist auf der rechten Seite ein Stück weit zu verfolgen. Eine feingezackte Naht zieht anfänglich senkrecht von oben nach unten, um dann eine Spitze zum benachbarten Knochen vorzuschieben. Bei diesem Nachbarlement könnte es sich um ein mit dem Squamosum verschmolzenes Tabulare handeln. Eine feine Streifung der Knochenoberfläche scheint von einem Zentrum auszustrahlen das durch Teile der vorderen Halswirbel verdeckt, an oder dicht über der Begrenzung des Foramen magnum sich befindet.

Tabulare (t): Mit Sicherheit ist am vorliegenden Schädel kein Tabulare abzugrenzen. In Textfig. 1 ist mit «t» jenes Element angegeben, das als selbständiges oder mit dem Squamosum verschmolzenes Tabulare in Frage kommen könnte.

Intertemporale (it) und Supratemporale (st) fehlen.

Exoccipitale (ex): Wegen der auf das Hinterhaupt geschobenen Teile der Halswirbelsäule sind keine Beobachtungen möglich.

Opisthoticum (op): Ein Teil des rechten Opisthoticums ist in der Ventralansicht des Schädels in jener Nische erkennbar, die vom Basioccipitale und dem lateralen hinteren Flügel des Pterygoids gebildet wird. Über seine Form und seine Lagebeziehungen lässt sich nichts ermitteln.

Quadratum (q): In der Rückansicht des Schädels sind beide Quadrata sichtbar. Der massive, querstehende Gelenkteil ist durch eine Einziehung in eine stärker gewölbte mediale und eine flachere laterale Rolle gegliedert. Den beiden Rollen entsprechen zwei Gelenkpfannen am Unterkiefer. Über der erwähnten Einziehung erhebt sich ein kräftiger Pfeiler, der sich nach oben verjüngt und an der seitlichen Begrenzung des Gehörganges teilnimmt. E. KOKEN (1893, S. 354) vermutet, dass an dieser Leiste das Trommelfell inserierte. Lateral von diesem Pfeiler findet sich eine kleine Grube, die vom Squamosum überdeckt wird. Die äusserste Partie beider Quadrata ist verletzt. Das Distalende des Pterygoidflügels legt sich an die mediane Partie des Quadratus.

Quadratojugale (qj): Wegen der Läsion der lateralen Ecken der Gelenkrollen der Quadrata lässt sich nicht entscheiden, ob auch Quadratojugalia vertreten waren. Bisher konnten sie bei der Gattung *Nothosaurus* noch nicht nachgewiesen werden. Sollten Quadratojugalia vorkommen, so muss es sich um rudimentäre Elemente handeln, wie man sie bei *Simosaurus* nachweisen konnte. Man vergleiche auch E. KOKEN (1893, S. 363).

Vomer (v): Die paarigen Vomerer sind langgestreckte, relativ schmale Elemente, die den geraden Innenrand der Choanen bilden. Sie verjüngen sich nach vorn. Cranialwärts sind sie jedoch so zerschlagen, dass sich über die Vorderenden und ihre Beziehungen zu den Foramina praemaxillaria nichts ermitteln lässt. Hinter den Choanen stossen die Vomerer, parallel begrenzt gegenüber den Palatina, gegen die Pterygoide vor. Sie verzahnen sich mit einer queren Suture mit den cranialen Fortsätzen der Pterygoide. Die Oberfläche der Vomerer zeigt eine deutliche Rillung in der Längsrichtung.

Palatinum (pl.): Das Palatinum lässt sich nur auf der rechten Seite, und auch dort nur teilweise, umgrenzen. Median sind die Palatina durch die Vomerer und die vorderen Fortsätze der Pterygoide getrennt. Die Suturen mit den Pterygoiden ziehen nach hinten und aussen. Caudalwärts enden die Palatina mit einer Spitze. Der Verlauf der Grenzen mit dem Maxillare und dem Ectopterygoid ist am vorliegenden Schädel unsicher. Eine allfällige Skulptur der Oberfläche der Vomerer ist dadurch verwischt, weil der Knochen in zahlreiche kleine, zusammengebackene Fragmente zertrümmert ist.

Ectopterygoid (Transversum) (ec): Der Umriss der Ectopterygoide lässt sich an unserem Schädel nicht feststellen. Sicher ist, dass der rundliche Höcker von ca. 14 mm Durchmesser, der jederseits am Vorderrande der subtemporalen Ausschnitte vorspringt, zum Ectopterygoid gehört. Er ist bereits von B. PEYER (1939, S. 13) beobachtet worden und diente offenbar der Pars externus des Pterygoidmuskels als Ansatz.

Pterygoid (pt): Beide Pterygoide ziehen median fest verbunden bis zum Condylus occipitalis. Die mediane Suture der Vomerer findet ihre Fortsetzung bei den Pterygoiden und lässt sich nahezu bis zum anderen Hinterende verfolgen. Stellenweise ist sie durch die Kompression zum Klaffen gebracht worden. Die Pterygoide begrenzen die subtemporalen Öffnungen. Sie enden hinten mit je einem Fortsatz, der, nach aussen ziehend, sich mit dem Quadratum verbindet. Dieser Flügel des Pterygoids legt sich median an das Quadratum und erreicht mit seinem distalen Ende einen Punkt, der nur wenig über dem inneren Condylus des Gelenkes liegt. Der laterale Rand des Pterygoids, der die subtemporale Öffnung begrenzt, ist festoniert, wulstartig verdickt. Dieser Saum setzt sich caudalwärts fort und quert den lateralen Flügel des Pterygoids. Er stellt eine niedrige Lamelle dar, die parallel zur medianen verläuft. Am vorliegenden Schädel sind die beiden Flügel zum Quadratum und die beiden Lamellen in eine horizontale Ebene gepresst. Eine cranio-caudal verlaufende Streifung der Oberfläche findet sich besonders deutlich im vorderen Bereich der Pterygoide.

Basioccipitale (bo): In der Ventralansicht des Schädels erkennt man neben dem lädierten rundlichen Gelenkkopf (Condylus occipitalis), an dessen Aufbau

sich nur das Basioccipitale beteiligt, jederseits ein Tuberculum occipitale (Processus occipitalis). Sie dienten der Anheftung ventraler Nackenmuskulatur.

Epipterygoid (e): Das Gebiet der Seitenwände des Gehirnschädels ist so zertrümmert, dass sich ein grösseres Element, mit langer oberer und unterer Begrenzung nur ahnen lässt.

Über die Verhältnisse des Parasphenoids (ps), Prooticums (pro), Basi-sphenoids (bs) und Sphenethmoids (se) liessen sich keine Beobachtungen anstellen.

