

**Zeitschrift:** Regio Basiliensis : Basler Zeitschrift für Geographie

**Herausgeber:** Geographisch-Ethnologische Gesellschaft Basel ; Geographisches Institut der Universität Basel

**Band:** 66 (2025)

**Heft:** 1

**Artikel:** Biodiversität in der Trias : gibt es verschiedene Arten von Plateosauriern?

**Autor:** Nau, Darius

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1088604>

#### **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:** 14.01.2026

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

## Biodiversität in der Trias: Gibt es verschiedene Arten von Plateosauriern?

Darius Nau

### Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit geht der Frage nach, welche Arten von Plateosauriden – insbesondere der in der Schweiz und angrenzenden Ländern gut vertretenen Gattung *Plateosaurus* – zu unterscheiden sind. Für das meist zu *Plateosaurus* gerechnete Fossilmaterial besteht keine Übereinstimmung über eine Abgrenzbarkeit von mehr als einer einzigen Art (*P. trossingensis* bzw. *P. engelhardti*), zu der demnach die meisten der europäischen Plateosauridenfossilien zu zählen sind. Hier von ausgenommen sind nur *Sellosaurus gracilis* und *Gresslyosaurus ingens*, die sich klar unterscheiden lassen. Daneben lässt sich den Plateosauriden noch Material mehrerer Arten aus Grönland, Brasilien und Indien zuordnen.

## 1 Einleitung

Die Plateosauridae, eine Familie triassischer Sauropodomorpha, stellt eine der ersten grösseren Auffächerungen (Radiation) einer Art von pflanzenfressenden Dinosauriern dar.

Ihr namensgebender Vertreter, *Plateosaurus*, wurde als erster Plateosauride (und erster Dinosaurier ausserhalb Englands) wissenschaftlich beschrieben (von Meyer 1837) und ist heute der wohl am besten erforschte Dinosaurier der Trias (z. B. Gunga et al. 2007; Mallison 2010a & 2010b; Hofmann & Sander 2014; Nau et al. 2020). Dies ist den vielen hervorragenden Skelettfunden an mehreren Fundstellen in Mitteleuropa zu verdanken (Abb. 1 & 2), insbesondere in den Massenakkumulationen von Trossingen (Baden-Württemberg), Halberstadt (Sachsen-Anhalt) und Frick (Aargau, vgl. dazu Sander et al. in diesem Heft).

---

Adresse des Autors: Darius Nau, Abteilung V: Paläontologie, Bonner Institut für Organismische Biologie, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Nussallee 8, D-53115 Bonn;  
E-Mail: dariusnau@uni-bonn.de

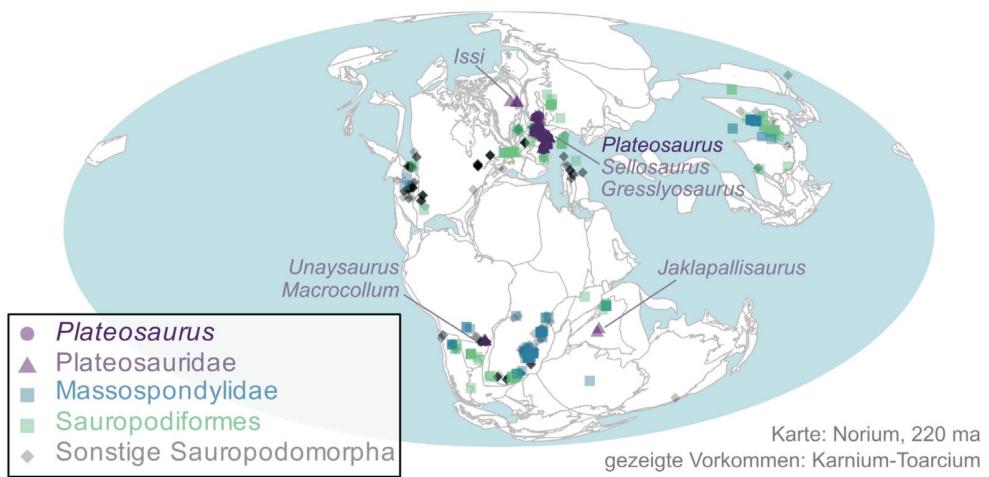


Abb. 1 Paläogeographie von Plateosauriden im Kontext der Vorkommen von Sauropodomorpha aus Obertrias und Unterjura. Nach neuerer Klassifikation als Plateosauridae bewertete Gattungen sind beschriftet (paläogeographische Rekonstruktion für das Norium – 220 ma vor heute – mittels gplatesr version 0.0.0.9000, ).  
*Abbildung: D. Nau*

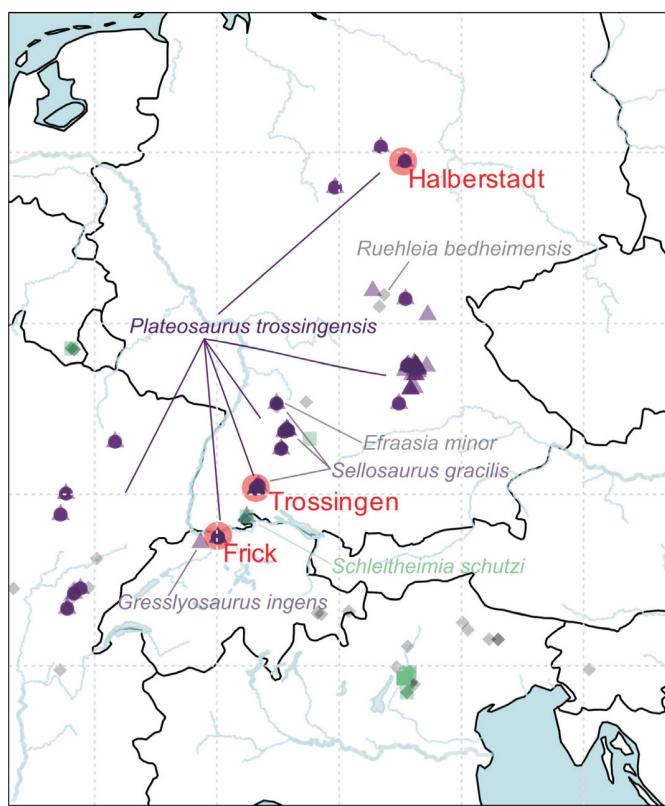


Abb. 2 Mitteleuropäische Fundorte von Sauropodomorpha in Obertrias und Unterjura; Die drei wichtigsten Fundstellen der Gattung *Plateosaurus*, die Massenakkumulationen von Trossingen, Halberstadt und Frick, sind rot markiert (Daten der Paleobiology Database, , Legende siehe Abb. 1).  
*Abbildung: D. Nau*

Mit Blick auf die lange Forschungsgeschichte verwundert es nicht, dass sich auch das Verständnis der Diversität und Verwandtschaftsbeziehungen der Plateosauriden stark gewandelt hat. Nach älteren Hypothesen (z. B. *Galton & Upchurch* 2004) stellen *Plateosaurus* und verwandte Gattungen einen Kernbestandteil der Prosauropoda (einem heute als paraphyletisch verstandenen Sammelbegriff für sämtliche nicht-sauropode Sauropodomorpha). Jüngere Studien (Abb. 3) deuten dagegen auf eine deutlich kleinere, monophyletische Familie hin, welche das Schwestergratxon der Massopoda bildet (diese umfassen die Sauropoden bzw. Gravisauria und diesen nahestehende Sauropodomorpha, etwa die Massospondyliden).

