

DK 568.14:551.78

**Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus*  
und aff. *Sebecus?*, aus dem  
Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen**

Von  
**Dietrich E. Berg**  
Mainz

Mit 11 Abbildungen und 6 Tafeln

Herausgabe und Vertrieb  
Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Leberberg 9—11

Wiesbaden 1966

Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.	52	105 S.	11 Abb.	6 Taf.	Wiesbaden, 15. 11. 1966
--------------------------------	----	--------	---------	--------	-------------------------



## IN DIESER REIHE BISHER ERSCHIENEN:

- Heft 1: JOHANNSEN, A.: Die geologischen Grundlagen der Wasserversorgung am Ostrand des Rheinischen Gebirges im Raume von Marburg-Frankenberg-Borken. 1950. 87 S., 10 Taf., 8 Abb. . . . . . 8,— DM
- Heft 2: SCHÖNHALS, E.: Die Böden Hessens und ihre Nutzung. Mit einer bodenkundlichen Übersichtskarte 1:300000. 1954. 288 S., 15 Taf., 25 Abb., 60 Tab. . . . . . 15,— DM
- Heft 3: KUBELLA, K.: Zum tektonischen Werdegang des südlichen Taunus. 1951. 81 S., 2 Taf., 14 Abb. . . . . . 5,— DM
- Heft 4: GÖRGES, J.: Die Lamellibranchiaten und Gastropoden des oberoligozänen Meeressandes von Kassel. 1952. 134 S., 3 Taf. . . . . . 7,50 DM
- Heft 5: SOLLE, G.: Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis-intermedius* im rheinischen Devon. 1953. 156 S., 18 Taf., 45 Abb., 7 Tab. . . . . . 20,— DM
- Heft 6: SIMON, K.: Schrittweises Kern- und Messen bodenphysikalischer Kennwerte des ungestörten Untergrundes. 1953. 63 S., 3 Taf., 19 Abb. . . . . . 7,— DM
- Heft 7: KEGEL, W.: Das Paläozoikum der Lindener Mark bei Gießen. 1953. 55 S., 3 Taf., 3 Abb. . . . . . 6,— DM
- Heft 8: MATTHES, S.: Die Para-Gneise im mittleren kristallinen Vor-Spessart und ihre Metamorphose. 1954. 86 S., 36 Abb., 8 Tab. . . . . . 12,50 DM
- Heft 9: RABIEN, A.: Zur Taxonomie und Chronologie der Oberdevonischen Ostracoden. 1954. 269 S., 7 Abb., 5 Taf., 4 Tab. . . . . . 17,— DM
- Heft 10: SCHUBART, W.: Zur Stratigraphie, Tektonik und den Lagerstätten der Witzenhäuser Grauwacke. 1955. 67 S., 4 Taf., 8 Abb. . . . . . 8,— DM
- Heft 11: STREMMER, H.: Bodenentstehung und Mineralbildung im Neckarschwemmlern der Rheinebene. 1955. 79 S., 3 Taf., 35 Abb., 28 Tab. . . . . . 7,— DM
- Heft 12: v. STETTEN, O.: Vergleichende bodenkundliche und pflanzensoziologische Untersuchungen von Grünflächen im Hohen Vogelsberg (Hessen). 1955. 67 S., 1 Taf., 4 Abb., 2 Tab. . . . . . 5,50 DM
- Heft 13: SCHENK, E.: Die Mechanik der periglazialen Strukturböden. 1955. 92 S., 21 Abb., 13 Tab., 10 Taf. . . . . . 12,— DM
- Heft 14: ENGELS, B.: Zur Tektonik und Stratigraphie des Unterdevons zwischen Loreley und Lorchhausen a. Rhein (Rheinisches Schiefergebirge). 1955. 96 S., 31 Abb., 2 Tab., 15 Diagramme, 5 Taf. . . . . . 12,60 DM
- Heft 15: WIEGEL, E.: Sedimentation und Tektonik im Westteil der Galgenberg-Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Dill-Mulde). 1956. 156 S., 41 Abb., 7 Tab., 7 Taf. . . . . . 18,60 DM
- Heft 16: RABIEN, A.: Zur Stratigraphie und Fazies des Oberdevons in der Waldecker Hauptmulde. 1956. 83 S., 2 Abb., 2 Tab., 3 Taf. . . . . . 7,— DM
- Heft 17: SOLLE, G.: Die Watt-Fauna der unteren Klerfer Schichten von Greimerath (Unterdevon, Südost-Eifel). Zugleich ein Beitrag zur unterdevonischen Mollusken-Fauna. 1956. 47 S., 7 Abb., 6 Taf. . . . . . 5,— DM



Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung

Herausgegeben vom  
Hessischen Landesamt für Bodenforschung

Heft 52



**Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus*  
und aff. *Sebecus?*, aus dem  
Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen**

Von  
**Dietrich E. Berg**  
Mainz

Mit 11 Abbildungen und 6 Tafeln

Herausgabe und Vertrieb

Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Leberberg 9—11

Wiesbaden 1966

Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.	52	105 S.	11 Abb.	6 Taf.	Wiesbaden, 15. 11. 1966
--------------------------------	----	--------	---------	--------	-------------------------



Gewidmet dem Andenken von Herrn  
Professor Dr. J. A. KÄELIN († 1965)  
dem grundlegenden Erforscher  
rezenter und fossiler Krokodile



## Kurzfassung

**Kurzfassung:** Aus dem Ölschiefer von Messel werden zwei neue Krokodilarten: *Asiatosuchus germanicus* und aff. *Sebecus?* n. sp. beschrieben, dazu erfolgt eine Nachuntersuchung der bereits bekannten Arten. Nach taxionomischer Revision sind es: *Allognathosuchus haupti*, *Diplocynodon darwini*, *Diplocynodon eberti* und *Pristichampsus rollinatti* (cf. syn. *Weigeltisuchus geiseltalensis*). Diese Krokodile dokumentieren nicht nur Beziehungen zu anderen etwa gleichaltrigen Vorkommen Europas, insbesondere dem Geiseltal bei Halle, sondern auch Beziehungen zur Krokodilfauna des nordamerikanischen Alttertiärs; aff. *Sebecus?* weist zudem darauf hin, daß Sebecosuchier wahrscheinlich nicht eine endemische, auf Südamerika beschränkte Gruppe waren. Hingewiesen wird ferner auf die evolutive Verschiebung von Schädel(Mandibel)-Proportionen bei *Diplocynodon*.

**Summary:** Two new species of crocodylians (*Asiatosuchus germanicus* and aff. *Sebecus?* n. sp.) from the Messel oil shale (Lutetium = Middle Eocene) are described and a further investigation made into the species already known. New taxionomic examination shows these to be *Allognathosuchus haupti*, *Diplocynodon darwini*, *Diplocynodon eberti* and *Pristichampsus rollinatti* (cf. syn. *Weigeltisuchus geiseltalensis*). These crocodiles show relationship not only with the crocodile fauna of other localities in Europe of more or less the same age, particularly of the Geisel valley near Halle on Saale (Germany), but with the North American fauna too; the evidence of aff. *Sebecus?* indicates that sebecosuchians are not an endemic group confined to South America. Reference is also made to the evolutionary trends visible in the change of skull (mandibel) proportions of *Diplocynodon*.

**Sommaire:** Deux nouvelles espèces des crocodiles (*Asiatosuchus germanicus* et aff. *Sebecus?* n. sp.) provenant des schistes pyrobitumineux du Lutetien de Messel (près de Darmstadt, la Hesse) sont décrites. Également sont discutées les espèces connues auparavant. D'après une revision taxionomique elles se résument comme suivant: *Allognathosuchus haupti*, *Diplocynodon darwini*, *Diplocynodon eberti* et *Pristichampsus rollinatti* (cf. syn. *Weigeltisuchus geiseltalensis*). Les crocodiles font preuve des relations avec la faune paléogène de l'Amérique du Nord. La mise en évidence de aff. *Sebecus?* indique que les Sebecosuchia ne représentent pas une groupe endémique restreinte à l'Amérique du Sud. Allusion est faite en plus de l'évolution des formes de crâne (mandibule) chez *Diplocynodon*.

## Persönliche Anmerkungen

Vorliegende Arbeit ist eine gekürzte und durchgesehene Fassung der Dissertation des Verf. (BERG 1964 a). Nach Abschluß des Dissertations-Manuskriptes publizierte Literatur wurde, sofern wichtig, noch berücksichtigt. – Für die nun erfolgte Drucklegung sei dem Hessischen Landesamt für Bodenforschung in Wiesbaden besonders gedankt, kann dadurch die Arbeit praktisch an gleicher Stelle erscheinen, wie frühere Monographien über die Fauna von Messel. Die Ytong AG, die derzeitige Eigentümerin der Grube Messel, vertreten durch die Herren Dr. Hartmann als Vorstandsvorsitzender, Direktor Sommer und insbesondere Direktor a. D. Dr. Beeger, gewährte einen namhaften Druckkostenzuschuß, wofür ebenfalls gedankt sei.

Besonders verpflichtet bin ich ferner den Direktoren und Sammlungs-Vorständen der für Vergleichsuntersuchungen besuchten Museen und Institute in Albi, Basel, Bonn, Donaueschingen, Florenz, Frankfurt a. M., Graz, Halle, Leoben, London, Mainz, Montpellier, München, Padua, Paris, Pisa, Sabadell, Siena, Tübingen, Turin, Wien, Wiesbaden und Zürich, die eine Durchsicht ihrer Sammlungsbestände gestatteten und die Arbeit persönlich und durch ihre Mitarbeiter mit wichtigen Hinweisen unterstützt haben.<sup>1)</sup>

So habe ich folgenden Damen und Herren zu danken:

Prof. Dr. A. Azzaroli, Fräulein Dr. A. Berzi, Prof. Dr. W. Bierther, Frau Dr. F. Campanino, Dr. A. J. Charig, Prof. Dr. M. Crusafont-Pairo, Prof. P. Cusani-Politi, Prof. Dr. G. Dal-Piaz, Prof. Dr. R. Dehm, Dr. I. Dieni, Dr. K. Felser, Prof. Dr. H. Flügel, Dr. L. Ginsburg, Dr. F. Heineck, Dr. K. A. Hünermann, Dr. J. Hürzeler, Dr. B. Krebs, Dr. G. Krumbiegel, Prof. Dr. E. Kuhn-Schnyder, M. Lautier, Abbé Dr. R. Lavocat, Prof. Dr. J. P. Lehman, Prof. Dr. H. W. Matthes, Prof. Dr. R. Mertens, Frau Dr. M. Mottl, Dr. K. Murban, Dr. B. H. Newman, Frau Dr. F. A. Obergfell, Frau Dr. T. zu Oettingen-Spielberg, Prof. Dr. W. E. Petrascheck, Dr. H. Schäfer, Dr. G. Spagnulo, Dr. W. Struve, Prof. Dr. L. Thaler, Prof. Dr. E. Thenius, Prof. Dr. L. Trevisan, Dr. J. Weismantel, Dr. F. Westphal, Prof. Dr. H. Zapfe. – Entgegenkommenderweise zugeschickt erhielt ich Funde von Dr. A. Schmidt, Regensburg, und Fräulein Dr. C. Sudre, Toulouse.

Vor allem aber sei mir gestattet, den Dank an meinen verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. Tobien (Darmstadt und Mainz) zu richten, der mir ermöglichte, das Fundmaterial aus Messel im Hess. Landesmuseum in Darmstadt zu untersuchen. Danken möchte ich Herrn Prof. Tobien zugleich für die Anregung, diese Funde neu zu bearbeiten und für vielfältigen Rat bei der Durchführung der Untersuchungen. Ebenso gilt aus diesem Grund der gleiche Dank meinem verehrten Lehrer in Freiburg i. Br., Herrn Prof. Dr. M. Pfannenstiel, und schließlich nicht zuletzt für zahlreiche Hinweise meinem Kollegen Dr. K. Rothhausen, Mainz.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglichte durch Reisekostenzuschüsse einen Großteil der Vergleichsuntersuchungen.

Ganz besonders dankbar bin ich dafür, daß ich Ergebnisse der Untersuchungen noch mit Herrn Prof. Dr. J. Kaelin† (Fribourg/Schweiz) diskutieren durfte.

---

<sup>1)</sup> Kürzlich (Sept. 1966) war dem Verf. auch noch Material des wiedereröffneten Museums in Verona zugänglich.

## Inhalt<sup>1)</sup>

0.1. Einleitung (Zielsetzung und Gliederung) . . . . .	9
0.2. Technische Vorbemerkungen (Synonymie-Listen, Abkürzungen, Normstrecken, Zahngrößendiagramm, Zahnformel, rezente Arten) . . . . .	9
0.3. Geologie der Fundschichten . . . . .	11
1. Die <i>Diplocynodon</i> -Arten . . . . .	11
1.1. Einleitung . . . . .	12
1.2. <i>Diplocynodon darwini</i> (LUDWIG 1877) . . . . .	12
1.2.1. Synonymie und Lectotypus-Festlegung . . . . .	12
1.2.2. Material . . . . .	13
1.2.3. Beschreibung von <i>D. darwini</i> . . . . .	16
1.3. <i>Diplocynodon ebertyi</i> (LUDWIG 1877) . . . . .	26
1.3.1. Synonymie und Lectotypus-Festlegung . . . . .	26
1.3.2. Material . . . . .	27
1.3.3. Beschreibung von <i>D. ebertyi</i> . . . . .	28
1.4. Diagnosen (Neufassung) . . . . .	30
1.5. Vorkommen von <i>D. darwini</i> und <i>D. ebertyi</i> . . . . .	31
1.6. Taxionomische Diskussion . . . . .	32
1.7. <i>Diplocynodon</i> -Arten anderer Fundorte . . . . .	33
1.7.1. Sichere Arten . . . . .	33
1.7.2. Ungesicherte Arten . . . . .	40
1.7.3. Fälschlich zu <i>Diplocynodon</i> gestellte Arten . . . . .	42
1.7.4. <i>plenidens</i> -Erhaltung . . . . .	43
1.8. Zwischenergebnis . . . . .	44
1.9. Phylogenie . . . . .	44
2. <i>Asiatosuchus germanicus</i> n. sp. . . . .	47
2.1. Synonymie und Typus-Festlegung . . . . .	47
2.2. Einleitung . . . . .	47
2.3. Material . . . . .	48
2.4. Beschreibung von <i>Asiatosuchus germanicus</i> n. sp. . . . .	52
2.5. Vergleich von <i>Asiatosuchus germanicus</i> n. sp. mit anderen Arten . . . . .	61
2.6. Diagnose von <i>Asiatosuchus germanicus</i> n. sp. . . . .	65
2.7. Vorkommen . . . . .	65
2.8. Phylogenetische Position . . . . .	66
2.9. Funde von <i>Asiatosuchus germanicus</i> n. sp. aus dem Geiseltal . . . . .	66

<sup>1)</sup> Abschnittsnumerierung nach DIN 1421 (Febr. 1960)

## INHALT

3.	<i>Pristichampsus rollinoti</i> (GRAY 1831) cf. syn. <i>Weigeltisuchus geiseltalensis</i> KUHN 1938 . . . . .	68
3.1.	Einleitung . . . . .	68
3.2.	Synonymie . . . . .	68
3.3.	Material . . . . .	69
3.4.	Beschreibung . . . . .	69
3.5.	Vergleich von <i>Pristichampsus</i> mit <i>Weigeltisuchus</i> . . . . .	73
3.6.	Beziehungen zu <i>Sebecosuchiern</i> . . . . .	77
3.7.	aff. <i>Sebecus?</i> n. sp. . . . .	78
3.7.1.	Material . . . . .	78
3.7.2.	Beschreibung . . . . .	78
3.7.3.	Ergebnis . . . . .	80
4.	<i>Allognathosuchus haupti</i> (WEITZEL 1935) . . . . .	81
4.1.	Einleitung . . . . .	81
4.2.	Synonymie . . . . .	81
4.3.	Material . . . . .	81
4.4.	Beschreibung . . . . .	81
4.5.	Taxionomische Diskussion . . . . .	90
4.6.	Diagnose . . . . .	92
4.7.	Phylogenetische Position . . . . .	93
4.8.	Gesamtergebnis der Untersuchung von <i>Allognathosuchus haupti</i> . . . . .	93
4.9.	Anmerkungen zur Taxionomie von „ <i>Hassiacosuchus</i> “ <i>kayi</i> MOOK 1941 . . . . .	94
5.	Schlußfolgerungen . . . . .	94
6.	Definitive nomenklatorische Ergebnisse . . . . .	95
7.	Schriftenverzeichnis . . . . .	96
8.	Register . . . . .	103
8.1.	Erwähnte fossile Genera (außer <i>Alligator</i> und <i>Crocodylus</i> ). . . . .	103
8.2.	Erwähnte fossile Species . . . . .	103
8.3.	Erwähnte Fundorte und Sammlungen (außer Messel und Darmstadt) . . . . .	104



## 0.1. Einleitung (Zielsetzung und Gliederung)

Im folgenden wird versucht, die bislang unklaren Beziehungen der von LUDWIG (1877 a, b) aus Messel beschriebenen Krokodilarten der Gattung *Diplocynodon* POMEL 1847 („*Crocodylus*“ *eberti* und „*Alligator*“ *darwini*) zu *Diplocynodon*-Arten anderer Vorkommen festzustellen. Einzelne, früher zu obiger Gattung gestellte Funde werden als neue Art von *Asiatosuchus* Mook 1940 bekannt gemacht.