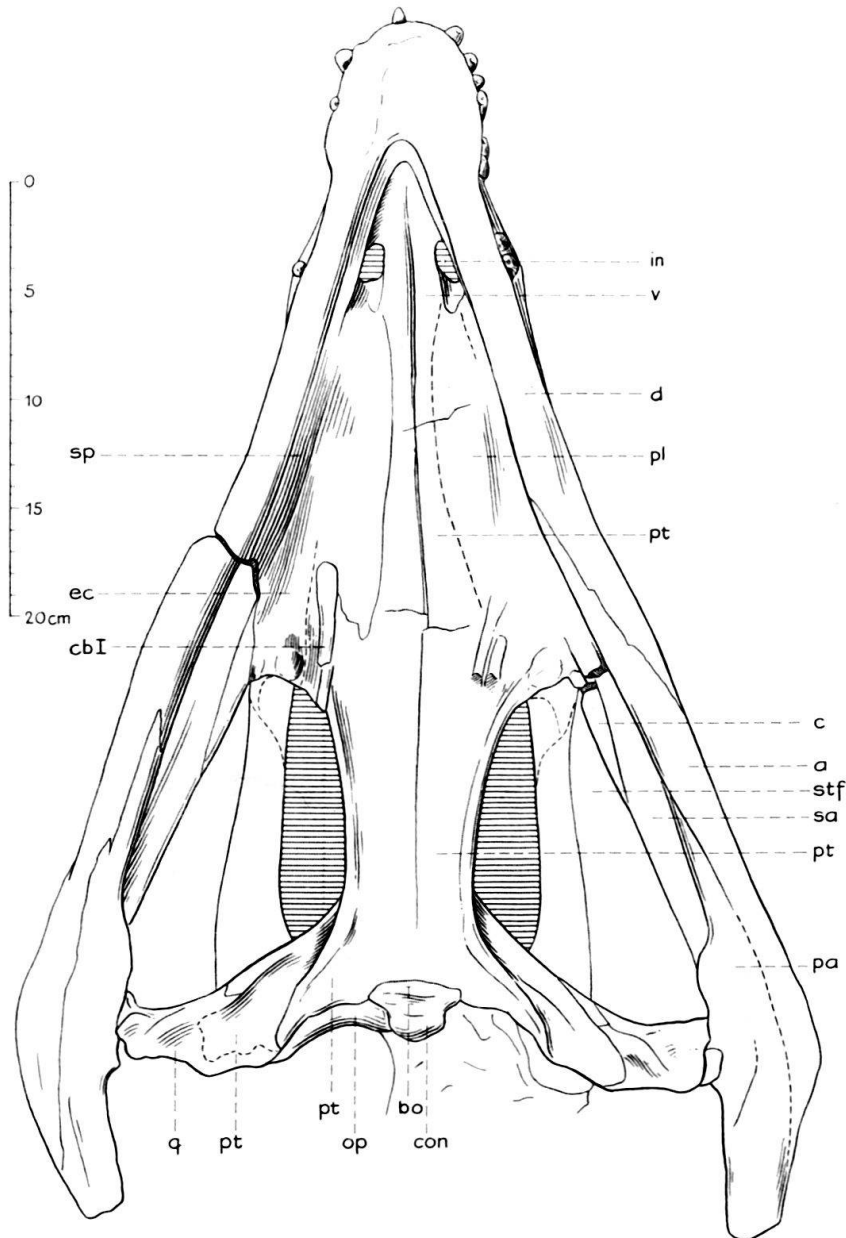


Fig. 2. *Paranthosaurus amsleri* PEYER. Ventralansicht des Schädels. 3/10 nat. Gr. Grenzbitumenhorizont der anisisch/ladinischen Stufe der Trias. Cava Tre Fontane, Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). a Angulare, bo Basioccipitale, c Coronoid, cbI Cornu branchiale I, con Condylus occipitalis, d Dentale, ec Ectopterygoid, in Choane, op Opisthoticum, pa Praearticulare, pl Palatinum, pt Pterygoid, q Quadratum, sa Surangulare, sp Spleniale, stf subtemporales Fenster, v Vomer.

**Scleroticallring (scl):** In beiden Orbitae sind Reste eines Scleroticallringes sichtbar. Sie finden sich an der hinteren Peripherie der Orbita, besonders deutlich auf der rechten Seite. Dort hat sich eine mehr oder weniger vollständige Platte erhalten. Die Scleroticallplatten zeichnen sich durch ein hyalinartiges Aussehen aus. Meines Wissens handelt es sich dabei um den ersten Nachweis des Vorkommens eines Scleroticallringes bei Nothosauriern.

#### f. Der Unterkiefer

Wie schon einleitend hervorgehoben, liegt der Unterkiefer dem Schädel vorn dicht an, während die beiden Unterkieferäste hinten gewaltsam umgelegt wurden. Die hinteren Kieferhälften zeigen in der Ventralansicht ihre Innenseite, in der Dorsalansicht die Aussenseite. Für die Beschreibung der vorderen Partie des Unterkiefers sind wir deshalb auf die Ventralansicht angewiesen.

Bei der Beschreibung folgen wir vorerst B. PEYER (1939, S. 14/15): «Die beiden Unterkieferhälften bilden ungefähr die Seiten eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis durch die 33 cm messende Verbindungsstrecke der beiden Processus retroarticulares gebildet wird. Die Höhe dieses Dreiecks (Abstand von der Verbindungsstrecke der beiden Processus retroarticulares zum Vorderende der Unterkiefersymphyse) beträgt ca. 58 cm. Eine kräftige Symphysenpartie von ca. 6 cm Länge verbindet die beiden Kieferhälften. Ihre Ventralseite... ist in der Mitte und namentlich auf der rechten Seite eingedrückt, während der Aussenrand eine zwar von kleinen Rissen durchsetzte, aber im übrigen unversehrte Oberfläche aufweist.»

**Dentale (d):** Die beiden Unterkieferhälften sind fest verwachsen; eine Symphysennaht ist nicht zu erkennen. Die ventrale Partie der ausgedehnten Symphyse ist durch die Kompression stark mitgenommen. Sie besass offenbar grubige Vertiefungen. An der Bildung der Symphyse scheinen nur die Dentalia beteiligt zu sein. Mit ca. 34 cm Länge nimmt das Dentale mehr als die Hälfte der Unterkieferlänge ein. Wir sehen seine Unter- und Innenseite, die sich durch eine ausgesprochene Längsstreifung der Oberfläche auszeichnen. Auf der Aussenseite des Kiefers, nur wenig hinter dem Vorderende des Coronoids glaube ich eine Sutura erkennen zu können, die mehr oder weniger senkrecht nach unten zieht und ungefähr in der Mitte der Kieferhöhe verschwindet. Es könnte sich um die Grenze zwischen Dentale und Surangulare handeln.

**Spleniale (Operculare) (sp):** Das Spleniale ist durch eine Rille deutlich vom Dentale abgegrenzt. Nach vorn reicht es bis zum Hinterrand der Symphyse. Seine dorsale Begrenzung ist nicht zu ermitteln, weil die Unterkieferhälften vorn mit dem Schädel fest verbacken sind. Ebenso wenig lässt sich das caudale Ende des Spleniale sicher umreißen. Es scheint auf der Höhe des Coronoides zu enden. Die Oberfläche des Spleniale ist nur wenig oder überhaupt nicht gestreift.

**Angulare (a):** Auf der Innenseite des Kiefers stellt das Angulare die Fortsetzung des Dentale dar. Es bildet den Unterrand des Kiefers bis gegen dessen Hinterseite. Auf der Aussenseite des Kiefers zieht eine unsichere Naht in der Längsrichtung, ungefähr in der Mitte seiner Höhe, unter dem Coronoidfortsatz beginnend, nach hinten. Sie könnte die Grenze zwischen Angulare und Surangulare sein. Diese

fragliche Naht liegt etwas über einem kräftigen Knochenkamm, dessen grösste Höhe sich etwa in der Mitte der Schläfengrube befindet. Dort, wo der Kamm unterhalb des Gelenkes verstreicht, finden sich auf der rechten Kieferhälfte drei grössere Gefässöffnungen. Die Oberfläche des Angulare zeichnet sich ebenfalls durch eine kräftige Längsstreifung aus.

Surangulare (sa): An der Aussenseite des Unterkiefers liegt das Surangulare hinter dem Dentale und über dem Angulare. Auf der Innenseite bildet das Surangulare die äussere Wand der mächtigen Grube, in der die wichtigsten Adduktoren ansetzen und die Blutgefässe und Nerven für den Unterkiefer eintraten. Seine Beziehungen zum Articulare sind unsicher. Auf dem Surangulare sitzt ein niedriges, langgestrecktes Coronoid. Die Oberfläche des Surangulare ist feiner gestreift, als diejenige des Dentale und des Angulare. Mit dem Coronoid unterscheidet es sich von den übrigen Komponenten des Unterkiefers durch eine hellere Färbung.