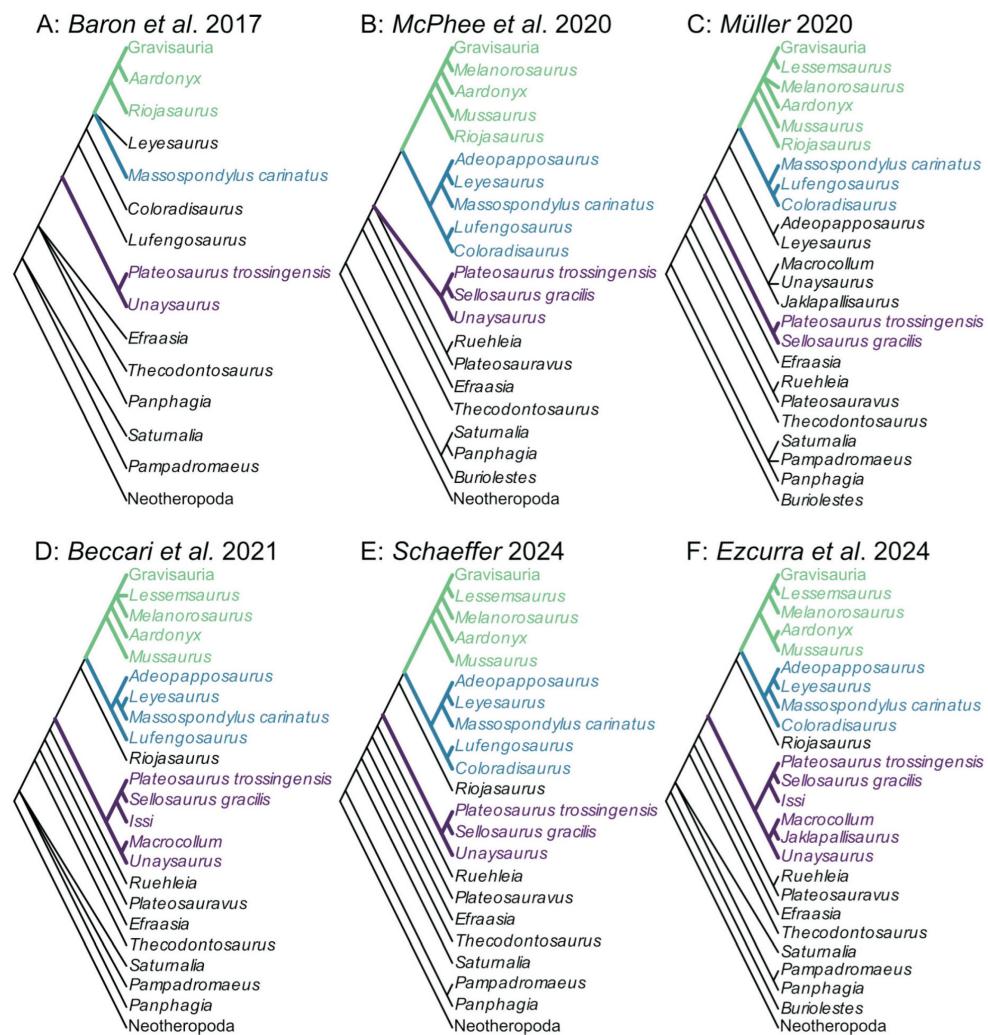


Abb. 3 Auswahl jüngerer Ergebnisse phylogenetischer Analysen von basalen Sauropodomorpha. Die drei Kladien Plateosauridae, Massospondylidae und Sauropodiformes (einschl. Sauropoda) sind jeweils farbig markiert. Bei mehreren Analysen in einer Arbeit wird der bestaufgelöste Baum gezeigt (z. B. implizite Gewichtung, Mehrheitskonsens).

Abbildung: D. Nau

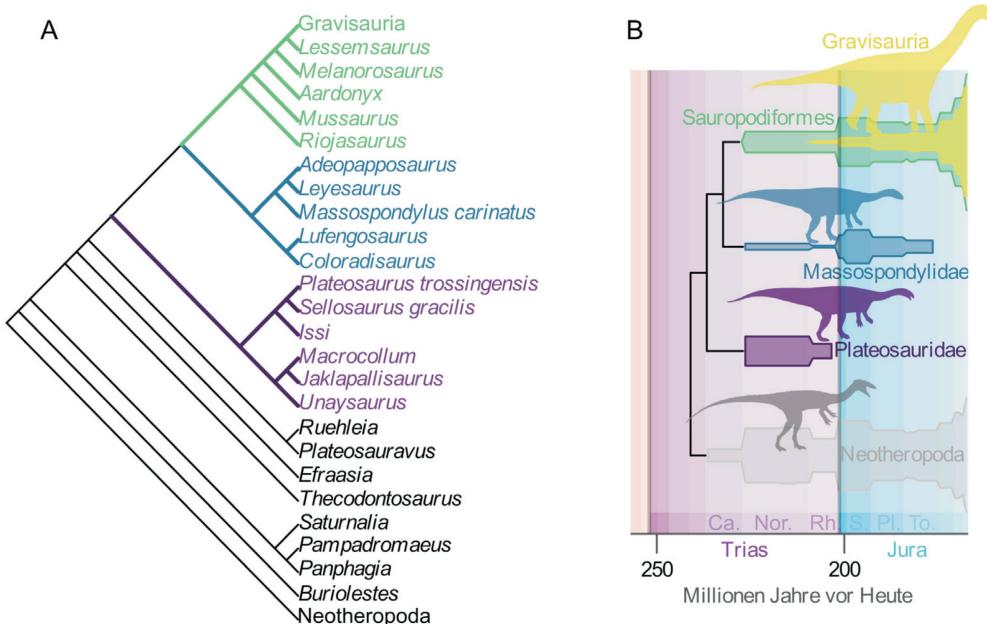


Abb. 4 (A) Zusammenfassendes Kladogramm (Supertree mittels MRP, vgl. Schliep 2011; Schliep et al. 2017) basaler Sauropodomorpha basierend auf den Phylogien in Abb. 3. (B) Diversitätsdarstellung der 3 Hauptradiationen, basierend auf dem Datensatz der Paleobiology Database (GB2). Abbildung: D. Nau