Weiterhin erfolgt eine Neubearbeitung der aus Messel vorliegenden Funde von *Pristichampsus rollinoti* (GRAY 1831) zur Ergänzung der Untersuchungen von WEITZEL 1938 (a), um die Beziehungen zu *Weigeltisuchus* KUHN 1938 und *Sebecus* SIMPSON 1937 zu beleuchten. Gleichmaßen wird die Gültigkeit der von WEITZEL (1935) aufgestellten Gattung *Hassiacosuchus* im Hinblick auf die Gattung *Allognathosuchus* Mook 1921 (a) überprüft.

## 0.2. Technische Vorbemerkungen

Die Untersuchung der einzelnen Arten wird sich jeweils auf die Analyse der für die Diagnosen vorwiegend maßgeblichen Schädelmorphologie und Dentition beschränken. Andere Skelettelemente liegen häufig nur als isolierte Funde vor und sind nicht sicher mit einer bestimmten Krokodilart in Beziehung zu setzen. Eine der Hauptschwierigkeiten der Untersuchung bildet ferner die Tatsache, daß von den einzelnen Krokodilarten neben „vollständigen“, aber schlecht erhaltenen und damit für eine Bearbeitung mehr oder minder unbrauchbaren Schädeln nur Teile einzelner Schädel in besserer Erhaltung vorliegen. Erst durch Kombination dieser Reste verschiedener Individuen ist ein vollständiges Bild der jeweiligen Art zu gewinnen; die Vielzahl der Funde garantiert jedoch eine weitgehende Sicherheit der nachfolgenden Beschreibungen.

Bei der Aufstellung der Synonymie-Listen ist die von R. RICHTER (1948:53–55) empfohlene Form angestrebt. Erwähnungen einer Art in Lehrbüchern wurden nur in Ausnahmefällen berücksichtigt.

Folgende Abkürzungen werden zur Erläuterung der Abbildungen (in Anlehnung an KAELIN 1955:696) benutzt:

### a) Schädelknochen:

an	Angulare	por	Postorbitale (bei Krokodilen mit Postorbitale zu einer Einheit verschmolzen)
ar	Articuläre	prf	Praefrontale
d	Dentale	pt	Pterygoid
ectp	Ectopterygoid (= Transversum)	q	Quadratum
f	Frontale	qj	Quadratojugale
j	Jugale	san	Supraangulare
la	Lacrimale	soc	Supraoccipitale
mx	Maxillare	sp	Spleniale
na	Nasale	sq	Squamosum
pa	Parietale		
pl	Palatinum		
pmx	Praemaxillare		

## b) Schädelöffnungen:

- CH Choanen (= interne, hintere Nasenöffnung)  
 DE externes Mandibelfenster  
 FA Foramen aerum  
 FI Foramen incisivum (= F. praemaxillare)  
 IT Infratemporalfenster (= untere Schläfenöffnung)  
 NE Naris (= externe, vordere Nasenöffnung)  
 OR Orbita  
 PL Palatinfenster  
 ST Supratemporalfenster (= obere Schläfenöffnung)

Die Messungen der Schäeldimensionen erfolgten jeweils auf den von KÄELIN (1933:536f., Abb. 1a) vorgeschlagenen Normstrecken; so ist insbesondere die Schnauzenlänge als Entfernung zwischen cranialer Schnauzenspitze und Vorderende einer Orbita definiert und die hintere Schnauzenbreite in Höhe der Orbitae-Vordereränder gemessen. Lediglich für die Länge des Schädels ist ein anderer, hinterer Meßpunkt als bei KÄELIN gewählt: als Länge gilt stets die Entfernung zwischen Schnauzenspitze und Schädeldachhinterrand. Der von KÄELIN als Endpunkt vorgeschlagene hinterste Punkt des Condylus occipitalis ist am Fossilmaterial häufig nicht zu ermitteln oder ist erheblich aus seiner ursprünglichen Lage gebracht.

Das Verhältnis einzelner Entfernungen zueinander (z. B. Schädelbreite zu Schädellänge) wird als Prozentzahl angegeben. Indexwerte nach KÄELIN (1933:537f.) und Prozentwerte sind zahlenmäßig gleich.

Die Zahngrößen werden entsprechend SIMPSON (1937b:8) in den beigefügten Diagrammen jeweils indirekt nach dem mesiodistalen Durchmesser der Alveolen verglichen, da beim fossilen Material häufig Zähne aus den Kiefern verlorengegangen sind, die Alveolengröße aber immer noch feststellbar ist. Wie die Beobachtungen am untersuchten Material zeigen, ist der Alveolen-Durchmesser praktisch mit dem basalen Durchmesser des vollentwickelten Zahnes identisch. Keine Anzeichen weisen darauf hin, daß sich Alveolen nach Ausfall eines abgenutzten Zahnes durch Knochengewebe schließen.

Dem Allgemeingebrauch in der jüngeren Krokodil-Literatur (z. B. WERMUTH 1953) folgend bedeutet in der Zahnformel:  $\frac{x + y}{z}$

- x = Zahl der Zähne des prämaxillaren Abschnittes einer Oberkieferseite,  
 y = Zahl der Zähne des maxillaren Abschnittes,  
 x + y = die Zahl aller Zähne einer Oberkieferseite,  
 z = Zahl der Zähne eines Unterkiefer-Astes; im Falle stark ausgeprägter Heterodontie wird vorgeschlagen, z weiter zu unterteilen (vgl. Abschnitt 4.4).

Als Literaturquelle für alle zum Vergleich herangezogenen rezenten Arten sei auf WERMUTH 1953 (= gekürzt in WERMUTH & MERTENS 1961) verwiesen.

### 0.3. Geologie der Fundschichten

Das hier mit der Fundortangabe „Messel“ beschriebene Material entstammt dem Ölschiefervorkommen des Tagebaues Grube Messel, rund 9 km NE Darmstadt. Die eozänen Ölschiefer sind in einem tektonischen Graben dem Sprendlinger Rotliegend-Horst, dem nördlichen Ausläufer des Odenwaldes, eingelagert. Ihr genaues Alter ist nach Funden von Palaeohippiden lutetisch, wie eine Arbeit von SAVAGE et al. (1965) indirekt wieder bestätigt.

Eine ausführliche, neue Darstellung der geologischen Verhältnisse der Grube Messel erschien von G. MATTHESS (1966) kürzlich als Band 51 der vorliegenden Abhandlungen und enthält (S. 29) eine revidierte Liste der Fauna von Messel, hingewiesen sei auch auf die letzte zusammenfassende Beschreibung dieser Grabgemeinschaft durch TOBIEN 1955.

Krokodilfunde sind auch aus dem nur ca. 1916/17 bis 1924 betriebenen zweiten Ölschiefer-Tagebau Grube Prinz von Hessen etwa 6 km NE Darmstadt bekannt (HAUPT 1938:80). Dieser Tagebau hatte gleichalte Schichten wie in der Grube Messel erschlossen, nur waren hier hangende Schichten mit Braunkohle mächtiger als in Messel entwickelt. Den besten Überblick über die geologischen Verhältnisse der Grube Prinz von Hessen geben die Angaben von HAUPT (1938:76) in Verbindung mit MÜLLER-STOLL (1935:57–58, Abb. 1). Aus dieser Grube stammende Schädelreste von Krokodilen lagen mir nicht mehr vor. Faunenliste und weitere geologische Angaben über die heute ertrunkene Grube siehe MATTHESS 1966: 43,44.

Übrigens waren für die meisten der im folgenden aus der Grube Messel beschriebenen Krokodilfunde die näheren Fundumstände (Datum, Tiefe) nicht zu ermitteln. Allein die Belege zu LUDWIG (1877 a + b), die 1876, ein Jahr nach der Entdeckung der Fundstelle, gemacht wurden, entstammen den obersten 2 Metern des „stark bituminösen... brennbaren Letten“ (LUDWIG 1877b:2). Stets sind die Fossilreste anscheinend regellos dem Ölschiefer eingelagert gewesen.

Bei der geologischen Einstufung anderer Lokalitäten mit Krokodilen wurde weitgehend auf die von THENIUS (1959) gesammelten biostratigraphischen Angaben zurückgegriffen.

### 1. Die *Diplocynodon*-Arten

Familia:   Crocodylidae   GRAY 1825 (sensu KÄELIN 1933 = 1955)  
 Subfamilia: Alligatorinae   KÄELIN 1933  
 Genus:       *Diplocynodon*   POMEL 1847

*Diplocynodon darwini* (LUDWIG 1877)

*Diplocynodon ebertsi* (LUDWIG 1877)



### 1.1. Einleitung

Beide Arten sind von LUDWIG 1877 (a) unter dem Namen „*Alligator Darwini*“ bzw. „*Crocodylus Ebertsi*“ begründet und anschließend monographisch (1877 b) beschrieben worden. Bereits 1887 erkannte LYDEKKER in ihnen Vertreter der Gattung *Diplocynodon*.

Schon allein der zahlenmäßige Umfang des aus Messel angesammelten Materials (es liegen inzwischen Reste von mindestens 30 *Diplocynodon*-Schädeln vor) reizte zu einer neuen Durcharbeitung, so war diese auch von allgemeinerem Interesse, fehlte doch eine Abgrenzung der Messel-Arten durch scharfe Diagnose von den Arten anderer Vorkommen: Entsprechend der sich bis 1910 behauptenden Vorstellung (vgl. KLEMM 1910:23), daß die Ablagerungen von Messel mit oligozänen Schichten des Mainzer Beckens altersgleich seien, hatte LUDWIG aquitane Krokodilfunde aus dem Mainzer Becken und kaum bestimmbare Krokodilreste aus dem Alttertiär des Westerwaldes mit zu obigen Arten gestellt. Die Aquitanfunde wiederum waren schon durch H. v. MEYER (1857:337) und später durch LYDEKKER (1887:309) für ?conspezifisch mit Funden aus dem französischen Aquitanium oder dem englischen Eozän gehalten worden, so daß Unsicherheit über den wirklichen Status auch dieser Arten bestand. Bereits WEITZEL (1935:41) hatte daher eine neue „Behandlung der von LUDWIG dargestellten Formen“ beabsichtigt, doch blieb dieser Plan unverwirklicht.

Die skizzierte Fragestellung führte dazu, in der vorliegenden Arbeit nicht nur die beiden Arten aus Messel neu darzustellen, es wird gleichzeitig versucht, durch Vergleich mit Arten anderer Vorkommen zu anwendbaren diagnostischen Merkmalen als Grundlage einer späteren Revision aller *Diplocynodon*-Arten zu kommen. Unberücksichtigt bleiben in diesem Zusammenhang die von COPE irrtümlich verschiedentlich unter dem Gattungsnamen „*Diplocynodus*“ publizierten nordamerikanischen Arten. Bereits COPE (1883:986) selbst machte den Irrtum in der Gattungszuschreibung rückgängig.

### 1.2. *Diplocynodon darwini* (LUDWIG 1877)

#### 1.2.1. Synonymie und Lectotypus-Festlegung

- +v. 1877 (a) *Alligator Darwini* n. sp. –  
LUDWIG: Crocodyliden Oligocän, 75–76
- v. 1877 (b) *Alligator Darwini* LUDWIG. –  
LUDWIG: Crocodyliden Tertiärformation, 4–30, Taf. 1–11, 13–15, (Fig. fast aller Skelett-Elemente; nicht zu *D. darwini* gehören alle Funde, die nicht aus Messel stammen)
- 1884 *Alligator Darwini* LUDWIG. –  
KINKELIN: Braunkohlen Frankfurt, 166 (nur Funderwähnung)
- 1885 *Alligator Darwini* LUDWIG. –  
HOFMANN: Crocodyliden Steiermark, 32, 33, 35 (nur vergleichsweise erwähnt)
- 1887 *Alligator Darwini* = *Diplocynodon Darwini* LUDWIG. –  
LYDEKKER: Hordwell Crocodylians, 308–309 (taxionomische Diskussion zu LUDWIG 1877b)



- 1888 *Alligator darwini* = *Diplocynodon darwini* LUDWIG. –  
 LYDEKKER: Catalogue, 46 (wie 1887)
- ? 1901 *Diplocynodon* cfr. *Darwini* LUDWIG. –  
 LAUBE: Synopsis, 168–170, Taf. 8–Fig. 9 (Zähne, artlich indet.; vergleichs-  
 weise Erwähnung)
- ? 1903 *Diplocynodon* sp. aff. *Darwini* LUDWIG. –  
 REDLICH: Wirbelthierreste, 137–140, Taf. 6 – Fig. 6 bis 12, 14, 15 (Zähne,  
 Mandibelrest, Hautplatten, Frontale u. Parietalerest)
- 1908 *Alligator darwini* LUDWIG. –  
 LAMBE: Judith River Formation, 231 (nur erwähnt)
- 1919 *Diplocynodon (Alligator) Darwini* LUDWIG. –  
 SEIDLITZ: Camburg, 352, 361, 366–367 (Femur; Vergleich mit „*D.*“ *haeckeli*)
- 1936 *Alligator darwini* = *Caiman darwini* (LUDWIG). –  
 KÄELIN: Crocodilide Tarrega, 30–31 (taxionomische u. phylogenetische Dis-  
 kussion)
- 1938 *Diplocynodon darwini* LUDWIG. –  
 KUHN: Crocodilier, 319–322 (Vergleich mit *D. hallensis*)
- v. 1955 *Diplocynodon darwini* (LUDWIG). –  
 TOBIEN: Fossilfundstätte Messel, 92 (vergleichende Erwähnung), Abb. 5  
 nicht *D. darwini* (ist *Asiatosuchus germanicus* n. sp.)