Coronoid (Complementare) (c): Das kleine Coronoid lässt sich mit Sicherheit auf beiden Seiten abgrenzen. Es trägt zur Bildung eines schwachen Kronenfortsatzes bei. In diesem Gebiet beträgt die Höhe des Unterkiefers 53 mm. Auf der Innenseite ist die Oberfläche des Coronoids völlig glatt.

Articulare (ar): Die Abgrenzung des Articulare gegen die dermalen Komponenten des Unterkiefers ist unsicher. Das Kiefergelenk wird durch eine sagittale Erhebung in eine grössere mediale und eine kleinere laterale Pfannenpartie für die beiden Gelenkrollen des Quadratum unterteilt. Hinten ist das Gelenk durch eine scharfe Kante begrenzt.

Der retroarticulare Fortsatz des Kiefers ist gross. Am scharfen Hinterrand der Gelenkgruben beginnen zwei Knochenkanten, die parallel nach hinten verlaufen. Sie begrenzen eine vorn ziemlich tiefe Grube, die etwa in der Mitte der Länge des Fortsatzes verstreicht. Eine zweite, schmälere Vertiefung liegt median der grossen Grube. Beide Vertiefungen waren ursprünglich sicher dorsal gerichtet. Das Hinterende des retroarticularen Fortsatzes ist gerundet; der eckig begrenzte linke Fortsatz scheint lädiert zu sein. Vor dem Gelenk findet sich auf der Innenseite des Kiefers die schon erwähnte, mächtig entwickelte Grube, die ca. 17–18 cm lang ist. Ihre mediale Begrenzung wird hauptsächlich vom Praearticulare gebildet.

Praearticulare (Goniale, Dermartikulare, Postoperculare) (pa): Dieser Deckknochen besetzt die hintere, dorsale Partie des Kiefers. Ob er mit dem Articulare verschmolzen war, lässt sich bei unserem Fund nicht entscheiden. Die Oberfläche des Praearticulare ist vorn längsgestreift.

#### g. Der Zungenbeinapparat

Jederseits, nahe der Grenze von Pterygoid und Ectopterygoid, hat sich ein stabförmiger Rest des Zungenbeinapparates erhalten, von denen das linke Element vollständig erhalten blieb. Die Stücke sind von B. PEYER (1939, S. 18) sorgfältig beschrieben worden. Der linksseitige Rest «stellt einen beinahe geraden, nur leicht gebogenen Knochenstab von 69 mm Länge dar; die Breite beträgt am vorderen Ende ca. 10 mm, am hinteren Ende ca. 5 mm. Der laterale Umriss ist leicht konkav, der mediale Umriss nahezu gerade. Das hintere Knochenende ist durch einen Quer-

bruch abgetrennt und etwas nach innen verschoben. Der Knochen der linken Seite ist entsprechend geformt, aber insofern weniger gut erhalten als das auch hier abgebrochene Hinterende stärker disloziert ist und nunmehr lateral vom Hauptteile liegt.»

Die Erhaltung von Zungenbeinresten bei Sauropterygiern ist nicht selten. Man hat sie unter den Nothosauriern der Tessiner Trias bei *Pachypleurosaurus* und *Ceresiosaurus* angetroffen, ferner bei Vertretern der Gattung *Nothosaurus* der germanischen Trias (H. SCHROEDER, 1912).

Diese Reste des Zungenbeinapparates dürften dem Cornu branchiale I angehören. Das Cornu branchiale I, welches aus dem ersten Branchialbogen hervorgegangen ist, endet dorsal frei am Hals. Es ist in der Regel verknöchert, auch dann, wenn alle anderen Teile des Zungenbeinapparates ihre Knorpelstruktur beibehalten haben. Durch seine Beständigkeit ist es der hervortretendste Teil des Hyoides (vgl. M. FÜRBRINGER†, 1922, S. 6 und 74).

#### h. Die Bezahnung

Da der Unterkiefer dem Schädel dicht angepresst ist, ist die Bezahnung nur teilweise sichtbar. Wie bei allen Nothosauriden ist das Gebiss thecodont, das heisst, die Zähne sitzen in Alveolen. Alle Zähne sind nach dem gleichen Typus gebaut. Sie sind schlank kegelförmig sowie meist nach hinten und einwärts gebogen. Die Spitze des Zahnes ist gerieft, seine Basis glatt. Grosse Zähne sind stärker gekrümmt und weisen ein kräftigeres Relief auf; bei kleinen Zähnen kann die Riefung fehlen. Die Bezahnung ist auf die Kieferränder des Praemaxillare, des Maxillare und Dentale beschränkt. Sie ist anisodont.

Im Praemaxillare hat B. PEYER (1939, S. 16) vier grosse Fangzähne festgestellt. Aus Raumgründen halte ich den Besitz von fünf Zähnen für durchaus möglich, das heisst hinter den vier grossen Zähnen ist noch Platz für einen kleineren 5. Zahn. Darauf folgen im Maxillare mehrere (4–5) kleine Zähne. Am lateralen Rande der Brücke zwischen Nasen- und Augenöffnung stehen zwei für die Gattung *Nothosaurus* charakteristische, sehr grosse Fangzähne. Dahinter bis zum Ende des Maxillare schliessen sich eine nicht näher bestimmbare Zahl von kleinen kegelförmigen Zähnen an. B. PEYER (1939) nimmt an, dass diese Kieferstrecke von 20–25 Zähnen besetzt war. Von der Bezahnung des Dentale sind nur die vordersten fünf grossen kräftigen Fangzähne links sichtbar, auf der rechten Seite fehlt der zweite Zahn. Es sind die Antagonisten der grossen Fangzähne des Praemaxillare, auf die eine unbekannt Zahl kleiner Zähne folgte. Wegen der Kompression des Schädels überragen die Spitzen der sichtbaren Zähne des Dentale die Oberfläche der Praemaxillaria. Über den Modus des Zahnersatzes, den T. EDINGER (1921) besonders eingehend studiert hat, erfahren wir an unserem Exemplar nichts.

### 3. Funktionelle Betrachtungen

Nach der rein morphologischen Beschreibung des Schädels von *Paranothosaurus* wollen wir versuchen, seine funktionell wichtigen Merkmale in das rechte Licht zu rücken. Heben wir zuerst jene Entwicklungstendenzen hervor, die ihn zum Reptilschädel stempeln. Erst nachher wollen wir uns mit Merkmalen befassen, die als Anpassung an seine spezielle Lebensweise gedeutet werden müssen.

Zu einer der wichtigsten Erwerbungen der Reptilien gehört die Ausbildung eines Halses. Dadurch wurden schnelle Bewegungen des Kopfes zur Ergreifung der Nahrung und zur Verteidigung möglich. Um diesen Fortschritt zu erzielen, waren zwei Aufgaben zu lösen. Am Schädel musste Gewicht erspart und gleichzeitig die Kiefermuskulatur verstärkt werden. Diese Umkonstruktion des Schädels bestand in einer Fenestrierung, die gleichzeitig eine Verstärkung der Kiefermuskulatur erlaubte. Die damit verbundenen Änderungen der auf den Schädel einwirkenden Kräfte verlangten Verstärkungen gewisser Schädelknochen. Andere Elemente verloren ihre Bedeutung. So kam es zu Verwachsungen ursprünglich getrennter Schädelknochen, andere wurden reduziert oder verschwanden überhaupt.

Das Gehirn der Reptilien ist im allgemeinen so klein, dass es die äussere Schädelform nicht beeinflusst. Gebissapparat und Kiefermuskulatur bestimmen die Gestalt des Schädels. Für diesen alles beherrschenden Einfluss des Ernährungsapparates bietet der Schädel von *Paranotosaurus* ein besonderes eindruckliches Beispiel.

