Zeitschrift: Regio Basiliensis: Basler Zeitschrift für Geographie

Herausgeber: Geographisch-Ethnologische Gesellschaft Basel ; Geographisches

Institut der Universität Basel

Band: 66 (2025)

Heft: 1

Artikel: Biozönosen zur Zeit der Plateosaurier

Autor: Scheyer, Torsten M.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1088603

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: 29.11.2025

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

Biozönosen zur Zeit der Plateosaurier

Torsten M. Scheyer

Zusammenfassung

Plateosaurus stellt den Grossteil aller Fossilfunde in der Tongrube Gruhalde in Frick dar; andere Fossilfunde sind generell sehr selten. Allerdings sind in europäischen Obertrias-Fundstellen Plateosaurier immer wieder einmal mit der frühen Schildkröten-Gattung Proganochelys vergesellschaftet, was seit 2009 auch in Frick nachgewiesen ist. Die grössere Häufigkeit der Plateosaurus-Funde liegt vermutlich daran, dass die grossen und schweren Dinosaurier in Schlammlöchern auf der Überschwemmungsebene des damaligen Flusssystems einsanken, während kleinere Tiere wie Schildkröten wesentlich seltener umkamen. Andererseits waren Schildkröten insgesamt seltenere Faunenkomponenten im damaligen Ökosystem.

1 Einleitung: Schildkröten als Begleiter der Plateosaurier

Frick im Kanton Aargau ist ein Dinosaurier-El Dorado, wobei Plateosaurus trossingensis hier zweifellos dominiert (vgl. Sander et al. in diesem Heft), gefolgt von vereinzelten Funden von Theropoden (Lallensack et al. 2021; Zahner & Brinkmann 2019; Zahner 2023). Von anderen Faunengruppen gibt es vielfach nur verstreute Einzelfunde oder bruchstückhafte Überlieferungen, so etwa Reste von Lungenfischzahnplatten, Kieferreste von Brückenechsen-Verwandten, Zähne von Hai- und Knochenfischen oder einem einzelnen Zahn eines frühen Säugetier-Verwandten (Sander 1992; Foelix et al. 2011). Die dinosaurierführenden geologischen Schichten der Obertrias (Klettgau Formation [Knollenmergel]) sind in Frick aber nicht nur auf die Tongrube Gruhalde der Tonwerke Keller AG beschränkt, aus welcher der Grossteil aller Funde kommt, sondern erstrecken sich auch auf der anderen Talseite entlang des Kaisten- und des Frickbergs. An letzterem konnte 2009 in einer Baugrube eine fast vollständige Schildkröte (Fund SMF 09-F2; Abb. 1 & 2) inmitten von Plateosaurierknochen geborgen werden (Scheyer et al. 2022; Szczygielski et al. 2023). Aus der Tongrube Gruhalde selbst ist nur ein einziger, isolierter und bisher nicht weiter beschriebener Schildkrötenknochen bekannt (Fund MSF 16; Abb. 3). Wenn man diese zwei Fricker Funde mit den beiden wichtigsten Plateosaurier-Fundstellen in Deutschland vergleicht (den 'Plateosaurus bonebeds' nach Sander 1992: Trossingen östlich von Villingen-Schwenningen in Baden-

Adresse des Autors: Prof. Dr. Torsten M. Scheyer, Universität Zürich, Paläontologisches Institut, Karl Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich; E-Mail: tscheyer@pim.uzh.ch

Württemberg und Halberstadt in Sachsen-Anhalt), so wird deutlich, dass auch hier die Schildkröten im Vergleich zu den Plateosauriern nur einen sehr geringen Anteil der Funde ausmachen. Aus Halberstadt sind zwei Individuen von *Proganochelys quenstedtii* Baur, 1887 (*Baur* 1887) bekannt, aus Trossingen drei Individuen (plus zwei Einzelknochen), welche ebenfalls der Gattung *Proganochelys* zugerechnet werden (*Huene* 1926; *Schoch & Seegis* 2014). Die Halberstadter und Trossinger Stücke bildeten die Basis für die umfangreiche osteologische Beschreibung dieser Stammschildkröte, einer der ersten fossilen Arten mit einer festen Panzerschale, in der die einzelnen Knochenplatten des Rücken- und Bauchpanzers über eine knöcherne Brücke miteinander verwachsen und verzahnt sind (*Gaffney* 1990).