Lectotypus: Taf. 2 – Fig. 7 (= LUDWIG 1877b: Taf. 2 – Fig. 6a, nicht 6),  
 rechter, fragmentarischer Unterkieferast. – Hess. Landesmu-  
 seum Darmstadt, Fundnummer: Me 5360.

Locus typicus: Messel bei Darmstadt (entsprechend LUDWIG 1877a:75).

Stratum typicum: Ölschiefer („thonige Braunkohlen“ bei LUDWIG 1877a:74),  
 nach heutiger Datierung Lutetium (= Mitteleozän).

Diagnose: Neufassung der Diagnose nach der Beschreibung des Materials  
 (Abschnitt 1.4).

### 1.2.2. Material

Sämtliche im folgenden erwähnten Funde befinden sich im Hess. Landesmuseum,  
 Darmstadt. Aus dem umfangreichen, aber wie erwähnt, fragmentarischen Material  
 wurden außer den Originalen zur Arbeit von LUDWIG (1877b)<sup>1)</sup> diejenigen Funde der  
 Untersuchung zugrunde gelegt, die am vollständigsten erhalten sind bzw. besondere  
 Eigentümlichkeiten, wie intraspezifische Variationen morphologischer Merkmale  
 belegen.

#### a) Unterkiefer

Me 5360 (Lectotypus, Taf. 2 – Fig. 7): Dentaler, 119 mm langer Vorderabschnitt eines  
 rechten Mandibelastes. Die Zähne der 1. und 15. Alveole sind ausgefallen, in den anderen  
 Alveolen sind dagegen noch Zähne und zumindest Zahnstümpfe oder Zahnkeime vorhan-  
 den. Nur bis in Höhe der 16. Alveole reicht der erhaltene Teil des Mandibelastes zurück,  
 die ursprüngliche Zahl der Zähne ist also nicht mehr feststellbar.

<sup>1)</sup> Von diesen Typoiden aus Messel befinden sich lediglich die Belege zu LUDWIGS  
 Taf. 1–Fig. 6 und Taf. 13–Fig. 15 im Städt. Museum Wiesbaden. – Nicht berücksichtigt  
 brauchte in der vorliegenden Arbeit der von KINKELIN (1884:166) erwähnte embryonale  
 Kiefer zu werden, es handelt sich um einen Mammalier-Rest.

Außer dem *Diplocynodon*-Merkmal der eng nebeneinander stehenden, kräftig ausgebildeten Pseudocaninen (3. u. 4. Zahn) ist als Besonderheit ein nicht sehr großer aber dennoch deutlicher Zwischenraum zwischen 7. und 8. Zahn zu erwähnen. Die Lage dieses Interdentalraumes ist für die Diagnose von einiger Bedeutung, ebenso sind es die Relationen der im folgenden mitgeteilten Meßstrecken (Lage: s. Abb. 3a). Die 4. Meßstrecke wurde willkürlich gewählt, sie hat gegenüber einer längeren Meßstrecke zur Erfassung der Unterkieferstreckung den Vorteil, an vielen fragmentarischen Fundstücken feststellbar zu sein.

Meßwerte zu Me 5360:

- |   |  |
|---|--|
| 1. Länge der Symphyse   | 29 mm (= 157 % von 2., %-Werte hier und im folgenden stets auf ganze Zahlen aufgerundet) |
| 2. Höhe der Symphyse  | 18,5 mm  |
| 3. minimale Höhe des Unterkieferastes   | 17,5 mm (= 49 % von 4.)  |
| 4. Abstand von der Alveolentrennwand zwischen 3. und 4. Zahn bis zur Spitze des 10. Zahnes (bzw. bis zur Mitte der 10. Alveole) | 36 mm.   |

Me 4319 (Taf. 1 – Fig. 2): Unterkieferfragment, es fehlt jeweils der hintere Abschnitt des rechten und linken Astes. Linker Unterkieferast mit einer noch vollständig erhaltenen Reihe von 20 Alveolen, während der rechte Ast schon hinter der 19. Alveole abgebrochen ist. Interdentalraum wie bei Me 5360, dazu fällt auf, daß 5. und 6. Zahn auf dem linken Ast sehr eng aufeinander folgen.

Meßwerte zu Me 4319:

- |  |                                  |
|--|----------------------------------|
| 1. Länge der Symphyse                          | ca. 35,5 mm (= ca. 203 % von 2.) |
| 2. Höhe der Symphyse                           | 17,5 mm                          |
| 3. minimale Höhe des Unterkiefers (Mittelwert) | 17 mm (= 44 % von 4.)            |
| 4. Abstand 3./4. bis 10. Zahn (Mittelwert)     | 38,5 mm                          |

Me 5639: Fragmentarischer Unterkieferast, dessen vorderster und hinterer Abschnitt fehlen; ausweislich der Alveolengrößen handelt es sich bei der ersten erhaltenen Alveole um diejenige des 3. Zahnes, da siebzehn weitere folgen, ist für den Unterkieferast die ursprüngliche Zahnzahl auf 20 zu veranschlagen. Erhalten sind der 12. bis 16. Zahn. – Interdentalraum wie üblich zwischen 7. und 8. Zahn.

Meßwerte zu Me 5639:

- |                                       |                       |
|---------------------------------------|-----------------------|
| 1. + 2. (Symphysenwerte) nicht meßbar |                       |
| 3. Minimale Höhe des Unterkiefers     | 21 mm (= 53 % von 4.) |
| 4. Abstand 3./4. bis 10. Zahn         | 40 mm                 |

Summarisch sollen noch folgende Mandibelreste aus Messel erwähnt werden, die für die Bestimmung der ursprünglichen Zahnzahl zu fragmentarisch sind, aber eine Ausmessung der Symphysen- und Unterkiefer-Proportionen gestatten. Meßstrecken wie bisher (vgl. Me 5360):

<i>Me 4423</i>	<i>Me 4429</i>	<i>Me 5343</i> (rechter Ast)
1. 27 mm (193 %)	1. + 2. nicht meßbar	1. + 2. nicht meßbar
2. 14 mm		
3. 13,5 mm (40 %)	16,5 mm (44 %)	15,5 mm (41 %)
4. 34 mm	37,5 mm	34 mm
<i>Me 5628</i> <sup>1)</sup>	<i>Me 5659</i>	<i>Me 6225</i>
1. 32,5 mm (188 %)	29,5 mm (169 %)	24,5 mm (188 %)
2. 17,3 mm	17,5 mm	13 mm
3. 17,5 mm (45 %)	17 mm (44 %)	12,5 mm (40 %)
4. 39 mm	39 mm	31 mm

<sup>1)</sup> Von Me 5628 liegt noch ein natürlicher Abdruck nahezu der gesamten Gaumenfläche vor (Taf. 1 – Fig. 4).

## b) Unterkiefer mit Resten des Cranium

Me 4281: Vorderer Unterkieferteil, dessen rechter Ast bis zur 9. und dessen linker bis zur 10. Alveole erhalten ist; ungewöhnlicherweise kein Interdentalraum zwischen 7. und 8. Zahn. Der vordere craniale Teil des Rostrum (Taf. 1 – Fig. 3) ist rechts bis zur 5., links bis zur 6. Maxillar-Alveole erhalten. Der Fund dokumentiert eine Gesamtzahl von 5 Zähnen pro Praemaxillare, sowie ein rundlich-blattförmiges Foramen incisivum.

Meßwerte (Mandibel) zu Me 4281:

1. Länge der Symphyse	42 mm (= 183 % von 2.)
2. Höhe der Symphyse	23 mm
3. minimale Höhe des Unterkiefers	21,5 mm (= 51 % von 4.)
4. Abstand 3./4. bis 10. Zahn	42,5 mm

Me 5347 (= LUDWIG 1877b: Taf. 1 – Fig. 3, 4, 5): Von diesem Schnauzenrest liegen heute noch ein Teil des Schnauzendaches und der Gaumenpartie (aus Praemaxillaria-, Maxillaria-, Nasalia- und Palatinum-Fragmenten) sowie ein Teil des rechten dentalen Mandibelastes (von der wahrscheinlich 5. bis zur 19. Alveole reichend) vor. Bei eigener Präparation des durch Sulfidzersetzung zerfallenen Schädelrestes konnte zweifelsfrei festgestellt werden, daß die Naris unpaar gewesen sein muß. – Unterkieferzahnreihe ohne deutlichen Interdentalraum; die vermutlich 8. Alveole abnorm groß, statt der nächsten zwei Alveolen nur eine in mittlerer Position, 9. oder 10. Zahn ist also wahrscheinlich nicht ausgebildet gewesen. Zahnkronen glatt (daher nicht *D. ebertsi*).

Me 5361 (= LUDWIG 1877b: Taf. 1 – Fig. 2): Fragment eines rechten Unterkieferastes, der heute nur noch von der 7. Alveole bis zur Mitte des Foramen externum erhalten ist. Entgegen der Fig. bei LUDWIG ist der Zwischenraum zwischen 7. und 8. Alveole und nicht zwischen 8. und 9. als Interdentalraum größer als zwischen anderen Alveolen. Von dem wahrscheinlich ebenfalls zu Me 5361 gehörenden Oberkiefer Me 5363 (= LUDWIG 1877b: Taf. 1 – Fig. 1) sind allein ein Teil der rechten maxillaren Kieferseite von der 1. bis zur 10. Alveole erhalten, ferner ein Fragment aus rechtem Jugale mit anhängendem Quadratojugale und Quadratum, sowie isoliert das rechte Ectopterygoid mit einem geringen Pterygoidrest.

Me 5364 (= LUDWIG 1877b: Taf. 4 – Fig. 14, 15): Von der von LUDWIG abgebildeten Schnauze sind heute noch der vordere Teil des rechten Mandibelastes bis zum 15. Zahn und ein von der 2. bis 8. Alveole reichendes Stück des linken Astes erhalten. Getrennt von den Mandibelresten liegen vom cranialen Rostrum das rechte Praemaxillare mit 2. bis 5. Alveole vor. Das anschließende Maxillare ist in Höhe der 10. maxillaren Alveole abgebrochen, mediad vom Maxillare erstreckt sich ein Rest des rechten Nasale von vorn bis in Höhe der 9. Alveole. Von der linken Oberkieferseite ist nur ein isolierter Maxillarerest (mit 1. bis 7. Alveole) erhalten.

Meßwerte (Mandibelast rechts) zu Me 5364:

1. + 2.	nicht meßbar
3.	minimale Unterkieferhöhe 15 mm (= 42 % von 4.)
4.	Abstand 3./4. bis 10. Zahn 36 mm

Me 5374 (wahrscheinlich = LUDWIG 1877b: Taf. 2 – Fig. 4): Fragment eines rechten Unterkieferastes (von der 5. bis hinter die letzte = 20. Alveole erhalten, ungewöhnlicherweise kein Interdentalraum zwischen 7. und 8., sondern zwischen 5. und 6. Alveole) und heute isoliert davon, ein noch im Sediment eingebettetes, schlecht erhaltenes Gaumendach.

Me 5660: Vorderer Unterkieferabschnitt, der rechts bis in die Höhe der 7. links bis zur 15. Alveole erhalten ist; vom cranialen Schnauzenteil liegen noch das rechte Praemaxillare mit einem anhängenden Maxillarerest (nur bis zur 7. Alveole erhalten) nebst Nasaliafragmenten und dem vorderen Teil des linken Maxillare (bis zur 9. Alveole erhalten) vor.



Meßwerte (Mandibel) zu Me 5660:

1. Länge der Symphyse	36 mm (= 182 % von 2.)
2. Höhe der Symphyse	19,8 mm
3. minimale Höhe des Unterkiefers	19,5 mm (= 49 % von 4.)
4. Abstand 3./4. bis 10. Zahn	40,5 mm

c) Schädel

Me 5643 (Taf. 2 – Fig. 6): Leicht deformierter, fragmentarischer Schädel; Cranium nicht von der Mandibel getrennt (daher Bestimmung nur: cf. *D. darwini*). Schädeldach lediglich in den Umrissen erhalten. Gaumen von ventral freipräpariert.

Meßwerte (Meßstrecken: siehe Abschnitt 0.2) zu Me 5643:

1. maximale Schädelbreite	ca. 110 mm (= 58 % von 2.)
2. mediane Schädellänge	ca. 190 mm
3. hintere Schnauzenbreite	ca. 84 mm (= 71 % von 4.)
4. Schnauzenlänge	ca. 118 mm (= 62 % von 2.)

Me 5648 (Taf. 1 – Fig. 1): Leicht deformierter Schädel, rechter Mandibelast und hinterer Schädelteil stark fragmentarisch; Cranium nicht von der Mandibel getrennt (daher nur: cf. *D. darwini*).

Meßwerte zu Me 5648:

1. maximale Schädelbreite	ca. 140 mm (= 65 % von 2.)
2. mediane Schädellänge	217 mm
3. hintere Schnauzenbreite	82 mm (= 62 % von 4.)
4. Schnauzenlänge	ca. 133 mm (= 61 % von 2.)

### 1.2.3. Beschreibung von *Diplocynodon darwini* (vgl. Abb. 1)

Überblickt man das Fundmaterial, so zeigt sich, daß noch ein Schädel Fund fehlt, an dem alle wichtigen Merkmale, wie Zahl und Anordnung der Zähne, Symphysenmaße und die Begrenzungen der einzelnen Deckknochen gleichzeitig beobachtet werden können. Eine Präparation, insbesondere eine Aufspaltung der vorliegenden, höchst brüchigen  $\pm$  vollständigeren Schädel Funde in Cranium und Mandibel wurde bislang wegen des Risikos eines Fundverlustes nicht durchgeführt. Alle Funde sind deshalb äußerst genau daraufhin kontrolliert, ob sie in den feststellbaren Merkmalen tatsächlich übereinstimmen. Die folgende Beschreibung basiert demnach mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit auf Material, was tatsächlich nur von einer Art stammt.

### Unterkiefer

In der Aufsicht (z. B. bei Me 4319, Taf. 1 – Fig. 2) zeigt der vordere Abschnitt des Unterkiefers einen abgerundet-eckigen Umriss: der äußere Mandibelrand zwischen dem 1. und 4. Zahn jedes Mandibelastes ist angenähert geradlinig, ferner verläuft dieser Randabschnitt des einen Mandibelastes zu dem entsprechenden Abschnitt des Astes der anderen Mandibelseite fast rechtwinkelig. Ähnlich ist die vordere Unterkieferpartie bei rezenten Vertretern der Gattung *Caiman* ausgebildet, während sie bei anderen rezenten Krokodilen entweder zumeist spitzer (z. B. *Cr. acutus*) oder aber bogenförmig gerundet (z. B. bei *Alligator*) endet. Bei der Messel-Art tritt die



rechtwinkelige Form noch dadurch hervor, daß vom 4. bis 7. Zahn die Außenränder der Mandibeläste (bedingt durch eine Verschmälerung jedes Astes) nahezu parallel oder ganz leicht konvergent verlaufen, wodurch dieser Randabschnitt gegen die Spitze abgesetzt erscheint. Erst von der Höhe des 8. Zahnes an divergieren die Äste voneinander. Die Innenränder der Vorderabschnitte beider Mandibeläste zeichnen im Gegensatz zum Außenrand des Unterkiefers eine Parabel nach.

In der folgenden Besprechung der einzelnen Knochen des Unterkiefers und später der Knochen und Öffnungen des Cranium werden für die anatomischen Termini jeweils eingangs in Klammern die von LUDWIG (1877 b) benutzten Bezeichnungen angeführt.