*Paranotosaurus* besitzt ein vollendetes Fanggebiss, wie es für manche marine Räuber charakteristisch ist. Grossen Fangzähnen der Praemaxillaria stehen entsprechende Antagonisten im Dentale gegenüber. Im Maxillare folgen nach einigen kleinen Zähnen zwei weitere mächtige Fangzähne, an die sich weitere kleine Zähne anschliessen. Auf die grossen vorderen Fangzähne des Dentale folgt eine Serie kleiner Zähne. Der Kieferapparat hat nur die Aufgabe eine gewandte Beute blitzschnell zu packen, welche ganz heruntergeschluckt wird. Notwendig ist also ein schnelles Öffnen und Schliessen der Kiefer, eine einfache Scharnierbewegung. Für eine solch strenge Führung in einer Ebene spricht das quergestellte Gelenk, ein Quadratum mit zwei Rollen und zwei nebeneinanderliegenden Pfannen im Articulare. Die von den Dentalia gebildete, ausgedehnte Symphyse ist fest verwachsen.

Mit dieser Spezialisierung des Gebisses ging ein Verlust der Schädelbewegungen einher. Der abgeleitete akinetische Zustand wurde durch eine Konsolidierung des Munddaches erreicht, während das Hinterhaupt fast unverändert blieb. Die Pterygoide schliessen sich median zusammen und bilden eine starre Platte. Durch diesen Verschluss der interpterygoidalen Deckenspalte werden Parasphenoid und Basisphenoid von der Bildung des Munddaches ganz ausgeschlossen. Ausserordentlich fest sind ferner die Nahtverbindungen des Quadratum mit dem Pterygoid und der Schädelkapsel.

Zur Erhöhung der Stabilität des Schädels tragen ferner die nahtlosen Praemaxillaria, Frontalia und Parietalia bei. Die Nasalia sind klein. Bei *Paranotosaurus* treffen sie sich in einer kurzen medianen Naht. Vorn keilen sich die caudalen Spitzen der Praemaxillaria, hinten die cranialen Spitzen der Frontalia zwischen die Nasalia. Bei anderen Vertretern der Nothosauriden (*Cymatosaurus*, *Simosaurus* und bei gewissen Pachypleurosauriden) ist die bei *Paranotosaurus* und *Nothosaurus* angebahnte Trennung der Nasalia durchgeführt.

Der Notwendigkeit die Kiefer rasch zu öffnen entspricht ein kräftiger Processus retroarticularis für den Musculus depressa mandibulae. Als Adductur spielt der Musculus temporalis eine überragende Rolle, der von der hochgelegenen grossen Schläfenöffnung seinen Ursprung nahm und in der ausgedehnten Grube auf der Innenseite des Unterkiefers inserierte. Auf den Höcker des Ectopterygoids, der

offenbar zum Ansatz der Pars externus des Musculus pterygoideus diene, ist schon früher hingewiesen worden.

Auf einen interessanten Zusammenhang zwischen der Kiefermuskulatur und der Lage der Schläfenöffnungen bei den Crocodilia hat J. VERSLUYS (1936, S. 718) hingewiesen:

«Hier ist meistens der Musculus temporalis von geringer Bedeutung und das obere Schläfenfenster entsprechend klein; bei den langschnauzigen Crocodiliern aber (*Gavialis*, *Tomistoma*) ist der M. temporalis viel kräftiger und das obere Schläfenfenster sehr viel grösser. Es hängt dies offensichtlich mit der Nahrung und ihrer Erbeutung zusammen. Die kurzschnauzigen Crocodilia ernähren sich im wesentlichen Teil von grösseren Wirbeltieren, die sie zuerst festhalten und dann, wenn sie erstickt sind, zerreißen müssen. Hierbei sind die Musculi pterygoidei wichtiger, der M. temporalis nicht in dem Maße. Die langschnauzigen Crocodilia dagegen sind Fischfresser, die ihre Nahrung ganz hinunterschlucken, bei denen es aber darauf ankommt, das Maul sehr schnell zu schliessen, damit nach Beute zu schnappen. Dabei fällt offensichtlich dem Musculus temporalis eine grössere Bedeutung zu (vgl. GADOW 1901, S. 436), es sei wegen des erhöhten Gewichtes des von ihm mitgetragenen Unterkiefers, es sei, weil er im Zusammenhang mit der grösseren Länge seiner Muskelfasern eine raschere Bewegung des Unterkiefers herbeiführt. Sehr gut sieht man den Zusammenhang der Nahrung mit der Grösse der Schläfenfenster, die hier doch vorwiegend auf den Einfluss der Kaumuskeln beruhen kann, bei *Gavialis* und noch mehr beim fossilen Meerocrodilier *Geosaurus*, einem langschnauzigen Fischfresser, der ein auffallend vergrössertes oberes Schläfenfenster und ein recht kleines unteres Fenster aufweist; es muss hier der Musculus temporalis ganz besonders kräftig gewesen sein.»

Die Notwendigkeit zur Verwendung langer Muskelfasern, um den Gebissapparat möglichst rasch schliessen zu können, scheint mir bei *Paranothosaurus* auch dadurch zum Ausdruck zu kommen, dass der Processus coronoideus nur schwach entwickelt und der Schläfenbogen durch seinen zarten Bau auffällt. Entsprechende Verhältnisse, das heisst reduzierter Jochbogen und reduzierter Kronenfortsatz des Unterkiefers, finden wir bei den räuberischen Zahnwalen. Der ausgeprägte Knochenkamm auf der hinteren Aussenfläche des Unterkiefers könnte vielleicht in Verbindung mit einem kräftigen Musculus mylohyoideus stehen.

Die Leistungsfähigkeit des Schädels von *Paranothosaurus* wird durch einen relativ langen Hals mit 19 Wirbeln unterstützt. Die nach oben gerichteten Augen sprechen dafür, dass *Paranothosaurus* wohl weniger an der Meeresoberfläche, sondern unter Wasser jagte. Neben Fischen ernährten sich die Nothosauriden offenbar auch von marinen Sauriern. Als Bestandteile des Inhalts von *Ceresiosaurus*-Coprolithen konnten wir Skelettreste von Pachypleurosauriden nachweisen. Bei einem noch unbenannten kleinen Nothosauriden befinden sich im Bereiche seines Rumpfskelettes bezahnte Schädelelemente eines wohl erst kurz vor seinem Ende geschlüpften *Cyamodus hildegardis* PEYER (E. KUHN-SCHNYDER 1963b). Dabei hat man auf Grund der Kenntnis des postcranialen Skelettes den bestimmten Eindruck, dass die Nothosauriden bereits viel besser an das Wasserleben angepasst waren, als bisher von einigen Autoren angenommen wurde. Ihr Lebenslement war das Meer,

das sie wohl nur verliessen, um ihre Eier in Strandnähe zu legen. Gegen das Vorkommen einer Ovoviviparie der Nothosauriden, die schon gelegentlich postuliert wurde, spricht meines Erachtens das massenhafte Vorkommen junger Pachypleurosauriden in bestimmten ladinischen Niveaus des Monte San Giorgio. Es müssen damals riesige Schulen zierlicher Saurier gelebt haben. Beim Bestehen von Ovoviviparie könnte ich mir eine solch grosse Produktion von Nachkommen nicht vorstellen. Die Mixosaurier dagegen hatten sich bereits damals endgültig vom Lande gelöst. Dank der Erwerbung der Ovoviviparie waren sie zu den Herren des offenen Meeres geworden.

Mit einigen weiteren Besonderheiten des Schädels von *Paranotosaurus* müssen wir uns im folgenden Kapitel befassen.

