

**Kleine Schnauze, viel dahinter:
Fragment eines Meereskrokodils aus der Oberpfalz**

**Fragmentary snout of a marine crocodile
from the Upper Palatinate, Bavaria**

Archaeopteryx, 40: 38–47

Zusammenfassung

Das Fragment einer Schnauze wird als erster Tetrapoden-Rest aus dem Plattendolomit (Kimmeridgium, Pottenstein-Formation) aus der Nähe von Kallmünz, Bayern, beschrieben. Durch die Ermittlungshilfe seitens des Geologischen Dienstes konnte die Fundstelle bestimmt werden. Die wenigen beobachtbaren Merkmale führen zu einer vorsichtigen Bestimmung als *Bathysuchus*, basierend auf der betonten prämaxillaren Verbreiterung, welche die Proportionen des nahe verwandten und in Raum und Zeit ähnlich verbreiteten *Aeolodon* übertrifft. Das Fragment legt eine größere Diversität der seltenen Teleosauridae im Gebiet der Frankenalb nahe, wenngleich vom selben Ökotyp. Außerdem kann untermauert werden, dass Jungtiere der Teleosauriden stärker küsten-nahe oder riffbezogene Habitate bevorzugten als Alttiere.

Abstract

A snout fragment is described as the first tetrapod from the Kimmeridgian «Plattendolomit» (finely layered dolomite, Pottenstein Formation) near Kallmünz, Bavaria. Its locality was determined through investigation by the Geological Survey of Bavaria. The few observable characteristics led to a tentative assignment to *Bathysuchus*, based on the pronounced premaxillary widening that surpasses the proportions of the close relative *Aeolodon*, from a similar spatiotemporal distribution. The fragment suggests a greater diversity of the rare Teleosauridae in the Franconian Jurassic, though a consistent ecotype. It is further underpinned that juvenile teleosaurids preferred habitats that were more nearshore, or reef-related, than their adults

Einleitung

Der Weiße Jura der Frankenalb ist ein artenreiches Zeugnis der früheren Lebewelt in den Flachmeeren am nördlichen Rand des Tethys-Ozeans. Die höheren trophischen Ebenen waren von verschiedenen Sauriern dominiert. Entsprechend ihrer ökologischen Stellung sind große Beutegreifer sehr selten. Hinzu kommt das versprengte Vorkommen ergiebiger Fundstellen, die auch hochfrequent durch Grabung und Sammeltätigkeit beprobt

werden. Darum kann jeder noch so fragmentarische Saurier-Rest von Bedeutung sein.

Unter diesem Eindruck war die Erwartung hoch, als ein Kieferrest aus dem Raum Kallmünz (Oberpfalz, Landkreis Regensburg, Mittlere Frankenalb) begutachtet werden sollte (Abb. 1). Da sich allein aus der Angabe der Fundregion keine bekannte Saurierfundstelle assoziieren ließ, war das Fragment ohnehin interessant und ein potenzieller Erstrnachweis. Das Stück wurde Ende der 2000er oder Anfang der 2010er Jahre an das Staatliche Museum für Naturkunde Karlsruhe (SMNK) gesendet. Aufgrund der Expertise des damaligen Kurators Dr. E. Frey kam im Vorfeld der Begutachtung der Verdacht auf, es handle sich womöglich um einen Flugsaurier. Noch zu Beginn der Studie erschien diese Vorstellung verleitend, wäre es doch offenkundig ein für den Jura außerordentlich großer und robuster Flugsaurier einer noch unbekannten Gattung gewesen. Eine an heutige Löffler erinnernde Zahngruppe ist von manchen Flugsauriern bekannt, nur dass die Zähne in diesem Fall zu stark an ganz andere Bautypen aus der Kreidezeit erinnerten.

Wie ein geschätzter Kollege sich so treffend ausdrückte: Wissenschaft ist das Zu-Grabe-Tragen der eigenen Lieblingsvorstellungen. Eine Kieferspitze, die ausgerechnet an ihrer dicksten Stelle glatt abgebrochen sein soll, war Zweifel genug, die vorgefasste Erwartung fallen zu lassen. Der vermeintliche Abbruch ließ sich sinnvoller als Rand einer einzigen, zusammengefassten Nasenöffnung vorn in der Kieferspitze interpretieren. Dieses Merkmal verweist klar auf Schildkröten – was wiederum durch das bloße Vorhandensein von Zähnen unmöglich ist – oder auf Krokodile.

Zwar ist das Kieferfragment seitlich verdrückt asymmetrisch, was die Unterscheidung von Knochensuturen und Brüchen zusätzlich erschwert. Doch zwei kleine Erhebungen im vordersten Boden der zusammengelegten Nasenöffnung ließen sich noch im Karlsruher Museum wiederfinden: Das Meereskrokodil *Macrospondylus* (SMNK-Pal 76026) aus dem Schwarzen Jura befindet sich im Ausstellungsbereich und bestätigte die revidierte Ansicht bis in Details. Damit war das Fossil als teleosaurider Thalattosuchier erkannt.

Die weitere Arbeit musste zwei Fragen verfolgen: Lässt sich aus einer kompaktierten Oberkieferspitze eine genaue Bestimmung ableiten? Dafür war eine



Abb. 1. SMNK-Pal 76020, Oberkieferfragment eines Teleosauriden (Plattendolomit, Bronn-Subformation, Scheibenfleck bei Kallmünz). Skalierung in cm. Foto: Mathias Vielsäcker.
Fig. 1. SMNK-Pal 76020, upper jaw fragment of a teleosaurid («Plattendolomit», Bronn Sub-Formation, Scheibenfleck near Kallmünz). Scale bar in cm. Photo: Mathias Vielsäcker.

Eingrenzung der in Frage kommenden Arten anhand ihrer stratigrafischen Position nötig. Und zuvor: welche stratigrafische Einhängung ist überhaupt möglich? Die Spur führte somit weiter über das leider kaum noch leserliche Etikett.

Geologie

Das untersuchte Stück SMNK-Pal 76020 (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Paläontologie) trägt an der Unterseite eingeritzt die Fundinformation »O. Vogel 02.2008«. Ein aufgeklebtes und mit Bleistift dicht handbeschriebenes Etikett (Abb. 2) birgt seine Schwierigkeiten. Zweifelsfrei lesbar ist die Auskunft, dass der Fundort sich in der topografischen Karte 1: 25.000 auf dem Blatt Kallmünz befindet (Bayerisches Vermessungsamt

Abb. 2. SMNK-Pal 76020, Detail des aufgeklebten Etiketts (aus Abb. 1). Kommentar siehe Text.
Fig. 2. SMNK-Pal 76020, close-up of the stick-on label (from Fig. 1). See text for comments.