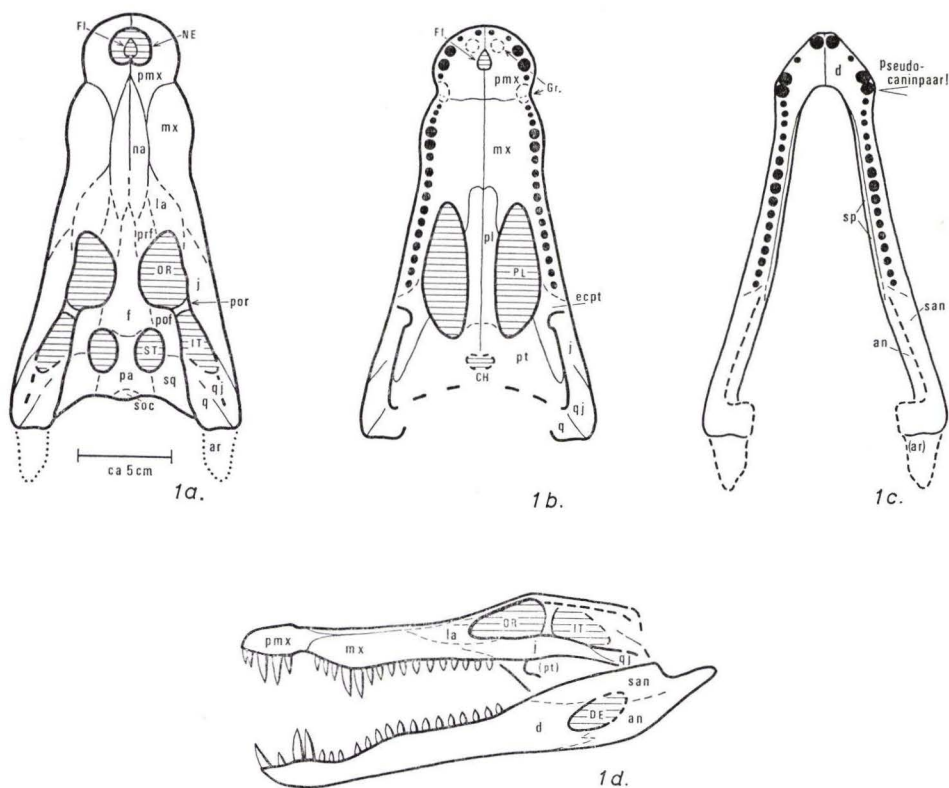


Abb. 1. Schädelrekonstruktion von *D. darwini*

- Vertikalansicht des Cranium, Articular-Fortsätze des Unterkiefers punktiert
- Gaumenseite des Cranium
- Vertikalansicht der Mandibel mit den Alveolen
- Seitenansicht des Schädels; die Zähne sind sämtlich als voll entwickelt, also ohne Berücksichtigung des laufenden Zahnwechsels skizziert.

Abkürzungen: siehe Abschnitt 0.2.; Gr. = Gruben für einschlagende Zahnspitzen.

Die beiden *Dentalia* („Zahnladen des Unterkiefers, Kinnladen“) bauen in der bei Krokodilen üblichen Weise die beiden Kieferäste von der Spitze bis zum Foramen externum auf. In der Gesamtrekonstruktion von *D. darwini* durch LUDWIG (1877b: Taf. 16 – Fig. 1) ist der dentale Kieferabschnitt unzutreffend schmal und sein Unter- rand caudad unrichtig (nach unten abgebogen) skizziert; schon im Vergleich mit der Fig. 2 auf Taf. 1 bei LUDWIG muß der Fehler auffallen. – Die Symphyse der beiden *Dentalia* reicht (wenn man die Verhältnisse von der Symphysen-Sutur und nicht vom Mandibelrand her betrachtet) bis hinter den 3. Zahn zurück (z. B. bei Me 5360 = Lectotyp), gelegentlich reicht sie auch noch bis in die Höhe des 4. Zahnes (Me 5628) oder bis in Höhe des Hinterrandes der 4. Alveole (Me 4423), ähnliche geringfügige Unterschiede der Länge sind bei rezenten Krokodilarten allgemein bekannt. Die relative Länge der Symphyse erreicht 170 bis 190% der Symphysenhöhe, in einem Einzelfall wurden rund 160%, in einem anderen rund 200% festgestellt. Der Streckungsgrad der dentalen Mandibelabschnitte wurde durch Messung der geringsten Unterkieferhöhe (zwischen 7. und 8. Zahn) und einer festgelegten Normstrecke (vgl. Abschnitt 1.2.2. und Abb. 3a) als Verhältnis von rund 40 bis 50% (Höhe/Normstrecke) ermittelt. Diese Werte werden für die Unterscheidung von anderen Arten wichtig sein (s. Abschnitt 1.7.1.).

Die *Splenia* („Deckelbeine“) sind nicht in die Symphyse einbezogen, sie setzen erst kurz hinter ihr auf den Innenseiten der Mandibeläste an. In vielen Fällen sind die *Splenia* am Fossilmaterial verlorengegangen.

Unterhalb vom noch zu besprechenden Foramen externum jeden Astes grenzt das Angulare („unteres Winkelbein“) an das Dentale; das Supraangulare („oberes Winkelbein“) schließt sich oberhalb des Foramen an das Dentale an. Über Größe von Angulare und Supraangulare sowie über ihre Abgrenzung gegeneinander gibt neben den vorliegenden Schädeln vor allem eine Abbildung von LUDWIG (1877b: Taf. 4 – Fig. 16) Auskunft; Reste des Belegstückes zu dieser Abbildung umfaßt wahrscheinlich Me 5349. Nach diesen Unterlagen war eine Rekonstruktion (Abb. 1c und 1d) des Unterkieferastes einschließlich des hinter den angeführten Knochenelementen liegenden Articulare („3. Teil der Winkelbeine“) möglich. Erwähnung verdient die auffallende Höhe des hinteren (angularen bzw. supraangularen) Mandibelabschnittes, der bei rezenten Alligatorinen besonders bei Caimanen ähnlich hoch ist.

Soweit der Schädel Me 5643 erkennen läßt, war auch bei der Messel-Art der Angulare-Innenrand nicht umgeschlagen oder besonders verdickt, ebenso wie es für *Caiman*-Arten und andere *Diplocynodon*-Vertreter (THENIUS 1955) der Fall ist. Über das Coronoid und das Foramen auf der Innenseite des Mandibelastes hinter dem Spleniale sind noch keine Angaben möglich. Bisher schlecht dokumentiert ist auch der Condylus retroarticularis; die Zeichnungen von LUDWIG (1877b: Taf. 4 – Fig. 16) sind im entscheidenden Punkt unklar in bezug auf den Erhaltungszustand, der Innenrand des Condylus ist vermutlich nach zwei noch nicht völlig als *D. darwini* gesicherten Neufunden (Me 5485, Me 5486 = Taf. 2 – Fig. 8) alligatorhaft, d. h. leicht konvex gewesen. Im Gegensatz zur Rekonstruktion von LUDWIG (1877b: Taf. 1 – Fig. 2) können

die Condyli nicht nach oben eingekrümmt gewesen sein, sondern der oben erwähnte Fund Me 5349 zeigt in Verbindung mit den Neufunden eine gerade Streckung der Condyli an.

In Ergänzung der Unterkieferbesprechung muß noch das recht große Foramen externum der Mandibeläste erwähnt werden. Es ist von ovaler Form (nach vorn spitzer als nach hinten zulaufend). Zutreffen dürfte die Darstellung von LUDWIG (1877b: Taf. 1 – Fig. 2), daß die maximale Breite des Foramen (senkrecht zur maximalen Länge gemessen) etwa der halben Länge entspricht, wie sich nach dem leicht deformierten Foramen des Schädels Me 5643 abschätzen läßt; zu klein dagegen ist nach dem Beleg (Me 5361) zur Abbildung von LUDWIG die Höhe der supraangularen Knochenbrücke. Bei Me 5361 betrug sie ca. zwei Drittel der maximalen Foramenbreite, noch breiter muß der Steg bei Me 5643 gewesen sein.

Die Bezahnung des Unterkiefers wird zusammen mit derjenigen des Oberkiefers weiter unten besprochen.

### Cranium

Die Form des Cranium von *D. darwini* ist in der Norma verticalis sehr ähnlich der bei *Caiman crocodilus fuscus*, was schon die (in Einzelheiten nicht ganz richtige) Rekonstruktion von LUDWIG (1877b: Taf. 15 – Fig. 1) aufzeigte und was die jetzt vorliegenden Schädel funde Me 5643 und Me 5648 bekräftigen. Trotz breit gerundeter Spitze einer für Krokodile kurzen Schnauze (ihre Länge beträgt rund 60% der Schädellänge) macht der Schädel keinen besonders gedrunghenen Eindruck; die maximale Schädelbreite beläuft sich auf rund 60 bis 65% der Schädellänge, die bei den vorliegenden Funden um 200 mm erreicht. Dem Oberkieferrand fehlt eine starke horizontale Festonierung: die Einbuchtung des Randes im Grenzbereich Praemaxillaria/Maxillaria ist auf jeder Seite nur schwach ausgeprägt, weiter hinten ist lediglich im vorderen maxillaren Schnauzenbereich (in Höhe des 4. und 5. Maxillarzahnes) der Rand etwas ausgebuchtet.

In der Norma lateralis ist für die praemaxillare Schnauzenspitze nach den vorliegenden cranialen Resten und vollständigeren Schädel funden nur eine schwache Aufbeulung festzustellen. Soweit die Schädel Me 5643 und Me 5648 trotz ihrer leichten Deformation erkennen lassen, besteht ferner keine stufenförmige Abgrenzung zwischen der Schnauze und dem höher gelegenen Schädeldach, sondern die Höhendifferenz wird durch einen wenig steilen Anstieg ausgeglichen. Vor den Orbitae (im Bereich der Frontalespitze bzw. der Praefrontalia und Nasalia) ist bei Me 5643 im medianen Schnauzenteil eine leichte, schwächer als bei rezenten Caimanen ausgebildete Eindellung zu bemerken. – Der Kieferrand des Cranium erscheint auch in der Seitenansicht nur wenig festoniert: lediglich im Bereich der vorderen Maxillarzähne ist er auf jeder Seite ähnlich stark wie bei Caimanen nach unten durchgebogen.



Neben der skizzierten Schädelform sind Form und Lage der cranialen Schädelöffnungen für die Erkennung der Krokodilart von Bedeutung, besonders wenn einzelne Knochensuturen am Fossilmaterial nicht erkennbar sind. – Die Naris („Nasenloch“) ist nach Me 5648 (Taf. 1 – Fig. 1) und nach allen anderen Funden unpaar, wie es schon von LUDWIG für seinen „*Alligator*“ *darwini* angegeben wurde und wie es bei rezenten Caimanen allgemein der Fall ist, aber nicht für *Alligator* zutrifft. Der Naris-Umriß entspricht durchaus dem von LUDWIG (1887b: Taf. 4 – Fig. 15) gezeichneten Bild. Während das Nasenloch nach vorn und seitwärts fast kreisbogenförmig begrenzt ist, stoßen die Praemaxillaria zusammen keilförmig von hinten einige Millimeter in die Nasengrube vor: die Nasenöffnung erscheint dadurch insgesamt fast transversal gestreckt und nicht kreisförmig. Die Nasalia reichen übrigens nicht an das Nasenloch heran. Eine leichte wulstartige Umrandung tritt am Hinterrand der Naris auf, wie Me 5347 bestätigt. Die Darstellung einer stark umwallten Naris bei LUDWIG (1887b: Taf. 16 – Fig. 1) ist nicht zutreffend, andererseits ist ein Fehlen des Walls nach der Darstellung von LUDWIG an anderer Stelle (Taf. 4 – Fig. 14) ebenfalls nicht richtig, da Sedimentreste hier an Me 5364 den Wulst verdecken.

Die Form der Orbitae („Augenhöhlen“) läßt sich nach den vorliegenden fragmentarischen bzw. deformierten Funden nur annähernd bestimmen. Die Augenöffnungen erscheinen gestreckt, nach Me 5643 (Taf. 2 – Fig. 6) beträgt ihre Breite etwa 70% der Länge. Im Verhältnis zur Schädellänge sind sie mit einer Länge von weniger als 20% (= ca. 17%) nicht besonders groß. Nach vorn läuft der Ober- und Unterrand jeder Orbita in einer breiten Rundung zusammen. Beide Orbitae sind durch einen Interorbitalsteg getrennt, dessen Breite bei Me 5643 etwa 55% einer Orbitabreite beträgt. – Verbindliche Angaben über die Form der hinter den Augen liegenden Infratemporalfenster („Schläfengrube“) lassen sich nach dem vorliegenden Fossilmaterial nicht machen.

Der äußere Umriß der alligatorhaft großen (und nicht wie bei Caimanen verengten) oberen Schläfenfenster, der Supratemporalfenster (bei LUDWIG fälschlich „Ohröffnungen“) ist nach Me 5643 und Me 5648 (Taf. 1 – Fig. 1, Taf. 2 – Fig. 6) wie auch nach dem anderen artlich noch nicht völlig gesicherten Neufund Me 5486, Taf. 2 – Fig. 8, und der Darstellung von LUDWIG, 1877b: Taf. 4 – Fig. 10) annähernd elliptisch, die lange Achse jedes Fensters liegt parallel zur Mittellinie des Schädeldaches.

Von den Gaumenöffnungen ist nach Me 4281 (Taf. 1 – Fig. 3) das Foramen incisivum zwischen den Praemaxillaria recht klein, sein Umriß ist insgesamt rundlich-blattförmig.

Die Palatinfenster („Gaumenlöcher“) erscheinen nach Me 5643 und vor allem Me 5628 (Taf. 1 – Fig. 4) gestreckt. Die Außenränder verlaufen, nur wenig nach außen konvex gebogen, recht nah der Oberkieferzahnreihe; die Innenränder gegen den mittleren und hinteren Abschnitt der Palatinumspange sind kaum gebogen und verlaufen also praktisch parallel, vorn sind die Fensterumrandungen oval. Nicht sehr weit, nur fast bis zur Höhe der 9. Maxillarzähne, reichen die Fenster nach vorn; hinten sind die Gaumenfenster ähnlich wie beim rezenten *Osteolaemus tetraspis osborni*



(vgl. WERMUTH 1953: 467) begrenzt. – Wie die Abbildung von LUDWIG (1887 b: Taf. 2–Fig. 4) andeutet, ist die Form der Choanenöffnung wohl entsprechend derjenigen bei rezenten Caimanen gewesen. Me 5643 dokumentiert heute nur noch die Lage fern von der Palatinumspange im hinteren Teil der anschließenden Flügelbeinfläche; unbekannt ist daher, ob der Öffnung tatsächlich ein hinterer Randwulst gefehlt hat.

Obwohl für die folgende Darstellung der Umgrenzung der einzelnen Deckknochen des Cranium verschiedene Funde herangezogen werden konnten, ist nur der Aufbau der Schnauze weitgehend abzuklären. Wegen des fragmentarischen Zustandes der Funde bleiben Unsicherheiten in der Abgrenzung einzelner Knochen der Orbitalregion und des Schädeldaches. Über den Aufbau der Hinterhauptfläche sind sichere Angaben unmöglich.