#### 4. Systematische Stellung

Wir lesen im 5. Kapitel, im zweiten Absatz von B. PEYER's Monographie über *Paranotosaurus amsleri* nov. gen. nov. spec. (1939, S. 69):

«Die Ähnlichkeit des Schädels des Tessiner Nothosauriden mit den *Nothosaurus*-Schädeln aus der deutschen Trias ist so gross, dass er, wenn nur ein Schädel Fund vorliegen würde, ohne jedes Bedenken zur Gattung *Nothosaurus* selber gestellt würde, da ich am Schädel keine bedeutsamen Unterschiede finden kann, namentlich nicht solche vom Range von Gattungsunterschieden; der Unterschied im Bau der Wirbelsäule dagegen ist von grosser Bedeutung, denn es liegt auf der Hand, dass mit der verschiedenen Gestaltung der Dornfortsätze eine verschiedene Ausbildung der Rückenmuskulatur Hand in Hand gegangen sein musste. Daran schliesst sich sogleich die weitere Frage, ob nicht die Differenz in der Ausbildung der Muskulatur mit Differenzen der Lokomotionsweise verbunden waren.»

Die Feststellung B. PEYER's, dass der Tessiner Schädel mit denjenigen der Gattung *Nothosaurus* sehr grosse Ähnlichkeit aufweist, gründet sich vor allem auf Übereinstimmungen in der äusseren Form sowie der Lage und Grösse der Schädelöffnungen. Es spricht für Formgefühl B. PEYER's, dass dieser Schluss durch die jetzt gewonnene Kenntnis der Schädelsturen bestätigt und präzisiert werden kann. Wir begnügen uns dabei, auf einige Besonderheiten hinzuweisen, die offenbar funktionell bedeutungslos, für die feinere Systematik jedoch Gewicht besitzen.

Als fundamentales Unterscheidungsmerkmal der Nothosauriden hat H. SCHROEDER (1914, S. 82) das Verhalten der Nasalia hervorgehoben. Bei der Gattung *Nothosaurus* berühren sich die Nasalia in der Medianen, während sie z.B. bei *Cymatosaurus* und bei *Simosaurus* durch die Praemaxillaria und Frontalia voneinander getrennt werden<sup>2)</sup>. *Paranotosaurus* zeigt ein Verhalten wie die Vertreter von *Nothosaurus*.

---

<sup>2)</sup> In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass unter den als Pachypleurosauriden zusammengefassten Sauriern der mittleren Trias der Südalpen sowohl Vertreter vorkommen, deren Nasalia vereinigt sind, als auch solche die getrennte Nasalia aufweisen (siehe E. KUHN-SCHNYDER 1963a, Fig. 11, vorl. Mitt.).

Ein weiteres interessantes Merkmal ist die Gestalt des *Postfrontale* und seiner Beteiligung am Vorderrand der Schädelöffnung. Bei *N. procerus* SCHROEDER bildet das Postfrontale den vorderen inneren Winkel der Schläfenöffnung und trennt deshalb das Postorbitale vom Parietale. Bei *N. raabi* SCHROEDER<sup>3)</sup> und bei *N. mirabilis* MÜNSTER nimmt das Postfrontale an der Begrenzung der Schläfen nicht teil, so dass Postorbitale und Parietale auf kurzer Strecke miteinander in Kontakt treten. *Paranothosaurus amsleri* PEYER verhält sich wie *Nothosaurus raabi* SCHROEDER und *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER.

Wichtige Hinweise für die feinere Systematik liefert sodann das Jugale, ob schon sein Verhalten bei manchen Nothosauriden noch nicht klar ist. Bei einigen Vertretern nimmt das Jugale geringen Anteil an der Umrandung der Orbita und erreicht caudal den Vorderrand des Ausschnittes unter der Schläfenöffnung (z. B. *Simosaurus*). Bei anderen Vertretern ist die Reduktion des Jugale weiter fortgeschritten. Sein Vorderende wird vom Postorbitale und Maxillare von der Umrandung der Orbita abgedrängt (z. B. *N. crassus* SCHROEDER und *N. parva* SCHROEDER). In einem weiteren Stadium keilt das Hinterende des Jugale zwischen Maxillare und Postorbitale aus. Dieses Verhalten teilt *Paranothosaurus amsleri* PEYER mit *Nothosaurus raabi* SCHROEDER. Es ist anzunehmen, dass sich auch die jüngeren Nothosauriden, vor allem die als «*Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER» angesehenen Schädel sich in bezug auf das Jugale an die Verhältnisse von *Paranothosaurus amsleri* PEYER anschliessen.

Zusammenfassend können wir feststellen, dass der Schädel von *Paranothosaurus amsleri* PEYER sich nicht nur in seinen Formverhältnissen, sondern auch in bezug

<sup>3)</sup> T. EDINGER (1921) hat in ihrer ungedruckten Dissertation über *Nothosaurus*, unter Berücksichtigung der möglichen Variationsbreite einer Art in bezug auf Altersveränderungen und Geschlechtsdifferenzen, alle damals beschriebenen Arten der Gattung auf ihre Berechtigung geprüft. Als Ergebnis ihrer Untersuchung unterscheidet sie nur die vier folgenden Arten:

1. *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER

Hauptmuschelkalk-Lettenkohle

*N. münsteri* MEYER

*N. cuvieri* Quenstedt

*N. blezingeri* FRAAS

*N. schimperi* MEYER

*N. mougeoti* MEYER

*N. bergeri* MEYER

*Dacosaurus bronni* MÜNSTER

*Metriorhynchus priscus* MÜNSTER

Animal de Lunéville CUVIER

2. *Nothosaurus venustus* MÜNSTER

Unterer Muschelkalk-?

*Conchiosaurus clavatus* MEYER

*N. marchicus* KOKEN

*N. crassus* SCHROEDER

2b. *Nothosaurus raabi* SCHROEDER

2c. *Nothosaurus procerus* SCHROEDER

*N. oldenburgi* SCHROEDER

2d. *Nothosaurus juvenalis?* n. sp?

3. *Nothosaurus giganteus* MÜNSTER

Hauptmuschelkalk

*N. aduncidens* MEYER

3b. *Nothosaurus andriani* MEYER

*N. angustifrons* MEYER

*N. baruthicus* GEISSLER

4. *Nothosaurus chelydrops* FRAAS

Lettenkohle

Aus stratigraphischen Gründen halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass unter den Arten, welche T. EDINGER als «*Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER» zusammenfasst, die eine oder andere Form auf Grund von besserem Untersuchungsmaterial wieder abgetrennt werden muss. Über den Namen «*N. mirabilis* MÜNSTER» siehe Seite 535/6.

auf die einzelnen Schädelelemente der Gattung *Nothosaurus* auf das allereingste anschliesst. In kleinen Besonderheiten stimmt er mit dem stratigraphisch älteren *Nothosaurus raabi* SCHROEDER und mit den Schädeln überein, die als *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER beschrieben wurden.

Es ist deshalb um so erstaunlicher, dass die Wirbelsäule von *Paranotosaurus amsleri* PEYER mit den im ganzen thoracolumbalen Gebiet gleichmässig niedrig bleibenden Dornfortsätzen sich von der durch H. v. MEYER (1847–1855, Taf. 23) abgebildeten und als *Nothosaurus mirabilis* beschriebenen Wirbelsäule aus dem Muschelkalk von Bayreuth tiefgreifend unterscheidet. Bei der genannten Wirbelsäule von *N. mirabilis* MÜNSTER, die in Seitenlage erhalten ist, nimmt die Höhe der Dornfortsätze schon im Gebiete der ca. sechs letzten Halswirbel mächtig zu, um in der vorderen Thoracalregion noch weiter anzusteigen. Weiter hinten folgt dann eine allmähliche Abnahme der Höhe der Dornfortsätze bis zum letzten im Zusammenhang erhaltenen Wirbel, dem 39. der Gesamtreihe beziehungsweise dem 19. oder evtl. 20. Thoracalwirbel.