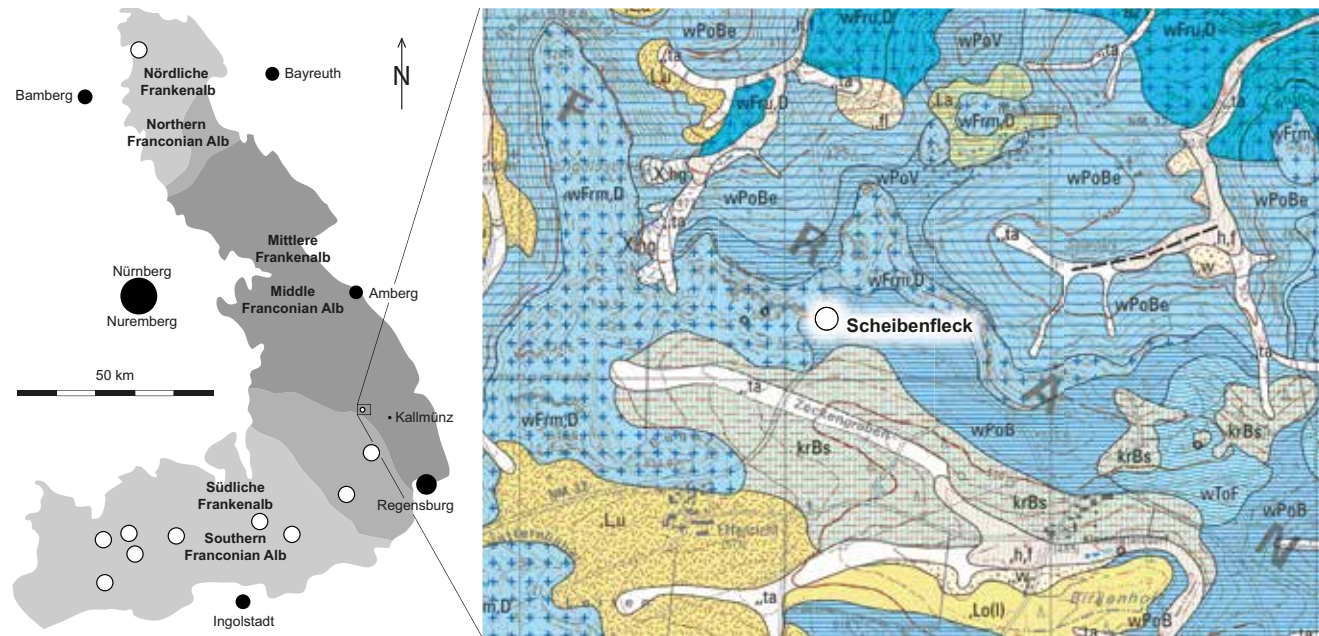


Abb. 3. Lokalität von SMNK-Pal 76020: vereinfachte Karte der Fränkischen Alb (nach Niebuhr & Pürner 2014, Abb. 1) mit Fossilfundstellen jurassischer Reptilien (weiße Kreise, Benennung siehe Spindler et al. 2021, fig.1) und Ausschnitt der geologischen Karte mit dem Aufschluss Scheibenfleck (Bayerisches Landesamt für Umwelt 2015).
Abb. 3. Locality of SMNK-Pal 76020: simplified map of the Franconian Alb (after Niebuhr & Pürner 2014, Abb. 1) with fossil sites of Jurassic reptiles (white circles, for identification see Spindler et al. 2021, fig.1) and extract of the geological map with outcrop «Scheibenfleck» (Bayerisches Landesamt für Umwelt 2015).

2003). Neben numerischen Angaben ist die Lokalität Scheibenfleck kaum noch deutlich. Dafür ist auszumachen: »unweit topogr. Punkt 525,3 100 m NE davon Sch[?]f St[ein]Br[uch] 1W ($\varepsilon + \zeta$) D Plattendolomit cf. Saurier-Unterkiefer«.

Diese noch unsichere Lage und mangelnde Vorkennntnis der lokalen Geologie wurden aufgeklärt durch die KollegInnen vom Bayerischen Landesamt für Umwelt (LfU): Dr. Roland Eichhorn, Leiter des Geologischen Dienstes, gab die Information in sein Team, das kurz darauf Antworten liefern konnte. In älteren topografischen Karten ist der benannte Messpunkt enthalten; die Lokalität auf dem Flurstück Scheibenfleck konnte bestätigt werden (Abb. 3); sogar eine Aufschlussbeschreibung des Schiefersteinbruchs wurde dankenswerterweise übermittelt (Müller 1961, Abb. 10 & Tafel 3). »Leider gibt Müller keine exakten Koordinaten an, die Fundstelle muss aber westlich der Verbindungsstraße Markstetten-Effenricht sein. Als Koordinaten kann man vermutlich E 708 625, N 54 51 435 bzw. R 44 90 130, H 54 49 235 ansetzen. Genauigkeit: ± 25 m« (D. Jung, R. Eichhorn, pers. Inf. Oktober 2024).

Hinsichtlich der Stratigrafie bietet die Frankenalb eine herausragend hohe Auflösung (Mönning et al. 2018). Mit Blick auf die Geologische Karte Bayern 1: 25.000 (Bayerisches Landesamt für Umwelt 2015) ist die stratigrafische Position fraglos identifiziert als der Bronner Plattendolomit, inzwischen Bronn-Subformation (D. Jung, R. Eichhorn, pers. Inf. Oktober 2024). Diese ist Teil der Pottenstein-Formation und repräsentiert das obere Ober-Kimmeridgium, entspricht also altersmäßig der Torleite-Formation z. B. der Südlichen Frankenalb oder der

Wattendorf-Subformation der Nördlichen Frankenalb (Niebuhr & Pürner 2014).

Der Plattendolomit am Scheibenfleck (Beschreibung nach Müller 1961) liegt riffnah, noch distal zur Schuttfazies, mit einem Wechsel massiger und plattiger Schichten; die interne Schichtung ist nur durch Verwitterung erkennbar; zwischen etwa halbmeter-mächtigen Dolomitbänken treten vereinzelt fossilreiche Platten auf. Müller (1961) vermochte aufgrund der Dolomitisierung der gesamten Gegend kein Alter für den Plattendolomit angeben, schätzte aber nach strukturellen Aspekten auf eine Zugehörigkeit zu den Tiefen Ulmensis-Schichten (Ammoniten-Biostatigraphie nach Schweigert 2007, beinahe höchstes Kimmeridgium).

Meyer (1972) rechnete den Plattendolomit zur darunter lagernden Setatus-Zone, somit ins mittlere Ober-Kimmeridgium (Schweigert 2007). Nachdem der Bronner Plattendolomit zuvor als weitgehend fossilleer gegolten hatte, berichtet Zeiss (1994) von ersten Ammonitenfunden, die im unteren Abschnitt gut datierbar und sogar für detaillierte paläobiogeographische Betrachtungen geeignet sind; mit der Beckeri-Zone war somit das Ober-Kimmeridgium klar bestätigt und eine genauere Eingrenzung auf die untere Setatus-Subzone möglich. Dieser Einstufung folgen auch Niebuhr & Pürner (2014). Demnach hat der Bronner Plattendolomit ein ähnliches Alter wie Plattenkalke der Südlichen Frankenalb aus dem Raum Beilngries (Schweigert 2007; Denkendorf-Dörndorf nach der Aktualisierung bei Tischlinger & Schweigert 2020). Zu möglichen diagenetischen Eigenschaften siehe den Schluss der Beschreibung (»Querschnitt«).