Die beiden Praemaxillaria („Zwischenkiefer, Intermaxillaris“) bauen die nach vorn breit abgerundete Schnauzenspitze auf. Nach hinten sind die Praemaxillaria auf dem Schnauzendach ähnlich wie bei Crocodilcaimanen begrenzt: die Sutura gegen die Maxillaria verläuft zum Kieferrand recht steil wie Me 4281 oder Me 5660 zeigen. Unterschiedlich ist gegenüber Caimanen nur, daß bei der Messel-Art die nach vorn keilförmig vorstoßenden Nasalia nicht bis zur Nasenöffnung reichen und so das Praemaxillare der einen Seite nicht vollständig von dem der anderen Seite hinter der Naris isolieren. Gaumenseitig verläuft die Praemaxillaria/Maxillaria-Sutura generell geradlinig transversal und ähnelt darin dem rezenten *Caiman crocodilus fuscus*. – Die Dentition wird weiter unten zusammenfassend für die ganze Schnauze dargestellt.

Die Maxillaria („Zahnladen“) berühren nach Me 5643 etwa auf ein Viertel der gesamten Schnauzenlänge die Nasalia. Caudad treffen die Maxillaria auf die jeweils konvex vorgebogenen Suturen der Lacrimalia und weiter extern-hinten auf die Jugalia. Die teilweise Ausbuchtung des maxillaren Kieferrandes wurde bereits erwähnt, die Darstellung des maxillaren Gaumenanteils erfolgt weiter unten.

Die Grenzen zwischen Lacrimale („Thränenbein“) und dem Praefrontale jeder Schnauzenseite sind am vorliegenden Schädelmaterial nicht mehr genau zu ermitteln, wahrscheinlich verlaufen sie ähnlich wie bei rezenten Crocodilcaimanen. Soweit erkennbar, berühren die Praefrontalia nicht die Maxillaria.

Die Außenränder der Nasalia („Nasenbeine“) divergieren von ihrer Vorderspitze zwischen den Praemaxillaria bis zur Mitte des Grenzabschnittes gegen die Maxillaria, um dann caudad wieder leicht zu konvergieren. Ein sehr spitzwinkliger Ausläufer des Frontale schiebt sich von hinten keilförmig zwischen die Nasalia, so daß jedes Nasale in getrennter Spitze zwischen Frontale-Ausläufer und Praefrontalia endet.

Nicht sicher sind anhand des Fundmaterials für die Messel-Art gegeneinander abzugrenzen: das unpaare Frontale („Hauptstirnbein“) und die anderen Knochen des Schädeldaches wie Parietale („Scheitelbein“), Postfrontalia („hintere Stirnbeine“) und Squamosa (von LUDWIG fälschlich als „Zitzenbein = Mastoideum“ ge-deutet).

Vergleicht man die Abbildung des Schädeldachfragmentes durch LUDWIG (1877b: Taf. 4 – Fig. 10) mit heute vorliegenden Funden, gewinnt man das folgende Bild: Das Frontale reicht mit seinem Hinterrand bis zwischen die Supratemporalfenster zurück und

ist an der vorderen Umrandung der Öffnungen beteiligt, wie es ähnlich beim rezenten *Alligator mississippiensis* der Fall ist. Zwischen den Oberen Schläfenfenstern ist das Parietale recht schmal und seine Ränder sind gegen die Fenster leicht aufgewulstet. Fraglich ist die hintere Abgrenzung des Parietale in der Abbildung von LUDWIG. Sicherlich handelt es sich bei dem in medianer Lage am Schädeldachrand eingezeichneten Knochen um einen Teil des Supraoccipitale, die seitlich davon eingetragenen Knochenstücke dürften aber an Bruchlinien zufällig abgetrennte Parietaleausläufer und keine occipitalen Elemente sein. Jedenfalls spricht das vorliegende Fundmaterial für diese Deutung. Die Squamosa zeigen eine zugespitzte und keine abgerundete Form der zum Kieferstiel gerichteten Außenecken.

Nach dem Schädel Fund Me 5643 (Taf. 1 – Fig. 6 wie auch nach Me 5486, Taf. 2 – Fig. 8) und nach Me 5363 (= LUDWIG 1877b: Taf. 1 – Fig. 1) ist der Rand jedes Jugale („Jochbein“) gegen die Augenöffnung und gegen die Infratemporalgrube leicht aufgewulstet. Die Postorbitalsäule setzt übrigens in der für alle Crocodyliden üblichen Weise an der Innenseite des Jugale an. – Auf das Jugale jeder Seite folgen Quadratojugale und Quadratum in üblicher Weise, wie u. a. Me 5363 zeigt. Ein Fund, an dem nicht nur wie bei dem vorliegenden die gegenseitige Abgrenzung dieser Knochen im hinteren Bereich des Kieferstieles (= Condylus maxillaris), sondern auch im Gebiet hinter der Infratemporalöffnung erkennbar ist, fehlt bislang. Eine Angabe über Fehlen oder Vorhandensein der bei rezenten Arten diagnostisch verwertbaren Spina quadratojugalis ist daher nicht möglich.

Da LUDWIG von einer falschen Deutung der Supratemporalfenster als Ohröffnungen ausging, konnte er die anatomischen Verhältnisse im Gebiet des Kieferstieles nicht ganz durchschauen und deutete in Anlehnung an VAILLANT (1872b:56) das Quadratum als „Paukenbein“ und das Quadratojugale als „Schläfenbein“ oder „Schuppenbein“. Das Squamosum, das eigentliche Schuppenbein, bezeichnete er, wie schon angeführt, als „Mastoideum = Zitzenbein“.

Auf der Gaumenfläche grenzen, wie schon erwähnt, Praemaxillaria und Maxillaria entlang einer generell geradlinigen Suture gegeneinander. Hinten zwischen die Maxillaria schiebt sich nach Me 5628 (Taf. 1 – Fig. 4) und Me 5643 zungenartig der Vorderabschnitt des Knochenpaares der Palatinum-Spange („Gaumenbein“) ein. Der abgerundete, median etwas eingekerbte Vorderrand dieser Zunge liegt etwa in Höhe des 8. Maxillarzahnes, reicht also nur wenig weiter nach vorn als die Vorderränder der Gaumenfenster. Die Seitenränder der Palatinumzunge konvergieren leicht caudad, um etwa in Höhe des 12. Zahnes umzubiegen und in die Gaumenfenster einzumünden. Eine genaue Angabe über den Verlauf der hinteren Grenze der Palatinumspange gegen die Pterygoidea ist nicht möglich, der Schädel Me 5643 läßt nur erkennen, daß die Grenze nicht in Höhe der Hinterränder der Gaumenfenster, sondern etwas weiter vorn endet. Eine ähnliche, crocodylin vorgerückte Lage der hinteren Suture findet sich unter rezenten Alligatorinen nur bei der Gattung *Paleosuchus*.

Über die Ausdehnung der Pterygoidea („Flügelbeine“) nach den Seiten und in caudaler Richtung gibt das vorliegende Material keine Auskunft. Der isolierte Rest eines (rechten) Ectopterygoid („Transversum = Querbein“) vom Fund Me 5363 zeigt eine, wie bei rezenten Alligatorinen, recht betonte Einschnürung zwischen der Ansatzfläche gegen das Maxillare und derjenigen gegen das Pterygoid.



## Skulptierung der Schädelknochen

Die Deckknochen des Schnauzendaches weisen eine unregelmäßig geformte Skulptur auf: mehr oder weniger länglich-gestreckte Vertiefungen sind durch schmale, gerade oder auch gekrümmt verlaufende Grate getrennt; insgesamt erhält das Schnauzendach dadurch ein grobgenarbttes Aussehen. Die Jugalia und die jeweils am Schädelrand liegende Partie der Quadratojugalia besitzen dagegen eine mehr netzartige Skulptierung aus kleinen, rundlichpolygonal begrenzten Vertiefungen. Die gleiche Netzskulptur zeichnet die Knochen des Schädeldaches aus. Randliche Aufwulstungen des Frontale, des Parietale und der Jugalia gegen die Orbitae und Schläfenöffnungen wurden z. T. bereits erwähnt. Leisten oder besondere Rauigkeiten sind auf den Knochen des Schnauzendaches vor den Orbitae nicht zu beobachten. – Die Dentalia sind im Vorderabschnitt der Mandibel nur von einzelnen, kleinen, rundlichen, millimetergroßen, lochartig vertieften Gruben besetzt, bei denen es sich um Gefäßmündungen handeln dürfte. Erst im Mittelabschnitt der Mandibel finden sich statt dieser verstreuten Gruben mehr oder minder langgezogene, flachere Gruben in engem Abstand. Durch verhältnismäßig große Gruben (von teilweise über 5 mm Durchmesser) sind die angularen und supraangularen Partien der Mandibelaußenwände hinter dem Foramen externum grobmaschig skulptiert.

## Dentition

Wie allgemein bei Krokodilen sind auch bei *D. darwini* die Kronen der Zähne generell kegelförmig; innerhalb einer Zahnreihe unterscheiden sie sich in erster Linie nur durch ihre Größe und durch eine mehr oder minder starke Zuspitzung. Diese unechte Heterodontie ist hier nur in gleichem Maße wie bei rezenten Alligatoren ausgeprägt.

Der Beschreibung der Zähne von *D. darwini* durch LUDWIG (1877b:9) kann nur wenig hinzugefügt werden. Insgesamt sind die Zahnkronen konisch und ganz leicht nach lingual eingekrümmt; sie stehen jeweils auf einer dem basalen Querschnitt der Krone in der Größe entsprechenden, röhrenförmigen Wurzel. Überblickt man das vorliegende Fundmaterial, so zeigt sich, daß jeweils im vorderen Teil jeder Zahnreihe sowohl des Ober- wie auch des Unterkiefers die Zahnkronen „pfriemförmig“, d. h. spitzkonisch sind. Erst im hinteren Teil (nach der Mitte) jeder Zahnreihe sind die Kronen in der Seitenansicht (von labial) weniger stark zugespitzt und zugleich an der Basis etwas eingeschnürt; LUDWIG spricht daher von „herzförmigem“ Umriß. Der Querschnitt aller Zahnkronen ist elliptisch, so daß die Kronen „breitgedrückt“ erscheinen. Dieses wird noch dadurch betont, daß mesial und distal an den Kronen eine bis mehrere Zehntelmillimeter breite, schneidenartige Kante ausgebildet ist. Die Kanten sind völlig glatt und nicht gezähnt oder irgendwie skulptiert. Auch die Kronen selbst haben in der Mehrzahl eine völlig glatte Oberfläche, der Schmelz ist höchstens von Längsrissen durchsetzt, die sicherlich erst postmortal bei der Fossilisation entstanden sind. Die von LUDWIG herausgestellte dunkle Farbe der Zähne wird



ebenfalls sekundär entstanden sein; bemerkenswert ist jedoch, daß in einigen Fällen einzelne Zahnkronen (bei Me 5360 u. Me 5363) nicht gleichmäßig dunkel eingefärbt sind, sondern helle Ringe aufweisen. Bei einigen Kronen einer Zahnreihe (z. B. von Me 5360, am 2., 3., 11. und 12. Zahn nachweisbar) findet sich, daß einer der max. kaum über 1 mm breiten, hellen Ringe in mittlerer Kronenhöhe kanneliert („geriefelt“ = geriefelt) ist.

Wie bereits aus den in der Materialübersicht mitgeteilten Daten hervorgeht, muß nach Me 4319 in Verbindung mit anderen Funden für die Zahnreihe eines Mandibelastes eine Zahl von 20 Zähnen angesetzt werden. Zur gleichen Feststellung kam auch LUDWIG (1877a:75, 1877b:9). Seiner Unterkieferast-Abbildung mit der entsprechenden Zahnzahl (LUDWIG 1877b: Taf. 1 – Fig. 2) steht aber eine andere (Taf. 2 – Fig. 6) mit 21 Zähnen gegenüber. In der Zahnreihe dieses Astes fehlt der von vielen Funden bekannte Interdentalraum zwischen 7. und 8. Zahn, so daß die erhöhte Zahnzahl begründet erscheint. – Zutreffen dürften die Angaben über 21 Zähne pro Oberkieferseite durch LUDWIG. Von den Zähnen stehen 5 im praemaxillaren Abschnitt der Zahnreihe, wie zahlreiche Funde bezeugen. Die Zahl von 16 Maxillarzähnen ist durch die Abbildung eines Fundes von LUDWIG (1877b: Taf. 1 – Fig. 1) und durch den Fund Me 5628 (rechte Alveolenreihe) dokumentiert.

Die Zahnformel lautet demnach: 
$$\frac{5 + 16}{20 \text{ (bis 21)}}$$

Über die Zahngrößen (vgl. Abschnitt 0.2) orientieren die Diagramm-Angaben (s. Diagramm Abb. 2a). Demnach sind vorn in Unterkieferzahnreihe der 1. und dann als Pseudocaninen der 3. und 4. Zahn besonders kräftig und wie die Beobachtung zeigt, auch auffallend lang. Weiter hinten haben noch der 12. und der 17. oder 18. Zahn einen gegenüber den benachbarten Zähnen etwas vergrößerten Durchmesser. – Die Anordnung der Zähne in der Unterkiefer-Zahnreihe zeigen die Rekonstruktion und die Tafelfiguren. Im Gegensatz zu rezenten Krokodilen stehen der große 3. und 4. Zahn dicht nebeneinander, was bekanntlich für *Diplocynodon* typisch ist, vgl. z. B. die Abbildung des Mandibelastes bei der Typusart *D. rateli* durch POMEL (1847: Taf. 4 – Fig. 10 = BRONN 1853–1856: Taf. 42.8 – Fig. 4).

Von den fünf Zähnen im praemaxillaren Abschnitt der Oberkieferzahnreihe ist jeweils der 3. und der in normalem Abstand folgende 4. Zahn besonders kräftig. Eine Besonderheit zeigt der maxillare Abschnitt, hier ist nicht allein der 4. Zahn wie bei rezenten Alligatorinen oder aber der 5. wie bei Crocodylinen auffallend vergrößert, sondern beide sind nahezu gleich kräftig. Das Merkmalsmosaik, nach dem rezente Alligatoren und Krokodile unterschieden werden können, war also im Tertiär in diesem Punkt noch nicht fixiert.

Im hinteren Maxillarabschnitt ist jeweils noch der 9. und 12. Zahn stärker als seine Nachbarn. – Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die stärksten Zähne des Gebisses der 1. Mandibel-, der 3. und 4. Praemaxillar- sowie der 3. und 4. Mandibelzahn sind, gefolgt vom 4. und 5. Maxillar- und 12. Mandibelzahn.