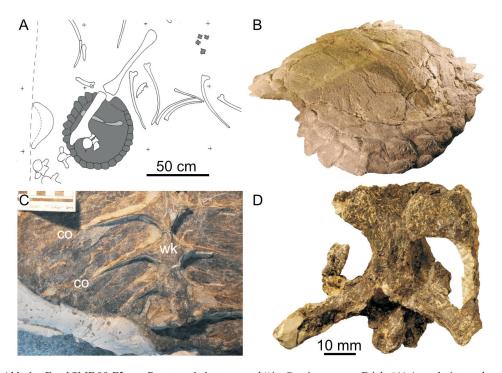


Abb. 1 Fund SMF 09-F2 von *Proganochelys quenstedtii* im Sauriermuseum Frick. (A) Ausschnitt aus dem Fundplan der Baugrube am Frickberg (aus *Scheyer* et al. 2022), in der die Schildkrötenreste in dunkelgrau und die *Plateosaurus* Knochen in weiss eingezeichnet sind. (B) Rekonstruierte Panzerschale des Tieres. (C) Ausschnitt der Innenseite der Panzerschale während der Präparation (co, Costal- oder Rippenplatte, wk, Wirbelkörper). (D) Rückansicht des hinteren Teils des Schädels.

Abbildungen: T. Scheyer, Sauriermuseum Frick, 19. Mai 2016, Sauriermuseum Aathal, 29. September 2011

Aufgrund von weitgehend fehlenden anderen Faunenkomponenten war die Assoziation von *Plateosaurus* und *Proganochelys* in den obertriassischen Knollenmergel-Schichten der oben genannten Lokalitäten sehr auffällig (*Sander* 1992; *Moser* 2003; *Schoch & Seegis* 2014). In der Vergangenheit sind viele verschiedene Szenarien diskutiert worden, wie es zu den Plateosaurier-Massenansammlungen in Trossingen, Halberstadt und Frick kommen konnte, darunter solche von katastrophalen Ereignissen wie Schlammströmen, welche ganze Herden mitgerissen und begraben hätten, periodisch austrocknenden Wasserlöchern in ariden Gebieten, an denen Tiere un-



Abb. 2 Rekonstruktion des Panzers und weiterer Skelettelemente von *Proganochelys quenstedtii* (Fund SMF 09-F2) im Sauriermuseum Frick. Foto: T. Scheyer, Sauriermuseum Frick, 19. Mai 2016

terschiedlichen Alters starben, bis hin zu Schlammfallen auf ausgedehnten Überschwemmungsebenen, in denen die Tiere einsanken und stecken blieben (Zusammenfassungen finden sich in Sander 1992 & 1999; Schoch 2011; Schoch & Seegis 2014). Speziell die Schlammfallen-Hypothese erklärt das Auftreten vieler unmittelbar am Ort eingebetteter und oft vollständiger oder teilartikulierter Skelette (solche in sogenannter 'Frosch-Stellung') von grösseren und schwereren Tieren, wogegen kleinere und leichte Tiere eher selten zu finden sind (Sander 1999).

2 Ökologische Überlegungen aufgrund der räumlichen Verteilung der Funde

Während des Zeitalters des Noriums in der Obertrias waren die Gattungen *Plateosaurus* Meyer, 1837 (von Meyer 1837) und *Proganochelys* Baur, 1887 schon über mehrere Kontinente verteilt und können somit als erfolgreiche Vertreter der jeweiligen Tiergruppe angesehen werden (*Joyce* 2017). *Plateosaurus* ist bis heute einer der häufigsten und am besten untersuchten frühen sauropodomorphen Dinosaurier-Gattungen, welcher auch schon eine stattliche Grösse erreichte (*Galton* 1986; *Sander* 1992; *Moser* 2003). Die Frage, wieviel Arten die Gattung *Plateosaurus* beinhaltet, wurde aber lange Zeit kontrovers diskutiert (vgl. *Nau* in diesem Heft). Neuere Arbeiten, basierend auf Deutschen und Schweizer Funden (*Nau* et al. 2020; *Lallensack* et al. 2021; *Schaeffer* 2024), unterstützen die frühere Erkenntnis, dass es in Europa nur eine Art von *Plateosaurus* gab; nach

Moser (2003) die Typusart P. engelhardti. Seit 2019 wurde der Holotypus (das Fossil, an dem die Art beschrieben wurde) von P. engelhardti allerdings als nicht diagnostisch eingestuft und mit P. trossingensis eine neue Typusart festgelegt (ICZN 2019; Schaeffer 2024).

