

Ein Mixosaurier (Reptilia, Ichtyosauria) mit Embryonen aus der Grenzbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Schweiz, Kanton Tessin)

Autor(en): **Brinkmann, Winand**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **89 (1996)**

Heft 3

PDF erstellt am: **27.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-167942>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Mixosaurier (Reptilia, Ichthyosauria) mit Embryonen aus der Grenzbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Schweiz, Kanton Tessin)

WINAND BRINKMANN¹

Key words: *Mixosaurus*, embryos, Mixosauridae, Ichthyosauria, Grenzbitumenzone, Middle Triassic, Monte San Giorgio.

Schlüsselwörter: *Mixosaurus*, Embryonen, Mixosauridae, Ichthyosauria, Grenzbitumenzone, Mitteltrias, Monte San Giorgio.

Parole chiave: *Mixosaurus*, embrioni, Mixosauridae, Ichthyosauria, Zona limite bituminosa, Triassico medio, Monte San Giorgio.

ZUSAMMENFASSUNG

1957 wurden, während der Grabung an der Lokalität «Punkt 902», auf der Oberseite einer Dolomitplatte aus dem oberen Abschnitt der mittleren Grenzbitumenzone (spätes Anisium) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin) das teilweise artikulierte Skelett eines etwas mehr als einen Meter langen adulten *Mixosaurus* und zahlreiche, innerhalb und ausserhalb des grossen Individuums liegende, kleine Skelettelemente von derselben Gattung geborgen. Bei diesem Fund handelt es sich um ein trächtiges Weibchen mit Resten von mindestens drei, ca. 40 cm langen Embryonen, die in den Uteri in Kopfdlage angeordnet waren. Das Grössenverhältnis zwischen dem Muttertier und ihren Jungen sowie der sehr gute postcraniale Verknöcherungsgrad der letzteren weisen auf ein weit fortgeschrittenes Entwicklungsstadium der Embryonen hin. Danach waren die Jungtiere auf alle Fälle in einem geburtsfähigen Alter oder eventuell sogar bereits übertragen, so dass angenommen wird, dass Komplikationen bei der Geburt zum Tod der Embryonen und ihrer Mutter geführt haben.

ABSTRACT

In 1957, during the excavation at the site «Punkt 902», a partly articulated skeleton of an adult *Mixosaurus* slightly more than one meter long was discovered, along with numerous small bones of the same genus, which are laying inside and outside of the large individual, on the upper surface of a dolomitic slab from the upper part of the middle Grenzbitumenzone (Late Anisian) of Monte San Giorgio (Canton Ticino). This find represents a pregnant female and at least three, approximately 40 cm long embryos. The young, whose skeletons are now mostly disarticulated, were arranged in the uteri in head presentation, that is, were birth to have taken place, they would have been born head first. A comparison of the size of the mother with that of the juveniles, and the high degree of postcranial ossification of the latter indicate a very advanced developmental stage for the embryos. Thus, the young were surely ready for birth or even already past term. Therefore it is proposed, that complications during birth led to the deaths of the embryos and their mother.

RIASSUNTO

Nel 1957, durante gli scavi in località «Punkt 902» sul Monte San Giorgio (Canton Ticino), fu ritrovata, nella parte superiore della Zona limite bituminosa media (tardo-Anisico), una lastra di dolomia contenente uno scheletro di Mixosauro adulto, lungo poco più di un metro e numerosi individui di piccole dimensioni della stes-

¹ Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Karl Schmid-Str. 4, CH-8006 Zürich

sa specie, situati sia accanto sia internamente all'esemplare adulto. Il ritrovamento rappresenta una femmina gravida con resti di almeno 3 embrioni, lunghi circa 40 cm e già in posizione cefalica nell'utero della madre. I rapporti di dimensione fra la madre e gli embrioni, come pure il buon grado di ossificazione postcraniale, fa supporre uno stadio di sviluppo molto avanzato degli embrioni. Inoltre si ritiene che i giovani esemplari fossero in età natale o addirittura in fase di parto, tanto da poter ritenere che complicazioni sorte durante lo stesso abbiano portato alla morte degli embrioni e della madre stessa.

1. Einleitung

Seit 1924 graben Mitarbeiter der Universität Zürich in der marinen Mitteltrias des Monte San Giorgio (Tessiner Kalkalpen) nach Resten fossiler Wirbeltiere (Fig. 1). Die Geländearbeiten wurden zunächst unter der Leitung ihres Initiators Bernhard Peyer durchgeführt und dann von dessen Nachfolger Emil Kuhn-Schnyder bis 1975 fortgesetzt. In diesem, mehr als fünf Jahrzehnte umfassenden Zeitraum fanden in fast jedem Jahr Grabungen statt, die, sowohl hinsichtlich der Anzahl als auch der vorzüglichen Erhaltung und damit der besonderen wissenschaftlichen Bedeutung der geborgenen Fossilien, immer sehr ergiebig waren. Aus diesem Grund ist der Monte San Giorgio bei der einheimischen Bevölkerung bereits seit langem als «Berg der Saurier» bekannt und findet in Fachkreisen als herausragendes Fundgebiet mitteltriassischer Vertebraten weltweit Beachtung (Kuhn-Schnyder 1974, Peyer 1944). Im Jahr 1994 haben Mitarbeiter des Zürcher Paläontologischen Institutes und Museums (PIMUZ) die seit dem Jahr 1975 unterbrochenen Geländearbeiten wieder aufgenommen. Die neuen Grabungen am Monte San Giorgio erfolgen in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum in Lugano.

Das äusserst umfangreiche und oft sehr gut erhaltene Wirbeltier-Material, das die Zürcher Unternehmungen im Südtessin erbracht haben, umfasst wegen der dort zur Zeit der mittleren Trias vorherrschenden günstigen Einbettungs- und Erhaltungsbedingungen immer wieder auch mehr oder weniger vollständige Skelette. Damals, vor etwa 240 Millionen Jahren, waren in der westlichen Tethys Karbonatplattformen ausgebildet. Reste solcher Karbonatplattformen sind der San Salvatore bei Lugano und der Monte Caslano. In einer von Riffkomplexen umgebenen, relativ flachen, plattforminternen Depression von wahrscheinlich fünf bis zehn Kilometern Durchmesser und einer Tiefe von nicht einmal 100 m, die sich an der Position des heutigen Monte San Giorgio gebildet hatte, wurde während längerer Zeit das Bodenwasser nicht ausgetauscht. Es fehlte also eine vollständige Durchmischung der Wassersäule als Folge der paläogeographischen Lage. Das Meerwasser jenes Randbeckens war demnach in den unteren Schichten Sauerstoff-arm bis Sauerstoff-frei. Dadurch wurden die in seinem oberen Bereich (Oberflächenwasser) lebenden Wirbeltiere nach deren Absterben und Absinken auf den Grund im allgemeinen weder von Aasfressern noch durch stärkere Strömungen zerstört.

Dem marinen Sedimentationsraum entsprechend stammt das beobachtete Vertebraten-Material in der Regel von Fischen oder aquatischen Sauriern, also Reptilien, die sekundär zu einem Leben im marinen Milieu zurückgekehrt waren. Aber auch ein am Ufer damaliger Meere lebendes Eidechsen-ähnliches Reptil und ein grosser Landraubsaureier des Hinterlandes sind am Monte San Giorgio mit *Macrocnemus* bzw. *Ticinosuchus* nachgewiesen (Bernasconi 1994, Brack & Rieber 1993, Etter 1994, 1995, Rieber 1973b, Rieber (im Druck), Rieber & Sorbini 1983).

Die oben genannte Altersangabe von etwa 240 Millionen Jahren für die Fundschichten, die die mitteltriassischen Vertebraten des Tessins geliefert haben, basiert auf einer in

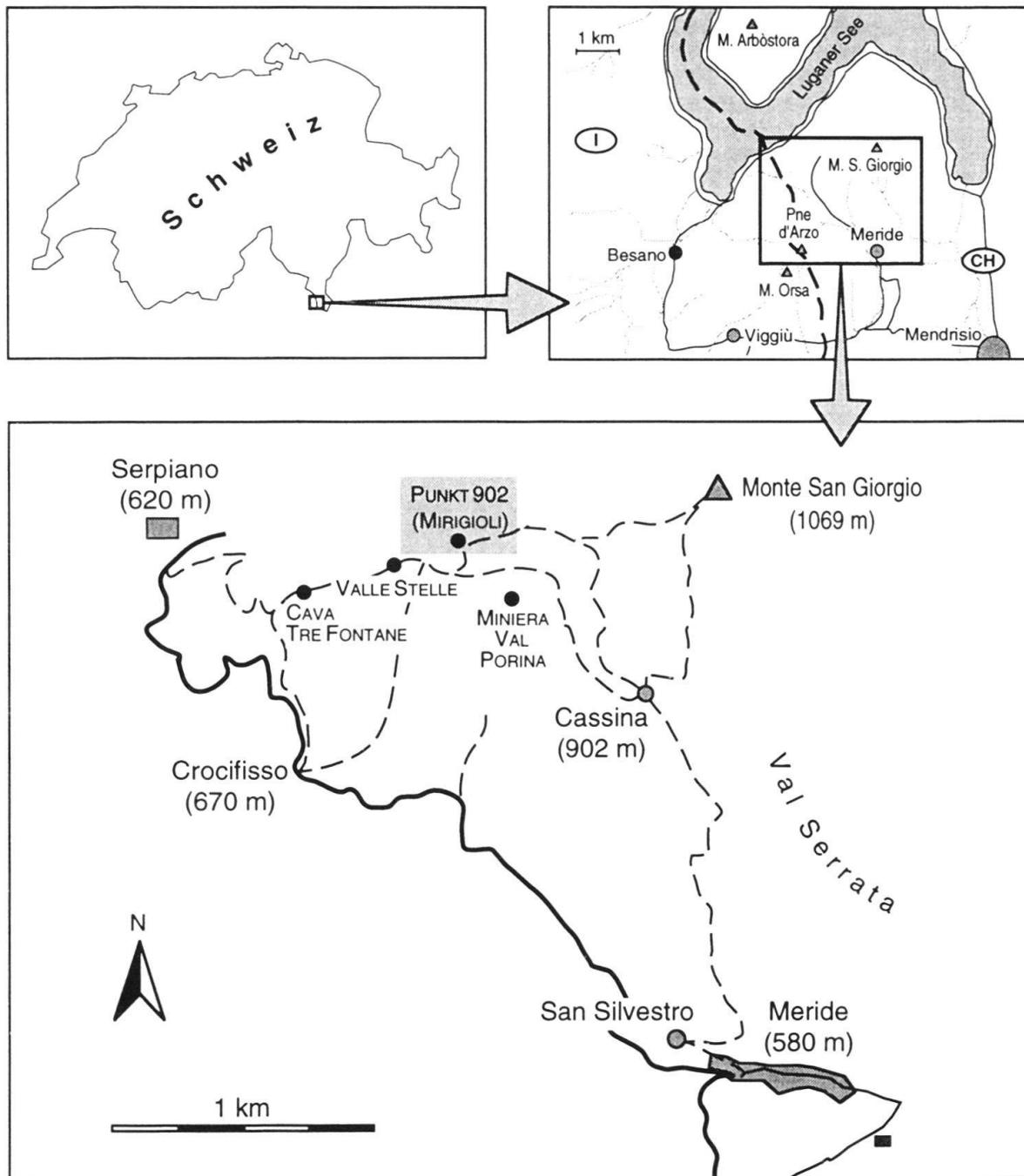


Fig. 1. Geographische Lage und Übersicht der Fundregion südlich des Luganer Sees mit wichtigen Lokalitäten der Tessiner Kalkalpen, die mitteltriassische Wirbeltiere der Grenzbitumenzone (Anisium/Ladinium) geliefert haben (schwarze Punkte). Kärtchen oben-rechts: Die etwa in Nord-Süd-Richtung verlaufende gestrichelte Linie kennzeichnet die Staatsgrenze zwischen der Schweiz (Tessin) und Italien (Lombardei). Der durch die Schweizer Grabungen berühmt gewordene Monte San Giorgio liegt zwischen den beiden südlichen Armen des Luganer Sees. Die ersten Grabungsaktivitäten in der Grenzbitumenzone fanden in Italien in der Umgebung von Besano statt. Untere Karte: Das hier beschriebene, aus der Bank 116 des oberen Abschnittes der mittleren Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio stammende *Mixosaurus*-Material PIMUZ T4830 wurde an der Lokalität «Punkt 902» (Mirigioli) geborgen.

neuester Zeit durchgeführten Datierung von Einzelkristallen (Zirkone) nach der U-Pb-Methode, die ein mittleres Alter von $241,2 \pm 0,8$ Millionen Jahren ergeben hat. Dieses Resultat wurde durch die Untersuchung eines biostratigraphisch korrelierten Pietra Verde-Horizontes aus den Buchensteiner Schichten der nordwestlichen Dolomiten bestätigt, für den dasselbe Alter ermittelt werden konnte (Mundil et al. 1996). Die Zirkone vom Monte San Giorgio stammen aus einer Bentonitlage der Bank [Schicht] 71 der Grenzbitumenzone (zur Gliederung siehe Rieber 1973a, S. 9).