Auch über die Taxonomie von *Plateosaurus* selbst herrscht viel Uneinigkeit; Autoren im frühen 20. Jahrhundert beschrieben eine hohe Anzahl an Arten (z. B. von Huene 1907 & 1932; Fraas 1913), welche überwiegend in jüngerer Vergangenheit wieder synonymisiert wurden (z. B. Galton 1984 & 1985; Moser 2003). Auch diente die Gattung zeitweise als “Mülleimertaxon” für Material aus Argentinien (Casamiquela 1980), Südafrika (Haughton 1924) und Grönland (Jenkins et al. 1994), welches heute anderen, teils nicht einmal nahe verwandten Gattungen zugeschrieben wird (von Huene 1932; Otero & Pol 2013; Beccari et al. 2021). Zugleich deuten neuere Forschungen auf eine nahe Verwandtschaft von *Plateosaurus* mit einigen in den letzten Jahrzehnten beschriebenen Sauropodomorpha aus der Trias von Südamerika und Indien hin (vgl. Abb. 1, 3 & 4).

Die vorliegende Arbeit bezieht den Begriff der “Plateosaurier” konkret auf die Klade Plateosauridae und liefert eine kurze taxonomische Übersicht über die der Familie zuzuordnenden Arten, mit verstärktem Fokus auf dem mitteleuropäischen (traditionell *Plateosaurus* zugeordneten) Material.

## 2 Systematische Einordnung bisheriger Funde

- Dinosauria (Owen 1842)
- Saurischia (Seeley 1887)
- Sauropodomorpha (von Huene 1932)
- Plateosauridae (Marsh 1895)

*Phylogenetische Definition:* Alle Sauropodomorpha, die näher mit *Plateosaurus trossingensis* verwandt sind als mit *Massospondylus carinatus*, *Yunnanosaurus huangi* (Galton & Upchurch 2004), *Saltasaurus loricatus* (Sereno 1998) oder *Diplodocus longus* (Yates 2007).

*Alternativ:* ... oder mit *Unaysaurus tolentinoi* (sensu Ezcurra et al. 2024)

### 2.1 *Plateosaurus trossingensis* Fraas, 1913

*Holotypus:* SMNS (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) 13200 (von Huene 1926; Schaeffer 2024) ist Holotyp von *P. trossingensis* (Fraas 1913) sowie Neotyp der Gattung *Plateosaurus* (ICZN 2019), UEN (Universität Erlangen-Nürnberg, Institut für Paläontologie) 552 ist ursprünglicher Lectotypus von *P. engelhardti* (von Meyer 1837; Moser 2003).

*Vorkommen/Stratigraphie:* Norium (Obere Trias) von Mitteleuropa (vgl. Abb. 2). SMNS 13200 und viele weitere Exemplare stammen aus dem Knollenmergel (Trossingen-Formation) des Steinbruches “Obere Mühle” bei Trossingen (von Huene 1926 & 1932). Viele Funde aus äquivalenten Strata Deutschlands, Frankreichs und der Schweiz werden der Art zugeordnet (siehe nachfolgend).

*Nomenklatur:* Objektive Synonyme sind *Plateosaurus integer* (von Huene 1915) und *P. fraasianus* (von Huene 1932). Subjektive Synonyme sind *P. engelhardti* (Moser 2003), *longiceps* (nach Moser 2003; contra Galton & Kermack 2010), *erlenbergiensis*, *quenstedti*, *reinigeri*, *plieningeri*, *Pachysaurus* / *Gresslyosaurus robustus*, *ajax* und *torgeri*, *Pachysaurus magnus*, *wetzelianus* und *giganteus*, *Dimodosaurus* / *Plateosaurus poligniensis* (Moser 2003).

*Kommentare:* Das hier als *P. trossingensis* behandelte Belegmaterial (Hypodigma) hat eine unter Dinosauriern praktisch einmalig komplizierte taxonomische Geschichte, die in ihrer Gesamtheit den Rahmen der vorliegenden Arbeit sprengen würde. Insbesondere geht diese auf Friedrich von Huene zurück, der Anfang des letzten Jahrhunderts in einer Reihe von Monographien (von Huene 1905, 1907, 1915 & 1932) für fast jedes Skelett von basalen Sauropodomorpha aus dem Keuper Europas eine neue Art benannte. Eine Einzelbetrachtung erübrigt sich, da heute weitgehend Konsens besteht, dass es sich hier überwiegend um Synonyme einer oder weniger Arten handelt. Uneinigkeit verbleibt jedoch über einige Details.

*P. trossingensis* ist seit 2019 die neu designierte Typusart der Gattung *Plateosaurus* und ersetzt in dieser Hinsicht die ursprüngliche Typusart *P. engelhardti*, da ernsthafte Zweifel am diagnostischen Wert von deren Material bestehen, und der Holotyp von *P. trossingensis* seit seiner Beschreibung (von Huene 1926) als de facto Holotyp der Gattung Verwendung findet (Yates 2003; Galton 2012 & 2013; ICZN 2019).

Zur Synonymität von *P. trossingensis* mit *P. engelhardti* besteht weiterhin kein Konsens (siehe Diskussion dazu in Sues 2013). Moser (2003) synonymisierte alle oben angeführten Arten, einschließlich *P. trossingensis* (mit *P. engelhardti*), nicht jedoch *P. / Gresslyosaurus ingens* und *P. / Sellosaurus gracilis* (siehe nachfolgend). Im Unterschied dazu betrachteten Galton (2012) sowie Galton & Kermack (2010) *P. engelhardti* als zweifelhaft (nomen dubium), da er keinem Taxon sicher zugeordnet werden kann. Nach beiden Hypothesen lässt sich *P. engelhardti* jedoch nicht klar von *P. trossingensis* abgrenzen (contra Galton 2000 & 2001). Galton (1984 & 1985) synonymisierte *P. trossingensis* mit *P. engelhardti*.