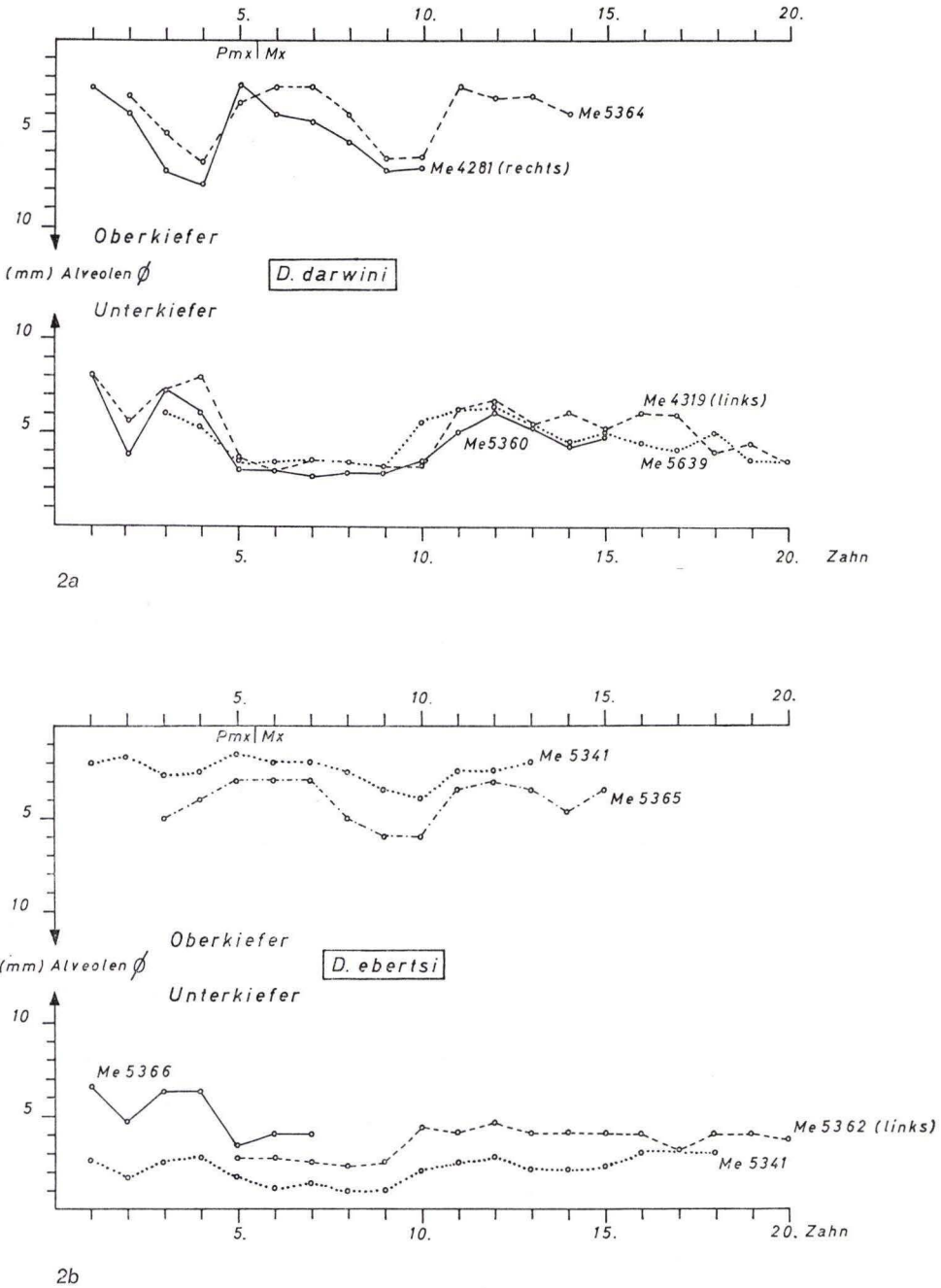


Abb. 2. Diagramm der „Zahngrößen“ (= mesiodistalen Alveolen-Durchmesser) bei a) *D. darwini* und b) *D. ebertyi*.

Der Biß ist alligatorin: die Unterkieferzahnreihe liegt bei geschlossener Schnauze lingual der Oberkieferzahnreihe. Demgemäß finden sich im Gaumen grubenförmige Eintiefungen über Unterkieferzahnkronen stets lingual von den Oberkieferzähnen. Besonders groß und tief ist die Grube für den 1. Unterkieferzahn (z. B. an Me 4281, Taf. 1 – Fig. 3). Der 3. Unterkieferzahn schlägt zusammen mit dem 4. in eine beiden gemeinsame Grube ein. Gelegentlich hat die Spitze eines dieser Pseudoeckzähne das Schnauzendach durchstoßen (z. B. bei Me 5648, Taf. 1 – Fig. 1).

Bisher nicht beobachtet werden konnte der Fall, daß (wie bei der anderen *Diplocynodon*-Art aus Messel) der 4. Zahn nicht in eine Grube einschlägt, sondern statt dessen in eine Kerbe des Oberkieferrandes eingreift, wie es bei Crocodylinen die Regel ist.

Außer den genannten Gruben liegen in der maxillaren Gaumenfläche z. B. bei Me 5364 weitere Gruben lingual hinter dem 5., 7. und 8. Maxillarzahn. Bei einzelnen Funden (z. B. Me 5363) findet sich auch noch eine deutliche Grube seitlich hinter dem 6. Zahn oder aber eine der aufgezählten ist nur undeutlich eingetieft wie z. B. diejenige hinter dem 5. Zahn bei Me 5660. Bemerkenswert ist ferner, daß die Gruben in der maxillaren Gaumenfläche stets außerordentlich nahe der Oberkieferzahnreihe liegen, was auf einen schon recht engen Zahnschluß zwischen Unter- und Oberkieferzähnen weist. Entsprechend haben auch die Oberkieferzähne feststellbare, aber weniger auffällige Spuren an der Mandibel hinterlassen. So treten hinten am Externseiten-Oberrand eines Mandibelastes ganz leichte Eindellungen auf, z. B. bei Me 4319 (Taf. 1 – Fig. 2) zwischen 14./15. Zahn und 16./17. Zahn.

Der vorstehend geschilderten Species ähnlicher als bislang bekannt, ist die andere aus Messel beschriebene *Diplocynodon*-Art mit kannelierten Zähnen. Diese wird erst daher neu geschildert, bevor eine verbesserte Diagnose für beide Arten erfolgt.

### 1. 3. *Diplocynodon ebertsi* (LUDWIG 1877)

#### 1. 3. 1. Synonymie und Lectotypus-Festlegung

- +v. 1877(a) *Crocodylus Ebertsi* n. sp. –  
LUDWIG: Crocodyliden Oligocän, 76–77
- v. 1877(b) *Crocodylus Ebertsi* LUDWIG. –  
LUDWIG: Crocodylien Tertiärformation, 31–50, Taf. 1–15 (Fig. fast aller Skelett-Elemente; falsch ist LUDWIGS Zuschreibung einiger weiter unten genannter Funde)
- 1884 *Crocodylus Ebertsi* LUDWIG. –  
KINKELIN: Braunkohlen Frankfurt, 165 (nur Funderwähnung)
- 1885 *Crocodylus Ebertsi* LUDWIG. –  
HOFMANN: Crocodyliden Steiermark, 32 (nur vergleichsweise erwähnt)
- 1887 *Crocodylus Ebertsi* LUDWIG = *Diplocynodon gracilis* VAILLANT 1872. –  
LYDEKKER: Hordwell Crocodylians, 309 (taxionomische Diskussion)
- 1888 *Crocodylus ebertsi* LUDWIG = *Diplocynodon gracilis* VAILLANT. –  
LYDEKKER: Catalogue, 50–51 (wie 1887)
- 1901 *Diplocynodon (Crocodylus) Eberti* LUDWIG. –  
LAUBE: Synopsis, 170 (nur vergleichsweise erwähnt)



- ? 1903 *Diplocynodon* cf. *Ebertsi* LUDWIG. –  
REDLICH: Wirbelthierreste, 135, Taf. 6 – Fig. 1–5 (Wirbel, Zahn)
- 1908 *Crocodylus ebertsi* = *Diplocynodon ebertsi* (LUDWIG). –  
LAMBE: Judith River Formation, 230, 231 (Vergleich mit *Leidyosuchus*)
- 1919 *Diplocynodon (Crocodylus) Eberti* LUDWIG. –  
SEIDLITZ: Camburg, 352, 361, 366–367 (Femur; mit „*D.*“ *haeckeli* Vergleich)
- 1936 *Crocodylus ebertsi* = *Caiman ebertsi* (LUDWIG). –  
KAELIN: Crocodylide Tarrega, 30–31 (taxionomische und phylogenetische Diskussion)
- 1938 *Diplocynodon ebertsi* LUDWIG. –  
KUHN: Crocodylier, 321 (Vergleich mit *D. hallensis*)
- 1955 *Diplocynodon ebertsi* (LUDWIG). –  
TOBIEN: Fossilfundstätte Messel, 92 (vergleichende Erwähnung)
- 1955 *Diplocynodon ebertsi* (LUDWIG). –  
THENIUS: Zur systematischen Stellung, 188 (nur Erwähnung)

Lectotypus: LUDWIG 1877(b): Taf. 4 – Fig. 1 + 2, vorderer Abschnitt eines Unterkiefers. – Hess. Landesmuseum Darmstadt, Fundnummer: Me 5366.

Locus typicus + Stratum typicum: wie bei *D. darwini* (s. Abschnitt 1. 2. 1).

### 1. 3. 2. Material

Die im folgenden erwähnten Funde befinden sich sämtlich im Hess. Landesmuseum, Darmstadt. Im Gegensatz zur vorher geschilderten Art liegen nur die wenigen im folgenden erwähnten Schädelreste vor.

Me 5366 (Lectotypus): Vorderer Abschnitt der dentalen Unterkieferpartie. Rechter Mandibelast (auf 60 mm Länge) bis hinter die 7. Zahnalveole erhalten, linker Ast (56 mm) bis zum Vorderrand der 6. Alveole. In der 4. Alveole links ist heute noch ein kannelierter Zahn und in der 4. Alveole rechts ein kannelierter Zahnkeim erhalten.

Meßwerte zu Me 5366:

Symphysenhöhe: 19,5 mm

Symphysenlänge: 32,5 mm (= 167 % der Höhe)

Me 5341: Fragmente eines juvenilen Schädels, und zwar Praemaxillaria und anhängender Teil des rechten Maxillare bis zur 10. Maxillar-Alveole (Taf. 1 – Fig. 5, Gesamtlänge dieses Fundstückes: 55 mm), dazu ist die Mandibel rechtsseitig von vorn bis etwas über die 16. Alveole hinaus erhalten (= 64,5 mm), linksseitig bis in Höhe der 18. Alveole (= 68 mm).

Erhaltene Zähne: 5., 10. bis 15. Mandibelzahn rechts; 5., 8., 9., 11., 14. Mandibelzahn links und 4. Praemaxillarzahn rechts.

Meßwerte (Mandibel) zu Me 5341:

1. Länge der Symphyse 15 mm (= 212 % von 2.)

2. Höhe der Symphyse 7,1 mm

3. minimale Unterkieferhöhe 7 mm (= 33 % von 4.)

4. Abstand 3./4. bis 10. Zahn 21,2 mm.

Me 5362 (wahrscheinlich Teil von LUDWIG 1877 b: Taf. 2 – Fig. 1): Fragmentarischer, etwas deformierter rechter und linker Unterkieferast. Auf dem linken Ast ist von der Alveolenreihe noch die 5. bis 20. Alveole nachweisbar (die hinteren nur durch ihre Außen-

wände), auf dem rechten Ast ist die Reihe von der 5. Alveole bis zu einer 21. dokumentiert. Der 7. Zahn ist gleichsam verdoppelt gewesen, wie zwei eng nebeneinanderstehende Alveolen an entsprechender Position belegen.

Meßwerte zu Me 5362:

minimale Unterkieferhöhe (Mittelwert)	17,5 mm (= 41 % des folgenden Wertes)
Abstand 3./4. bis 10. Zahn links	43 mm
Abstand 3./4. bis 11. <sup>1)</sup> Zahn rechts	43 mm

Me 5365 (= LUDWIG 1877b: Taf. 3 – Fig. 5d): Fragment des praemaxillaren bzw. maxillaren Schnauzendaches rechts. Erhalten von der Höhe der 3. praemaxillaren bis zur 10. maxillaren Alveole. Die 5. Maxillalarveole ist stark von Sediment überdeckt und wurde daher von LUDWIG nicht erkannt. Median vom rechten Maxillare liegt ein Rest des Nasale.

Me 5638: Fragmentarisches Rostrum (nur teilpräpariert, daher mandibularer und cranialer Teil nicht getrennt). Länge des Fundes: 152 mm. Deutlich sichtbar 4. Unterkieferzahn rechts (vom 3. nur große Alveole) und 4. links, ferner 5. Praemaxillarzahn rechts und links (1. bis 4. jeweils nur Alveolen), dazu der vermutlich 4. Maxillarzahn links (und folgende große Alveole) und 4. und noch nicht voll entwickelter 5. Maxillarzahn rechts. Die Mandibel-, „Eckzähne“ schlagen in eine Oberkiefergrube (!) ein.

Nicht zu *D. ebertsi* sondern zu *D. darwini* gehören (nach den unskulptierten Zahnkronen) die Reste des Fundes Me 5373 (= LUDWIG 1877b: Taf. 2 – Fig. 2) und ebenso Me 5347 (= LUDWIG 1877b: Taf. 1 – Fig. 3, 4, 5). Nach alten Etikettenhinweisen stammen möglicherweise Me 5348, ein von LUDWIG (1877b: Taf. 4 – Fig. 7, 7a) abgebildetes Frontale, und Me 5368 (= 1877b: Taf. 3 – Fig. 1, 2, 3), ein Condylus occipitalis, aufgrund der gleichen alten Fundnummer „II“ vom gleichen Individuum wie Me 5373.

### 1. 3. 3. Beschreibung von *D. ebertsi*

Das vorliegende Fundmaterial reicht zwar nicht aus, um eine ebenso genaue Beschreibung des Schädels wie für *D. darwini* zu geben, jedoch gestattet es, die Angaben von LUDWIG über die Art in einigen wichtigen Punkten zu berichtigen und zu ergänzen.

Bereits von LUDWIG (1877a: 76, 77; b: 31, 34) wurde die Skulptur der Zähne herausgestellt. Trotz gleicher Form wie bei *D. darwini* sind die Kronen von *D. ebertsi* kanneliert. Fünf gerundete Grate ziehen bei Zähnen von Me 5366 pro Kronenseite von der Zahnspitze zur Wurzel, auf der sie ebenfalls als Wellung erkennbar sind (vgl. LUDWIG 1877b: Taf. 1 – Fig. 11a bis c). Zahnkronen von Me 5638 weisen mindestens 7 bis 8 Grate pro Seite auf. Bei Me 5341, einem wegen seiner geringen Größe vermutlich juvenilen Individuum sind sogar rund 10 schwächer ausgebildete Grate pro Kronenseite bei allen erhaltenen Zähnen festzustellen, auf den Wurzeln ausgefallener Zähne fehlen sie hier. – Ein Fund mit Zähnen einer ähnlich engen Kannelierung oder „Längsstreifung“ hat auch schon LUDWIG (1877b: Taf. 5 – Fig. 24) vorgelegen; nach der Größe des Unterkieferrestes zu schließen ist die engere Streifung nicht als Wachstumsunterschied zu werten, sondern *D. ebertsi* weist anscheinend eine nach Weite und Tiefe wechselnde Zahnkannelierung auf. Da keine Kopplung mit anderen Merkmalen zu beobachten, sei dieser morphologische Unterschied als intraspezifische

<sup>1)</sup> (da 7. Zahn „verdoppelt“)

Variation gedeutet. – LUDWIG bezeichnete die Zähne gelegentlich auch als „gefaltet“, es liegt aber keine Schmelzeinfaltung vor, sondern nur eine Wellung der Schmelzschichten, wie ein Dünnschliff zeigte.

Weitgehende Übereinstimmung herrscht, soweit erkennbar, zwischen *D. ebertsi* und *darwini* in der Anordnung und relativen Größe der einzelnen Zähne (vgl. Abb. 2a + b). Außer dem Pseudocanin-Paar (bei Me 5366, Me 5341) findet sich beispielsweise ein Interdentalraum hinter dem 7. Mandibelzahn wieder (Me 5341). Durch Sedimentreste an Me 5365 wurde LUDWIG (1877b, Taf. 3 – Fig. 5d) über die Maxillare-Bezahnung getäuscht, hinter der 4. Alveole folgt, so z. B. bei Me 5341 (Taf. 1 – Fig. 5), eine weitere Alveole von etwa gleichem Durchmesser und keine Grube für einen Unterkieferzahn.