Beschreibung

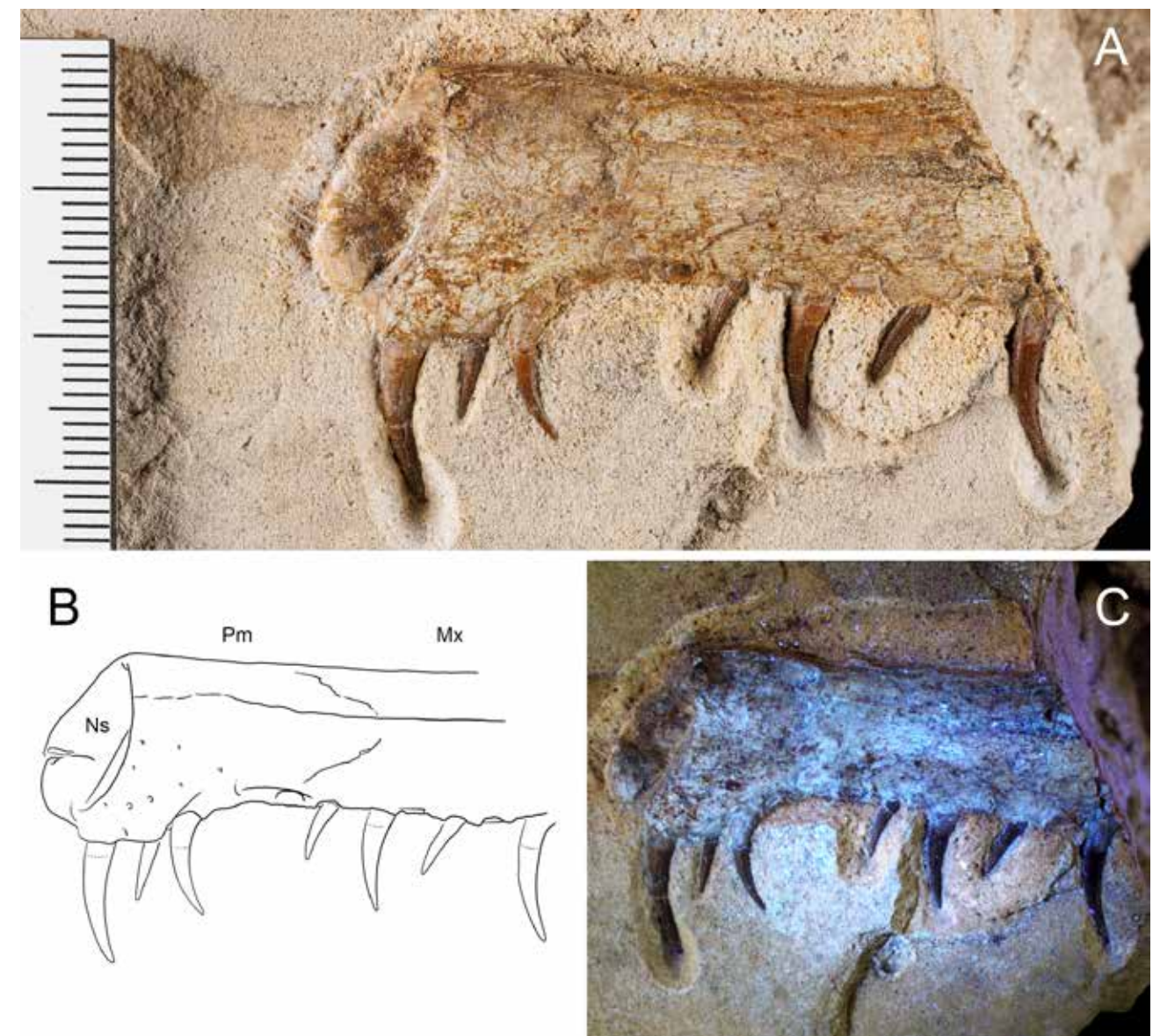
Das Objekt SMNK-Pal 76020 (Abb. 4) enthält eine knapp 5 cm lange Oberkieferspitze, die mit der Seitenfläche des einbettenden Plattendolomit-Bruchstücks abreißt. Dem üblichen Erhaltungsbild mariner Krokodile folgend, war mit hoher Wahrscheinlichkeit der Großteil eines Oberschädels erhalten. Da zumindest in der Erstreckung des Bruchstücks kein dazugehöriger Unterkiefer liegt, dürfte ein ursprünglich ganzes Skelett etwas weniger wahrscheinlich sein. Aufgrund der Verwitterung ist damit zu rechnen, dass das Bruchstück schon vor geraumer Zeit aus dem Schichtzusammenhang gelöst

wurde. Möglicherweise war vor der Präparation nur der Querschnitt der Bruchkante zu sehen.

Erhalten sind beide Prämaxillaria und die vorderen Enden der beiden Maxillaria, und damit alle zahntragenden Elemente des Oberschädels. Die anatomisch linke Seite enthält sieben freigelegte Zähne und eine freie Alveole im Bereich der Sutura. Verborgene Zähne sollten sich noch vorn im Prämaxillare sowie auf der anatomisch rechten Seite befinden. Die Kompaktion hat im anatomischen Sinn schräg eingewirkt, sodass die Symmetrie verloren gegangen ist.

Prämaxillare. Etwa die vordere Hälfte der Prämaxillaria ist typisch verbreitert und bildet eine löffelfartige

Abb. 4. SMNK-Pal 76020, Oberkieferfragment eines Teleosauriden (Plattendolomit, Bronn-Subformation, Scheibenfleck bei Kallmünz). A: Draufsicht im Normallicht, Foto Mathias Vielsäcker; B: Interpretation mit Ns – Nasenöffnung, Pm – Prämaxillare, Mx – Maxillare; C: Geringes UV-Signal unter Handlampe (365 nm), helle Bereiche der Zahnbasen zeigt Abwesenheit der Schmelzkappen an. Skalierung in mm.
Fig. 4. SMNK-Pal 76020, teleosaurid upper jaw fragment (»Plattendolomit«, Bronn Sub-Formation, Scheibenfleck near Kallmünz). A: top view under normal light, photo Mathias Vielsäcker; B: interpretation with Ns – naris, Pm – premaxilla, Mx – maxilla; C: weak UV-light signal (flashlight 365 nm), bright areas on tooth bases indicate the absence of enamel. Scale bar showing mm.



Verdickung etwa auf die doppelte Breite der ansonsten sehr gerade verlängerten Schnauze (Rostrum). Dieses Merkmal erinnert z.B. an heutige Gaviale. Im Spektrum der mesozoischen Meereskrokodile ist diese Verdickung sehr stark ausgeprägt, insbesondere angesichts der geringen Größe (bei Jungtieren ist mit einer schwächeren Verdickung zu rechnen). Hinter der Verdickung liegt keine zusätzliche Einengung für die Platznahme eines vergrößerten Unterkieferzahns. Eine kurze Zahn-lücke (Diastema) ist möglicherweise ausgeprägt, kann jedoch mit der Suture und zugleich Wachstumszone am Maxillare zusammenhängen. Eine freie Alveole markiert eine zum Todeszeitpunkt nicht besetzte, aber intakte Zahnposition, wahrscheinlich schon zum Maxillare gehörend. Hinter der Nasenöffnung liegen seitlich auf dem Prämaxillare deutliche neurovasculäre Foramina, die die Zahnreihe begleiten. Die Nasenöffnung erstreckt sich etwa bis zur Mitte der verdickten Schnauzenspitze und weist nach vorn-oben. Da sich die Nasalia offenbar weit zurückgezogen haben, ist die Brücke zwischen den äußeren Nasenöffnungen (Septum) nicht knöchern ausgeprägt. Die Basis des weichteiligen Septums ist als kurz aufragende Spitze im vorderen Nasenboden beidseitig der Suture zwischen den Prämaxillaria zu erkennen.