Auch *Proganochelys quenstedtii* ist dank einiger kompletter und gut erhaltener Funde in der süddeutschen Trias sehr gut bekannt und beschrieben. Neben den *Proganochelys*-Funden von Trossingen und Halberstadt gibt es in Deutschland vereinzelte Funde von *Proganochelys* und *Plateosaurus* auch in Aixheim, einer Nachbargemeinde von Trossingen (z. B. *Gaffney* 1990; *Yates* 2003), und in Ellingen in Bayern (*Moser* 2003). Zudem ist auch der bedeutende Erstfund von *Proganochelys quenstedtii*, der Tübinger Steinkern aus Neuenhaus (Fund GPIT-PV-30000 in der Paläontologischen Sammlung der Universität Tübingen; *Baur* 1887; *Werneburg* 2021), nur wenige Kilometer neben klassischen Plateosaurierfundpunkten geborgen worden (*Regalado Fernández & Werneburg* 2022). Aus den französischen *Plateosaurus*-Fundstellen sind *Proganochelys*-Funde bisher nicht bekannt (*Moser* 2003).

Ähnlich zu *Plateosaurus* deuten auch bei *Proganochelys* die Funde bisher darauf hin, dass es nur eine Art, P. quenstedtii, in Deutschland und in der Schweiz gab (Gaffney 1990; Scheyer et al. 2022). Schaut man über die Grenzen Kontinentaleuropas hinaus, so findet sich *Proganochelys* auch in Grönland, den USA, und Thailand (Joyce 2017), wobei es sich bei diesen Fossilien entweder um von P. quenstedtii abweichende Arten handelt oder eine Bestimmung aufgrund des Erhaltungszustands nur auf Gattungsebene möglich ist (Jenkins et al. 1994). Von Grönland ist beispielsweise Fossilmaterial beschrieben worden, welches nur vage Proganochelys zuordenbar ist (als cf. Proganochelys sp.). Dieser Fund wurde nahe der mit Plateosaurus verwandten Art Issi saaneg gemacht (Beccari et al. 2021; ursprünglich als Plateosaurus engelhardti bestimmt). Vergleicht man die Proganochelys-Funde mit der nahe verwandten, aber leicht älteren Stamm-Schildkrötengattung Proterochersis Fraas, 1913 (Fraas 1913), so ist letztere sehr viel häufiger im Fossilbericht vertreten, was nicht zuletzt auf die hohe Fossilfunddichte der Art Proterochersis poreba aus Polen zurückzuführen ist (Szczygielski & Sulej 2016; Szczygielski et al. 2018). Interessanterweise gibt es bisher keine direkten Belege aus Deutschland oder Polen, welche anzeigen würden, dass Proterochersis mit Plateosaurus vergesellschaftet vorkam. Dies unterstützt die Interpretation, dass die beiden Stammschildkröten leicht unterschiedliche Lebensräume bevorzugten: Während Proganochelys eher terrestrisch war, hatte Proterochersis wohl eine stärker semi-aquatische Lebensweise (Szczygielski et al. 2023; Ferreira et al. 2024).