sierte ursprünglich sämtliches Schädelmaterial sowie auch die Exemplare aus der Fricker Gruhalle (Galton 1986) mit *P. engelhardti* (von Meyer 1837), eine Aussage, deren Limitation aber darin bestand, dass das ursprüngliche Typusmaterial keinen Schädel umfasst; sehr wohl aber der von Galton mit einbezogene Holotypus von *P. trossingensis*, (vgl. Schaeffer 2024). In späteren Arbeiten nutzte Galton *P. engelhardti* aufgrund von Unterschieden des Sacrums (Position und Grösse der Rippenansatzstellen) deutlich restriktiver nur noch für das bayerische Typusmaterial und für bestimmte Individuen mit distal gerader Femurform (Galton 1999, 2000 & 2001) und *P. longiceps* (Jaekel 1914) für die häufigere Spezies der Hauptfundstellen in Trossingen, Halberstadt und Frick (vgl. auch Galton & Upchurch 2004). Seine Interpretation des Sacrums basiert jedoch auf einer im Vergleich zu anderen Arbeiten um 180° gedrehten Orientierung, welche aufgrund der Unvollständigkeit des Exemplars nicht klar feststellbar, laut Moser (2003) aber unwahrscheinlich ist. Auch lassen sich die Unterschiede der Femurform vermutlich taphonomisch erklären, da selbst die Femora des gleichen Skeletts teils grosse Unterschiede aufweisen können (Moser 2003; Nau et al. 2020). Generell kommt der Deformation des Fossilmaterials bei *Plateosaurus* eine grosse und verkomplizierende Bedeutung zu (Lefebvre et al. 2020).

Im Gegensatz zu den vorangegangenen Arbeiten sahen Galton & Kermack (2010) den Trossinger *P. trossingensis* als vom Halberstädter *P. longiceps* abgrenzbar an. Sie stützten dies auf Unterschiede im Os pterygoideum (Hakenform des Medialfortsatzes rund um das Basisphenoid) und der Halswirbel (längere Epipophysen) von *P. trossingensis* (vgl. Galton 2012). Ersterer Punkt widersprachen schon Barrett & Yates (2005), die einen taphonomischen Ursprung dieses Merkmals vermuteten (Schaeffer 2024: 18). Bei Schädelmaterial aus Frick ist das Os pterygoideum einer Untersuchung nicht zugänglich, Lallensack et al. (2021) merkten jedoch an, dass dieses Merkmal bei anderen basalen Sauropodomorpha innerartlich variiert. Auch in der Entwicklung der Wirbellaminae ist nach Regalado Fernandez (2024) kein Clustern der Halberstädter Exemplare feststellbar (was jedoch nur auf zwei Individuen beruht).

Abweichend von den bisher genannten Autoren behandelten Prieto-Márquez & Norell (2011) *P. erlenbergiensis* (subjektives Senior-Synonym von *P. trossingensis* von Huene, 1905) als valide, der damit aufgrund seines Alters gegenüber *P. longiceps* (Jaekel 1914, oder auch *P. trossingensis* Fraas 1913) zu bevorzugen sei.

Anhand von Femora (Weishampel & Chapman 1990) und Schädeln (Lallensack et al. 2021) konnten bisher keine Belege für taxonomische Gruppen innerhalb von Stichproben der Trossinger und Fricker *Plateosaurus*-Exemplare erbracht werden. Deutliche Variation ist vorhanden, zeigt aber kein Muster, das die Identifikation verschiedener Arten zuliesse (Lallensack et al. 2021). Ähnliche Analysen des Halberstädter Materials und ein Vergleich zwischen allen Fundstellen stehen aber noch aus.

Nach derzeitigem Kenntnisstand lässt sich das hier umrissene Hypodigma also wohl *P. trossingensis* oder zumindest *P. cf. trossingensis* zuordnen, da sich bisher kein Konsens zur Existenz mehrerer, separater Spezies finden liess. Die Möglichkeit des Vorkommens mehrerer bisher nicht abgrenzbarer Arten (also kryptische Diversität innerhalb des *Plateosaurus*-Hypodigmas) bedarf jedoch weiterer Forschung.

## 2.2 *Sellosaurus gracilis* von Huene, 1907

*Typus*: SMNS 5175 (Yates 2003)

*Vorkommen/Stratigraphie*: Typuslokalität ist die untere Löwenstein-Formation (Norium, Obere Trias) von Heslach bei Stuttgart (Yates 2003).

*Nomenklatur*: auch in der Kombination *Plateosaurus gracilis* (z. B. Yates 2003)

*Kommentare:* Eine im Vergleich zu dem ansonsten ähnlichen *Plateosaurus trossingensis* kleinere und grazilere Art (Yates 2003). Sowohl Yates (2003) als auch Moser (2003) betrachteten *Sellosaurus gracilis* als von *P. engelhardti* auf Basis des Sacrums abgrenzbar. Yates (2003) wies allerdings darauf hin, dass die meisten traditionell als *Sellosaurus* klassifizierten Individuen sich einer anderen, entfernter verwandten Art (*Efraasia minor* Yates, 2003) zuordnen lassen. Yates (2003) betrachtete *S. gracilis*, unter anderem aufgrund des Aufbaus des Sacrums mit zwei primordialen und einem Caudosacralwirbel, als Art von *Plateosaurus* (*P. gracilis*). Spätere Analysen bestätigten bislang (soweit beide Spezies mit einbezogen wurden) *S. gracilis* stets als nahen Verwandten von *P. trossingensis* (= *P. engelhardti* sensu Yates 2003, vgl. auch Abb. 3), was die Frage der generischen Trennung der beiden Arten weitgehend subjektiv macht.

### 2.3 *Gresslyosaurus ingens* Rütimeyer, 1856

*Typusreihe:* Fragmente von Femur, Humerus, Phalangen, ein Schwanzwirbel (Rütimeyer 1856 & 1857) sowie weitere Schwanz- und Sacralwirbel (von Huene 1907) in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel (vgl. Meyer et al. und Furrer in diesem Heft)

*Vorkommen/Stratigraphie:* Typuslokalität ist Niederschöntal, Kanton Basel-Landschaft (Norium, Galton 1986, oder Rhätium, Moser 2003; Obere Trias). Weiteres durch von Huene (1907) zugeordnetes Material stammt aus dem Knollenmergel (Trossingen-Formation) von Halberstadt (Deutschland).