Maxillare. Beide Maxillen treffen sich in einer geraden Mittelsuture, als Fortsetzung der Suture zwischen den Prämaxillaria. Die Zahnreihen verlaufen parallel und behalten die Breite des hinteren Prämaxillare bei. Die Oberfläche ist bis auf die Vaskularisierung glatt.

Bezahnung. Die Zähne sind schlank und deutlich gekrümmt. Die Wurzeln erscheinen deutlich dicker als die Basis der Spitzen, sichtbar am letzten prämaxillaren und am letzten erhaltenen maxillaren Zahn. Der Zahnwechsel spiegelt ein koordiniertes Muster mit Wechsel von großen und kleinen Kronen. Der erste erhaltene Zahn deutet eine leichte Vergrößerung der Zähne in der verdickten Schnauzenspitze an. Unter UV-Licht zeigt das Fossil eine mäßige Lumineszenz, die die Schmelzgrenze der Zähne hinreichend deutlich macht (Abb. 4c). Alle Schmelzkappen sind basal längs gestriemt, mit gerade und weitständigen, niedrigen Leisten (fünf oder mehr auf dem exponierten halben Umfang).

Querschnitt. Im Querbruch ist der diagenetische Symmetrieverlust deutlich (Abb. 5). Ein auf die Gaumenfläche ragender Fortsatz war ohne Vergrößerung schwer zu identifizieren, zumal Suturen schwer von Brüchen zu unterscheiden sind. Erwogen wurde eine ventrale Knochenleiste als mögliches juveniles Merkmal. Vergleichbare Meereskrokodile tragen keine solche Leiste (mit Ausnahme von cf. *Peipehsuchus*, siehe Li 1993; Johnson et al. 2020b, Fig. 5B). In Betracht kamen die Identifikation als Vomer, das bei Jungtieren noch auf der Gaumenfläche erscheint (Bourke 2021; denkbar nach Steel 1973, zu *Melanosuchus*; bzw. unter Variabilität, siehe Agrasar 2004), das Palatinum (Aiglstorfer et al. 2020, fig. 3) oder ein ventraler Kiel des Maxillare (Foffa et al. 2019, fig. 4). Unter Vergrößerung und optimaler Ausleuchtung wird deutlich, dass es sich um

einen Zahnquerschnitt handelt, zu dem sich ein zweiter inmitten des Maxillare-Querschnitts gesellt (Abb. 5). Damit bestätigt sich eine starke Deformation im Zuge der schrägen Kompaktion, sodass das rechte Maxillare verdreht unter das linke abtaucht und seinem linken Pendant kaum noch gleicht. – Interessant wäre danach eine Aussage über die Kompaktions- und Rekristallisationsrate des Plattendolomits.

Bestimmungsversuch

Der Vergleich beschränkt sich auf spätpaläozoische Thalattosuchier. In dieser stark marin adaptierten Krokodilgruppe waren die Metriorhynchidae vollständig aquatisch (Herrera et al. 2017; Spindler 2019; Spindler et al. 2021). Im betreffenden Zeitabschnitt sind sie divers und biogeografisch verbunden im süddeutschen Weißjura (*Rhacheosaurus*, *Geosaurus* auch aus Frankreich, *Cricosaurus* bis Mexiko, *Dakosaurus* bis Argentinien) und Westeuropa (*Metriorhynchus*, *Aggiosaurus*, *Gracilineustes*, *Plesiosuchus*, *Torvoneustes* auch aus der Schweiz, *Maledictosuchus* auch aus Mexiko), zusätzlich mit einer bislang nur in Südamerika nachgewiesenen Gattung (*Purranisaurus*). Keine dieser Formen trägt eine verbreiterte Schnauzenspitze, eine verbreiterte Nasenöffnung oder parallel begrenzte Ränder des langen Rostrums (Young et al. 2020). Auch frühe Metriorhynchoidea kommen diesbezüglich nicht in Frage (Hua 2020). Eine dem hier vorgestellten Fund vergleichbare Typologie findet sich bei Verwandten der Thalattosuchier, den Pholidosauriern, die allerdings erst in der Kreide mit zahlreichen langschnäuzigen (longirostrinen) Formen auftreten, im Spätjura dagegen noch kurzschnäuzig sind (*Crocodylaemus*, pers. Obs.) oder erheblich in der Gestaltung der Nasenöffnung abweichen (Fortier et al. 2011).

Somit bleibt für SMNK-Pal 76020 nur eine Zuordnung zu den Teleosauroiden, dem noch partiell landfähigen und rudimentär gepanzerten Zweig der Thalattosuchier. Eine umfangreiche Revision der teleosauroiden Krokodile ist kürzlich abgeschlossen worden (Johnson et al. 2020b, und vorausgehenden Studien) und bietet detaillierte Vergleichsmöglichkeiten für die angestrebte Bestimmung. Es existieren zwei seit dem frühen Jura getrennte Familien, die generalistisch lebenden bis spezialisiert fleischfressenden Machimosauridae und die stärker an das freie Wasser angepassten (pelagischen) Teleosauridae (Johnson et al. 2020b, fig. 64). Beide sind morphologisch so ähnlich, dass die historische Sammelgattung »*Steneosaurus*« (Mueller-Töwe 2005) Vertreter beider Linien enthält (Johnson et al. 2020a,b).

Wie bereits erwähnt, stimmt SMNK-Pal 76020 oberflächlich mit *Macrospandylus* (»*Steneosaurus*«) *bollensis* überein (Johnson et al. 2020b, Fig. 30A, 31D, 53). Zwar entfällt diese Bestimmung aufgrund des frühjurassischen Alters (Schwarzer Jura, z. B. Posidonienschiefer von Holzmaden). Allerdings eröffnet sich damit die Möglichkeit eines Machimosauriden. Trotz des robusten und teils gigantischen Körperbaus von *Machimosaurus* (Young et al.