Neben dem fast vollständigen Exemplar vom Frickberg (*Scheyer* et al. 2022) ist aus der Tongrube Gruhalde selbst nur ein einziger isolierter Fund (MSF 16, Abb. 3) bekannt, eine kleine Rippenplatte (Costale) eines Rückenpanzers, welche aus dem oberen Abschnitt des unteren Dinosaurierfundhorizonts stammt. Dieser Fund ist somit etwas älter als SMF 09-F2 aus dem mittleren Fundhorizont am Frickberg und wurde aufgrund seiner Fundnummer wahrscheinlich schon kurz nach den ersten Plateosaurier-Funden in den 1970er- oder 80er Jahren geborgen (z. B. *Foelix* et al. 2011). Die Platte wurde, nach Datenangaben des Sauriermuseums Frick, zuerst dem Schädel eines grossen Knochenfischs zugeschrieben. Spättriassische Knochenfische sind allerdings in Frick äusserst selten und von geringer Grösse, wogegen ein fast 10 x 3 cm grosser 'Schädelknochen' auf ein sehr grosses Exemplar hindeuten würde, von dem mit grosser Wahrscheinlichkeit auch andere Skelettelemente gefunden worden wären. Der Frickberg-Fund SMF 09-F2 von *Proganochelys quenstedtii* erlaubt aber nun einen genaueren Vergleich mit dem Grubenfund und eine Bestimmung von MSF 16 als Schildkrötenpanzerrest, mit vorläufiger Zugehörigkeit zu cf. *Proganochelys* sp.

Schildkröten und Plateosaurier haben schon während der Obertrias auf mehreren Kontinenten die gleichen Ökosysteme besiedelt. Massenansammlungen von *Proganochelys* im Vergleich zu *Plateosaurus* oder auch zu aquatischen Schildkröten in zunehmend austrocknenden Habitaten, wie sie in anderen geologischen Zeitabschnitten gemacht wurden (*Wings* et al. 2012), sind aller-

Abb. 3 Fund MSF 16 von cf. *Proganochelys* sp. aus der Tongrube Gruhalde im Sauriermuseum Frick. (A) Interne Ansicht der Costalplatte mit einem horizontalen 'Kiel', an dem der angebrochene Rippenkopf ansetzen würde. (B) Externe Ansicht der Costalplatte, welche zum Grossteil von Sediment und Kleberresten verdeckt ist.

Abbildung: A. Oettl, Sauriermuseum Frick, 22. August 2024



dings bisher nicht bekannt. Moderne Landschildkröten, wie etwa die Gopherschildkröten in Nordamerika, können, im Gegensatz zu Wasserschildkröten, sehr lange ohne Wasseraufnahme durch Trinken auskommen und somit auch längere Trockenzeiten überstehen (z. B. *Nagy & Medica* 1986). Eine resultierende Hypothese könnte sein, dass austrocknende Wasseransammlungen auf den Überschwemmungsebenen und längere Trockenperioden in der Obertrias einer landbewohnenden *Proganochelys* vielleicht weniger geschadet haben als den eher ans Wasser gebundenen *Proterochersis*.

Während aufgrund der Fossilfunde gesichert ist, dass die Schildkröte *Proganochelys* und der Dinosaurier *Plateosaurus* in gleichaltrigen Sedimenten und oft auch in unmittelbarer Nähe zueinander gefunden wurden (Abb. 4), so bleiben doch einige Fragen noch unbeantwortet: Haben die Schildkröten in den ariden Habitaten mit teilweise wasserführenden Senken und Schlammlöchern dauerhaft gelebt oder haben sie das Gebiet nur sporadisch besucht oder durchwandert, etwa zu Regenzeiten? Wie häufig waren die Schildkröten in dem damaligen Ökosystem im Vergleich zu den Massenvorkommen von *Plateosaurus* wirklich? Sind *Proganochelys* als kleine und leichte Tiere in den Schlammfallen unterrepräsentiert oder waren sie an sich schon seltene Faunenkomponenten?

Im Vergleich zu früheren Grabungskampagnen in der Tongrube Gruhalde zeigen die Fossilfunde über die letzten 5 Jahre hinweg ein vermehrtes Auftreten von kleineren Tieren, darunter Funde eines kleinen Aetosauriers, mehrere Eidechsen-grosse Tiere, bei denen es sich vermutlich

Abb. 4 Lebendrekonstruktionen von *Proganochelys quenstedtii* und *Plateosaurus trossingensis* im Sauriermuseum Frick.