*Nomenklatur:* ursprünglich “*Dinosaurus gresslyi*” (Rütimeyer 1856, zitiert in von Huene 1932), auch *Plateosaurus ingens* (Yates 2007)

*Kommentare:* *Gresslyosaurus ingens* wurde 1856 durch Rütimeyer als erster Dinosaurier der Schweiz benannt, eine umfassende Beschreibung erfolgte später durch von Huene (1907), der neben dem Schweizer Typusmaterial andere Knochen aus Deutschland und England zuordnete und mehrere weitere Arten von *Gresslyosaurus* benannte (diese sind laut Moser 2003 und Galton 1986 alle zweifelhaft oder Synonyme von *Plateosaurus engelhardti*, das englische Material ein Sauropodiforme, *Camelotia*). *G. ingens* selbst wurde von Galton (1986) ebenfalls mit *P. engelhardti* synonymisiert. Laut Moser (2003) lässt sich *G. ingens* jedoch auf Basis der Anatomie des Sacrums klar von diesem und laut Rauhut et al. (2020) auch von dem Sauropodiformen *Schleithheimia schutzi* abgrenzen. Aufgrund sporadischer Inklusion in phylogenetischen Analysen und des sehr fragmentatischen Fossilmaterials ist die Zuordnung zu den Plateosauridae mit Vorsicht zu betrachten. Yates (2007) rekonstruierte die Art allerdings als unmittelbares Schwestertaxon von *P. trossingensis* (= *engelhardti* sensu Yates), weshalb eine Zugehörigkeit zur Familie zumindest wahrscheinlich ist. Nach Novas et al. (2010) bildet *G. ingens* eine Polytomie (ein Punkt im Kladogramm, an welcher die genaue Reihenfolge mehrerer Verzweigungen nicht näher bestimmt werden kann, welche deshalb gemeinsam zu einer Mehrfachaufspaltung vereinfacht werden) mit den anderen Plateosauridae (*Unaysaurus*, *P. engelhardti* / *trossingensis* und *P. gracilis*).

### 2.4 *lssi saaneq* Beccari et al., 2021

*Holotypus:* NHMD (GeoCenter Møns Klint, Denmark) 164741 (Beccari et al. 2021)

*Vorkommen/Stratigraphie:* Macknight Bjerg-Lokalität, Jameson Land, Grönland, Malmros Klint Formation (Mittleres Norium, Obere Trias, Beccari et al. 2021)

*Nomenklatur:* Ursprünglich *Plateosaurus engelhardti* (Jenkins et al. 1994)

*Kommentare:* Plateosauriden aus Grönland wurden erstmals von Jenkins et al. (1994) beschrieben und als *P. engelhardti* klassifiziert. Marzola et al. (2018) äusserten auf Basis einer (unpublizierten) phylogenetischen Analyse Skepsis gegenüber dieser Zuordnung. Beccari et al.

(2021) stellten für das Material die neue Gattung und Art *Issi saaneq* auf, die in ihrer phylogenetischen Analyse als Schwestertaxon der Klade *Plateosaurus* + *Sellosaurus* innerhalb der Plateosauridae rekonstruiert wurde (vgl. Abb. 3D).

## 2.5 *Unaysaurus tolentinoi* Leal et al., 2004

*Typus*: UFSM (Universidade Federal de Santa Maria, Brasilien) 11069 (ca. 70 % vollständiges Skelett einschliesslich Schädel (Leal et al. 2004)

*Vorkommen/Stratigraphie*: São Martinho da Serra, Rio Grande do Sul, Brasilien, Caturrita Formation (Carnium-Norium, Leal et al. 2004)

*Kommentare*: Ursprünglich als Schwestertaxon der Gattung *Plateosaurus* innerhalb der Plateosauridae rekonstruiert (Leal et al. 2004; Baron et al. 2017; McPhee et al. 2020) wurde *Unaysaurus* von neueren Analysen mit *Macrocollum* und *Jaklapallisaurus* zur Klade der Unaysauridae zusammengefasst (Abb. 3D & 3F). Die meisten Studien gelangen zu dem Schluss, dass die Unaysauridae die Schwesterngruppe zur Klade *Plateosaurus* + *Issi* darstellen (siehe Abb. 3 & 4), nach der vorliegenden Definition also Teil der Plateosauridae sind, wobei die statistische Robustheit dieser Verwandtschaft allerdings recht gering ausfällt (siehe Ezcurra et al. 2024). Teilweise wurde auch eine entferntere (Müller et al. 2018) oder engere (Müller 2020) Verwandtschaft der Unaysauridae zu den Sauropoden rekonstruiert.

## 2.6 *Macrocollum itaquii* Müller et al., 2018

*Typus*: CAPPA (Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Santa Maria, Brasilien) 0001a (Müller et al. 2018)

*Vorkommen/Stratigraphie*: Wachholz-Fundstelle, Agudo, Rio Grande do Sul, Brasilien, obere Candelária-Sequenz (Frühes Norium, Obere Trias)

*Kommentare*: siehe vorhergehend

## 2.7 *Jaklapallisaurus asymmetrica* Novas et al., 2010

*Holotypus*: ISI (Indian Statistical Institute, Kalkutta, Indien) R274 (Novas et al. 2010)

*Vorkommen/Stratigraphie*: Obere Maleri-Formation (Holotypus) und Untere Dharmaram Formation (zugeordnetes Material), Jaklapalli und Rampur, Indien (Oberes Norium-Rhätium)

*Kommentare*: Potenziell jüngster bekannter Unaysauride und Plateosauride, ansonsten siehe andere Unaysauridae (vorhergehend)

## 2.8 Weitere Taxa

Adultes Material des ursprünglich nur von juvenilen Individuen beschriebenen *Mussaurus patagonicus* (Bonaparte & Martin 1979) wurde von Casamiquela (1980) der Gattung *Plateosaurus* zugeordnet (Otero & Pol 2013). In jüngeren Analysen wird *Mussaurus* fast ausnahmslos als Massopoda rekonstruiert (vgl. Abb. 3). Einzig Galton & Upchurch (2004) implizieren eine nähere Verwandtschaft zu *Plateosaurus* als zu Sauropoda, dies jedoch als Teil einer diversen, monophyletischen Prosaupopoda, was allen neueren Analysen widerspricht (Abb. 3).

Sauropodomorpha-Material aus der Trias von Südafrika, das ursprünglich als *Plateosaurus cullingworthi* beschrieben wurde (Haughton 1924), wurde bereits durch von Huene (1932) in die neue Gattung *Plateosauravus* gestellt. Phylogenetische Analysen ergeben für diese überwiegend eine Position als basaler abzweigender Sauropodomorpha ausserhalb der Klade *Plateosauridae + Massopoda* (vgl. Abb. 3 & 4).

Die mitteleuropäischen Arten *Efraasia minor* und *Ruehleia bedheimensis* lassen sich von *Plateosaurus* klar abgrenzen (Galton 1999; Yates 2003) und werden phylogenetisch ebenfalls als im Vergleich zu diesem und Sauropoden basalere Sauropodomorpha eingeordnet (Abb. 3 & 4).

Auch wurde in jüngerer Vergangenheit einiges zuvor als *Plateosaurus* bzw. *Gresslyosaurus* identifiziertes Material neu bearbeitet und lässt sich weder *Plateosaurus*, noch anderen Plateosauriden, sondern den neuen Sauropodiformen *Tuebingosaurus* (Regalado Fernández & Werneburg 2022) und *Schleithemia* (Rauhut et al. 2020, vgl. auch Furrer in diesem Heft) zuordnen.