Me 5341 dokumentiert eine Zahl von 5 Praemaxillar- und (wie Me 5365) mindestens 10 Maxillarzähnen. Me 5638 macht (nach den auf der linken Seite des Fundes erkennbaren Zähnen und Alveolen) 14 + ? Maxillarzähne wahrscheinlich. – Nach Me 5362 sind auf jedem Mandibelast 20 (bei Verdopplung eines Zahnes: 21) Zähne vorhanden.

Somit ergibt sich die Zahnformel: 
$$\frac{5 + (14 + ?)}{20 \text{ (bis 21)}}$$

Die Angabe von insgesamt 17 Oberkiefer- und 16 Unterkiefer-Zähnen durch LUDWIG (1877a: 76, 1877b: 31, 34) ist also unzutreffend; der von LUDWIG zugrunde gelegte Fund (1877b: Taf. 1 – Fig. 5 = Me 5347) war unzureichend ausgewertet und gehört überdies zu *D. darwini*.

Die Biß-Verhältnisse sind bei *D. ebertsi* nach Me 5341 im Gegensatz zur anderen Messel-Art stärker crocodylin, wie die Lage der Gruben für einschlagende Unterkieferzähne fast direkt zwischen den Maxillar-Zähnen (so auch bei Me 5365) zeigt. Ferner legen sich bei Me 5341 die Mandibel-, „Eckzähne“ nicht in eine Oberkiefergrube, sondern wie es bei Crocodylinen für den 4. Zahn üblich ist in eine lateral offene Kerbe im Oberkiefertrand; im Gegensatz dazu greifen jedoch bei Me 5638 die „Eckzähne“ wie bei *D. darwini* und allgemein bei Alligatorinen in eine Grube; gleiche intraspezifisch zu deutende Variation dieses Merkmals findet sich bei der *Diplocynodon*-Art des englischen Eozän (s. Abschnitt 1. 7. 1: *D. hantoniensis*).

Den Schädel von *D. ebertsi* als „hoch“ zu bezeichnen (LUDWIG 1877a: 76) ist unzulässig. Die Abbildung des Stückes, auf das sich LUDWIG (1877b: Taf. 2 – Fig. 1) wahrscheinlich bezieht, zeigt einen stark deformierten Fund; LUDWIG selbst zeichnet schon in der in Einzelheiten fehlerhaften Rekonstruktion (1877b: Taf. 15 – Fig. 1 und 2) für beide *Diplocynodon*-Arten gleiche Schädelhöhe.

Nach Me 5341 und Me 5638 ist entgegen LUDWIG (1877a: 76, 1877b: 32) die Naris nicht geteilt, lediglich Spitzen der Praemaxillaria stoßen von hinten median etwas in die Nasenöffnung vor, die übrigens nicht von den Nasalia erreicht wird. Gegenüber *D. darwini* ist am nicht deformierten Fund Me 5341 der gesamte Narisrand aufgebogen. – Angaben über die anderen Schädelöffnungen sind nach dem vorliegenden Material nicht möglich, außer daß Me 5341 das Vorhandensein eines vorn gerundeten Foramen incisivum belegt und daß nach diesem Fund die Gaumenfenster bis in Höhe des Vorderrandes des 9. Maxillarzahnes reichen. Die Angaben von LUDWIG



(1877a: 76, 1877b: 35) über vorn zugespitzte oder birnenförmige Supratemporalfenster sind zweifelhaft, da ihnen der ebenfalls wohl schon erwähnte deformierte Fund (1877b: Taf. 2. – Fig. 1) zugrunde liegt.

#### 1. 4. Diagnosen (Neufassung)

Nachstehende Charakterisierung der beiden *Diplocynodon*-Arten basiert nicht allein auf den bisher dargestellten Befunden, sondern berücksichtigt zugleich bereits die Resultate (s. Abschnitt 1.7) einer vergleichend-morphologischen Untersuchung der von anderen Fundorten bekanntgewordenen Arten.

Am fossilen Krokodilschädelmaterial können für sich allein artcharakteristische Merkmale (wie es bei rezenten Schädeln, vgl. KÄELIN 1933: 644 = 1955:752 und 1933:649 = 1955:755, etwa die Choanenform oder die Ausbildung der Infratemporalfenster-Umrandung sind) zumeist nicht ermittelt werden. In den Diagnosen sind daher andere, nicht artgebundene Merkmale angeführt, die aber zusammen in ihrer Kombination ein arttypisches Mosaik darstellen. Die Bestimmung eines Fundes allein nach einem der genannten Merkmale würde unsicher sein.

#### Genus-Diagnose von *Diplocynodon*

Mäßig lange Schnauze, Schnauzenränder mehr oder weniger stark rostrad konvergierend, lateral offene Nische oder Oberkiefergrube für Unterkiefer-, „Eckzähne“, Spatium interorbitale schmal, Supratemporalfenster weder besonders groß noch besonders klein, Splenialia nicht an der Unterkiefersymphyse beteiligt, Angulare-Innenrand weder lippenartig umgeschlagen noch besonders verdickt. Eng nebeneinander stehen, fast gleichgroß und kräftig ausgebildet, 3. + 4. Mandibelzahn als „Doppeleckzahn“, 4. + 5. Maxillarzahn ebenfalls nahezu gleichgroß.

Anmerkung: In die Gattungsdiagnose könnte auch noch das Merkmal einer unpaaren Naris, eines convexen Innenrandes des Condylus retroarticularis, der leichte Vorsprung der Pterygoidea zwischen die Gaumenfenster sowie der fast gerade Verlauf der Praemaxillaria/Maxillaria-Sutur aufgenommen werden, doch sind diese Merkmale noch nicht von allen *D.*-Arten sicher bekannt. Bewußt nicht erwähnt wurde das auch bei anderen Gattungen (vgl. Abschnitt 1.6) auftretende Merkmal zweigeteilter Bauchpanzerplatten, da sich die Diagnosen in der vorliegenden Arbeit entsprechend der eingangs erwähnten Zielsetzung auf Schädelmerkmale beschränken.

#### Species-Diagnose von *D. darwini*

Merkmale der Gattung: ferner Schnauze recht breit, Schnauzenlänge rund 60% der Schädelänge (um 200 mm), unpaare Naris, keine Oberkiefernische für Unterkiefer-, „Eckzähne“, Supratemporalfenster nahezu elliptisch, ihre Längsachsen parallel. In Höhe des 8. Maxillarzahnes Vorderrand der schmalen, vorn gerundeten Palatinumzunge, in Höhe des 9. Vorderrand der Gaumenfenster.

Zahnformel:  $\frac{5 + 16}{20 \text{ (bis 21)}}$ ; Interdentalraum hinter 7. Mandibelzahn. Zahnkronen glatt (höchstens mit kanneliertem Ring). Minimum der Unterkieferhöhe (etwa zwischen 7.

und 8. Zahn) rund 40 bis 50% der Entfernung 3./4. bis 10. Zahn (nachgewiesen für Entfernungen von rund 35 bis 40 mm).

### Species-Diagnose von *D. ebertsi*

Soweit bekannt Merkmale der Gattung, insbesondere 4. + 5. Maxillarzahn nahezu gleichgroß, ferner Schnauze recht breit, unpaare Naris, Oberkiefernische oder Grube für Unterkiefer-, „Eckzähne“. Vorderrand der Gaumenfenster in Vorderrandhöhe des 9. Maxillarzahnes. Zahnkronen kanneliert.

Zahnformel:  $\frac{5 + (14 + ?)}{20 \text{ (bis 21)}}$ ; Interdentalraum hinter 7. Mandibelzahn.

Anmerkung zu den Artdiagnosen: In der Diagnose von *D. ebertsi* sind die Ergebnisse von Unterkiefer-Messungen nicht aufgenommen, da für diese Art zu wenige und unsichere Werte (juveniler Fund!) vorliegen. Bei den zwei Arten wird  $z = 21$  nur bei „Verdopplung“ des 7. Zahnes erreicht. – In bezug auf postcraniale Merkmale beider Arten sei erwähnt, daß sich die Angaben von LUDWIG (1877b: 27, 48, Taf. 15) über deutlich sich unterscheidende Form und Anordnung der Nuchal- und Cervical-Platten anhand des derzeitig noch vorliegenden Materials nicht reproduzieren lassen.

### Diagnostische Unterschiede der beiden Arten

Nach den Untersuchungsergebnissen können die zwei Arten vorerst nur noch nach einem Merkmal der Bezeichnung sicher unterschieden werden. *D. ebertsi* besitzt vollständig kannelierte Zahnkronen, die glatten Kronen von *darwinii* dagegen haben höchstens gelegentlich schmale kannelierte Ringe aufzuweisen. Der Merkmalsunterschied „glatt“ gegenüber völlig „kanneliert“ reicht m. E. aus, beide Krokodilarten noch getrennt zu halten, solange keine Übereinstimmung in den wesentlichen Schädelmerkmalen und in den sonstigen skelettmorphologischen Merkmalen erwiesen ist. Bislang ist nur eine große Ähnlichkeit der Schnauzenpartie und im einzelnen ein gleicher Streckungsgrad der Unterkiefer wahrscheinlich (s. Abb. 3b + 3c). Das gelegentliche Auftreten von schmalen kannelierten Ringen an den Zahnkronen von *D. darwini* werde ich demgemäß vorerst nicht als Beweis für die Möglichkeit einer Bastardierung von *darwinii* und *ebertsi*.

#### 1. 5. Vorkommen von *D. darwini* und *D. ebertsi*

Als Ergebnis einer Überprüfung der *Diplocynodon*-Funde anderer Lokalitäten zeigt sich, daß *D. darwini* nur für Messel sicher nachweisbar ist. Hier findet sich die Art anscheinend im gesamten bisher aufgeschlossenen Ölschieferkomplex. – Auch *D. ebertsi* ist bislang nur aus Messel gesichert; beachtenswert ist hierbei, daß außer den von LUDWIG in den obersten Partien des Ölschiefers gemachten Funden nur noch Me 5341 und Me 5638 (unbekannten Fundalters und unbekannter Horizontierung) vorliegen.



## 1. 6. Taxionomische Diskussion

Nicht behandelt werden soll in diesem Abschnitt die Abgrenzung der beiden Messel-Arten von den *Diplocynodon*-Arten anderer Vorkommen; die Unterschiede zu diesen gehen aus der Übersicht im folgenden Abschnitt (1. 7. 1) hervor. Diskutiert wird statt dessen die Zuordnung zum Genus *Diplocynodon*.

Überblickt man die geschilderten morphologischen Merkmale, so ergibt sich, daß beide Messel-Arten aufgrund des eindeutig feststellbaren Merkmals zweier Pseudocaninen pro Mandibelast zur tertiären Gattung *Diplocynodon* POMEL 1847 zu stellen sind. Nach den Kennzeichen von *D. gracilis* (?Synonym der Typusart *D. rateli*, vgl. Abschnitt 1. 7. 1.) gehört die Gattung *Diplocynodon* nach Choanenlage und procoelen Wirbeln zu den eusuchen Krokodilen. – Auch die eusuche Gattung *Leidyosuchus*, die sicher bereits aus der nordamerikanischen Oberkreide bekannt ist und möglicherweise bis ins nordamerikanische Mittelozoän reichte, zeigt eine nahezu identische Position und besondere Größe des 3. + 4. Mandibelzahnes. Bei *Leidyosuchus* jedoch nehmen die Splenialia in einer Breite von ca.  $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{5}$  der Symphysenlänge am Aufbau der Symphyse teil, wie aus den Artbeschreibungen von LAMBE (1908) und GILMORE (1911) hervorgeht.

Die Art „*L.*“ *multidentatus* MOOK 1930 zeigt nur einen Pseudocanin pro Mandibelast und muß hier unberücksichtigt bleiben. – Hingewiesen sei dagegen noch darauf, daß die zu *Leidyosuchus* gestellten Arten nach den eben erwähnten Arbeiten von LAMBE und GILMORE wie auch nach STERNBERG (1932 a + b), SCHMIDT 1938 und MOOK 1959 weitere eigentümliche Merkmale mit *Diplocynodon*-Arten gemeinsam haben wie z. B. ziemlich gleich große 4. + 5. Maxillarzähne. Insgesamt weisen die Arten jedoch eine jeweils sehr lange Schnauze bei einem relativ kurzen Schädeldach mit großen Supratemporalfenstern auf, eine Schädelproportionierung, die von *Diplocynodon*-Arten unbekannt ist.

*Leidyosuchus* ist also gegenüber *Diplocynodon* als eigenständige Gattung anzusprechen. Dasselbe gilt für die Gattung *Goniopholis* OWEN 1842, zumindest für die von OWEN (1878 u. 1879) aus dem englischen Purbeck genauer beschriebenen Funde von *G. crassidens* (1878: Taf. 1 – Fig. 5, Beleg R 1807 im Brit. Mus., London) und *G. tenuidens* (1879: Taf. 1 – Fig. 1, Beleg 48300 im Brit. Mus.), bei denen ebenfalls „Eckzahn“-Paare auftreten. Die Zahnkronen sind bei diesen Arten fast kreisrund im Querschnitt und nicht wie bei den *Diplocynodon*-Arten leicht komprimiert. Der Gattung *Goniopholis* werden außerdem amphicoele Wirbel und eine mesosuche Gaumenstruktur (vgl. KÄELIN 1955: 744–Abb. 44) zugeschrieben.

In der Schädelform und in anderen Einzelheiten ähnelt von den beiden Messel-Arten zumindest *D. darwini* den rezenten Caimanen, speziell *C. crocodilus*, worauf bereits KÄELIN (1936: 30) aufmerksam machte. Die Besonderheit der „Eckzahn“-Paare der Mandibel wie auch die Vergrößerung der 4. und 5. Maxillarzähne scheinen jedoch bedeutsam genug die beiden Messel-Arten von der Gattung *Caiman* getrennt zu halten, erst auf höherer taxionomischer Ebene in der Subfamilie Alligatorinae KÄELIN 1933 scheint mir eine Vereinigung zulässig. Dieser Unterfamilie ist *Diplocynodon* zuzuordnen, denn alligatorine Merkmale überwiegen die für Crocodylinen typischen, wenn man den caimanähnlichen, also alligatorinen Gesamthabitus mitberück-



sichtigt, wie die folgende, zusammenfassende Übersicht der nach KÄELIN (1933:647 = 1955:755) „typenhaften“ Merkmale zeigt.

(all. = alligatorin, cr. = crocodylin):

1. Maxillarzahn 4 besonders stark, aber ebenso der 5.: Übergang all./cr.
2. Entweder Kerbe oder Grube im Oberkiefer für Mandibel-, „Eckzähne“: all. oder cr.
3. Innenrand des Condylus retroarticularis convex: all.
4. Größerer Interdentalraum hinter 6. und 7. Maxillarzahn. auch hinter 5. bei einigen *D.*-Arten: Übergang all./cr.
5. Kein größerer Interdentalraum hinter 8. Mandibelzahn, bei einigen *D.*-Arten aber vorhanden: all./cr.
6. Septum nasale fehlt wahrscheinlich bei allen Arten (fehlt aber auch den Caimanen): cr.
7. Bißweise: all.

Neben dem Schädelhabitus betont bei den *Diplocynodon*-Arten das Auftreten eines Bauchpanzers aus zweigeteilten Hautknochen ebenfalls den Caimancharakter. Entsprechende Hautknochen wurden nämlich von HUXLEY (u. a. 1859) für alle rezenten Caimane (*Melanosuchus*, *Caiman*, *Paleosuchus*) angegeben, was nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. H. WERMUTH, jetzt Stuttgart, durchaus richtig beobachtet ist. – Übrigens finden sich entsprechend geteilte Hautknochen möglicherweise noch bei *Leidyosuchus* (vgl. LAMBE 1908:235).