Die in den mitteltriassischen Sedimenten der Tessiner Kalkalpen geborgenen Wirbeltiere stammen aus insgesamt fünf verschiedenen Fundniveaus. Bei dem ältesten Gesteinspaket, das die meisten Fossilien geliefert hat, handelt es sich um die in Fachkreisen weithin bekannte Grenzbitumenzone bzw. Besano Formation (erste mitteltriassische Vertebraten-Reste wurden bereits in der ersten Hälfte des letzten Jahrhunderts bei Besano in Italien entdeckt). Die Sedimente der Grenzbitumenzone (Anisium/Ladinium) bestehen aus geschichteten, stark bituminösen Tonschiefern und aus teilweise ungeschichteten, schwach bituminösen Dolomiten, in die selten Tuffit-Horizonte eingeschaltet sind. Am Monte San Giorgio weist die Grenzbitumenzone eine Mächtigkeit von ca. 12,5 bis 20 m auf. Darüber folgen, mit Abstand, in den ladinischen unteren Meride-Kalken drei weitere Fundhorizonte dicht aufeinander. Die jüngsten Fossilien stammen aus der sogenannten Kalkschiefer-Zone der oberen Meride-Kalke (höchstes Ladinium). Auf Grund der Tatsache, dass vollmarine Faunenelemente, wie die Fischsaurier, nur aus der Grenzbitumenzone bekannt sind, darf sicherlich geschlossen werden, dass der Einfluss des offenen Meeres in den jüngeren mitteltriassischen Schichten des Monte San Giorgio von unten nach oben hin abnimmt. Eine eingehende Darstellung hierzu gibt Furrer (1995). Weiter findet sich dort auch ein aktuelles stratigraphisches Profil des Monte San Giorgio und seiner Umgebung, in das die Positionen der Wirbeltier-führenden Schichten eingetragen sind.

Die weitaus erfolgreichste und zugleich grösste Zürcher Grabung wurde in der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio am sogenannten «Punkt 902» durchgeführt, für den früher auch der Geländename Mirigioli in Gebrauch war (Fig. 1). An dieser Lokalität wurden während der Sommermonate der Jahre 1950 bis 1968, weitgehend unter der Leitung von Kuhn-Schnyder, die Ablagerungen der Grenzbitumenzone systematisch und zu rein paläontologischen Zwecken abgebaut sowie alle Fossilien sorgfältig dokumentiert. Dabei gelang 1957 die Bergung eines ganz besonderen Ichthyosaurier-Fundes, der heute im Zürcher Paläontologischen Museum ausgestellt ist. Bei dem Exponat handelt es sich um eine Gesteinsplatte mit dem Skelett eines erwachsenen Mixosauriers (PI-MUZ T4830). Im Bereich der Leibeshöhle und oberhalb des adulten Tieres sind zahlreiche kleine Knochen zu sehen, die von mehreren Individuen derselben Gattung stammen. Meiner Ansicht nach liegen mit diesem Fischsaurier-Fund, wie auch bereits von anderen angenommen wurde, das Skelett eines trächtigen weiblichen *Mixosaurus* sowie Reste von Embryonen vor (Fig. 2).

In dem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass die Tessiner Kalkalpen mit den gleichalten Fossil-Fundpunkten am Monte San Giorgio auf schweizerischem und bei Besano auf italienischem Gebiet in der Erforschungsgeschichte der für die Mitteltrias charakteristischen Gattung *Mixosaurus* bereits mehrfach eine entscheidende Rolle gespielt haben. So gelang im letzten Jahrhundert bei Besano nicht nur der Erstnachweis artikulierter Skelette dieses Fischsauriers, sondern es war auch eine 1919 bei Meride (Tessin)

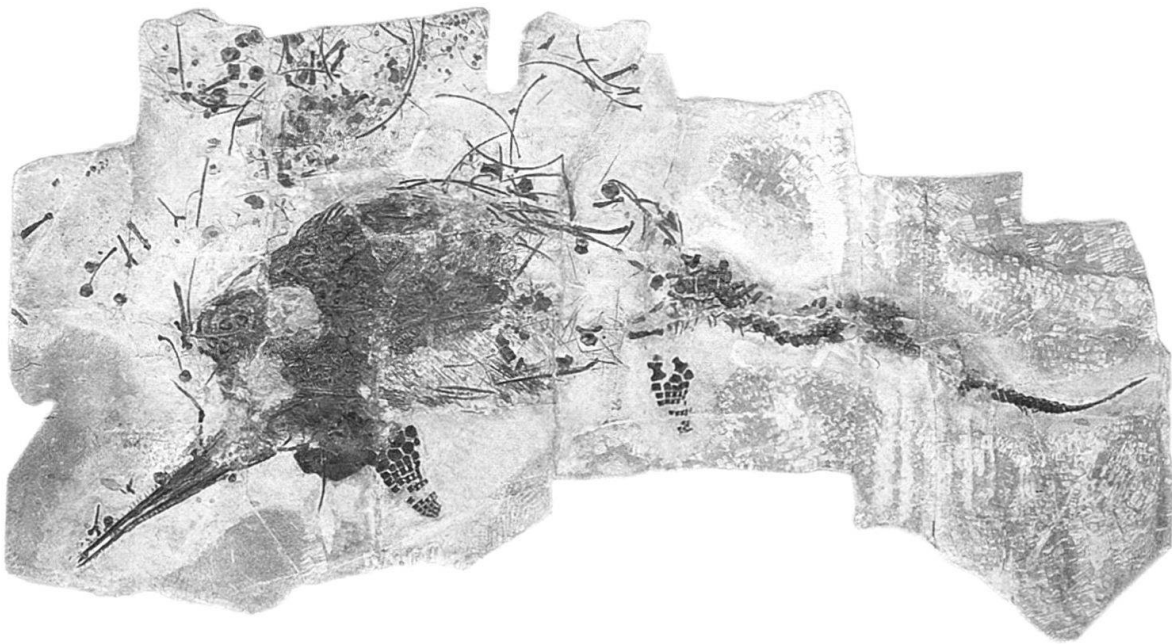


Fig. 2. Trächtiges Mixosaurier-Weibchen mit mindestens drei zerfallenen Embryonen (PIMUZ T4830). Das Muttertier weist eine Gesamtlänge von etwas mehr als einen Meter auf. Die Jungtiere waren ca. 40 cm lang. Die grossen und kleinen Knochen liegen auf der Oberseite einer unregelmässig begrenzten Dolomitplatte.

gefundene Mixosaurier-Vorderextremität, die Peyer fünf Jahre später zur Aufnahme der ersten Grabung am Monte San Giorgio veranlasste. Im Verlauf der Geländearbeiten stellte sich dann heraus, dass Ichthyosaurier mit weniger als 1,50 m Körperlänge, und damit Fischsaurier-Material in der für Mixosaurier typischen Grössenordnung, zu den häufigsten Fossilien des Monte San Giorgio gehören. Schliesslich konnte am Monte San Giorgio der im Rahmen dieser Arbeit untersuchte Fund T4830 geborgen werden. Damit stammt auch der erste direkte Beleg für Lebendgeburt bei triassischen Ichthyosauriern aus den Tessiner Kalkalpen.

Der Nachweis der Viviparie bei Fischsauriern ist bereits sehr alt. Die frühesten Diskussionsbeiträge zu dieser fortpflanzungsbiologischen Tatsache finden sich in der paläontologischen Literatur aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Schon der älteste noch erhaltene vollständigere Fischsaurier-Fund, der 1749 im unteren Jura von Süddeutschland geborgen wurde und heute im Naturkundemuseum Stuttgart aufbewahrt wird, gab Anlass, über den Geburtsablauf bei diesen Reptilien nachzudenken. Bei dem Material handelt es sich um eine Gesteinsplatte mit den ineinander verschachtelten Skeletten eines grossen (adulten) und eines kleinen Individuums der für den späten Lias charakteristischen Gattung *Stenopterygius*. Mit dem erwachsenen Exemplar liegt ein trächtiges Weibchen, mit dem kleinen ein sehr grosser Embryo vor, der, in Kopfendlage, noch im Geburtskanal des Weibchens steckt (Fig. 9). Es war der seit 1817 im Königlichen Naturalienkabinett zu Stuttgart als Sammlungsbetreuer wirkende Medizinalrat Georg Friedrich Jäger, der diesen Fund richtig zu deuten verstand und 1842 als erster darauf hinwies, dass die Fischsaurier zu den lebendgebärenden Reptilien gehören könnten (Adam 1971). 1846 machte dann Pearce auf einen Embryo aus dem unteren Jura von England aufmerksam,

der ebenfalls zusammen mit dem Muttertier auf einer Gesteinsplatte lag. Dieses Material gehört zu der für den frühen Lias typischen Gattung *Ichthyosaurus*. Inzwischen liegen nach Böttcher (1990) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer mehr als 46 adulte Exemplare mit Jungtieren von *Stenopterygius* vor. Während das fast weltweit über viele Museen verstreute entsprechende *Stenopterygius*-Material also relativ häufig ist, sind Funde von *Ichthyosaurus*-Embryonen bis heute ausserordentlich selten geblieben (Deeming et al. 1993, 1995).

In der Trias sind direkte Beweise für Lebendgeburt bei Fischeosauriern eine noch weit aus grössere Rarität. Bis vor wenigen Jahren war allein das Mixosaurier-Weibchen T4830 bekannt und innerhalb der Gattung *Mixosaurus* ist dieses Exemplar nach wie vor das einzige geschlechtsreife Individuum, das zusammen mit Resten von Embryonen geborgen wurde. Ansonsten sind in der neueren Fachliteratur bisher erst zwei weitere Embryonen-Funde bei triassischen Ichthyosauriern genannt worden. Bei dem einen Fund handelt es sich um einen 1993 in der Grenzbitumenzone (Anisium/Ladinium) von Besano (Italien) entdeckten grösseren Shastasauriden mit kleinen Knochen in der Leibeshöhle (Dal Sasso 1993, Teruzzi & Dal Sasso 1995). Ausserdem soll von der sehr grossen, für die Obertrias charakteristischen Gattung *Shonisaurus* mindestens ein Embryo aus Nevada vorliegen (Massare & Callaway 1988). Die maximale Länge jenes Fischeosauriers, der von Camp (1980) eingehend beschrieben wurde, wird auf der Basis isolierter Skelettelemente auf 15 m geschätzt. Nach einer neuen Rekonstruktion von Kosch (1990) erreichte das Meeresreptil eine sichere Länge von 13,6 m.