### 3 Allgemeine Diskussion

Die Nomenklatur von *Sellosaurus* und *Gresslyosaurus* rechtfertigt eine kurze Erläuterung: Yates (2003) und Moser (2003) sprachen sich für eine Synonymisierung mit *Plateosaurus* auf Gattungsniveau aus, was sich auch durch phylogenetische Analysen der Folgezeit rechtfertigen liesse, die diese Spezies als miteinander jeweils am nächsten verwandt einordnen (z. B. Yates 2007, vgl. auch Abb. 3 & 4). In der Praxis hat sich in der Dinosaurierpaläontologie allerdings ein monospezifisches Gattungskonzept bewährt, das häufige nomenklaturale Anpassungen infolge neuer phylogenetischer Ergebnisse vermeidet. Daher nutzt die vorliegende Arbeit entsprechend der Nomenklatur von Rauhut et al. (2020), Schaeffer (2024) und Ezcurra et al. (2024) die separaten Gattungsnamen, was der nahen Verwandtschaft zu *Plateosaurus* jedoch nicht widerspricht.

Insgesamt wird nach neueren phylogenetischen Analysen (Abb. 3 & 4) das Bild einer moderat diversen und sowohl in der Nord- als auch der Südhemisphäre verbreiteten Plateosauridae (nach der hier präferierten Definition) erhärtet. Diese Definition ist jedoch entscheidend dafür, ob Unaysauridae als Teil der Plateosauridae oder als separate Familie anzusehen sind, was letztlich entscheidend für Aussagen zur geographischen Verbreitung der Plateosauriden ist (vgl. Abb. 1).

### 4 Fazit

Die Plateosauridae umfassen im engeren Sinne mindestens vier, im weiteren Sinne (einschliesslich Unaysauridae) sieben Arten, alle aus der oberen Trias. Die Gattung *Plateosaurus* im weiteren Sinne umfasst drei klar unterscheidbare Spezies aus der Trias Mitteleuropas. Neben der Neotypusart *P. trossingensis* lassen sich hier *Sellosaurus (Plateosaurus) gracilis* und *Gresslyosaurus (Plateosaurus) ingens* abgrenzen. Weitere Arten (*P. engelhardti*, *P. longiceps*) werden von manchen Autoren (z. B. Galton & Kermack 2010) als separat, von anderen hingegen als zweifelhaft (nominata dubia) oder Synonyme einer einzigen, zu *P. trossingensis* identischen Art (z. B. Moser 2003) betrachtet. Die vorhandene morphologische Variation innerhalb dieses Hypodigma liess sich bislang nicht klar mit Artunterschieden in Bezug setzen (Weishampel & Chapman 1990; Lallensack et al. 2021). Darüber hinaus bilden die Gattungen *Unaysaurus*, *Macrocollum* und *Jaklapallaurus* eine monophyletische Familie (Unaysauridae), die auf der Südhalbkugel verbreitet ist (vgl. Abb. 1) und die nach den meisten Phylogenien eine Schwestergruppe der (anderen) Plateosauridae bildet.

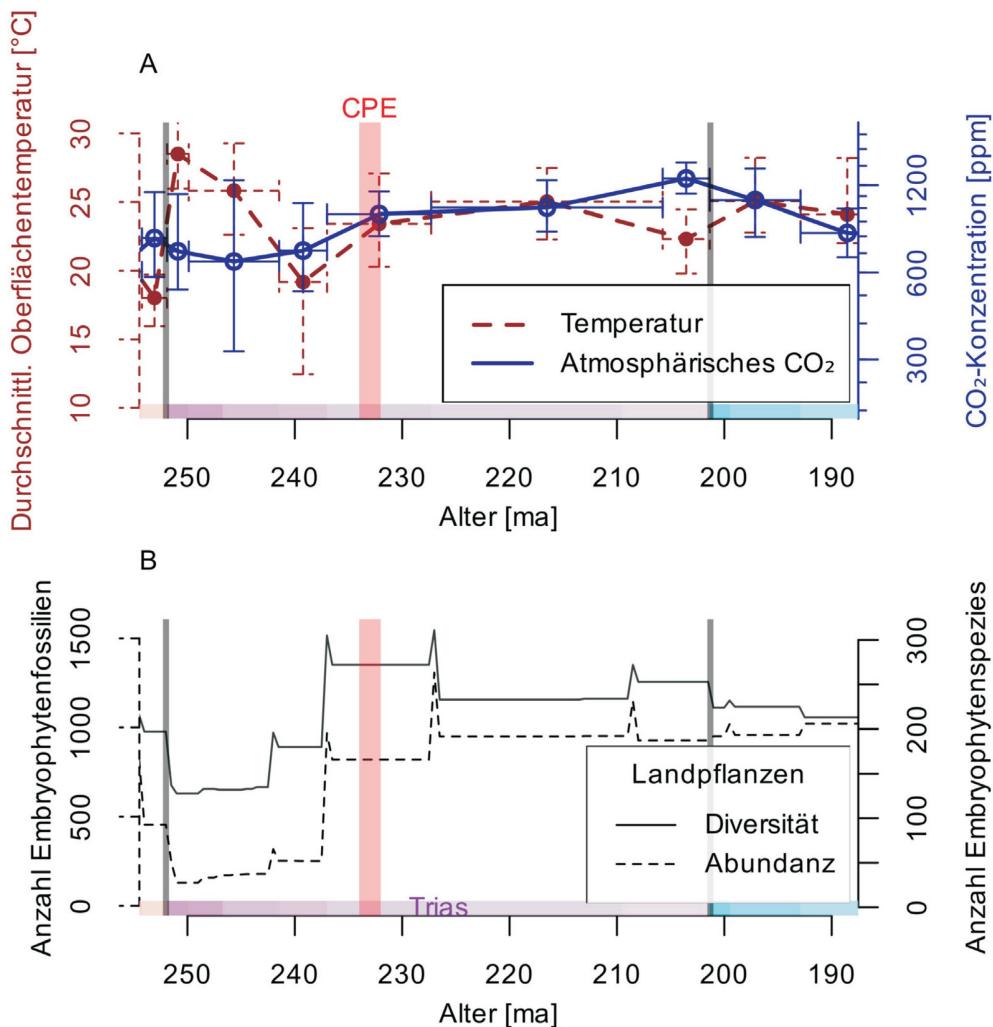


Abb. 5 (A) Temperatur (rot/gestrichelt) und CO<sub>2</sub>-Konzentration (blau/durchgezogen) während der Trias (nach Datensatz von Judd et al. 2024). Horizontale Fehlerbalken geben die Länge der Zeitintervalle (= Stufen), vertikale Fehlerbalken die 16 %- und 84 %-Quantile der Variation der globalen Mitteltemperatur innerhalb des jeweiligen Zeitintervalls an. (B) Diversität (durchgezogen) und Häufigkeit (gestrichelt) von Landpflanzenfossilien im gleichen Zeitraum wie A (Daten der Paleobiology Database, [Paleobiology Database](https://paleobiodb.org), [DOI](https://doi.org/10.5281/zenodo.730322)). Der hellrote Streifen markiert das Alter des Karnischen Niederschlagsereignisses (CPE, 134–132 ma, Zhang et al. 2023).