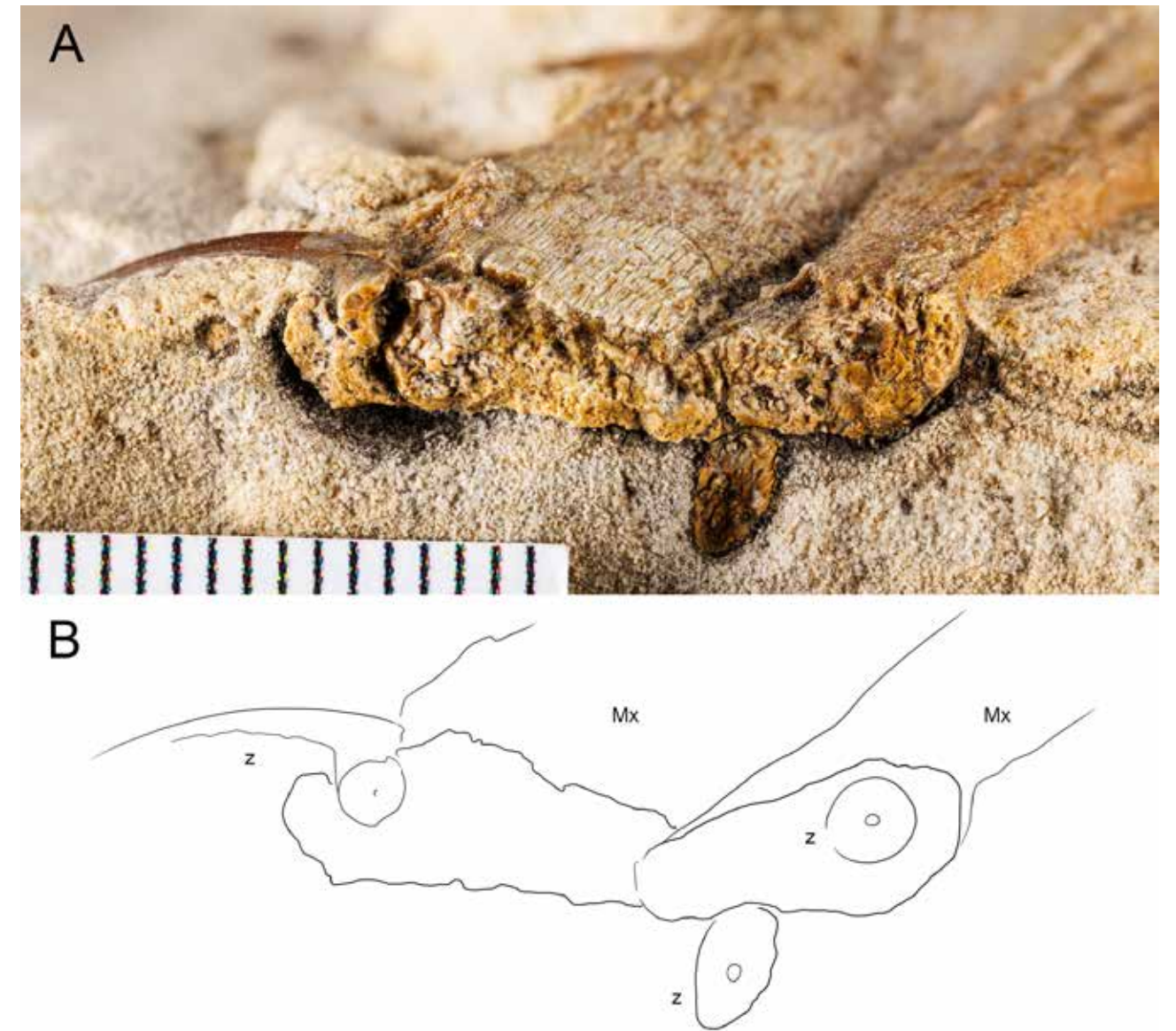


Abb. 5. SMNK-Pal 76020, Oberkieferfragment eines Teleosauriden (Plattendolomit, Bronn-Subformation, Scheibelfleck bei Kallmünz). A: Querschnitt von anatomisch hinten und schräg oben, Foto Mathias Vielsäcker; B: Interpretation mit Mx – Maxillare (anatomisch links und rechts entsprechen der Ansicht), z – Zähne. Skalierung in mm.

Fig. 5. SMNK-Pal 76020, teleosaurid upper jaw fragment (»Plattendolomit«, Bronn Sub-Formation, Scheibelfleck near Kallmünz). A: cross section from anatomically rear and oblique above, photo Mathias Vielsäcker; B: interpretation with Mx – maxilla (left and right are anatomical in this aspect), z – teeth. Scale bar showing mm.

2014a; Fanti et al. 2016) weicht die Form der Kieferspitze gegenüber jener bei SMNK-Pal 76020 nicht allzu offenkundig ab, möglicherweise noch aufgrund einer etwas engeren Nasenöffnung (Johnson et al. 2020b, Fig. 25). Jedoch scheiden sämtliche Spezies von *Machimosaurus* aufgrund der charakteristischen derben Zahnform aus (Young et al. 2014a,b; Johnson et al. 2020b, Fig. 40 F, H). Gleiches gilt für den nahen Verwandten *Lemmysuchus* (Johnson et al. 2017).

Die Typusart *Steneosaurus rostromajor* aus dem Oxfordium ist zu fragmentarisch für eine klare Diagnose, auch wenn sich eine machimosauride Zuordnung andeutet (Johnson et al. 2020a, b). Da die Spitze des Oberkiefers unbekannt ist, erübrigt sich ein Vergleich mit

SMNK-Pal 76020. Drei geologisch ältere Machimosauriden sind aus dem Callovian bekannt: *Neosteneosaurus*, *Charitomenosuchus* und *Proexochokefalos* teilen eine nach oben weisende Nasenöffnung, zudem starke, wenig gekrümmte Zähne (Johnson et al. 2020b, Fig. 40 C, E). Gegenüber SMNK-Pal 76020 fällt auf, dass die verdickte Schnauzenspitze bei allen drei mittellurassischen Machimosauriern deutlich schwächer abgesetzt oder länglich ist (Johnson et al. 2020b: *Neosteneosaurus edwardsi* Fig. 22 D-F; 31 H; *Charitomenosuchus* Fig. 16 A,B; 31 I; 39 E; *Proexochokefalos* Fig. 18 A,B).

Der weitere Vergleich ist demnach eingengt auf die feiner bezahnten Teleosauridae. Bereits stratigraphisch wie ökologisch fragwürdig ist die semi-terrestrische

Gattung *Mycterosuchus* aus dem Callovium von England. Die Verdickung der Schnauzenspitze ist zu fließend, um mit SMNK-Pal 76020 übereinzustimmen (Johnson et al. 2020b, Fig. 8; 31 A). *Indosinosuchus* stellt eine Süßwasserform aus Thailand dar, mutmaßlich mit Titonium zu datieren. Bis auf die Breite der Nasenöffnung besteht grundsätzliche Übereinstimmung von SMNK-Pal 76020 mit *I. kalasinensis* (Martin et al. 2019; Johnson et al. 2020b, Fig. 13), wenngleich die Herkunft eine Zuordnung infrage stellt. Die wenig abgesetzte Kieferspitze bei *I. potamosiamensis* legt eine unabhängige Ähnlichkeit oder Variation nahe (Johnson et al. 2020b, Fig. 12; 39 C).

Passend in ihrem Kimmeridgium-Alter verbleiben drei monotypische Gattungen, die zusammen mit dem älteren *Mycterosuchus* die Aeolodontini formen (Johnson et al. 2022b; Young et al. 2024): *Aeolodon* (Deutschland, Frankreich), *Bathysuchus* (England, Frankreich) und *Sericodon* (Deutschland, Schweiz). Alle drei sind besonders longirostrin und pelagisch adaptiert, einschließlich der wenig ornamentierten Schädeloberseite (Johnson et al. 2020b). Lediglich *Aeolodon* (»*Steneosaurus*«) *priscus* ist in der Südlichen Frankenalb nachweisbar (Frey & Tischlinger 2015), weicht aber von SMNK-Pal 76020 darin ab, dass die verdickte Schnauzenspitze bei vergleichbarer Gesamtgröße schmaler und die Nasenöffnung enger ist (Johnson et al. 2020b, Fig. 9). Auch *Sericodon jugleri* ist in der endständigen Verdickung zu schmal und konfluent, scheidet auch aufgrund der derberen Form und Verteilung der Zähne klar aus (Johnson et al. 2020b, fig. 11, 40B).