2. Material und Methode

1957 wurden auf der in der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio durchgeführten Grabung am «Punkt 902» erstmals Reste von Fischeosauriern freigelegt. Noch im selben Jahr konnte auch das unter der Nummer T4830 katalogisierte und zu der Gattung *Mixosaurus* gehörende Ichthyosaurier-Material gesammelt werden (Fig. 2). Dieser Fund stammt aus der Bank 116, und wurde, wie wir Kuhn-Schnyder's Jahresberichten entnehmen können, erst gegen Ende der entsprechenden Grabungssaison zufällig in einer Dolomitbank entdeckt, die planmässig dann ein Jahr später, also 1958, abgebaut worden ist. Nach einer unveröffentlichten Zusammenstellung der registrierten Funde dieser Grabung von Heinz Lanz wurden die stratigraphisch jüngsten Ichthyosaurier-Reste in der Bank 132 geborgen, womit das Vorkommen der Fischeosaurier an der Lokalität «Punkt 902» anscheinend auf den mittleren und unteren Teil der Grenzbitumenzone beschränkt ist (zur Gliederung der Grenzbitumenzone vergleiche Brack & Rieber 1993, 1994, Rieber 1973a, Rieber & Sorbini 1983). Weiterhin ist der Funddatei zu entnehmen, dass das Mixosaurier-Material T4830 auf der Oberfläche der Dolomitbank lag, so dass davon ausgegangen werden darf, dass es von oben her präpariert worden ist. Ausserdem geht aus einer Fundskizze hervor, dass die Gesteinsplatte zum Zeitpunkt der Bergung in mindestens 22 Teile zerbrochen war.

Im Dezember 1957 wurden die einzelnen Teile des Fundes T4830 von Fritz Buchser zusammengesetzt, in einen rechteckigen, nämlich 125,5 cm langen und 70,5 cm breiten Holzrahmen eingebaut sowie eingegipst und damit für die Präparation vorbereitet. Aus den Bruchstücken selbst entstand eine ebenfalls annähernd rechteckige, aber unregelmässig begrenzte Gesteinsplatte, auf der das trüchtige Mixosaurier-Weibchen mit den



Fig. 3. Gesamtinterpretation des teilweise zerfallenen *Mixosaurus*-Fundes PIMUZ T4830. Der adulte *Mixosaurus* wurde in dextro-ventraler Lage eingebettet. Im Bereich des Rumpfes und oberhalb des grossen Skelettes sind, zwischen den Hartteilen des Muttertieres, auch zahlreiche kleine Knochen der mindestens drei Embryonen zu sehen.

Embryonen-Resten, in halber Seitenlage und leicht nach ventral gekrümmt, liegt. Das adulte *Mixosaurus*-Skelett, bei dem Schnauzenspitze (Unterkiefer) und hinterste Schwanzwirbel zueinander noch dieselbe Lage und somit den gleichen Abstand wie im Leben des Tieres aufweisen, nimmt fast die gesamte Länge der dolomitischen Unterlage ein. Als maximale Ausdehnungen der Fossil-tragenden unregelmässigen Gesteinsplatte können eine Länge von 109,5 cm und eine Breite von 56,5 cm ermittelt werden. Die ausserhalb des mütterlichen Körpers verstreut liegenden Embryonen-Reste, zwischen denen sich auch disartikulierte Knochen des erwachsenen Mixosauriers finden, sind auf einen etwa 58 mal 28 cm grossen Abschnitt im linken-oberen Bereich des Dolomits beschränkt. Dieses aus Skelettelementen bestehende Streufeld muss im Gelände deutlich über die obere und zumindest etwas über die linke Kante der geborgenen Gesteinsplatte hinausgereicht haben. Es bricht heute an jenen Rändern abrupt ab, weil die entsprechenden Teile der Bank 116 fehlen.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird das unter der Nummer T4830 inventarisierte Material eingehend beschrieben und anschliessend mit den bereits erwähnten, aus dem Europäischen Jura seit langem bekannten trächtigen weiblichen Fischeosauriern der Gattungen *Stenopterygius* und *Ichthyosaurus* sowie den zusammen mit ihnen geborgenen Embryonen verglichen. Hinsichtlich der Taphonomie sollen hier jedoch nur die Umstände diskutiert werden, die zum Tod des weiblichen Mixosauriers und der Embryonen geführt haben könnten. Eine Darstellung der ebenfalls sehr interessanten biostratigraphischen Vorgänge, die auf unseren *Mixosaurus*-Fund nach dem Tod der Tiere und vor der Einbettung der Leichen eingewirkt haben müssen, wird an anderer Stelle gegeben. Für die Interpretation des Fundes T4830 als trächtiges Mixosaurier-Weibchen mit zerfallenen Jungtieren waren, neben Schlussfolgerungen, die sich zwangsläufig aus der Fundsituation ergaben, vor allem neuere Erkenntnisse über den Geburtsvorgang und die Weichteilanatomie hilfreich, wie sie in den letzten Jahren vor allem von Böttcher (1989, 1990), Deeming et al. (1993, 1995) und Hungerbühler (1991) durch Untersuchung entsprechender jurassischer Taxa für diese Meeresreptil-Gruppe gewonnen werden konnten.

So beschäftigte sich Böttcher (1989) mit der Ernährungsweise bzw. dem Verdauungstrakt (Magenaufbau) von *Stenopterygius* und der ebenfalls unterjurassischen Gattung *Leptopterygius* sowie (1990), nur an Hand von *Stenopterygius*, eingehend mit der Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier. Für das zuletzt genannte Taxon konnte Böttcher (1990) schlüssig nachweisen, dass bei keinem der vielen Funde grosser Fischeosaurier-Skelette, bei denen kleine Exemplare derselben Gattung in der Leibeshöhle enthalten sind, ein Kriterium auf gefressene Jungtiere hindeutet. Deshalb muss es sich bei den kleinen Individuen insgesamt um Embryonen handeln, eine Schlussfolgerung, die wiederum gut zu belegen ist. Damit darf davon ausgegangen werden, dass Kannibalismus, entgegen früherer Ansichten, bei Ichthyosauriern nicht nachgewiesen ist. Eine solche Stirpivorie wurde in der Vergangenheit des öfteren für möglich gehalten und insbesondere von Branca (1908a, 1908b) und Ottow (1951) ausführlich diskutiert. Diese Autoren nahmen, wie andere auch, an, dass es sich zumindest bei einigen der in der Rumpfregeion grosser *Stenopterygius* liegenden kleinen Exemplare um gefressene Jungtiere handeln könnte. Die überzeugenden Ergebnisse Böttcher's, die Kannibalismus für das gesamte Fischeosaurier-Fundgut ausschliessen, veranlassten Benton (1991) zu der Feststellung, dass damit das seit langem überholte, aber dennoch immer wieder bemühte Reptil-Bild früherer Zeiten, als man sich solche Wirbeltiere grundsätzlich nur als primitive Bestien mit massloser Fressgier vorstellen konnte, in einem weiteren Punkt überwunden ist, der nun ebenfalls endgültig der Vergangenheit angehört.

Nach Böttcher beschäftigten sich zum einen Deeming et al. (1993, 1995) im Rahmen der Untersuchung eines 1985 entdeckten seltenen *Ichthyosaurus*-Embryos, der ebenfalls zusammen mit dem Muttertier geborgen wurde, mit der Viviparie der Fischeosaurier und gaben weitere Informationen zu deren Fortpflanzungsbiologie, wobei sie auch den Geburtsablauf bei dieser Meeresreptil-Gruppe erneut diskutierten. Zum anderen bearbeitete Hungerbühler (1991) im Rahmen einer Diplomarbeit erstmals detailliert und unter ganz verschiedenen Gesichtspunkten frühembryonale Stadien von *Stenopterygius quadriscissus*.

Abschliessend ist noch anzumerken, dass das hier untersuchte trachtige Mixosaurier-Weibchen mit Embryonen in der Literatur bereits mehrfach kurz erwahnt worden ist, so z.B. von Bottcher (1990), Brinkmann (1994, 1995, 1996), Burgin et al. (1989), Kuhn-Schnyder (1974) und Massare & Callaway (1988).

3. Beschreibung

Ordnung Ichthyosauria BLAINVILLE, 1835

Familie Mixosauridae BAUR, 1887 (1887a, 1887b)

Gattung *Mixosaurus* BAUR, 1887 (1887a, 1887b)

Weiblicher *Mixosaurus* mit Embryonen (PIMUZ T4830)

(Fig. 2 bis 7)

Der unter der Bezeichnung T4830 inventarisierte Fund umfasst das noch teilweise artikulierte Skelett eines trachtigen Weibchens der Gattung *Mixosaurus* sowie zahlreiche Skelettelemente von mindestens drei weitestgehend zerfallenen Embryonen, wobei aus einer grosseren Anzahl parallel angeordneter kleiner Wirbelsaulen-Abschnitte in der Rumpfregeion der Mutter wahrscheinlich geschlossen werden kann, dass der Wurf in vivo mehr als drei Embryonen umfasste, die hinsichtlich ihrer Entwicklung weit fortgeschritten waren.

Fundort: «Punkt 902» (Mirigioli) am Monte San Giorgio, Tessin (Schweiz). Koordinaten der Landeskarte der Schweiz: 716.515/085.500.

Fundsicht: Bank 116 (Dolomit) der mitteltriassischen Grenzbitumenzone (Anisium/Ladinium) des Monte San Giorgio. Die Bank [Schicht] 116 gehort nach Brack & Rieber (1993, S. 446, 1994, S. 32), Rieber (1973a, S. 9) sowie Rieber & Sorbini (1983, S. 11–12) zum oberen Abschnitt der mittleren Grenzbitumenzone (*Nevadites*-Zone = *Secedensis*-Zone), also in das spate Anisium.

Masse: Das Skelett des grossen *Mixosaurus* hat eine Lange von etwas mehr als einen Meter. Messungen entlang des Schadels (Unterkiefer) und des teilweise nur vermuteten Verlaufs der Wirbelsaule ergeben fur die Gesamtlange Werte um 1,10 bis 1,15 m. Diese Angabe ist vor allem wegen des sich nicht mehr im Verband befindenden Rumpfabschnittes des Achsenskelettes unsicher. Die Unterkiefer des adulten Exemplares sind ca. 22 cm lang. Praecaudalwirbelkorper des weiblichen *Mixosaurus* weisen eine Hohe von 14 bis 15 mm und, cranio-caudal gemessen, eine Lange von 8 bis 9 mm auf.

Typische Masse der embryonalen *Mixosaurus*-Knochen umfassen Unterkiefer-Langen von 9,7 bis 10,1 cm, Wirbelkorper-Hohen von 4 bis 4,8 mm und Wirbelkorper-Langen von 2,1 bis 2,7 mm.

Das halb auf der Seite liegende und, mit Ausnahme des hinteren Abschnittes der Schwanzwirbelsaule, insgesamt leicht nach ventral gebogene Skelett des grossen Mixosauriers ist von sinistro-dorsal zu sehen (Fig. 2, 3). Es weist eine Lange von etwas mehr als einen Meter auf und ist teilweise disartikuliert. Vom Schadels sind noch die beiden Unterkiefer sowie das linke Jugale im Verband erhalten geblieben. Im Bereich des Rumpfes wurden die Wirbel und Rippen in erheblichem Umfang aus ihrer naturlichen Position verlagert und finden sich oft sogar ausserhalb der dorsalen Korperbegrenzung wieder. Ein auf einer Scapula ruhendes Rippenfragment wurde so weit in die Brustregion verschoben, dass es nach unten, uber den ventralen Rand des Korpers, hinausragt. Ein praecaudaler Wirbelbogen und ein Zentrum finden sich nahe der Schnauzenspitze. Vor allem in zwei Regionen des Rumpfes, vorn und in der Mitte oben, fehlen die teilweise wie in einer eigenen Schicht auf dem Dolomit liegenden Knochen des Muttertieres. Einige der Skelettelemente, die dort gelegen haben, sind allerdings noch durch Abdrucke in der Bankoberflache nachweisbar. Von den Extremitaten sind jeweils eine weitgehend artikulierte Vorder- und Hintergliedmasse erhalten geblieben. Zwischen diesen fast vollstandigen Flossen, die allerdings etwas nach dorsal versetzt sind, konnen in der Nahe der

und die Fundsituation nicht das Ergebnis eines zufälligen Absinkens zeitlich nacheinander angefallener Leichen unterschiedlichen Alters oder sogar verschiedener Taxa an derselben Stelle des Meeresbodens ist.