Abbildung: D. Nau

Bei den teilweise als Plateosauriden aufgefassten Gattungen *Plateosauravus*, *Ruehleia* und *Efraasia* handelt es sich dagegen um basalere Sauropodomorpha, bei *Mussaurus*, *Schleithheimia* und *Tuebingosaurus* um Massopoda.

Der Zeitpunkt der Radiation und Ausbreitung der Sauropodomorpha in der oberen Trias (Abb. 1) steht in zeitlichem Zusammenhang mit signifikanten Klima- und Vegetationsveränderungen des Karnischen Niederschlagsereignisses (“Carnian Pluvial Event”) in der frühen Obertrias (Abb. 5A), welche die Diversifizierung der Dinosaurier und ihre Verbreitung auf den nördli-

chen Teil Pangäas ermöglichten (Benton et al. 2018). Am Übergang von Karnium zu Norium ist hier ein starker Anstieg der Vielfalt und Häufigkeit von Landpflanzen im Fossilbericht zu beobachten (Abb. 5B, Zhang et al. 2023). Dieser markiert das Ende der Kohlelücke (“Coal gap”) der Unteren bis Mittleren Trias, welche auf eine geringe pflanzliche Primärproduktion in diesem Zeitintervall zurückzuführen ist (Zhang et al. 2023).

Der Gruppe der Plateosauridae kommt hier eine besondere Bedeutung zu, da zu ihr die ältesten Belege für Dinosaurier mit stark verlängerten Hälzen (*Macrocollum*, Müller et al. 2018) und mit Riesenwuchs (*Plateosaurus*, Klein & Sander 2007) zählen. Beides lässt sich als Anpassung an die deutlich üppigere (Wald-)Vegetation ab der späten Trias interpretieren.

## Danksagung

Ich danke Daniel Schaub und Christoph Wüthrich für ihre Kommentare, die einen grossen Beitrag zur Verbesserung der vorliegenden Arbeit lieferten.

## Literatur

- Baron M.G., Norman D.B. & Barrett P.M. 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543(7646): 501–506.
- Barrett P.M. & Yates A.M. 2005. New information on the palate and lower jaw of *Massospondylus* (Dinosauria: Sauropodomorpha). *Palaeontologia africana* 41: 123–130.
- Beccari V., Mateus O., Wings O., Milán 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(11): 561.
- Benton M.J., Bernardi M. & Kinsella C. 2018. The Carnian Pluvial Episode and the origin of dinosaurs. *Journal of the Geological Society* 175(6): 1019–1026.
- Bonaparte J.F. & Martin V. 1979. El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos, (Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 16(1–2): 173–182.
- Casamiquela R.M. 1980. La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico superior de la Formación El Tranquilo, Patagonia. *Actas 11 Congr. Argent. Paleont. Bioestratig. I Congr. La tinnea mer. Paleon t. Buenos Aires* 1978: 143–158.
- Ezcurra M.D., Müller R.T., Novas F.E. & Chatterjee S. 2024. Osteology of the sauropodomorph dinosaur *Jaklapallisorus asymmetricus* from the Late Triassic of central India. *The Anatomical Record* 307(4): 1093–1112.
- Fraas E. 1913. Die neuesten Dinosaurierfunde in der schwäbischen Trias. *Naturwissenschaften* 1(45): 1097–1100.
- Galton P.M. 1984. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from Trossingen/Württ. with comments on the diet. *Geologica et Palaeontologica* 18: 139–171.
- Galton P.M. 1985. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and details of soft-part anatomy. *Geologica et Palaeontologica* 19: 119–159.
- Galton P.M. 1986. Prosauropod dinosaur *Plateosaurus* (= *Gresslyosaurus*) (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Switzerland. *Geologica et Palaeontologica* 20: 167–183.
- Galton P.M. 1999. Prosauropod dinosaurs from the Upper Triassic of Germany. Actas de las I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno: Salas de los Infantes (Burgos, España) septiembre de 1999: 25–92.
- Galton P.M. 2000. The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha). I. The syntypes of *P. engelhardti* Meyer, 1837 (Upper Triassic, Germany), with notes on other European prosauropods with “distally straight” femora. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*: 233–275.
- Galton P.M. 2001. The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha; Upper Triassic). II. Notes on the referred species. *Revue de Paléobiologie* 20(2): 435–502.
- Galton P.M. 2012. Case 3560 *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha): pro-