Die Wirbelsäule von *Paranotosaurus amsleri* PEYER ist, abgesehen von den vordersten Halswirbeln, in Dorsallage eingebettet. Es wäre denkbar, dass durch den Gebirgsdruck bei der Verfestigung des Gesteines die Dornfortsätze gewaltig gestaucht wurden und deshalb eine viel zu niedrige Höhe der Dornfortsätze vorgetäuscht wird. In der Tat muss die Kompression des Skelettes gross gewesen sein, was aus der Zerdrückung der übrigen Skelettreste einwandfrei hervorgeht. Sicherem Aufschluss über die ursprüngliche Höhe der Dornfortsätze können jedoch nur weitere Funde von *Paranotosaurus* liefern, deren Wirbelsäule ganz oder noch besser deren Komponenten teilweise in Seitenlage eingebettet sind.

Auch eine andere Überlegung spricht ferner für eine nachträgliche gewaltsame Reduktion der Höhe der Dornfortsätze. Aus funktionellen Gründen ist anzunehmen, dass die Muskulatur der kräftigen, ruderartigen Vorderextremitäten auch dorsal Ansatzflächen benötigt, die sie an den Dornfortsätzen im Bereiche der hinteren Hals- und der vorderen Rumpfwirbel finden muss. Entsprechende Verhältnisse sind bei den Hinterextremitäten zu erwarten.

In diesem Zusammenhang erhebt sich die weitere Frage, auf die schon T. EDINGER (1921) hingewiesen hat: Was ist eigentlich *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER?

Am 22. August 1834 schrieb GR. v. MÜNSTER an Professor BRONN (G. v. MÜNSTER 1834a, S. 538), dass er so glücklich sei, nach 25jährigen Nachsuchungen dieses Frühjahr das noch zusammenhängende ziemlich vollständige Gerippe eines wunderbaren Sauriers zu finden, den er *Nothosaurus* genannt habe, und von welchem drei Arten im Muschelkalk vorkommen. Gleichzeitig legte er dem Brief eine vorläufige kurze Beschreibung (1834, S. 521) bei. Wir entnehmen ihr folgenden wichtigen Passus:

«Vom Kopf ist weiter nichts vorhanden, als der vordere Theil des Unterkiefers; an den Seiten zeigt er kleine sehr schwach gestreifte Zähne, welche dick, nur wenig gebogen und schwach gerippt sind.

Je genauer man die Überreste dieses sonderbaren Thieres untersucht, desto mehr überzeugt man sich, dass man ein ganz neues Geschlecht von wunderbarer Bildung vor sich hat, welches die Eigentümlichkeiten mehrerer Thier-Geschlechter in sich vereinigte; ich habe es daher

### *Nothosaurus mirabilis*

genannt (Bastard-Saurier, von verschiedenen Arten Thieren erzeugt).» (1834, S. 525.)

Wie aus dieser Mitteilung deutlich hervorgeht, gilt der Artname *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER nur für die Wirbelsäule, nebst dem erwähnten Unterkieferrest sowie einigen Gürtel- und Extremitätenknochen. GEORG Graf zu MÜNSTER rechnete die am häufigsten gefundenen Schädel aus Bayreuth *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER zu. Er mag recht haben, bewiesen ist es jedoch nicht. Denn die Zuweisung isolierter Schädel zu Funden des postcranialen Skelettes ist auch heute noch unmöglich. Abgesehen von *Nothosaurus raabi* SCHROEDER kennen wir aus der germanischen Trias keine Schädel in Zusammenhang mit dem postcranialen Skelett. Die Übereinstimmung des Schädels von *Paranothosaurus amleri* PEYER mit demjenigen von «*Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER» spricht für folgende Alternative:

1. Die Wirbelsäule der Vertreter von *Paranothosaurus* ist von solchen der Gattung *Nothosaurus* tatsächlich so tiefgreifend verschieden, wie es B. PEYER (1939) annimmt. Dann wäre zu prüfen, ob nicht die *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER zugeschriebenen Schädel zur Gattung *Paranothosaurus* gehören.

2. Die Dornfortsätze der Wirbelsäule von *Paranothosaurus amleri* PEYER sind nachträglich komprimiert worden. In diesem Falle wäre die Gattung *Paranothosaurus* einzuziehen und der Tessiner Saurus wäre zur Gattung *Nothosaurus* zu stellen.

Wir können diese Frage im Augenblick nicht entscheiden. Eines ist jedoch sicher. Neben den Gattungen *Mixosaurus*, *Cyamodus* und *Tanystropheus*, die sowohl in der germanischen, als auch in der südalpiner Trias vertreten sind, gesellt sich eine weitere Reptilgattung. Sie muss entweder *Nothosaurus* oder *Paranothosaurus* heissen.

Zum Schluss sei noch auf eine weitere Eigentümlichkeit des Nothosauriden-Schädels hingewiesen, auf das auffällig reduzierte Jugale und auf das stark reduzierte oder gar fehlende Quadratojugale. Zwei Hypothesen versuchen diese Erscheinung zu erklären. Beide gehen davon aus, dass bei den Nothosauriden als Fischfresser an die ventrale Partie der Schläfengegend keine grossen mechanischen Anforderungen gestellt werden. Der Verfasser (1963) hat wie schon O. JAEKEL (1910) die Hypothese aufgestellt, dass die Nothosauriden ursprünglich zwei Schläfenöffnungen besaßen, also Diapsiden waren, und mit dem Wechsel ihrer Lebensweise den unteren Jochbogen reduzierten. J. VERSLUYS (1936) u. a. vertreten die Ansicht, dass der Schläfenpanzer der Sauropterygier von unten her ausgebuchtet worden sei. Die Beobachtungen am Schädel von *Paranothosaurus amleri* PEYER veranlassen mich nicht, meine Auffassung zu revidieren.

### 5. Charakteristik des Skelettes von *Paranotosaurus amsleri* PEYER

Da von *Paranotosaurus amsleri* PEYER das beinahe vollständige Skelett vorliegt, soll nicht nur der Schädel, sondern auch das postcraniale Skelett charakterisiert werden. Die Angaben über das Körperskelett sind der Arbeit von B. PEYER (1939) entnommen.

Der Schädel von *Paranotosaurus amsleri* PEYER ist akinetisch und monimostyl. Von oben gesehen erinnert sein Umriss an eine Rheinweinflasche. Der Schädel ist auffallend niedrig. Äussere Nasenöffnungen, Orbitae und die beiden Schläfenöffnungen sind dorsal gerichtet, die äusseren Nasenöffnungen nach hinten verlagert. Die Praemaxillaria bilden eine kräftige Schnauze. Die kleinen Nasalia sind voneinander nicht getrennt. Die grossen Frontalia nehmen an der Begrenzung der Orbitae teil. Ein kleines Lacrimale befindet sich innerhalb der Orbita. Das Praefrontale ist mit dem Frontale verschmolzen. Die vordere Umrandung der grossen Schläfenöffnung wird nur vom Postorbitale gebildet. Vorn endet die Schläfenöffnung mit einer lateral gelegenen verengten Partie. Die vorn breiten Parietalia verschmälern sich caudalwärts stark. Das grosse Foramen parietale befindet sich weit hinten. Kurz dahinter bilden seitliche Flügel der Parietalia die medianen Teile der caudalen Begrenzung der Schläfenöffnung. Das reduzierte Jugale beteiligt sich an der Bildung der Orbita nicht und keilt hinten zwischen Postorbitale und Maxillare aus. Das Quadratojugale ist reduziert oder fehlt vielleicht ganz. Der schwache Jochbogen wird nur vom Postorbitale und Squamosum gebildet. Die beiden Pterygoide sind von der Verbindung mit den Vomeres bis kurz vor dem Condylus occipitalis median fest verbunden. Palatina und Ectopterygoidea sind flache Platten, die zwischen den Choanen und dem Vorderrand der subtemporalen Öffnungen liegen. Praemaxillaria, Frontalia und Parietalia sind im adulten Zustande miteinander verschmolzen. Scleroticalringe sind vorhanden.

Der Unterkiefer ist lang und niedrig. Er zeichnet sich durch eine kräftige Symphyse aus. Der Kronenfortsatz ist nur schwach, der Processus retroarticularis dagegen sehr kräftig entwickelt. Die Grube für die Adduktoren des Unterkiefers, für Blutgefässe und Nerven ist ausgedehnt.