Für SMNK-Pal 76020 ist eine große Übereinstimmung mit *Bathysuchus megarhinus* zu verzeichnen, einschließlich der relativen Verdickung der Prämaxillaria, der sehr breiten Nasenöffnung, ihrer Orientierung nach vorn-oben und der Zahnform (Foffa et al. 2019, Fig. 7; Johnson et al. 2020b, Fig. 10 A,B; 31 B; 39 B; Fig. 40 A; Fig. 54 C). Lediglich eine minimale Abweichung besteht hinsichtlich des Bezahnungsmusters (Foffa et al. 2019, Fig. 9E,F), kann aber ontogenetisch erklärt werden. Da bei *Aeolodon* keine Abweichung der generellen Zahnform gegenüber SMNK-Pal 76020 zu bemerken ist, und da die als extrem beschriebene Verbreiterung der Prämaxillaria bei kleineren Exemplaren von *Bathysuchus* auch schmaler ausfallen kann (Foffa et al. 2019, Fig. 6), muss eine Bestimmung von SMNK-Pal 76020 als *Aeolodon* unter der Vermutung von Variabilität erwogen werden. Eine Unterscheidung zwischen *Aeolodon* und *Bathysuchus* baut auf sehr wenigen Merkmalen (Foffa et al. 2019; Johnson et al. 2020b, z.B. mit unklar ausgeführten »new characters« 56 und 58). Auch könnte eine ventrale Ansicht von SMNK-Pal 76020 (und bei *Aeolodon*) wertvolle Einsicht in die Verteilung der Zahnalveolen bieten (Johnson et al. 2020b, Fig. 39). Die Nennung von Schneidkanten (Carinae) auf den Zähnen von *Aeolodon*, dagegen Abwesenheit derselben bei *Bathysuchus* und *Sericodon* (Johnson et al. 2020b, new character 339) gibt der Zuschreibung von SMNK-Pal 76020 als *Bathysuchus* erneut Vorrang. Das Fehlen von Schmelzleisten einzig bei

Sericodon (Johnson et al. 2020b, new character 340, jedoch unzureichend erklärt mit Blick auf fig. 11A) erhärtet diesen Befund. Im vorläufigen Ergebnis dieser Studie ist SMNK-Pal 76020 mittels starkem Wahrscheinlichkeitsurteil und ohne Widerspruch als Jungtier von cf. *Bathysuchus* bestimmt.

Weitere Diskussion und Schlussfolgerungen

Die lückenhafte Kenntnis der Teleosauriden lässt bleibende Zweifel an der Bestimmbarkeit eines Fragments zu. Dass aber ein so kleines Exemplar bereits ein so stark verbreitertes Prämaxillare aufweist (proportional breiter als bei adulten *Macrospondylus*), unterstreicht dieses Charakteristikum der Gattung *Bathysuchus* (Foffa et al. 2019). Auch Sexualdimorphismus wie etwa bezüglich der Schnauzenspitze heutiger Gaviale liegt bei jugendlichen Exemplaren noch nicht nahe, zumal die potenzielle Unterscheidbarkeit anhand der Zähne auf tatsächliche und ökologisch getrennte Gattungen innerhalb der Aeolodontini hinweist.

Aufgrund Schätzungen anhand *Aeolodon* (Abb. 6) dürfte SMNK-Pal 76020 eine Schädellänge nicht weit über 30 cm gehabt haben, bei einer Gesamtlänge von vielleicht 1,50 m (Abb. 6). Anhalt adulter Schädelteile kann *Bathysuchus* auf bis zu 4 m Gesamtlänge geschätzt werden. *Aeolodon* ist mit Körperlängen bis deutlich über 3 m belegt. Das große Exemplar im Jura Museum Eichstätt (nicht katalogisiert, bislang als *Aeolodon* bzw. »*Steneosaurus*« *priscus* geführt; Frey & Tischlinger 2015; Spindler et al. 2021) käme auf bis zu 5 m. Da die Teleosauriden der Frankenalb nach der oben ausgeführten Bestimmung nicht pauschal *Aeolodon* zuzurechnen sind, ist die Bestimmung dieses Exponats offen. Eine genaue Bewertung anhand der Skelettmerkmale und Hautverknöcherungen ist vielversprechend.

Im fränkischen bis schwäbischen Weißjura sind Fossilfunde von Teleosauriden rar (Johnson et al. 2020b, tab. 2), sogar seltener als Dinosaurier, während die marinen Metriorhynchiden dominieren (Herrera et al. 2021, fig. 1). Es ist zu vermuten, das einzelne Zähne von Aeolodontini übersehen oder als Flugsaurier angesehen werden können. Das Auftreten des teils sehr großen *Machimosaurus* ist durch etliche Zahnfunde belegt (Schweigert et al. 2016; siehe Auflistung bei Spindler & Mattes 2021; ferner Painten). Mit der Bestimmung von SMNK-Pal 76020 ist ein weiterer Fundpunkt für Teleosauriden sowie für fossile Reptilien überhaupt hinzugekommen (vergleiche Spindler et al. 2021, fig. 1). Unter Vorbehalt kann der Erstnachweis für *Bathysuchus* in Deutschland vermerkt werden.

Dass sich die Ökosysteme des Solnhofener Archipels noch weit über die Fundstellen der Südlichen Frankenalb hinaus erstreckten und in noch verborgenen Lagerstätten (sensu Kimmig & Schiffbauer 2024) überliefert sein mögen, kann ein weiteres Mal bestätigt werden. Immerhin sind die Aeolodontini als pelagische Fischjäger (Johnson et al. 2022a, fig. 9) relativ weit oben in den