Weiter sei darauf hingewiesen, dass die kleinen und grossen Knochen oft zerbrochen sind. Viele dieser Brüche sind sicherlich mit den Beanspruchungen erklärbar, die während der Kompaktion des Einbettungsmediums auf die Skelettelemente eingewirkt haben. Für einen Teil der Zerstörungen an den Hartteilen sind allerdings auch Ereignisse verantwortlich, die zwar postmortal auf dem Grund des Beckens, aber vor der Versiegelung der Kadaver mit Sediment stattgefunden haben müssen und auf die in einer gesonderten Arbeit zur Biostratinomie des Fundes eingegangen werden soll.

3.1. Vordere Körperhälfte des grossen Individuums

Die im Verband erhalten gebliebenen, distal vollständigen Unterkiefer des grossen Mixosauriers wurden leicht auseinandergeklappt eingebettet (Fig. 4). Die linke Mandibel ist von medio-dorsal, die rechte ausschliesslich von innen zu sehen. Bei der letzteren fehlt der gesamte proximale Teil. Der körpernahe Abschnitt des linken Unterkiefers liegt unvollständig vor. Zwar ist im proximalen Bereich ebenfalls ein Stück der Mandibel verlorengegangen; die Region des Kiefergelenkes ist jedoch teilweise noch intakt, so dass unter anderem das Articulare erhalten und auf diesem die entsprechende Gelenkgrube für das Quadratum des Oberschädels deutlich zu sehen ist. Damit kennen wir von dem linken Unterkiefer nicht nur die distale, sondern auch die proximale Begrenzung, was, da die beiden überlieferten Abschnitte zueinander noch in der natürlichen Position liegen, die Ermittlung seiner Länge mit etwa 22 cm erlaubt. Die Mandibeln weisen zahlreiche Zähne auf. Ihre Kronen zeigen distal eine spitzkonische Gestalt und werden nach hinten sowohl breiter als auch stumpfer. Echte Quetschzähne sind aber nicht ausgebildet! Einige Zähne haben ihre Kronen verloren, so dass nur noch die jeweils mit einer Bruchfläche versehenen Wurzeln in den Vertiefungen der Unterkiefer stecken. Andere sind aus den zahntragenden Knochen herausgefallen und jetzt isoliert vorhanden. Mehrere einzelne Zähne finden sich distal zwischen den beiden Mandibeln und oberhalb, aber in enger Nachbarschaft des rechten Unterkiefers.

Das linke Jugale schliesst lateral an die entsprechende Mandibel an und liegt, von oben gesehen, tiefer in der Plattenebene als die Unterkiefer. Eine solche Überlieferungsweise von Jochbeinen ist gar nicht selten. Sie kommt ebenso bei vollständigen Fischeosaurier-Schädeln vor, die in dorso-ventraler Lage eingebettet worden sind. Oberhalb des distalen Schnauzenendes fällt ein Praemaxillar-Bruchstück auf, das zum Oberschädel des adulten Individuums gehört.

In der vorderen-oberen Rumpfregeion des Muttertieres sind in zwei Gruppen disartikulierte, aber gut erhaltene Praecaualwirbel überliefert worden, an denen Höhen- und Längenmasse gewonnen werden konnten, obwohl sie von verschiedenen Seiten zu sehen sind. Die Messungen an den Wirbelkörpern ergaben Höhen von 14 bis 15 mm und Längen von 8 bis 9 mm. Wenn wir die Länge zur Höhe ins Verhältnis setzen, erhalten wir Werte von 0,57 bis 0,6. Diese Ergebnisse passen hervorragend zu der Form der Dorsalwirbel der Gattung *Mixosaurus*, für die ein Längen/Höhen-Index grösser als 0,5 typisch ist. Die disartikulierten und zum Teil fragmentierten Rippen sind, soweit erkennbar, anscheinend einköpfig, obwohl ihre Artikulationsflächen teilweise recht lang sind.

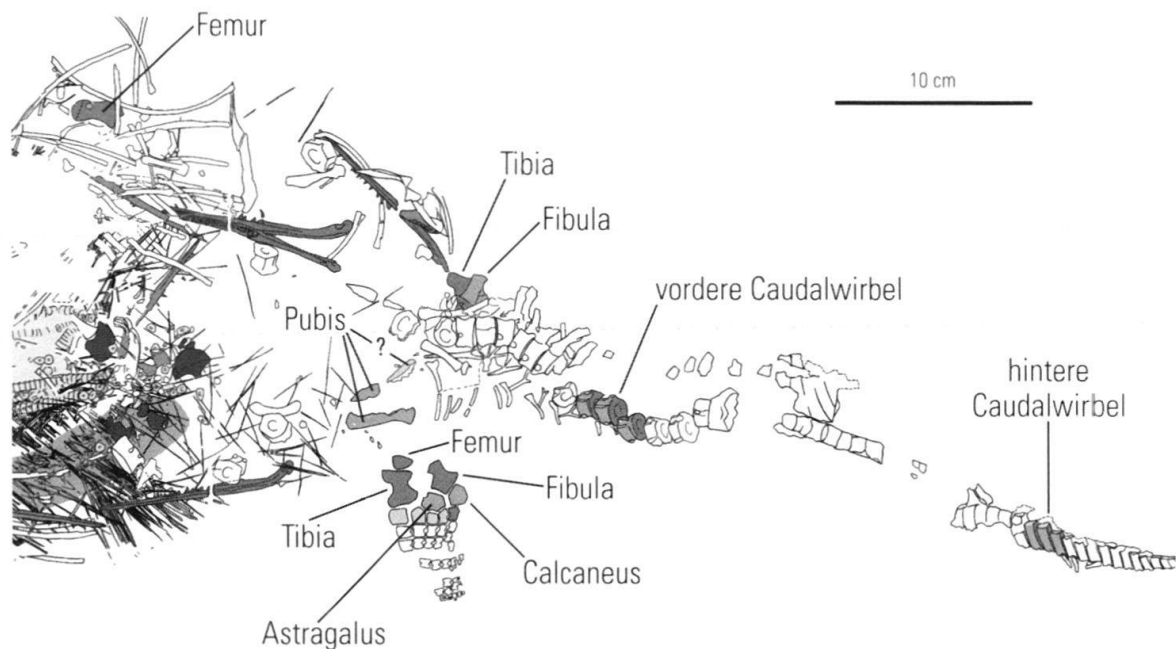


Fig. 5. Detailzeichnung des hinteren Körperabschnittes des erwachsenen Mixosauriers PIMUZ T4830. Oberhalb der Schwanzwirbelsäule, sowie teilweise von ihr verdeckt, sind die Tibia und Fibula der rechten Hinterextremität zu sehen.

Die Morphologie der weitgehend vollständigen und beinahe noch an der ursprünglichen Position im Skelettverband liegenden Vorderextremität wird im Bereich der Ulna von einer Scapula verdeckt. Der Humerus ist geringfügig verdrückt und insbesondere caudo-distal unvollständig. Auch die Oberfläche des Radius zeigt Beschädigungen. Trotzdem ist dieser Knochen überwiegend erhalten geblieben. Von der Ulna fehlt der proximale Teil. Das Radiale, Intermedium und Ulnare liegen ebenso vollständig vor wie die daran anschließenden distalen Elemente der Handwurzel, die Metacarpalia und die ersten, proximalen Phalangen. Im mittleren Bereich aller Digni wird der kontinuierliche Verlauf der Strahlen durch eine jeweils fehlende oder nach distal verschobene Phalange unterbrochen. Dann setzen sich die Digni bis zu ihrem Ende weiter fort. Die durch diese Unterbrechung entstandene Lücke im Autopodium entspricht in allen Strahlen der Länge eines Fingergliedes. Der äusserste Abschnitt der Hand ist demnach zumindest weitestgehend, wenn nicht sogar ganz erhalten geblieben. Zwischen einzelnen Phalangen kann dort allerdings manchmal ein geringfügiger seitlicher Versatz beobachtet werden. Hinter der Flosse sind im Bereich der Elle und der proximalen Handwurzelknochen-Reihe untereinander ein Pisiforme und ein weiteres Knochenelement (neomorph?) angeordnet.

Für die Zuweisung dieser Vorderextremität zu einer der beiden Körperseiten ist das Caput des Oberarmknochens von besonderer Bedeutung. So ist entlang des cranio-proximalen Randes des Humerus-Gelenkkopfes eine geschwungene, schmale Region mit besonders glatter, medio-lateral leicht gerundeter Oberfläche sichtbar, die nach vorn-unten allmählich breiter wird und hinten durch eine Kante deutlich vom Schaftbereich abgesetzt ist. Bei dieser geschwungenen Region mit besonders glatter Oberfläche kann es sich nur um den mit dem Glenoid des Schultergürtels artikulierenden Teil des Humerus-Ge-

lenkkopfes handeln, der sich hauptsächlich auf der Dorsalseite des Oberarmknochens erstreckt. Da der Humerus ausserdem physiologisch richtig orientiert ist, haben wir mit diesem Skelettelement folglich den linken Oberarmknochen vor uns und können die weitgehend noch im Verband erhaltenen Flosse demnach als linke Vorderextremität identifizieren.

Auch die vor der Gliedmasse liegende Scapula und das nach cranio-dorsal unter dem Schulterblatt hervorragende Coracoid lassen sich dem linken Thoracalgürtel zuordnen. Die marginal leicht beschädigte Scapula ist aus ihrer ursprünglichen Position um 180 Grad nach unten geklappt, so dass ihre mediale Seite jetzt nach lateral und die dem Rabenschnabelbein zugewandte Kante sowie der am Glenoid beteiligte unvollständige Abschnitt des Schulterblattes nach oben weisen.

3.2. Hintere Körperhälfte des grossen Individuums

In der hinteren Rumpffregion des adulten Individuums finden sich vier weitere isolierte Wirbelkörper aus dem disartikulierten praecaudalen Abschnitt des grossen Achsenskelettes. Zwei davon liegen nahe der ventralen, die beiden anderen in der Nähe der dorsalen Körperbegrenzung (Fig. 5). Im caudalen Teil des Rumpfes sind ebenfalls wie zufällig grosse Rippen und Rippenbruchstücke verstreut. Mindestens eine Rippe im Rumpf/Schwanz-Übergangsbereich weist ein Tuberculum und ein Capitulum auf, was darauf hindeutet, dass bei Mixosauriern in der hinteren Dorsalregion und im vordersten Caudalabschnitt doppelköpfige Rippen vorkommen. Diese Feststellung passt auch gut zu Wirbelkörpern mit Diapophyse und Parapophyse, die in den genannten Skelettabschnitten zu beobachten sind.