- posed replacement of unidentifiable name-bearing type by a neotype. *The Bulletin of Zoological Nomenclature* 69(3): 203–212.
- Galton P.M. 2013. Comment on *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha): proposed replacement of unidentifiable name-bearing type by a neotype (Case 3560; see BZN 69: 203–212, 295–296; 70: 120–121). *Bulletin of Zoological Nomenclature* 70(3): 205–206.
- Galton P.M. & Upchurch P. 2004. Prosauropoda. In: Weishampel D.B., Dodson P. & Osmólska H. (Hrsg.): *The Dinosauria*. Berkeley, 232–258.
- Galton P.M. & Kermack D. 2010. The anatomy of *Pantydraco caducus*, a very basal sauropodomorph dinosaur from the Rhaetian (Upper Triassic) of South Wales, UK. *Revue de Paléobiologie* 29: 341–404.
- Gunga H.-C., Suthau T., Bellmann A., Friedrich A., Schwanbeck T., Stoinski S., Trippel T., Kirsch K. & Hellwisch O. 2007. Body mass estimations for *Plateosaurus engelhardti* using laser scanning and 3D reconstruction methods. *Naturwissenschaften* 94(8): 623–630.
- Haughton S.H. 1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series. *Annals of the South African Museum* 12: 323–497.
- Hofmann R. & Sander P.M. 2014. The first juvenile specimens of *Plateosaurus engelhardti* from Frick, Switzerland: isolated neural arches and their implications for developmental plasticity in a basal sauropodomorph. *PeerJ* 2: e458.
- von Huene F.R. 1905. Die Trias-Dinosaurier Europas. *Monatsberichte der Deutschen Geologischen Gesellschaft*: 345–349.
- von Huene F.R. 1907. *Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der ausereuropäischen Vorkommisse*. Geologische und Paläontologische Abhandlungen Suppl. Bd. 1, Jena, 1–419.
- von Huene F.R. 1915. Beiträge zur Kenntnis einiger Saurischier der schwäbischen Trias. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1915: 1–27.
- von Huene F.R. 1926. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen Keuper. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen* 15(2): 1–43.
- von Huene F.R. 1932. Die fossile Reptilordnung Saurischia: ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Paläontologie* 1(4): 1–361.
- ICZN 2019. Opinion 2435 (Case 3560) – *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha): new type species designated. *The Bulletin of Zoological Nomenclature* 76(1): 144–145.
- Jaekel O. 1914. Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. *Paläontologische Zeitschrift* 1(1): 155–215.
- Jenkins 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. & Osbäck F. 1994. Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. *Meddelelser om Grönland. Geoscience* 32: 1–25.
- Judd E.J., Tierney J.E., Lunt D.J., Montañez I.P., Huber B.T., Wing S.L. & Valdes P.J. 2024. A 485-million-year history of Earth's surface temperature. *Science* 385(6715): eadk3705.
- Klein N. & Sander P.M. 2007. Bone Histology and Growth of the Prosauropod Dinosaur *Plateosaurus engelhardti* von Meyer, 1837 from the Norian Bone-beds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology* 77: 169–206.
- Lallensack J.N., Teschner E., Pabst B. & Sander M.P. 2021. New skulls of the basal sauropodomorph *Plateosaurus trossingensis* from Frick, Switzerland: Is there more than one species? *Acta Palaeontologica Polonica* 66(1): 1–28.
- Leal L.A., Azevedo S.A., Kellner A.W.A. & Da Rosa Á.A. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa* 690(10): 1–24.
- Lefebvre R., Allain R., Houssaye A. & Cornette R. 2020. Disentangling biological variability and taphonomy: shape analysis of the limb long bones of the sauropodomorph dinosaur *Plateosaurus*. *PeerJ* 8: e9359.
- Mallison H. 2010a. The digital *Plateosaurus* I: body mass, mass distribution, and posture assessed using CAD and CAE on a digitally mounted complete skeleton. *Palaeontologia Electronica* 13(13.2): 1–26.
- Mallison H. 2010b. The digital *Plateosaurus* II: an assessment of the range of motion of the limbs and vertebral column and of previous reconstructions using a digital skeletal mount. *Acta Palaeontologica Polonica* 55(3): 433–458.
- Marsh O.C. 1895. On the affinities and classification of the dinosaurian reptiles. *American Journal of Science* s3-50(300): 483–498.
- Marzola M., Mateus O., Milan J. & Clemmensen, L.B. 2018. A review of Palaeozoic and Mesozoic tetrapods from Greenland. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 66: 21–46.
- McPhee B.W., Bittencourt J.S., Langer M.C., Apaldetti C. & Da Rosa, Á.A. 2020. Reassessment of *Unaysaurus tolentinoi* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic (early Norian) of Brazil, with a consideration of the evidence for monophyly within non-sauropodan sauropodomorphs. *Journal of Systematic Palaeontology* 18(3): 259–293.
- von Meyer H. 1837. Mittheilungen, an Professor Bronn gerichtet. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 1837: 314–316.
- Moser M. 2003. *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern. *Zitteliana* 24: 3–186.
- Müller R.T. 2020. Craniomandibular osteology of *Macrocollum itaquii* (Dinosauria: Sauropodomorpha)

- from the Late Triassic of southern Brazil. *Journal of Systematic Palaeontology* 18(10): 805–841.
- Müller R.T., Langer M.C. & Dias-da-Silva S. 2018. An exceptionally preserved association of complete dinosaur skeletons reveals the oldest long-necked sauropodomorphs. *Biology Letters* 14(11): 20180633.
- 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 Palaeontologica Polonica* 65(4): 679–708.
- Novas F.E., Ezcurra M.D., Chatterjee S. & Kutty T.S. 2010. New dinosaur species from the Upper Triassic Upper Maleri and Lower Dharmaram formations of Central India. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* 101 (3–4): 333–349.
- Otero A. & Pol D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(5): 1138–1168.
- Owen R. 1842. Report on British fossil reptiles. Part II. *Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science; Held at Plymouth in July 1841*: 60–204.
- Prieto-Márquez A. & Norell M.A. 2011. Redescription of a nearly complete skull of *Plateosaurus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Trossingen (Germany). *American Museum Novitates* 3727: 1–58.
- Rauhut O.W.M., Holwerda, F.M. & Furrer, H. 2020. A derived sauropodiform dinosaur and other sauropodomorph material from the Late Triassic of Canton Schaffhausen, Switzerland. *Swiss Journal of Geosciences* 113(1): 8.
- Regalado Fernández O.R. 2024. Variability of vertebral laminae in eight specimens of *Plateosaurus* (Sauvirschia, Sauropodomorpha). *Revue de Paleobiologie* 43: 85–100.
- 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.
- Rütimeyer L. 1856. Fossile Reptilienskeletten aus dem Keuper. *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 41: 62–64.
- Rütimeyer L. 1857. Über die im Keuper zu Liestal bei Basel aufgefundenen Reptilienskelette von Belodon. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde* 1857: 141–152.
- 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(1): 2335387.
- Schliep K.P. 2011. phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics* 27(4): 592–593.
- Schliep K., Potts A.J., Morrison D.A. & Grimm G.W. 2017. Intertwining phylogenetic trees and networks. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 1212–1220. doi: 10.1111/2041-210X.12760
- Seeley H.G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* 43(258–265): 165–171.
- Sereno P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria [41–83]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*: 41–83.
- Sues H.-D. 2013. Comment on Case 3560: *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha): proposed replacement of unidentifiable name-bearing type by a neotype (Case 3560). *Bulletin of Zoological Nomenclature* 70(2): 120–121.
- Weishampel D.B. & Chapman R.E. 1990. Morphometric study of *Plateosaurus* from Trossingen (Baden-Württemberg, Federal Republic of Germany). In: Carpenter K. & Currie P.J. (Hrsg.): *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*. Cambridge, 43–51.
- Yates A.M. 2003. The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology* 46(2): 317–337.
- Yates A.M. 2007. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus Haughtoni* (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Evolution and palaeobiology of early sauropodomorph dinosaurs* 77: 9–55.
- Zhang P., Yang M., Lu J., Jiang Z., Zhou K., Xu X., Wang Y., Wu L., Chen H. & Zhu X. 2023. Floral response to the late triassic carnian pluvial episode. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11: 1199121.

## Internetquellen

- ① <https://github.com/LunaSare/gplatesr>
- ② <https://paleobiodb.org/>