Die Bezahnung ist auf die Praemaxillaria, Maxillaria und Dentalia beschränkt. Das Gebiss ist thecodont. Die Praemaxillaria tragen jederseits 5 grosse Fangzähne, denen Antagonisten im Dentale entsprechen. Im Maxillare folgen nach 4–5 kleinen 2 grosse Fangzähne, dahinter eine grössere Zahl kleiner Zähne. An die grossen vorderen Fangzähne des Dentale schliessen sich zahlreiche kleine Zähne an.

Vom Zungenbeinapparat ist nur das Cornu branchiale I verknöchert.

Die Zahl der Praesacralwirbel beträgt 45, davon sind 19 Cervicalwirbel. Auf 5 Sacralwirbel folgen schätzungsweise 60 Caudalwirbel (erhalten sind nur 33). Die Wirbelkörper sind kurz und zylinderförmig, diejenigen des Halses ventral abgeplattet. Die Querfortsätze der Cervicalwirbel liegen ventral am Wirbelkörper, bei den Thoracalwirbeln gehen sie aus dem Wirbelbogen hervor. Der Übergang findet im Bereiche der vordersten Thoracalwirbel statt. Bei den rippentragenden Caudal-

wirbeln liegt der Querfortsatz ungefähr in der Wirbelmitte. Erst am Hinterrande des 5. Caudalwirbels treten kräftige Basalstümpfe mit Gelenkflächen für die Hämapophysen auf. Die Thoracolumbalwirbel zeigen eine ausserordentlich geringe Höhe der Dornfortsätze (Folge der Kompression?). Die 15 vordersten Cervicalrippen sind beilförmig, die folgenden Rippen nehmen an Länge zu und lassen Andeutungen von Zweiköpfigkeit erkennen. Sie inserieren am Wirbelkörper. Die Thoracolumbalrippen sind wahrscheinlich einköpfig und ihre Gelenkung steigt in caudaler Richtung zum Wirbelbogen auf. Die beiden letzten Thoracolumbalrippen sind kürzer und wenig gebogen. Von den 5 Sacralrippen konvergieren die 1. und 5. Rippe nach aussen und gewinnen so Anschluss an die Distalenden der benachbarten Sacralrippen. Die vordersten Caudalrippen sind ebenso lang wie die Sacralrippen. Querfortsätze für Rippen sind am 16. Caudalwirbel noch deutlich entwickelt. Grosse Hämapophysen setzen mit dem 5. Caudalwirbel ein; es waren deren mindestens 20.

Die Claviculae sind schlanke Knochenspangen mit lateral stark verbreiterten Enden. Ihr Proximalende trägt einen Falz zur Aufnahme der Interclavicula. Die Interclavicula ist ein querliegender, beiderseits zugespitzter Knochen mit einer Einziehung am cranialen Rande und einem unbedeutenden Höcker in der Mitte der caudalen Begrenzung. Die Scapula ist klein und zeichnet sich durch einen gebogenen zapfenartigen Fortsatz aus, der sich dorsal nach hinten und etwas nach innen erstreckt. Die Coracoide sind die grössten Knochen des Schultergürtels und miteinander durch eine mediane Symphyse verbunden. Vorder- und Hinterrand sind ausgeschnitten. An der Bildung des Acetabulums beteiligen sich alle drei Beckenknochen. Pubis und Ischium sind flächenhafte Elemente, die sich medianwärts fächerartig verbreitern. Die dorsale Partie des Iliums ist von auffällig geringer Grösse und besitzt einen kleinen, nach hinten gerichteten, stumpfen Fortsatz. Die Fenestra thyroidea ist von mässiger Grösse. Ein schlitzartiges Foramen obturatorium ist vorhanden.

Der kräftige Humerus ist leicht gebogen, das Femur gerade. Die Knochen des Zygopodiums erreichen kaum die halbe Länge des Stylopodiums. Vorn ist die Ulna, hinten die Tibia beträchtlich verbreitert. Eine Flexion im Ellbogen war offenbar nicht mehr möglich, während das Knie gebogen werden konnte. Die Elemente des Carpus und des Tarsus waren weitgehend knorpelig. Im Carpus sind nur 4 Elemente verknöchert: Intermedium, Ulnare und 2 distale Carpalia (?). Im Tarsus finden sich 3 verknöcherte Tarsalia: Intermedium, Fibulare und 1 Centrale (oder Tarsale dist.). Vom Metacarpus und den fünf Strahlen der Hand sind nicht alle Elemente erhalten. Das Metatarsale I ist breit und kurz. Die Phalangenformel des Fusses lautet: 2 3 4 5 4. Die Phalangen sind kurz und breit. Die distale Begrenzung der Endphalangen des Fusses ist flach bogenförmig.

Der gut entwickelte Gastralapparat zählt 48–49 Querspangen. Auf einen Wirbel entfallen nicht ganz 3 Spangen des Bauchrippenapparates. Jede Querspange besteht aus einem unpaaren Mittelstück und jederseits einem inneren und einem äusseren Seitenstück.

*Paranothosaurus amleri* PEYER erreichte eine Gesamtlänge von ca. 4 m. Die Länge des Schädels, gemessen von der Schnauzenspitze bis zum Hinterende des Condylus occipitalis, beträgt ca. 0,5 m.

## ZUSAMMENFASSUNG

Durch eine Neupräparation des Schädels des Typusexemplares von *Paranotosaurus amsleri* PEYER aus der Mittleren Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz) wurde es möglich, den Verlauf vieler Suturen zu verfolgen. Eine funktionelle Betrachtung des Schädels und des Gebisses erlaubt den Schluss, dass *Paranotosaurus amsleri* PEYER als gewandter Schwimmer mit Hilfe seines vollendeten Fanggebisses Fischen und Sauriern nachstellte. Er jagte dabei nicht nur an der Meeresoberfläche, sondern vor allem auch unter Wasser, wobei er seine Beute ganz herunterschluckte. Im Bau des Schädels zeigt *Paranotosaurus amsleri* PEYER weitgehende Übereinstimmung mit Vertretern der Gattung *Nothosaurus*. In kleinen funktionell bedeutungslosen Merkmalen stimmt er mit *Nothosaurus raabi* SCHROEDER (Unterer Muschelkalk) und mit Schädeln aus dem Hauptmuschelkalk überein, die *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER zugeschrieben werden. Nach einer Diskussion taxionomischer Probleme werden Schädel und postcraniales Skelett von *Paranotosaurus amsleri* PEYER charakterisiert.

## RÉSUMÉ

Par une révision préparatoire du crâne de *Paranotosaurus amsleri* PEYER du Trias moyen du Monte San Giorgio (Canton de Tessin, Suisse) il a été possible de suivre le cours de nombreuses sutures. Une étude fonctionnelle du crâne et de la dentition montre que *Paranotosaurus amsleri* PEYER chassait, étant un nageur agile, des poissons et des sauridés à l'aide de sa parfaite dentition de prise. Il ne chassait pas uniquement à la surface de la mer, mais surtout sous l'eau en avalant sa proie entièrement. Dans la structure du crâne *Paranotosaurus amsleri* PEYER se lie intimement avec les représentants du genre de *Nothosaurus*. Dans des caractères fonctionnels insignifiants, il correspond à *Nothosaurus raabi* SCHROEDER (Muschelkalk Inférieur) et aux crânes du Muschelkalk Principal, lesquels sont attribués à *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER. Après une discussion sur des problèmes taxionomiques le crâne et le squelette postcranial de *Paranotosaurus amsleri* PEYER ont été caractérisés.