Die auf Höhe des Beckengürtels beginnende, in ihrem Verlauf erhaltungsbedingt wiederholt Unterbrechungen aufweisende und damit in vier künstliche Abschnitte gegliederte Schwanzwirbelsäule des trächtigen Weibchens wird proximal zunächst von Zentren aufgebaut, die den hinteren dorsalen Wirbelkörpern morphologisch recht ähnlich sehen. Im vordersten Abschnitt des caudalen Achsenskelettes sind, wenn auch fragmentarisch, die oberhalb der Zentren liegenden Neuralbögen weitgehend erhalten geblieben. Im zweiten, etwas nach ventral versetzten Abschnitt fehlen diese Bögen der entsprechenden Schwanzwirbel fast ganz. Im dritten Abschnitt des caudalen Achsenskelettes können oberhalb der vordersten Zentren, die dort sehr starke Deformationen aufweisen, mindestens vier überaus lange fragmentarische Dornfortsätze beobachtet werden, deren Spitzen schräg nach cranio-dorsal gerichtet sind. Dieser Befund weist darauf hin, dass in jenem Bereich des Achsenskelettes die Basis der Schwanzflosse zu vermuten ist, die ja, im Gegensatz zu den später in der Erdgeschichte auftretenden Fichsauriern mit im grossen und ganzen sichelförmiger Schwanzflosse, bei Mixosauriern dorso-ventral höchstwahrscheinlich zwar erheblich schmaler, cranio-caudal dafür aber bedeutend länger war. Auf Grund des zuletzt genannten Umstandes ist es deshalb auch nicht verwunderlich, dass wir diese für die Gattung *Mixosaurus* charakteristischen, besonders langen *Processi spinosi* der Schwanzflossenbasis relativ weit vorn am caudalen Achsenskelett finden. Der erhaltungsbedingt vierte und letzte Abschnitt der Schwanzwirbelsäule des erwachsenen Individuums besteht aus immer kleiner werdenden Zentren, die zunächst sowohl kurz als auch seitlich komprimiert sind. Eine solche Form ist für hintere Schwanzwirbelkörper typisch. Da der Umfang der Zentren schliesslich bis an die Grenze des mit blossen Auge

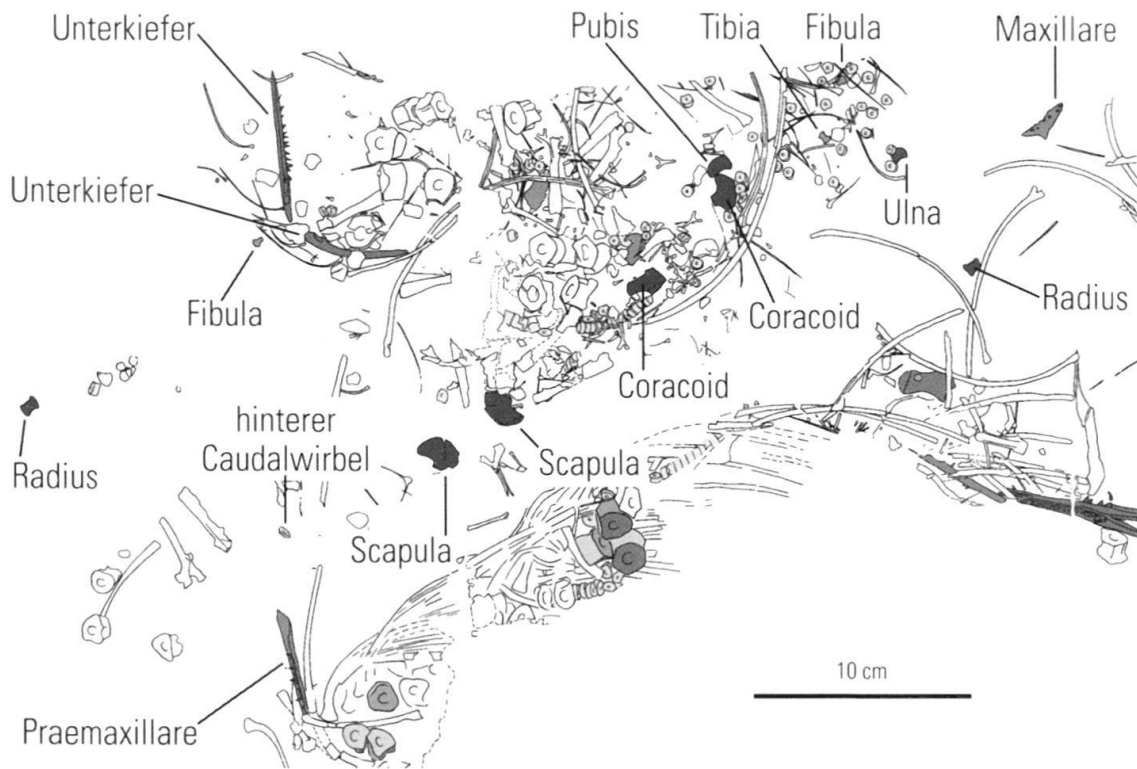


Fig. 6. Ausserhalb des adulten *Miosaurus*-Körpers PIMUZ T4830 verstreut liegende Embryonen-Reste. Alle eindeutig identifizierbaren kleinen Skelettelemente des Schädels, der Gürtel und der Extremitäten lassen sich einem Jungtier zuordnen.

Sichtbaren abnimmt, wobei dann auch die charakteristische, schmalhohe Gestalt verlorengelht, ist anzunehmen, dass das hintere Ende der grossen Schwanzwirbelsäule unversehrt vorliegt (Fig. 3).

Bei der weitgehend vollständigen grossen Hinterextremität handelt es sich ebenfalls um eine richtig orientierte, noch in natürlicher Lage im Skelettverband befindliche linke Flosse (Fig. 5). Die Zuordnung zu einer bestimmten Körperseite kann am besten mit Hilfe eines isolierten Femur begründet werden, dem der proximale Gelenkkopf für das Acetabulum des Pelvis fehlt. Es ist vor der Beckenregion des Muttertieres am oberen Rand des Rumpfes erhalten geblieben. An dem Oberschenkelknochen ist im proximalen Bereich deutlich die Ansatzstelle für einen Processus zu sehen. Das Vorkommen dieses Fortsatzes, der in vivo nach ventral gerichtet ist und bei dem es sich auf Grund seiner topographischen Position wahrscheinlich um den vierten Trochanter handelt (siehe hierzu auch Romer 1956, Romer & Parsons 1983), beweist, dass wir ein linkes Femur vor uns haben, welches dem Betrachter die untere Seite zuwendet. Distal wird die Morphologie des Oberschenkelknochens teilweise durch zwei Rippenfragmente verdeckt. Trotzdem lässt sich feststellen, dass das Femur dort mit Ausnahme des vorderen-unteren Bereiches unversehrt ist. Die fehlende Partie, bei der es sich um die an die Tibia grenzende Region des Oberschenkelknochens handelt, ist jedoch gleichfalls überliefert worden. Sie steht in der Gestalt eines dreieckigen Bruchstückes, das von dorsal zu sehen ist, noch mit dem Schienbein der weitgehend kompletten linken hinteren Flosse in Verbindung.

Bei der ansonsten ebenfalls von dorsal sichtbaren linken Hinterextremität sind sowohl das Zeugopodium als auch die Elemente der Fusswurzel und die Knochen des Mittelfusses vollständig erhalten geblieben. Anders nehmen sich die Verhältnisse im Bereich der *Digiti* aus. Dort ist der Verlauf aller Strahlen auf einer Strecke, die jeweils der Länge einer Phalange entspricht, zweimal unterbrochen. Im caudalen und im distalen Abschnitt des Autopodium fehlen manche Zehenglieder. Andere haben sich, indem sie aus ihrer ursprünglichen Position herausgerückt worden sind, gegeneinander verschoben.

Oberhalb der grossen hinteren Gliedmasse ist das in zwei bis drei Fragmente zerbrochene linke Pubis des adulten Mixosauriers von lateral zu sehen. Weiter dorsal, über den Wirbeln der Schwanzwurzel sind eine isolierte grosse Tibia und eine ebensolche Fibula erhalten geblieben. Diese distal gebrochenen Knochen, die sich zum Teil gegenseitig überlagern (Wadenbein auf Schienbein) und unten von fragmentären caudalen Neuralbögen verdeckt sind, gehören zur rechten Hinterextremität.

3.3. *Grosse und kleine Knochen ausserhalb des grossen Individuums*

Das Vorkommen der ausserhalb des mütterlichen Körpers regellos verstreuten kleinen Skelettelemente ist, wie bereits erwähnt, auf den vorderen-oberen Bereich der dolomiti-schen Platte beschränkt (Fig. 6). Zwischen ihnen finden sich grosse Rippen und Rippenfragmente. Bei mindestens einer Rippe sind noch die beiden Köpfe sichtbar, die zur Artikulation mit einem hinteren Dorsalwirbel dienten. Ebenfalls überlieferte grosse Zentren und Neuralbögen stammen allesamt aus der praecaudalen Region des Achsenskelettes des grossen Mixosauriers. Vor allem die Wirbelkörper des weiblichen Fischsauriers liegen gehäuft in der Nähe der oberen Begrenzung der Gesteinsplatte, wobei sie sich dort in ihrer Verbreitung auf den mittleren Bereich des Knochenstreufeldes konzentrieren.

An diagnostisch wichtigen Bestandteilen kleiner Schädel und passiver Bewegungsapparate, die eine Abschätzung der Anzahl der jungen Individuen zulassen, sind ausserhalb des grossen Rumpfes deutlich mehrere Kiefer, sowie Schulter- und Beckengürtel-elemente als auch Langknochen des Zeugopodium erkennbar. Dabei können von hinten nach vorn folgende kleine Hartteile aus diesen Skelettbereichen genannt werden: Ein dem Betrachter die Gaumenseite zuwendendes rechtes Maxillare mit mehreren Alveolen nahe des oberen Plattenrandes. Darunter bzw. davor finden sich ein kleiner Radius und eine kleine Ulna. Dann, wiederum an der oberen Kante des Dolomites, sind eine ebensolche Fibula und, etwas tiefer, ungefähr auf Höhe der Ulna, eine Tibia überliefert worden. In der Mitte des Knochenstreufeldes liegt, quer zur Längsrichtung der Gesteinsplatte, ein grosses langes Rippenbruchstück. Vor diesem costalen Element des trächtigen Weibchens sind ein kleines Pubis und darunter, schräg zueinander versetzt, zwei Coracoidea erhalten geblieben. Weiter links wurden zwei kleine Unterkieferfragmente überliefert, davor eine weitere Fibula, darunter, in der Nähe des adulten Rückens, ein kleines linkes Praemaxillare. Zwischen dem Praemaxillare und den Rabenschnabelbeinen sind eine kleine linke und eine ebensolche rechte Scapula zu sehen. In der Nähe der vorderen Plattenkante findet sich ein weiterer kleiner Radius.

Alle eindeutig identifizierbaren kleinen Kieferknochen, sowie die Skelettelemente der Schulter- und Beckengürtel, aber auch die Langknochen der Gliedmassen, die ausserhalb des grossen Körpers vorkommen, sind entweder einmal oder paarig, aber nie dreifach vorhanden und können so bequem einem juvenilen Individuum der Gattung

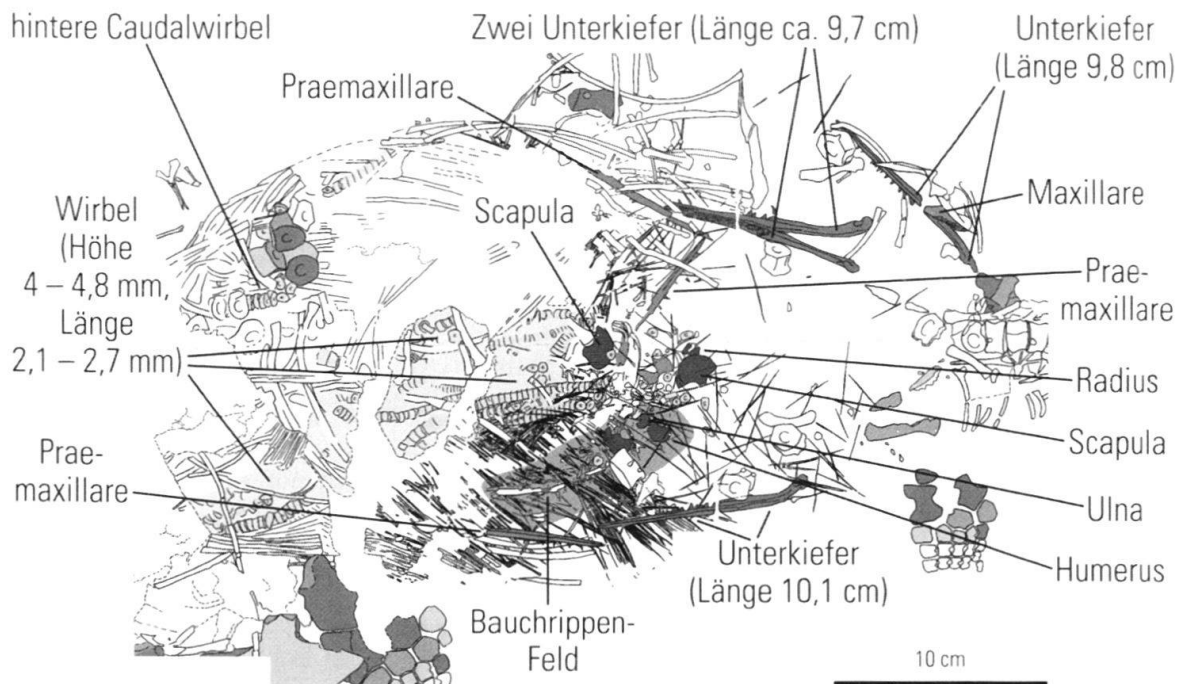


Fig. 7. Innerhalb des adulten *Mixosaurus*-Körpers PIMUZ T4830 verbliebene Embryonen-Reste. Alle sicher zu bestimmenden kleinen Knochen des Schädels, der Gürtel und der Extremitäten können zu zwei Jungtieren gestellt werden. Hiervon ausgenommen sind nur die relativ vielen kleinen, parallel angeordneten Wirbelsäulenabschnitte, die eventuell auf eine höhere Anzahl von Embryonen hinweisen.