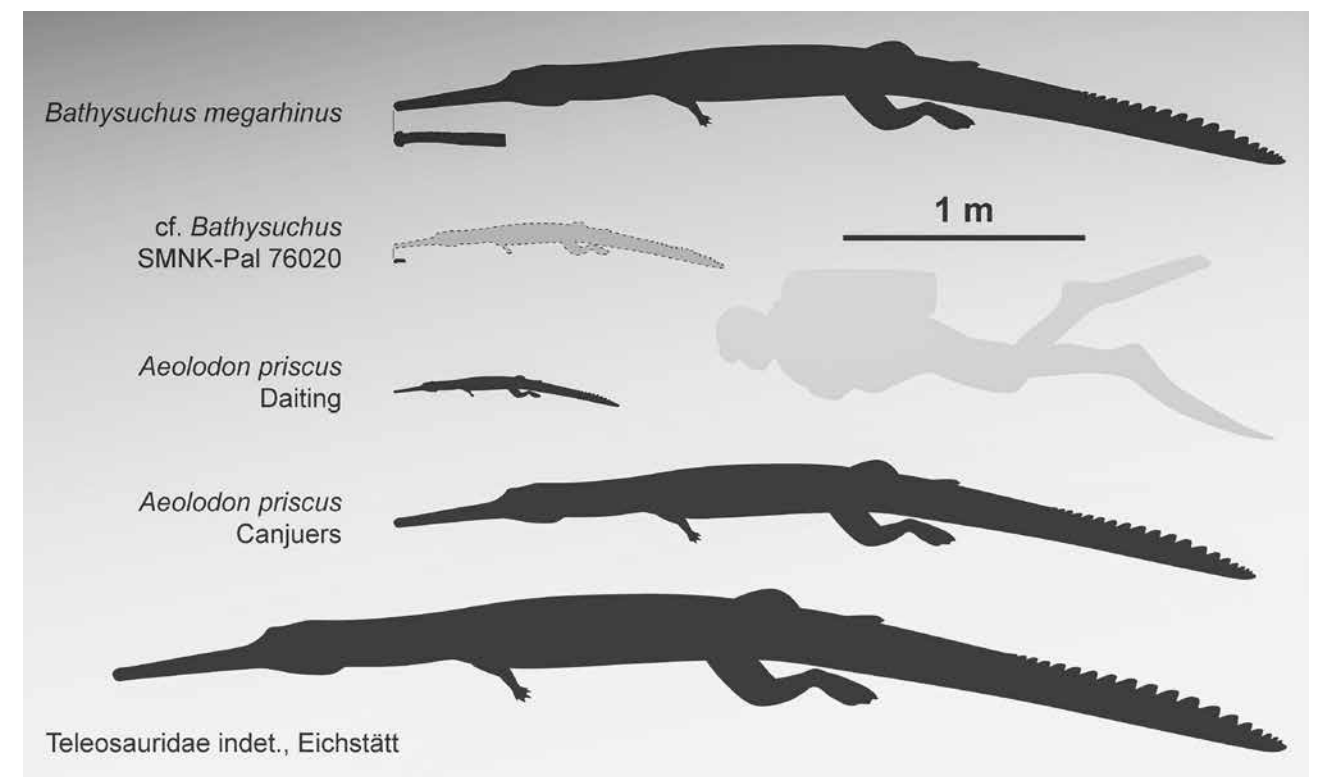


Abb. 6. Größenschätzungen zu Aeolodontini (Teleosauridae): *Bathysuchus megarhinus* adult, Größenschätzung nach mehreren Schädelteilen (Johnson et al. 2020b, fig. 10), Rostrum ohne Zähne von oben; cf. *Bathysuchus* SMNK-Pal 76020 aus der vorliegenden Beschreibung, Rostrum ohne Zähne verdrückt von oben; *Aeolodon priscus*, Jungtier von Daiting (Aufbewahrung in London, siehe Johnson et al. 2020b, fig. 9); *Aeolodon priscus*, adult von Canjuers (Aufbewahrung in Paris, siehe Foffa et al. 2019, fig. 10); unbestimmter großer Teleosauride von Eichstätt (privat, Leihgabe im Jura Museum Eichstätt). Es sind sämtliche Funde von Teleosauridae der Frankenalb enthalten (zwei Jungtiere und größtes Exemplar).

Fig. 6. Size estimation of Aeolodontini (Teleosauridae): *Bathysuchus megarhinus* adult, size estimation from several skull parts (Johnson et al. 2020b, fig. 10), rostrum lacking teeth from dorsal; cf. *Bathysuchus* SMNK-Pal 76020 from the current description, rostrum lacking teeth squashed, from dorsal; *Aeolodon priscus*, juvenile from Daiting (housed in London, see Johnson et al. 2020b, fig. 9); *Aeolodon priscus*, adult from Canjuers (housed in Paris, see Foffa et al. 2019, fig. 10); indeterminate big teleosaurid from Eichstätt (private collection, on loan at the Jura Museum Eichstätt). All finds of Teleosauridae from the Franconian Jura are included (two juveniles and largest specimen).

Nahrungsketten angesiedelt Spindler & Mattes 2021, Abb. 1), zeigen also notwendigerweise eine einst reiche Fauna an. *Bathysuchus* ist bislang aus Tiefwasser-Ab lagerungen bekannt – sogar nach diesem Lebensraum benannt (Foffa et al. 2019). Dagegen schließt Zeiss (1994) faziell auf inneres Sublitoral mit wenigen 10er Metern Wassertiefe als Bildungsmilieu der Plattendolomite. Nach Meyer (1972) ist die entsprechende Wanne von Bronn trotz günstiger Lebensbedingungen für ein reiches Leben am Meeresboden kaum von freischwimmenden Tieren besucht worden, wohl bedingt durch Riffbarrieren. Darin liegt ein weiteres Indiz für eine ontogenetische Habitatverschiebung bei Teleosauroida, bei der Jungtiere die riff- oder küstennahen, stärker strukturierten Lebensräume bevorzugten (siehe Westphal 1962).

Danksagung

Einer raschen und engagierten Detektivarbeit durch den Geologischen Dienst (Bayerisches Landesamt für Umwelt) verdanken wir die Entzifferung des Etiketts, die Lokation

des Fundes, seine stratigrafische Bestimmung und Literaturhilfe: Bianka Zuber, Dietmar Jung, Thomas Pürner, Georg Loth, Matthias Kranner und Roland Eichhorn. René Kastner (ehemals SMNK) wird für die Präparation des Stückes gedankt sowie Mathias Vielsäcker für aufschlussreiche Fotografien. Ferner danken wir Bernd Ebert für die Assistenz bei unserem Forschungstreffen, Christina Ifrim für weitere Literaturhilfe, Helmut Tischlinger für eine kritische Textdurchsicht sowie Peter Geschwender für die umsichtige Bearbeitung der Literaturliste.

Anschrift der Autoren

Dr. Frederik Spindler, PALAEONAVIX, Sudetenstraße 16, 85110 Kipfenberg
mail@frederik-spindler.de
Dr. Julien Kimmig, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Erbprinzenstraße 13, 76133 Karlsruhe, julien.kimmig@smnk.de

Literatur

Agrasar, E. L. 2004. Crocodilian remains from the Upper Eocene of Dor-El-Talha, Libya. *Annales de paléontologie* 90(4), 209–222. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2004.05.001>

Aiglstorfer, M., Havlik, P., und Herrera, Y. 2020. The first metriorhynchoid crocodyliform from the Aalenian (Middle Jurassic) of Germany, with implications for the evolution of Metriorhynchoidea. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188(2), 522–551. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlz072>

Bayerisches Landesamt für Umwelt 2015. Geologische Karte von Bayern 1: 25.000, 6837 Kallmünz. Eigenverlag, Augsburg.

Bayerisches Vermessungsamt 2003. Topografische Karte 1: 25.000, 6837 Kallmünz. Eigenverlag, München.

Bourke, J. M., Fontenot, N., und Holliday, C. 2022. Septal deviation in the nose of the longest faced crocodylian: A description of nasal anatomy and airflow in the Indian gharial (*Gavialis gangeticus*) with comments on acoustics. *The Anatomical Record* 305(10), 2883–2903. <https://doi.org/10.1002/ar.24831>

Fanti, F., Miyashita, T., Cantelli, L., Mnasri, F., Dridi, J., Contessi, M., & Cau, A. 2016. The largest thalattosuchian (Crocodylomorpha) supports teleosaurid survival across the Jurassic-Cretaceous boundary. *Cretaceous Research* 61, 263–274. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.11.011>

Foffa, D., Johnson, M. M., Young, M. T., Steel, L., und Brusatte, S. L. 2019. Revision of the Late Jurassic deep-water teleosauroid crocodylomorph *Teleosaurus megarhinus* Hulke, 1871 and evidence of pelagic adaptations in Teleosauroida. *PeerJ* 7, e6646. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.6646>

Fortier, D., Perea, D., und Schultz, C. 2011. Redescription and phylogenetic relationships of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a pholidosaurid from the Late Jurassic of Uruguay. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163 (suppl 1), S257-S272. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00722.x>

Frey, E. und Tischlinger, H. 2015. Krokodile (Crocodyliformes). In Arratia, G., Schultze, H.-P., Tischlinger, H., und Viohl, G. (Hrsg.) *Solnhofen – Ein Fenster in die Jurazeit*, 448–458. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Herrera, Y., Fernandez, M. S., Lamas, S. G., Campos, L., Talevi, M., und Gasparini, Z. 2017. Morphology of the sacral region and reproductive strategies of Metriorhynchidae: a counter-inductive approach. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106(4), 247–255. <https://doi.org/10.1017/S1755691016000165>