## SUMMARY

After a further revision of preparation of the skull of *Paranotosaurus amsleri* PEYER of the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Canton Tessin, Switzerland) it has been possible to follow the course of many sutures. Having studied the function of skull and dentition one can conclude that *Paranotosaurus amsleri* PEYER, being an active swimmer, captured fishes and saurs by means of its perfect dentition of prey. It did not only chase at the surface of the sea but especially under water, swallowing its prey whole. The structure of the skull of *Paranotosaurus amsleri* PEYER is quite identical with the representatives of the genus *Nothosaurus*. On minor characteristics without any functional importance, it corresponds with *Nothosaurus raabi* SCHROEDER (Inferior Muschelkalk) and the skulls of the «Hauptmuschelkalk» which are attributed to *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER. After a discussion about taxionomical problems the skull and the postcranial skeleton of *Paranotosaurus amsleri* PEYER are being characterised.

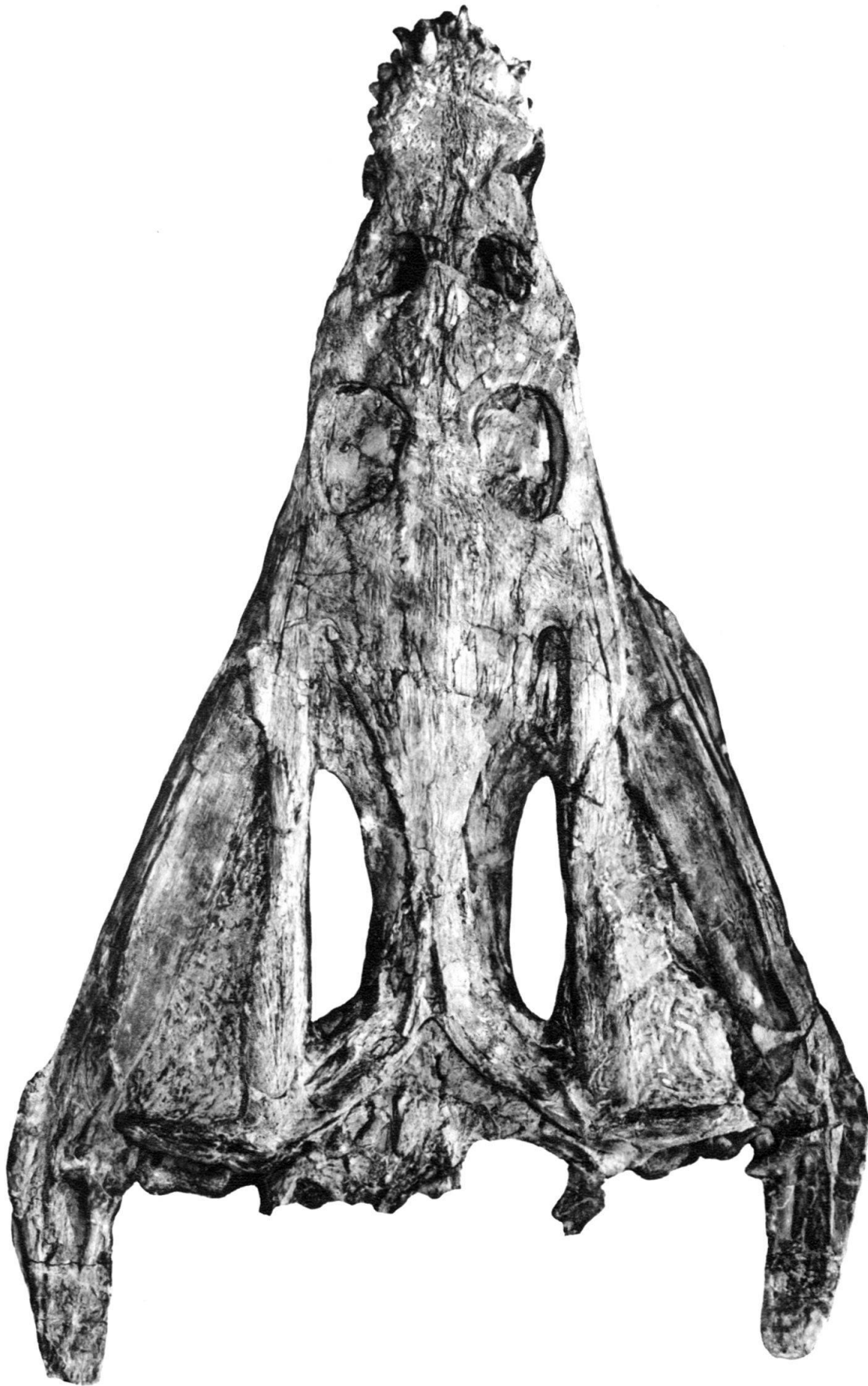
## VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

- EDINGER, T. (1921): *Über Nothosaurus*. Diss. Frankfurt a.M., Frankfurt a.M., 74 S., Tabelle, 16 Abb. (Maschinenschrift).
- FÜRBRINGER†, M. (1922): *Das Zungenbein der Wirbeltiere insbesondere der Reptilien und Vögel*. Nachgelassene Untersuchungen über *systematische Phylogenie mit besonderer Berücksichtigung der Wurzel der Säugetiere* (Herausg. H. BRAUS). Abh. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-natw. Kl., [B] 11, XII + 164 S., 12 Taf., Berlin u. Leipzig.
- JAEKEL, O. (1910): *Über das System der Reptilien*. Zool. Anz. 35/11, 324–341, 5 Textfig., Leipzig.
- KOKEN, E. (1893): *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Nothosaurus*. Z. Dt. geol. Ges. 45/3, 337–377, 11 Textfig., Taf. 7–11, Berlin.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1963): *Wege der Reptiliensystematik*. Paläont. Z. 37, 1/2, 61–87, 6 Abb., Stuttgart.
- (1963a): *I Sauri del Monte San Giorgio*. Archivio Storico Ticinese 16, 811–854, 31 Fig., 10 Taf., Bellinzona.
  - (1963b): *Die Saurier vom Monte San Giorgio*. Panorama, November 1963, 11–12, 5 Abb., Sandoz AG, Basel.
- MEYER, H. v. (1847–1855): *Zur Fauna der Vorwelt*. 2. Abth. *Die Saurier des Muschelkalkes*. VIII + 167 S., 70 Taf., Frankfurt a.M. (H. Keller).
- MÜNSTER, G. v. (1834): *Vorläufige Nachricht über einige neue Reptilien im Muschelkalke von Baiern*. N. Jb. Min., Geogn., Geol. u. Petrefaktenkde. 1834, 521–527, Stuttgart.
- (1834a): *Mitteilung an Professor BRONN gerichtet*. N. Jb. Min., Geogn., Geol. u. Petrefaktenkde 1834, 538–542, Stuttgart.
- PEYER, B. (1939): *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen*. XIV. *Paranothosaurus amsleri nov. gen. nov. spec.* Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 62, 1–87, 24 Textfig., 8 Taf., Basel.
- SCHROEDER, H. (1914): *Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias*. Abh. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst. [N.F.] 65, 98 S., 30 Textfig., 7 Taf., Berlin.
- VERSLUYS, J. (1936): *Kranium und Visceralskelett der Sauropsiden*. 1. *Reptilien*. In: L. BOLK et al., Handb. vergl. Anat. 6, 699–808, 99 Abb. i. Text, Berlin u. Wien (Urban u. Schwarzenberg).

## Tafel I

*Paranothosaurus amsleri* PEYER

Dorsalansicht des Schädels des Typusexemplares. 3/10 nat. Gr. Grenzbitumenhorizont der anisich/ladinischen Stufe der Trias. Cava Tre Fontane, Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz).  
J. AICHINGER phot.



## **Tafel II**

*Paranothosaurus amsleri* PEYER

Ventralansicht des Schädels des Typusexemplares. 3/10 nat. Gr. Grenzbitumenhorizont der anisich/ladinischen Stufe der Trias. Cava Tre Fontane, Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz).  
J. AICHINGER phot.