Mixosaurus zugeordnet werden. Bei ein oder zwei kleinen plattigen Resten, die innerhalb der im oberen-mittleren Bereich des Knochenstreufeldes zu beobachtenden Konzentration aus grossen Praecaualwirbeln liegen, besteht die Möglichkeit, dass es sich um weitere Gürtel Elemente handelt, die dann auf ein zweites jungliches Exemplar hindeuten würden. Die Begrenzungen der plattigen Reste sind jedoch grösstenteils von anderen Hartteilen verdeckt, so dass bei ihnen keine sichere Ansprache möglich ist. Auf Grund dieses Umstandes sowie wegen der sehr schlechten Erhaltung sollten die soeben genannten kleinen Knochenplatten bei der Interpretation unseres Fundes deshalb besser ausser Acht gelassen werden.

Zwischen den beiden kleinen Schulterblättern und dem Praemaxillare ist, ebenfalls ausserhalb des grossen Rumpfes, in der Nähe des vorderen Randes der dolomitischen Platte wenigstens ein charakteristischer kleiner hinterer Caudalwirbel mit der für jene Region des Achsenskelettes typischen schmalhohen Form überliefert worden.

3.4. Kleine Knochen innerhalb des grossen Individuums

Die innerhalb des weiblichen Körpers verbliebenen, allerdings grösstenteils ebenfalls durcheinander geratenen, hinsichtlich ihrer Anordnung aber noch gewisse Regelmässigkeiten aufweisenden kleinen Skelettelemente sind über die gesamte Länge des mütterlichen Rumpfes verteilt (Fig. 7). Auch unter ihnen finden sich zahlreiche Bestandteile kleiner Schädel und passiver Bewegungsapparate, die für eine Interpretation unseres Wirbel-

tier-Fundes im Hinblick auf die Anzahl der Nachkommen des adulten Mixosauriers wichtig sind, wie mehrere Kiefer, Elemente des Schultergürtels sowie Langknochen des Stylo- und Zeugopodium. Dabei können von hinten nach vorn die im folgenden genannten kleinen Hartteile eindeutig erkannt werden: In der Nähe der caudo-dorsalen Begrenzung der grossen Leibeshöhle liegen ein Unterkiefer und mindestens ein Maxillare. Der Unterkiefer hat eine Länge von etwa 9,8 cm. Bei dem Oberkieferknochen handelt es sich um ein linkes Maxillare. Mehrere Alveolen machen deutlich, dass dieses Element von der Gaumenseite her zu sehen ist. Davor sind in der Beckenregion des adulten Mixosauriers zwei weitere ca. 9,7 cm lange Mandibeln und zwei Praemaxillaria erhalten geblieben. Die Zwischenkieferknochen wurden getrennt eingebettet. Die Unterkiefer stehen noch mit ihren Symphysen in Kontakt. Am ventralen Rand des adulten Rumpfes sind eine vierte Mandibel, deren Länge 10,1 cm beträgt, und ein drittes Praemaxillare zu sehen. Zwischen den kleinen Praemaxillaria fallen an juvenilen Skelettelementen zwei Scapulae, ein Radius, eine Ulna und ein Humerus auf. Der kleine Humerus besitzt die von Johnson (1977) beschriebene bzw. abgebildete und für ein jugendliches Wachstumsstadium dieses Knochens typische, relativ breite Gestalt mit dem proximal annähernd gerade verlaufenden Rand.

Hinsichtlich nicht eindeutig identifizierter kleiner Hartteile des Schädels bzw. des Schultergürtels sei an dieser Stelle angemerkt, dass neben dem linken Maxillare unter Umständen ein weiteres Maxillare erhalten ist. Ausserdem wurde nahe der Schulterblätter mindestens ein kleiner plattiger Knochenrest überliefert, bei dem die Möglichkeit besteht, dass es sich um ein weiteres Element eines vorderen Gürtels handelt. Letzteres ist jedoch einerseits durch sonstige Hartteile halb verdeckt und andererseits zu schlecht erhalten, um sicher interpretiert werden zu können.

Etwa ab der Mitte der Leibeshöhle des trächtigen Fischesauriers beginnt eine schmallängliche Region, die viele kleine Wirbel und Wirbelsäulen-Fragmente enthält und sich bis an die craniale Begrenzung des grossen Rumpfes erstreckt. In jenem Bereich des adulten Körpers lassen sich unter anderem einige längere, neben- bzw. übereinander liegende Achsenskelett-Abschnitte klar unterscheiden, die mehr oder weniger parallel verlaufen. Messungen an jugendlichen praecaudalen Wirbelkörpern ergeben Höhen von 4 bis 4,8 mm sowie Längen von 2,1 bis 2,7 mm und, wenn wir diese Längen durch die Höhen teilen, Werte von 0,52 bis 0,56, also für Mixosaurier-Rumpfwirbelzentren typische Indices grösser als 0,5. In der Nähe des cranio-dorsalen Randes der grossen Leibeshöhle ist mindestens ein kurzer, aus kleinen hinteren Caudalwirbelkörpern bestehender Strang überliefert worden, dessen seitlich komprimierte Zentren die für jenen Bereich des Achsenskelettes charakteristische schmalhohe Gestalt zeigen. Das unterhalb der kleinen Wirbelsäulen-Abschnitte in der Mitte des adulten Rumpfes zu beobachtende Feld aus kleinen Bauchrippen ist etwa 10 cm lang und 3 cm breit.

Alle kleinen Skelettelemente, die innerhalb des Körpers des Muttertieres zu finden sind, lassen sich, mit Ausnahme der relativ vielen parallel angeordneten Wirbelsäulen-Fragmente, zwanglos zwei Embryonen zuordnen. Die Anzahl der kleinen Achsenskelett-Abschnitte ist dafür aber wahrscheinlich zu hoch. Sie bilden das stärkste Indiz für die Annahme, dass die Leibeshöhle des erwachsenen Ichthyosauriers ursprünglich mehr als drei Jungtiere enthalten haben könnte. Schliesslich fällt auf, dass der grosse Rumpf direkt oberhalb der weitgehend artikulierten Vordergliedmasse frei ist von kleinen Skelettelementen.

4. Diskussion

Wie bereits erwähnt, lassen sich also in dem unter der Bezeichnung T4830 katalogisierten Fischsaurier-Material ausser den grossen, teilweise noch artikulierten Knochen des etwas mehr als einen Meter langen adulten *Mixosaurus* noch Reste von mehreren weitgehend zerfallenen kleinen Individuen derselben Gattung feststellen, die als Embryonen gedeutet werden. Dabei sind auf der Gesteinsplatte mit Sicherheit Skelettelemente von drei Jungtieren zu erkennen, von denen eindeutig eines ausserhalb und zwei innerhalb des mütterlichen Körpers nachweisbar sind. Weiter darf vor allem wegen der relativ vielen, in der Leibeshöhle des grossen Wirbeltieres parallel angeordneten, kleinen Wirbelsäulen-Abschnitte angenommen werden, dass die Anzahl der Embryonen ursprünglich wahrscheinlich sogar noch höher war, so dass bei der Interpretation des vorliegenden Fundes letztlich sogar von mehr als drei Jungtieren ausgegangen werden kann, zu denen die überlieferten kleinen Knochen gehören. Die Tatsache, dass sich die juvenilen Individuen zum Zeitpunkt des Todes wirklich in der Leibeshöhle des erwachsenen Ichthyosauriers befunden haben, wurde ebenfalls schon mit dem Hinweis auf den Umstand deutlich, dass viele der innerhalb des grossen Rumpfes oft noch regelhaft angeordneten kleinen Skelettelemente, wie Gastralrippen und Kieferreste, von Hartteilen des geschlechtsreifen Meeresreptiles unter- bzw. überlagert werden.

Welche Argumente gibt es nun aber für die Interpretation unseres Fundes als trächtiges Weibchen mit Embryonen? Hier sind zunächst wiederum die parallele Lage der relativ vielen kleinen Wirbelsäulen-Abschnitte innerhalb der grossen Leibeshöhle sowie die einheitliche, oft noch regelhafte Anordnung der kleinen Skelettelemente in der Rumpfreion des adulten Mixosauriers zu nennen, wobei ja die Oberkiefer- und Unterkiefer-Knochen der Jungtiere hauptsächlich im Beckenbereich des grossen Ichthyosauriers und eindeutige kleine, kurze sowie seitlich komprimierte, hintere Schwanzwirbel oberhalb des Schultergürtels des Muttertieres in der Nähe der dorsalen Körperbegrenzung zu finden sind.

Aus diesen beiden Beobachtungen darf geschlossen werden, dass die kleinen Individuen in vivo eine einheitliche Lage in der adulten Leibeshöhle hatten. Sie waren gerade ausgestreckt sowie parallel zur grossen Wirbelsäule angeordnet und zwar so, dass ihre Schädel insgesamt nach hinten zum caudalen Abschnitt des adulten Achsenskelettes zeigten, also zur Geburtsöffnung des Weibchens gerichtet waren (Kopfendlage). Die jetzigen Positionen der kleinen Reste spiegeln die ehemalige Anordnung der Jungtiere im Rumpf der Mutter demnach noch genau wieder. Es lässt sich allerdings nicht mehr zweifelsfrei feststellen, ob die Embryonen in einer Gruppe oder in zwei Gruppen angeordnet waren (paariger Uterus der Reptilien), was auf die gestörte Lagerung zurückgeführt werden kann.

Weiter sprechen die einheitliche Grösse und der gleich gute Erhaltungszustand aller kleinen Skelettreste für die Annahme, dass es sich bei den jungen Individuen um Embryonen handelt. Unterstützt wird diese auch durch die in neueren Arbeiten vertretene (Benton 1991, Böttcher 1990, Deeming et al. 1993, 1995) und an entsprechenden Funden der Gattungen *Stenopterygius* sowie *Ichthyosaurus* gewonnene Erkenntnis, dass, entgegen der Meinung verschiedener früherer Paläontologen, wie z.B. Branca (1908a, 1908b), aber auch anderer Wissenschaftler, wie z.B. Ottow (1951), Kannibalismus bei Fischsauriern nicht nachgewiesen ist. Der von Böttcher (1989) untersuchte *Leptopterygius* mit