Herrera, Y., Aiglstorfer, M., und Bronzati, M. 2021. A new species of *Cricosaurus* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) from southern Germany: the first three-dimensionally preserved *Cricosaurus* skull from the Solnhofen Archipelago. *Journal of Systematic Palaeontology* 19(2), 145–167. <https://doi.org/10.1080/14772019.2021.1883138>

Hua, S. 2020. A new specimen of *Teleidosaurus calvadosii* (Eudes-Deslongchamps, 1866)(Crocodylia, Thalattosuchia) from the middle Jurassic of France. *Annales de Paléontologie* 106 (4), 102423. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2020.102423>

Johnson, M. M., Young, M. T., Steel, L., Foffa, D., Smith, A. S., Hua, S., Havlik, P., Howlett, E.A., und Dyke, G. 2017. Re-description of ‘*Steneosaurus*’ *obtusidens* Andrews, 1909, an unusual macrophagous teleosaurid crocodylomorph from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society* 182(2), 385–418. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlx035>

Johnson, M. M., Young, M. T., und Brusatte, S. L. 2020a. Emptying the wastebasket: a historical and taxonomic revision of the Jurassic crocodylomorph *Steneosaurus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 189(2), 428–448. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa027>

Johnson, M. M., Young, M. T., und Brusatte, S. L. 2020b. The phylogenetics of Teleosauroida (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) and implications for their ecology and evolution. *PeerJ* 8, e9808. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.9808>

Johnson, M.M., Foffa, D., Young, M. T., und Brusatte, S. L. 2022a. The ecological diversification and evolution of Teleosauroida (Crocodylomorpha, Thalattosuchia), with insights into their mandibular biomechanics. *Ecology and Evolution* 12(11): e9484. <https://doi.org/10.1002/ece3.9484>

Johnson, M. M., Young, M. T., Brignon, A., und Brusatte, S. L. 2022b. Addition to «the phylogenetics of Teleosauroida (Crocodylomorpha; Thalattosuchia) and Implications for their ecology and evolution». *Bulletin of Phylogenetic Nomenclature* 1(1), 1–7. <https://doi.org/10.11646/bpn.1.1.1>

Kimmig, J. und Schiffbauer, J. D. 2024. A modern definition of Fossil-Lagerstätten. *Trends in Ecology and Evolution* 39, 621–624. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.04.004>

Li, J. 1993. A new specimen of *Peipehsuchus teleorhinus* from Ziliujing Formation of Daxian, Sichuan. *Vertebrata Palasiatica* 31(02), 85–95.

Martin, J. E., Suteethorn, S., Lauprasert, K., Tong, H., Buffetaut, E., Liard, R., Salaviale, C., Deesri, U., Suteethorn, V., und Claude, J. 2018. A new freshwater teleosaurid from the Jurassic of northeastern Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38(6), e1549059. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1549059>

Meyer, R. K. F. 1972. Stratigraphie und Fazies des Frankendolomits (Malm). 1. Teil: Nördliche Frankenalb. *Erlanger Geologische Abhandlungen* 91, 3–28.

Mönnig, E., Franz, M., und Schweigert, G. 2018. The Stratigraphic Chart of Germany (STD 2016): Jurassic. *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften* 169 (2), 225–246. <https://doi.org/10.1127/zdgg/2018/0148>

Mueller-Töwe, I. J. 2005. Phylogenetic relationships of the Thalattosuchia. *Zitteliana A* 45, 211–213.

Müller, M. 1961. Entwicklung von Malm und Kreide im Raum Parsberg-Kallmünz (Oberpfalz): nebst Untersuchungen über den Ablauf der postjurassischen Tektonik. *Erlanger Geologische Abhandlungen* 40, 1–40.

Niebuhr, B., und Pürner, T. 2014. Plattenkalk und Frankendolomit – Lithostratigraphie der Weißjura-Gruppe der Frankenalb (außeralpiner Oberjura, Bayern). In Niebuhr, B. (ed.), *Lithostratigraphie der Weißjura-Gruppe der Frankenalb (außeralpiner Oberjura) und der mittel- bis oberjurassischen Reliktverkommen zwischen Straubing und Passau (Bayern)*. Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften 83, 5–71. <https://doi.org/10.1127/sdgg/83/2014/5>

Schweigert, G. 2007. Ammonite biostratigraphy as a tool for dating Upper Jurassic lithographic limestones from South Germany – first results and open questions. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 245(1), 117–125. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2007/0245-0117>

Schweigert, G., Dietl, G., Dietl, O., Kapitzke, M., Rieter, M., Ilg, A., und Russ, B. 2016. Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 2015. *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg* 172, 129–147. <https://doi.org/10.26251/jhgfn.172.2016.129-147>

Spindler, F. 2019. Live Birth in a Jurassic Marine Crocodile. 90th Annual Meeting of the Paläontologische Gesellschaft, Munich, 15–18 September 2019 (Abstract volume), 141.

Spindler, F. und Mattes, M. 2021. Einsame Spitze – Fakten und Spekulation über das Solnhofener Gipfelraubtier./Lonely at the top – facts and rumours about the Solnhofen apex Predator. *Archaeopteryx* 37, 56–68.

Spindler, F., Lauer, R., Tischlinger, H., Mäuser, M. 2021. The integument of pelagic crocodylomorphs (Thalattosuchia: Metriorhynchidae). *Palaeontologia Electronica* 24(2): a25. <https://doi.org/10.26879/1099>

Steel, R. 1973. *Crocodylia*. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 16. Gustav Fischer, Stuttgart, 116 S.

Tischlinger, H. und Schweigert, G. 2020. Neuer Ammonitenfund ermöglicht Alterseinstufung der Fossilagerstätte Ettling./New ammonite record allows dating of the Ettling Fossilagerstätte. *Archaeopteryx*, 36, 54–63.

Westphal, F. 1962. Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. *Palaeontographica A* 118, 23–118.

Young, M. T., Hua, S., Steel, L., Foffa, D., Brusatte, S. L., Thüring, S., Mateus, O., Ruiz-Omeñaca, J. I., Havlik, P., Lepage, Y., und De Andrade, M. B. 2014a. Revision of the Late Jurassic teleosaurid genus *Machimosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia). *Royal Society Open Science* 1, 140222. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.140222>

Young, M. T., Steel, L., Brusatte, S. L., Foffa, D., und Lepage, Y. 2014b. Tooth serration morphologies in the genus *Machimosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Late Jurassic of Europe. *Royal Society Open Science* 1, 140269. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.140269>

Young, M. T., Sachs, S., Abel, P., Foffa, D., Herrera, Y., und Kitson, J. J. 2020. Convergent evolution and possible constraint in the posterodorsal retraction of the external nares in pelagic crocodylomorphs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 189(2), 494–520. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa021>

Young, M. T., Wilberg, E. W., Johnson, M. M., Herrera, Y., De Andrade, M. B., Brignon, A., Sachs, S., Abel, P., Foffa, D., Fernández, M. S., Vignaud, P., Cowgill, T., und Brusatte, S. L. 2024. The history, systematics, and nomenclature of Thalattosuchia (Archosauria: Crocodylomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* 200(2), 547–617. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlad165>

Zeiss, A. 1994. Neue Ammonitenfunde aus dem oberen Malm Süddeutschlands. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien* 50, 509–528.