Foto: T. Scheyer, Sauriermuseum Frick, 2. März 2024



um frühe Verwandte der heutigen Brückenechsen *Sphenodon punctatus* (Rhychocephalia) handelt, und vielleicht sogar seltene Flugsaurierreste. Die ausstehende detaillierte Bearbeitung dieser Funde erlaubt in Zukunft eine genauere Darstellung und Rekonstruktion des damaligen Ökosystems in Frick und ermöglicht vielleicht somit die Beantwortung der einen oder anderen noch offenen Frage zu den Schildkrötenfunden.

3 Folgerungen zur Vergesellschaftung von Plateosaurus und Proganochelys

Dinosaurier der Gattung *Plateosaurus* und Schildkröten der Gattung *Proganochelys* sind in verschiedenen Fundstätten der Obertrias vergesellschaftet gefunden worden. Während *Plateosaurus* oft massenhaft im Fossilbericht auftritt (daher resultieren Namen wie '*Plateosaurus* bonebed' oder Plateosaurier-Friedhof; *Sander* 1992), findet man Fossilien von *Proganochelys* nur sehr selten. Dies liegt sicherlich zum einen an der unterschiedlichen Grösse und Masse der Tiere, wobei die grossen Dinosaurierknochen ein höheres Fossilisationspotenzial haben, speziell wenn sie im schlammigen Sediment eingebettet werden. Andererseits waren die Schildkröten an sich wohl seltenere Faunenkomponenten in den damaligen Ökosystemen.

Danksagung

Ein herzliches Dankeschön an die Grabungsteams unter Leitung von Ursina Bachmann und Dr. Ben Pabst, welche über den Lauf der Jahre so eine grossartige Sammlung von Fossilien zusammengetragen haben. Ebenso möchte ich mich bei den KollegInnen der Saurierkommission Frick, der Tonwerke Keller AG und des Sauriermuseums Frick bedanken, welche die Fricker Funde der Öffentlichkeit und der Wissenschaft zugänglich machen.

Literatur

- Beccari V., Mateus O., Wings O., Milàn J. & Clemmensen L.B. 2021. *Issi saaneq* gen. et sp. nov. A new sauropodomorph dinosaur from the Late Triassic (Norian) of Jameson Land, Central East Greenland. *Diversity* 13: 561.
- Baur G. 1887. Ueber den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. Berichte über die Versammlungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines 20: 17–20.
- Ferreira G.S., Hermanson G., Kyriakouli C., Drózdz D. & Szczygielski T. 2024. Shell biomechanics suggests an aquatic palaeoecology at the dawn of turtle evolution. *Scientific Reports* 14: 21822.
- Foelix R., Pabst B. & Kindlimann R. 2011. Die Saurier in Frick. *Mitteilungen der aargauischen Naturfor*schenden Gesellschaft 37: 59–76.

- Fraas E. 1913. *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 80: 1–30.
- Gaffney E.S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle Proganochelys. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194: 1–263.
- Galton P.M. 1986. Prosauropod dinosaur *Plateosaurus* (=*Gresslyosaurus*) (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Switzerland. *Geologica et Palaeontologica* 20: 167–183.
- von Huene F. 1926. Einige Schildkrötenreste aus der obersten Trias Württembergs. *Centralblatt für Mineralogie*, etc. Abt. B 14: 50–514.

- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature] 2019. Opinion 2435 (Case 3560) Plateosaurus Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha): new type species designated. Bulletin of Zoological Nomenclature 76: 144.
- Jenkins Jr. F.A., Shubin N.H., Amaral W.W., Gatesy S.M., Schaff C.R., Clemmensen L.B., Downs W.R., Davidson A.R., Bonde N. & Osbaeck F. 1994. Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Island, East Greenland. *Meddelelser om Grønland, Geoscience* 32: 1–25.
- Joyce W.G. 2017. A review of the fossil record of basal Mesozoic turtles. Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 58: 65–113.
- Lallensack J.N., Teschner E.M., Pabst B. & Sander P.M. 2021. New skulls of the basal sauropodomorph *Plateosaurus trossingensis* from Frick, Switzerland: Is there more than one species? *Acta Palaeontologica Polonica* 66: 1–28.
- von Meyer H. 1837. Mittheilungen, an Professor Bronn gerichtet [Brief vom 4. April 1837]. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 1837: 314–316.
- Moser M. 2003. *Plateosaurus engelhardti* MEYER, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern. *Zitteliana* 24: 3–186.
- Nagy K.A. & Medica P.A. 1986. Physiological ecology of desert tortoises in southern Nevada. *Herpetologica* 42: 73–92.
- Nau D., Lallensack J.N., Bachmann U. & Sander P.M. 2020. Postcranial osteology of the first early-stage juvenile skeleton of *Plateosaurus trossingensis* from the Norian of Frick, Switzerland. *Acta Palaeontolo*gica Polonica 65: 679–708.
- Regalado Fernández O.R. & Werneburg I. 2022. A new massopodan sauropodomorph from Trossingen Formation (Germany) hidden as 'Plateosaurus' for 100 years in the historical Tübingen collection. Vertebrate Zoology 72: 771–822.
- Sander P.M. 1992. The Norian *Plateosaurus* bonebeds of central Europe and their taphonomy. *Palaeogeo-graphy*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology* 93: 255–299.
- Sander P.M. 1999. Die *Plateosaurus*-"Friedhöfe" im Keuper: Belege für einen Massentod? In: Wilde V. & Hauschke N. (Hrsg.): *Die Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter.* München, 419–425.
- Schaeffer J. 2024. Osteological redescription of the holotype of *Plateosaurus trossingensis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of SW Germany and its phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology* 22: 2335387.

- Scheyer T.M., Klein N., Evers S.W., Mautner A.-K. & Pabst B. 2022. First evidence of *Proganochelys quenstedtii* (Testudinata) from the *Plateosaurus* bonebeds (Norian, Late Triassic) of Frick, Canton Aargau, Switzerland. *Swiss Journal of Palaeontology* 141: 17.
- Schoch R.R. 2011. Tracing SEEMANN's dinosaur excavation in the Upper Triassic of Trossingen: his field notes and the present status of the material. *Palaeodiversity* 4: 245–282.
- Schoch R.R. & Seegis D. 2014. Taphonomy, deposition and pedogenesis in the Upper Triassic dinosaur beds of Trossingen. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvi*ronments 94: 571–593.
- Szczygielski T. & Sulej T. 2016. Revision of the Triassic European turtles *Proterochersis* and *Murrhardtia* (Reptilia, Testudinata, Proterochersidae), with the description of new taxa from Poland and Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society* 177: 395–437.
- Szczygielski T., Slowiak J. & Drózdz D. 2018. Shell variability in the stem turtles *Proterochersis* spp. *PeerJ* 6: e6134.
- Szczygielski T., Klein N., Slowiak-Morkovina J. & Scheyer T.M. 2023. Limb histology of the Triassic stem turtles *Proterochersis porebensis* Szczygielski & Sulej, 2016 and *Proganochelys quenstedtii* Baur, 1887 with insights into growth patterns of early turtles. *Comptes Rendus Palevol* 22: 635–665.
- Wings O., Rabi M., Schneider J.W., Schwermann L., Sun G., Zhou C.-F. & Joyce W.G. 2012. An enormous Jurassic turtle bone bed from the Turpan Basin of Xinjiang, China. *Naturwissenschaften* 99: 925–935.
- Werneburg I. 2021. Der Steinkern von Proganochelys Die erste Schildkröte der Welt. In: Seidl E., Bierende E. & Werneburg I. (Hrsg.): Aus der Tiefenzeit. Die Paläontologische Sammlung der Universität Tübingen. Eberhard Karls Universität Tübingen. Schriften des Museums der Universität Tübingen MUT, Tübingen, 305–315.
- Yates A.M. 2003. The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology* 46: 317–337.
- Zahner M. 2023. Osteology and Phylogenetic Relationships of the Upper Triassic Theropod Specimens of Frick, Aargau, Switzerland and the Significance of the Locality for a Better Understanding of the Evolution and Ecology of Early Dinosaurs. PhD thesis, Paläntologisches Institut, Universität Zürich, 1–255.
- Zahner M. & Brinkmann W. 2019. A Triassic averostran-line theropod from Switzerland and the early evolution of dinosaurs. *Nature Ecology & Evolution* 3: 1146–1152.