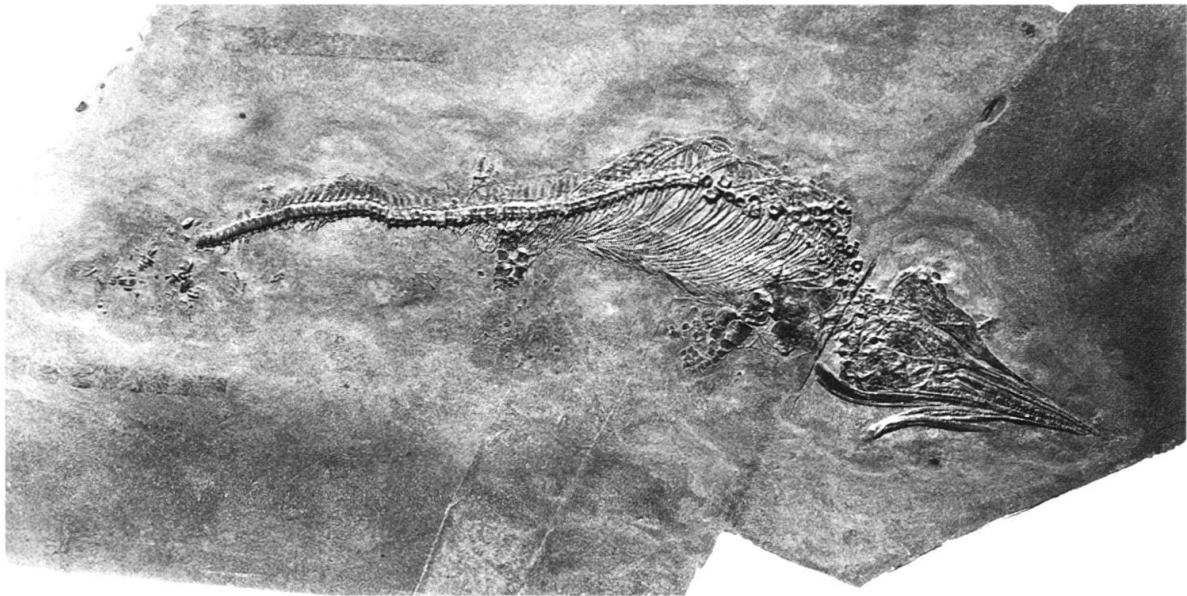


Fig. 8. Kleines Individuum der Gattung *Mixosaurus* (PIMUZ T4857) aus der Bank 97 der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio (Lokalität «Punkt 902»). Die Gesamtlänge dieses juvenilen Exemplares beträgt etwa 50 cm, seine Unterkiefer sind 12,5 cm lang.

kleinen, in der gesamten Leibeshöhle verteilten Wirbeln, die als isolierte Reste von mindestens drei gefressenen Fischeosauriern gedeutet werden, war ebenfalls nicht stirpivor, sondern hat sich, neben Cephalopoden, von jungen Stenopterygiern, also von Angehörigen einer anderen Reptil-Gattung, ernährt. Wenn es sich bei den überaus vielen kleinen, aus allen Bereichen des Skelettsystems stammenden Elementen unseres Fundes um Nahrungsreste handelte, lägen diese, in Abhängigkeit vom jeweiligen Verdauungsgrad und je nachdem, ob die Beutetiere ganz oder teilweise verschlungen wurden, sicherlich in unterschiedlich guter Erhaltung vor sowie ungeordneter in der adulten Leibeshöhle.

Abschliessend sei zu diesem Thema erwähnt, dass, als weiterer Beleg für die Richtigkeit der Interpretation der kleinen *Mixosaurus*-Knochen als Hartteile von Embryonen, noch eine Beobachtung von Böttcher (1990) herangezogen werden kann, die von dem Autor bei der Untersuchung verschiedener, zusammen mit Jungtieren überlieferter Stenopterygier-Exemplare gemacht wurde. Demnach dürfen, abgesehen von postmortalen Verlagerungen, im Bereich des cranio-ventral im Rumpf angeordneten Magens keine kleinen Knochen auftreten, wenn innerhalb von Körpern grosser Fischeosaurier liegende kleine Exemplare als Embryonen interpretiert werden sollen. Diese Forderung trifft auch für den hier beschriebenen trächtigen Mixosaurier zu, bei dem sich in der Region des Schultergürtels nahe des unteren Körperendes ebenfalls ein Bereich der Leibeshöhle findet, der von kleinen Skelettelementen frei ist. Zwar ist der Mageninhalt bei dem vorliegenden adulten Exemplar nicht erhalten geblieben, es gibt aber zahlreiche andere Funde der Gattung *Mixosaurus* aus der Grenzbitumenzone, bei denen Nahrungsreste als mehrere Millimeter dicke Hartteilansammlungen in situ überliefert worden sind, mit deren Hilfe auf die Lage des Magens geschlossen werden kann. Danach ist dieses Organ bei

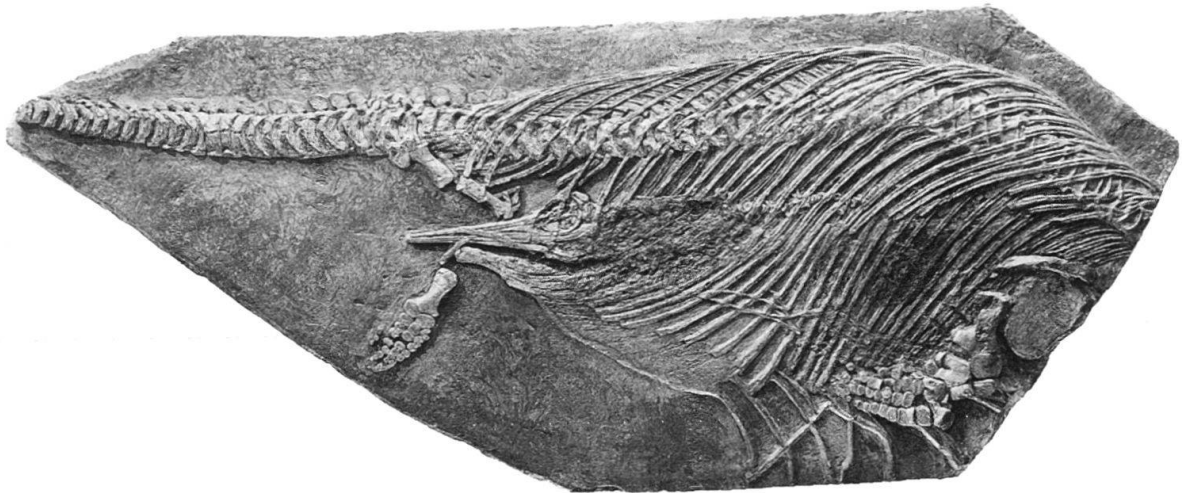


Fig. 9. Der älteste heute noch erhaltene und somit ebenfalls historisch wichtige artikulierte Ichthyosaurier-Fund gehört zu der Gattung *Stenopterygius* und umfasst das postcraniale Skelett eines trächtigen Weibchens sowie einen etwa 72 cm langen, im Verhältnis zum Skelett der Mutter sehr grossen Embryo. Die Fossilplatte, die eine Länge von 1,4 m aufweist, wurde bereits im Jahr 1749 bei Boll, in der Nähe von Holzmaden, Süddeutschland, in unterjurassischen Schichten (Lias EII₃) geborgen. Das Material wird im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart, aufbewahrt (Inventar-Nr. 2).

triassischen Fische, wie nicht anders zu erwarten, ebenfalls in der Nähe der Vorderflossen sowie der Gastralia, also in der cranio-ventralen Region des Rumpfes angeordnet, und das häufige Auftreten von Cephalopoden-Fangarmhäkchen in jenem Körperbereich weist darauf hin, dass diese Meeresreptilien damals bereits die gleiche Nahrung bevorzugt haben wie später im Jura.

Selbst die ursprüngliche Körperlänge der weitgehend zerfallenen Embryonen kann indirekt, nämlich auf der Basis des an vollständigen Mixosaurier-Jungtieren vom Monte San Giorgio festgestellten Unterkieferlängen/Gesamtlängen-Verhältnisses, abgeschätzt werden. Dabei wurde als Grundlage für die Ermittlung der Schädeln jeweils das entsprechende Mass der oft gut überlieferten Mandibeln genommen, obwohl letztere wegen ihres unterhalb der Occipitalregion des Craniums nach hinten überstehenden Processus retroarticularis geringfügig länger sind als der für diesen Zweck oft nicht geeignete Oberschädel. Es sei jedoch hinzugefügt, dass anzunehmen ist, dass die an den in der Regel gut messbaren Unterkiefern gewonnenen, etwas grösseren Werte meistens noch innerhalb des relativ grossen Fehlerbereiches liegen dürften, mit dem Längenermittlungen an den oft flachgepressten und folglich stark verdrückten Ichthyosaurier-Oberschädeln aus der Grenzbitumenzone behaftet sind. So hat das kleine, wahrscheinlich noch sehr junge Individuum PIMUZ T4857 eine Unterkieferlänge von 12,5 cm und eine Gesamtlänge von ungefähr 50 cm, was einem Verhältnis von ca. 1 : 4 entspricht (Fig. 8). Es ist demnach fast so klein wie die Embryonen, deren Mandibeln eine Länge von rund 10 cm besitzen und für die sich damit eine Gesamtlänge von etwa 40 cm ergibt. In dem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass die triassischen Mixosaurier z.B. in diesem Detail von den *Stenopterygiern* abweichen, da Böttcher (1990) bei weit entwickelten Embryonen

der zuletzt genannten jurassischen Fischesaurier ein Schädel-Gesamtlängen-Verhältnis von ca. 1 : 3 festgestellt hat.

Ein anderes kleines *Mixosaurus*-Exemplar (PIMUZ T0077) aus dem Tessin, das aber erst teilweise präpariert worden ist, hat nur ca. 10,7 cm lange Unterkiefer, war bei Eintritt des Todes aber schon freischwimmend. Dieser Fund weist, da das Individuum T0077 auf Grund der offenbar zwischen der Grösse der Fischesaurier-Weibchen und der Geburtsgrösse der jeweiligen Jungtiere zu beobachtenden Korrelation wahrscheinlich von einem kleineren Muttertier als dem unseren geworfen worden ist, einerseits darauf hin, dass Vertreter der Gattung *Mixosaurus* bereits mit einer Körperlänge von unter einem Meter geschlechtsreif waren. Andererseits liefert er ein erstes Indiz dafür, dass sich die untersuchten Embryonen, die im Vergleich zu dem adulten Individuum T4830 relativ gross sind, bei Eintritt des Todes in einem sehr fortschrittlichen Entwicklungsstadium befunden haben müssen. Die letzte Annahme wird auch durch das absolute Grössenverhältnis zwischen den Jungen (geschätzte Gesamtlängen ca. 40 cm) und dem Muttertier (angenommene Gesamtlänge etwa 1,10 bis 1,15 m) bzw. deren Skelettelementen (Länge der kleinen Mandibeln rund 10 cm, Länge der grossen etwa 22 cm) gestützt, das 35 bis 36 von 100 bzw. 45 von 100 entspricht. Die verschiedenen Prozentzahlen sind eine Folge der unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeiten in den einzelnen Körperbereichen, wobei pränatal vor allem während der frühen Trächtigkeit der Schädel dem postcranialen Skelett positiv allometrisch wachsend vorausschneilt. Ausserdem ist der wirklich ausgezeichnete Verknöcherungsgrad im Rumpf- und Schwanzbereich sowie in den Extremitäten der Jungtiere und das vom ersteren abhängige, hier zu beobachtende Längenverhältnis zwischen Cranium und Postcranium für eine weit fortgeschrittene Entwicklung typisch, da beides erst in späten Embryonalphasen erreicht wird (vergleiche hierzu auch Hungerbühler 1991 und Johnson 1977). Auf Grund der im Zusammenhang mit dem sehr fortschrittlichen Stadium der Entwicklung stehenden Grösse der Jungtiere darf gefolgert werden, dass die Embryonen zwischen Becken und Schulter einen grossen Teil der adulten Leibeshöhle einnahmen und diese im hinteren Abschnitt unter Umständen sogar ganz ausfüllten.

Die beträchtliche Länge der kleinen Individuen, die zunächst offensichtlich unverseht in der adulten Leibeshöhle angeordnet waren, spricht ebenfalls gegen eine Interpretation der kleinen Knochen als Nahrungsreste, da anzunehmen ist, dass die Mixosaurier nicht in der Lage waren, Beutetiere dieser Grösse ganz zu verschlingen. Verfolgt man, an Hand von Tessiner Material, die Veränderung des Unterkieferlängen/Gesamtlängen-Verhältnisses innerhalb der Gattung *Mixosaurus* weiter, so beträgt es bei um einen Meter langen Exemplaren ungefähr 1 : 5 und erreicht bei dem grössten bisher vermessenen, ca. 1,38 m langen Individuum PIMUZ T2427 aus der Grenzbitumenzone 1 : 5,2. Falls nicht noch andere Ursachen eine Rolle spielen, wächst der Schädel von *Mixosaurus* nach der Geburt gegenüber dem postcranialen Skelett also negativ allometrisch und das an grossen Mixosauriern ermittelte Verhältnis zwischen der Länge des Schädels und der Körperlänge, das von dem an kleinen Vertretern dieser Gattung festgestellten deutlich abweicht, könnte ein weiterer Hinweis darauf sein, dass es sich bei den kleinen Individuen T4857 und T0077 tatsächlich um Skelette juveniler Tiere und nicht um die ausgewachsener Vertreter eines entsprechend kleinen Taxon handelt.

Eine letzte Besonderheit des vorliegenden Materials ist, dass sogar Überlegungen hinsichtlich der Todesursache des trächtigen Mixosauriers und damit ebenfalls der Em-

bryonen möglich sind. Zwar ist der Tod durch Altersschwäche im Tierreich eher die Ausnahme, weil andere Faktoren wie Gefressenwerden, Ersticken, Verhungern, Verdursten, Krankheit oder Vergiftung viel häufiger sind. Trotzdem bleiben bei Fossilien sowohl die während des Sterbens abgelaufenen Vorgänge als auch die eigentliche Todesursache oftmals vollständig im dunkeln. Ganz anders bei unserem Fund, wobei die beträchtliche Grösse der Jungtiere und deren Anordnung im mütterlichen Körper (Kopfendlage) den Anstoss für diese Betrachtungen geben.

Wie Böttcher (1990) festhält, weisen bei der jurassischen Gattung *Stenopterygius* mindestens 90 % der kleinen Skelette eine Schwanzendlage auf, was mit den Geburtsverhältnissen bei Cetaceen-Embryonen gut übereinstimmt. Dabei soll die Orientierung der kleinen Körper für das Einsetzen der Atmung der Neugeborenen allerdings ohne Bedeutung sein, weil sekundär aquatisch lebende Tetrapoden längere Zeit ohne Lungenatmung auskommen können und der Geburtsvorgang in jedem Fall abgeschlossen sein muss, bevor die Jungen für den ersten Atemzug an die Wasseroberfläche schwimmen können.

Nach Deeming et al. (1993, 1995) handelt es sich bei der Kopfendlage dagegen jedoch um eine für lungenatmende Vierfüsser, die sekundär in das Meer zurückgekehrt sind, ungünstige Geburtslage («the wrong way round»), weil so bei länger dauernder Geburt die Ertrinkungsgefahr, durch Eindringen von Wasser in die Nasenöffnungen, für das Neugeborene erheblich grösser ist als in Schwanzendlage. Hierzu passt auch gut die Feststellung, dass die grössten *Stenopterygius*-Embryonen, die nicht den Geburtskanal passiert haben, insgesamt in Kopfendlage angeordnet sind. Um sich diese Tatsache zu vergegenwärtigen, genügt es, noch einmal das bereits eingangs erwähnte, älteste erhaltene artikulierte *Stenopterygius*-Material (Muttertier mit einem Embryo) aus dem Jahr 1749 zu betrachten (Fig. 9). Das kleine, im Verhältnis zur Mutter recht grosse Individuum in Kopfendlage, das allein schon auf Grund seiner gestreckten Haltung und seines sehr guten postcranialen Verknöcherungsgrades eine weit fortgeschrittene Embryonalentwicklung aufweist, ist etwa 72 cm lang und steckt mit der Schnauze in der Geburtsöffnung des Weibchens. Es ist durchaus vorstellbar, dass das Jungtier diese Körperpassage aus irgendeinem Grund nicht überwinden konnte und schliesslich verendete, was dann ebenso zum Tod des adulten Meeresreptiles geführt haben kann. Deeming et al. (1993, 1995) nehmen daher an, dass bei Ichthyosauriern mit grossen Embryonen Komplikationen bei der Geburt immer wieder für den Tod trächtiger Fische und ihrer Jungen verantwortlich waren.

Nach Böttcher (1990) ist ein 62 cm langer neonater *Stenopterygius* typischerweise von einem etwa 2 m langen Muttertier geboren worden, was heisst, dass in diesem Fall die Körperlänge des Embryos bei der Geburt 31 % der entsprechenden Länge des geschlechtsreifen Individuums entsprochen hat. Vergleicht man das Ergebnis mit der angenommenen Gesamtlänge des trächtigen Mixosauriers (etwa 1,10 bis 1,15 m) und den geschätzten Körperlängen seiner ebenfalls in Kopfendlage angeordnet gewesenen, heute jedoch weitgehend zerfallenen Jungen (rund 40 cm), hatten letztere bereits 36 bzw. 35 % der Gesamtlänge des Muttertieres erreicht. Dieser Umstand weist darauf hin, dass sich die *Mixosaurus*-Embryonen zumindest in einem geburtsfähigen Entwicklungsstadium befunden haben, ja eventuell sogar bereits übertragen waren, so dass auch in unserem Fall Komplikationen bei der Geburt für den Tod der kleinen Individuen sowie des grossen Mixosauriers verantwortlich gewesen sein können.

Verdankungen

Ich danke den Herren Dr. F. Furrer und Prof. Dr. H. Rieber, beide Zürich, für die kritische Durchsicht des Manuskriptes sowie für wichtige Hinweise zur Literatur. Die Vorlage für die Fig. 1 wurde von Herrn Dipl.-Geol. W. Schatz, Zürich, die italienische Kurzfassung von Herrn Dr. M. Felber, Lugano, die Fotos für die Fig. 2 und 8 wurden von Herrn Präparator H. Lanz, Zürich, angefertigt. Herr J. Merck, Austin, korrigierte die englische Kurzfassung. Die Vorlage für die Fig. 9 stellte Herr Dr. R. Wild, Stuttgart, zur Verfügung. Auch ihnen allen sei herzlichst gedankt.

LITERATUR

- ADAM, K. D. 1971: Das Naturkundemuseum braucht unsere Hilfe. Katalog zur Ausstellung in der Girokasse, 1–16.
- BAUR, G. 1887a: Ueber den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. Bericht über die XX. Versammlung des Oberrheinischen geologischen Vereins 1887, 17–20.
- BAUR, G. 1887b: On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *The American Naturalist* 21, 837–840.
- BENTON, M. 1991: The myth of the Mesozoic cannibals. *New scientist* 1991, 40–44.
- BERNASCONI, S. M. 1994: Geochemical and microbial controls on dolomit formation in anoxic environments: A case study from the Middle Triassic (Ticino, Switzerland). *Contributions to sedimentology* 19, 1–109.
- BLAINVILLE, H. M. D. de 1835: Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'erpétologie et d'amphibiologie. *Nouvelles annales du Muséum d'histoire naturelle* 4, 233–296.
- BÖTTCHER, R. 1989: Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)* 155, 1–19.
- BÖTTCHER, R. 1990: Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)* 164, 1–51.
- BRACK, P. & RIEBER, H. 1993: Towards a better definition of the Anisian/Ladinian boundary: New biostratigraphic data and correlations of boundary sections from the Southern Alps. *Eclogae geologicae Helvetiae* 86/2, 415–527.
- 1994: The Anisian/Ladinian boundary: Retrospective and new constraints. *Albertiana* 13, 25–36.
- BRANCA, W. 1908a: Sind alle im Innern von Ichthyosauren liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? *Abhandlungen der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften, physikalisch-mathematische Classe* 1907, 1–34.
- 1908b: Nachtrag zur Embryonenfrage bei Ichthyosaurus. *Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften, physikalisch-mathematische Classe* 1908, 392–396.
- BRINKMANN, W. 1994 (Hg.): *Paläontologisches Museum der Universität Zürich. Führer durch die Ausstellung: Zürich (Paläontologisches Institut und Museum)*, 108 S.
- 1995: Ein Mixosaurier mit Embryonen aus der Mitteltrias des Monte San Giorgio (Tessin). *Terra Nostra* 1995/4, 23–24.
- 1996: *Mixosaurus*-Embryonen aus der Mitteltrias des Monte San Giorgio (Schweiz). *Fossilien* 1996/2, 90–94.
- BÜRGIN, T., RIEPPEL, O., SANDER, M. & TSCHANZ, K. 1989: Trias-Fossilien aus dem Ur-Mittelmeer. *Spektrum der Wissenschaft* 1989, 110–119.
- CAMP, C. L. 1980: Large ichthyosaurs from the Upper Triassic of Nevada. *Palaeontographica, Abteilung A* 170, 139–200.
- DAL SASSO C. 1993: Un ittiosauro di sei metri nel giacimento di Besano. *Paleocronache, novità e informazioni paleontologiche* 2, 69–78.
- DEEMING, D. C., HALSTEAD, L. B., MANABE, M. & UNWIN, D. M. 1993, 1995: An ichthyosaur embryo from the Lower Lias (Jurassic: Hettangian) of Somerset, England, with comments on the reproductive biology of ichthyosaurs. 1993: *Modern geology* 18, 423–442. 1995 in: SARJEANT, W. A. S. (Ed.), *Vertebrate fossils and the evolution of scientific concepts*, 463–482.
- ETTER, W. 1994: *Palökologie. Eine methodische Einführung*, 294 S.
- 1995: Benthic diversity patterns in oxygenation gradients: an example from the Middle Jurassic of Switzerland. *Lethaia* 28, 259–270.

- FURRER, H. 1995: The Kalkschieferzone (Upper Meride Limestone: Ladinian) near Meride (Canton Ticino, Southern Switzerland) and the evolution of a Middle Triassic intraplateau basin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 88/3, 827–852.
- HUNGERBÜHLER, A. 1991: Frühembryonale Stadien von *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia: Ichthyosauria). Unveröff. Diplomarbeit der Universität Tübingen, 116 S.
- JOHNSON, R. 1977: Size independent criteria for estimating relative age and the relationships among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia: Ichthyosauria). *Canadian journal of earth sciences* 14, 1916–1924.
- KOSCH, B. F. 1990: A revision of the skeletal reconstruction of *Shonisaurus popularis* (Reptilia: Ichthyosauria). *Journal of vertebrate paleontology* 10/4, 512–514; Chicago.
- KUHN-SCHNYDER, E. 1974: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. *Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 1–119.
- MASSARE, J. A. & CALLAWAY, J. M. 1988: Live birth in ichthyosaurs: evidence and implications. *Journal of vertebrate paleontology* 8/3, 21A.
- MUNDIL, R., BRACK, P., MEIER, M., RIEBER, H. & OBERLI, F. 1996: High resolution U-Pb dating of Middle Triassic volcanoclastics: Time-scale calibration and verification of tuning parameters for carbonate sedimentation. *Earth and planetary science letters* 141, 137–151.
- OTTOW, B. 1951: Zur Fortpflanzungsphysiologie der Ichthyosaurier. *Arkiv för Zoologi* 1, 31–42.
- PEARCE, J. C. 1846: Notice of what appears to be the embryo of an *Ichthyosaurus* in the pelvic cavity of *Ichthyosaurus (communis?)*. *Annales of the magazine of natural history* 17, 44–46.
- PEYER, B. 1944: 1924–1944. Die Reptilien vom Monte San Giorgio. *Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 1–95.
- RIEBER, H. 1973a: Cephalopoden aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 93, 1–96.
- 1973b: Ergebnisse paläontologisch-stratigraphischer Untersuchungen in der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). *Eclogae geologicae Helvetiae* 66/3, 667–685.
- RIEBER, H. im Druck: The ‚Grenzbitumenzone‘ of Monte San Giorgio and Besano, a rich vertebrate lagerstätte of Middle Triassic age. In: PINNA, G. (Hg.): *European Lagerstätten*.
- RIEBER, H. & SORBINI, L. 1983: Middle Triassic bituminous shales of Monte San Giorgio (Tessin, Switzerland). *First international congress on paleoecology, excursion* 11A, 1–40.
- ROMER, A. S. 1956: *Osteology of the reptiles*, 772 S.
- ROMER, A. S. & PARSONS, T. S. 1983: *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, 624 S.
- TERUZZI, G. & DAL SASSO, C. 1995: Recent researches in the Besano Fm., Middle Triassic, Northern Italy. *European newsletter, III EPA workshop on black shales models, Dotternhausen* 8: 84.

Manuskript eingegangen 26. Juni 1996

Revidierte Fassung angenommen 30. August 1996