## 1. 7. *Diplocynodon*-Arten anderer Fundorte

### 1. 7. 1. Sichere Arten

Um Unterschiede gegenüber den Messel-Arten zu erkennen, werden stichwortartig die *D.*-Arten anderer Fundorte mit kurzen diagnostischen Angaben lediglich ergänzt durch Hinweise auf das untersuchte Fundmaterial und die wichtigste Literatur in stratigraphischer Reihenfolge aufgeführt. Einzelne Artnamen sind in der Schreibweise – entsprechend den Nomenklatur-Regeln – berichtet.

#### *D. hallensis* KUHN 1938:

Lutetium, Braunkohlen-Tagebaue im Geiseltal ca. 20 km SW Halle a. d. Saale, Typuserie in der Geiseltalsamml. (Mus. Mitteldt. Erdgesch.) Halle. Schädel entgegen KUHN sehr ähnlich *D. darwini*, Schädel-Breite/Länge rund 60% (bei rund 15 bis 20 cm Schädelhöhe). Dentition (und sonstige Merkmale) nur unzureichend an den erhaltenen Funden der Typuserie zu ermitteln, Interdentalraum hinter 7. Unterkieferzahn, wahrscheinliche Zahnformel:  $\frac{5+18}{23}$ . Artrevision an Neufunden ist vorgesehen.

*D. stuckeri* MOOK 1960:

Bridger Beds-Mitteloazän, Leavit Creek, SW Wyoming. Nur fragmentarischer Mandibelast, nach den Abbildungen von MOOK: deutlicher Interdentalraum hinter dem 8. Zahn. Ferner Symphysen-Länge/Höhe etwa 200%, min. Unterkieferhöhe/Entfernung 3./4.–10. Zahn etwa 30%. Einzig gesicherte Art außerhalb Europas. Amerikanische Funde, die zu „*Diplocynodus*“ von COPE gestellt wurden, gehören anderen Gattungen an bzw. sind unbestimmbar, vgl. MOOK 1960:1.

*D. hantoniensis* (WOOD 1844):

Bereits 1844 mit richtiger Angabe der Oberkiefer-Zahnzahl nominiert, ferner WOOD 1846: Taf. 1, Abbildung der Schnauze = kop. NICHOLSON z.B. 1872:367 gelegentlich mit falscher Fundortangabe „Isle of Wight“; weitere Schädelabbildungen z. T. als „*hastingsiae*“ = Synonym obiger Art (LYDEKKER 1888:45) in OWEN 1850: Taf. 2 – Fig. 3, Taf. 6, 7, 8, Taf. 12 – Fig. 2 und 5.

Älteres Ludium (Lower Headon Beds), Hordwell/Hampshire (=Hordle/Hants.) Küste SW London; Holotypus von WOOD und Typuserie von OWEN im Brit. Mus., Natur. Hist. London (vgl. LYDEKKER 1888:46). Schädel mit recht breiter stark skulptierter Schnauze (Taf. 2 – Fig. 10), Schädel-Breite/Länge rund 60% (bei rund 380 mm Schädellänge), Kerbe („*hastingsiae*“) oder Grube im Oberkiefer für Unterkiefer-„Eckzähne“. Auffällig: stumpfwinkeliges Vorderende der Nasalia recht weit von der Naris entfernt, langgestreckte und vorn gering zugespitzte Supratemporalfenster, nach hinten lang ausgezogene Squamosa. Gaumenfenster bis in Höhe des 8. und die vorn fast rechteckige Palatinumzunge bis in Höhe des 7. Maxillarzahn reichend. Recht großes Foramen incisivum, fast kreisrund, gelegentlich vorne ange deutet stumpfwinkelig.

Zahnformel:  $\frac{5+17}{20}$ ; Interdentalraum hinter 7. und etwas kleiner hinter 6. Mandibelzahn (s. Taf. 2 – Fig. 9). Symphysen-Länge/Höhe 180 bis 185% (vereinzelt 160, 200%); min. Unterkieferhöhe/Entfernung 3./4. bis 10. Zahn rund 30 bis fast 40% (vereinzelt nur rund 25%).

Gerade ein Fund (R 5267), der aus älteren Schichten (Led) der Typlokalität stammen soll, weist den „Symphysenwert“ von 160% auf; ähnliche Proportionen dürfte nach der Darstellung von GRAMANN (1958) der Unterkieferast aus dem unteroligozänen Melanienton von Borken/N.-Hessen besitzen. Beiden Funden fehlt ein deutlicher Interdentalraum hinter dem 6. Zahn.

*D. gervaisi* (GERVAIS 1859):

Von GERVAIS 1859:444 + Erl. zu Taf. 57 – Fig. 14 als „*Crocodylus*“ oder „*Saurocainus Gervaisii*“ AYMARD zitiert; AYMARD (1856:234)<sup>1)</sup> publizierte aber den Namen ohne nähere Diagnose, lediglich mit der Fundortangabe Ronzon, so daß seine Autorschaft hinfällig ist.

<sup>1)</sup> Die Herren Dr. P. BOUT und Dr. J. DIDIER, Clermont-Ferrand, sowie Dr. L. THALER, Montpellier, hatten die große Freundlichkeit, die negativ verlaufene Suche nach evtl. anderen Publikationen von AYMARD zu unterstützen.

Sannoisium, Ronzon, 1,4 km SW von Le Puy (Haute Loire) SE Clermont-Ferrand. GERVAIS gibt nur eine kaum analysierbare Abbildung eines Mandibelrestes, im Mus. Hist. natur. Paris noch nicht aufgefunden. ZITTEL (u. a. 1885:697) bildet ein Cranium aus Ronzon ab (dieser Fund in den Bayer. Staatssamml. = Paläont. Inst. Univ. München erhalten), dazu unveröffentlichter fragmentarischer Unterkieferrest im Naturhist. Mus. Basel (Rz 33).

Schädel sehr breitschnauzig (am Münchener Expl. durch Deformation der Cranium betont, siehe Taf. 2 – Fig. 11) und stark skulptiert, Schädel-Breite/Länge ursprünglich wahrscheinlich rund 60% (bei rund 320 mm Schädellänge), Kerbe für Unterkiefer-, „Eckzähne“, Nasalia vorn abgerundet dreieckig, erreichen nicht die Naris, Supratemporalfenster breit elliptisch (fast rund), vorn nur angedeutet zugespitzt. Breitgerundetes Vorderende der Palatinumzunge (in der Abb. von ZITTEL nicht eingetragen, sondern nur weiter vorn liegende Bruchlinien) reicht bis in Höhe des Hinterrandes vom

7. Maxillarzahn, Gaumenfenster bis in Höhe des 9. Zahnes. Zahnformel:  $\frac{5 + ?16}{?19 \text{ (oder 20)}}$   
 mind. 15 Maxillarzähne, 16. wahrscheinlich; kein auffallender Interdentalraum in der Mandibelzahnreihe. Unterkiefer-Symphysenmaße noch nicht bestimmbar, min. Unterkieferhöhe/ Entfernung 3./4. bis 10. Zahn ca. 30%.

*D. rateli* POMEL 1847 = cf. syn. *D. gracilis* VAILLANT 1872:

POMEL erwähnte ursprünglich (1846:372) nur den Namen „*Ratelli*“, erst später Abbildung (1847: Taf. 4 – Fig. 10 = kop. BRONN 1853/56: Taf. 42.8 – Fig. 8) vom Vorderabschnitt eines Mandibelastes, Verbleib ? (Teile der POMEL-Coll. im Brit. Mus. London: LYDEKKEK 1888:50), durch GERVAIS (1859: Taf. 57 – Fig. 8, 8a, 9, 9a) Abbildung eines fragmentarischen Cranium und Unterkiefers. (1859:443 auch als „*Cr. elaverensis*“ BRAVARD bezeichnet. BRAVARD selbst (1844:13) erwähnt lediglich *Cr. „elaveris“* ohne Diagnose. Verbleib dieser Stücke ebenfalls unbekannt, ? Mus. Hist. natur. Paris.

Aquitanium, Saint-Gérand-le-Puy/Allier, ca. 65 km NNE Clermont-Ferrand bzw. ca. 15 km NNE Vichy/Allier, weiteres Material von dort beschrieb VAILLANT (1872a, b) als *D. „Ratelli“* und *D. gracilis*; dieses Material ex Coll. A. Milne EDWARDS heute im Mus. Hist. natur. Paris: Cranium (Taf. 3 – Fig. 12 = VAILLANT 1872b: Taf. 2 – Fig. 8, Taf. 3 – Fig. 12) mit anderen Mandibelresten (?u. a. VAILLANT Taf. 4 – Fig. 17) zu einem Schädel „komponiert“ (vgl. GAUDRY 1883); bisher unpubliziertes wenig fragmentarisches Cranium (MA 2275, s. Taf. 3 – Fig. 14) von Montaigu/Allier, ca. 4 km N St.-Gérand im Naturhist. Mus. Basel.

Nach Untersuchungen am umfangreichen Material in Paris: keine klaren, nicht ontogenetisch oder als intraspezifische Variation deutbare Unterschiede zwischen *rateli* und *gracilis*. VAILLANT (1872a:872 und 1872b:42) wies auf die Grube für die Mandibel-, „Eckzähne“ bei *rateli* im Gegensatz zu einer Oberkiefernische bei *gracilis* hin, diese Variation kann jedoch wie bei *D. eberti* oder *D. hantoniensis* als innerartlich gewertet werden; dementsprechend ist *D. gracilis* wahrscheinlich synonym *D. rateli*. Klärung der Frage erst nach Wiederauffindung der Typen möglich.

Außerordentlich starke Ähnlichkeit in den cranialen Proportionen von „*Cr. „aeduicus*“ VAILLANT (1872a:874, 1872b:48, Taf. 2 – Fig. 9) und *D. gracilis* läßt vermuten, daß beide



Arten congenerisch sind. Vorerst einzig sicher feststellbarer Unterschied zwischen beiden Arten: *aeduius* mit vorn spachtelförmig verbreiterten Palatina (VAILLANT 1872b: Taf. 3 – Fig. 13) gegenüber vorn weniger gerundeter und sich nach hinten leicht verbreitender Palatinzunge bei *gracilis*. Wertung entsprechend gleichartiger Variation bei den rezenten Unterarten der *Crocodylcaimane* als subspezifische Variation; *Cr. aeduius* daher taxionomisch: cf. *Diplocynodon gracilis aeduius*.

In diesem Zusammenhang muß noch erwähnt werden, daß sich bei *D. gracilis* (nach dem montierten Schädel und nach dem Cranium-Fragment 1870/127, alte Nr.: 501, in Paris, sowie nach dem Cranium MA 2275 in Basel) das Frontale wie bei anderen *D.*-Arten rostrad mit seiner Spitze zwischen die Nasalia schiebt, so daß jedes Nasale caudad getrennt vom anderen in einer Spitze zwischen Frontale und Praefrontale ausläuft, was bei VAILLANT (1872b: Taf. 2 – Fig. 8) nicht ganz deutlich ist. – Ob die Abgrenzung des Frontale gegen die Nasalia (und das Parietale) bei „*Cr. aeduius*“ tatsächlich abweicht, wie man nach der Darstellung von VAILLANT (1872b: Taf. 2 – Fig. 9) annehmen müßte, ist zweifelhaft. Der *aeduius*-Schädel ist keinesfalls gut erhalten und Suturen sind nicht klar erkennbar. Auch die gegen *gracilis* unterschiedliche Aufbiegung der Orbitalränder gegen das Spatium interorbitale ist möglicherweise erhaltungsmäßig bedingt. Die Vorderecken des Schädeldaches (über den Postorbitalsäulen) sind nahezu gleich stark gerundet, scheinbare Unterschiede in der Form der Choanen sind zweifellos in der Erhaltung begründet.

Bei den obenerwähnten Funden von *D. gracilis* beträgt das Verhältnis Schädel-Breite/Länge rund 55% bei rund 250 bis 280 mm Schädelänge. Craniale Schnauzenränder horizontal kaum festoniert und nicht gegen den postorbitalen Teil des Cranium abgesetzt, Schädel daher in der Norma verticalis nahezu triangular. Schnauze nicht stark skulptiert, speziell Nasalia nur mit deutlich näpfchenartiger Skulptur. Nasalia vorn zugespitzt und mit vorderster Spitze bis zur Naris reichend. Supratemporalfenster elliptisch, vorn mit einem „Ausguß“ (einem flach auf der Grenzregion Frontale/Postfrontalia eingetieften, nach vorn zugespitzten Ausläufer).

Bei dem erwähnten Cranium von Montaigu (Taf. 3 – Fig. 14) sind diese Fenster nicht elliptisch, sondern langgestreckt und dazu seitlich wie auch caudad fast geradlinig begrenzt, eine bislang unbekannte Merkmalsvariation bei den Aquitan-Formen.

Foramen incisivum vorn und hinten zugespitzt, also mandelförmig. Gaumenfenster reichen bis in Höhe des 9. Maxillarzahns nach vorn, Palatinumzunge bis fast in Höhe des Hinterrandes vom 7. Maxillarzahn.

Zahnformel:  $\frac{5 + 16}{18}$ ; Interdentalraum hinter 7., weniger auffallend hinter 6. Mandibelzahn. Im Oberkiefer bei kleinen, ?juvenilen Exemplaren: Lücke zwischen 3. und 4. Maxillarzahn, ferner Interdentalraum hinter 5. und besonders deutlich hinter 6. und 7. Maxillarzahn. Symphysen-Länge/Höhe: rund 210 bis 230%; min. Unterkieferhöhe/Entfernung 3.–4. bis 10. Zahn: rund 24 bis 28%. Alveolen der Mandibelzähne (ab 6.) sind auffallend oval gestreckt (s. Taf. 3 – Fig. 13) und die Alveolen der Maxillarzähne kragenartig umrandet.

Die von VAILLANT (1872b: Taf. 3 – Fig. 15, Taf. 4 – Fig. 18) als *D. „Ratelli“* abgebildeten Reste einer Mandibel bzw. eines Maxillare ergeben eine Zahnformel von  $\frac{5 + 17}{19}$ . Leider konnten diese Reste noch nicht auf weitere Unterschiede (z. B. bezüglich der Lage der in den Zeichnungen nicht besonders deutlich erkennbaren Interdentalräume)

überprüft werden, so daß die Frage offenbleibt, ob die geringfügig höhere Zahnzahl als Variation oder tatsächlicher Species-Unterschied gegenüber *D. gracilis* zu deuten ist.

Das Mandibelastfragment R 26840, Brit. Mus. London, angeblich ex Coll. POMEL ist mit Sicherheit nicht der Holotypus von *D. rateli*. Es unterscheidet sich nach der Erhaltung (speziell nach anhaftenden Sedimentresten) außerordentlich von den anderen französischen Aquitananfunden.

Abschließend sei noch die Gültigkeit des von GEOFFROY (erstmalig 1833:91) für die Krokodilfunde der Auvergne (mit dem Fundort Saint-Gérand-le-Puy) vorgeschlagenen Namen *Orthosaurus* als evtl. Synonym von *Diplocynodon* diskutiert. – Nach Überprüfung der entsprechenden französischen Funde kann zwar gesagt werden, daß aus der Auvergne tatsächlich wohl nur Vertreter einer einzigen Gattung (*Diplocynodon*) bekannt geworden sind, da sich „*Cr. aeduiensis*“ als wahrscheinliches Synonym einer *Diplocynodon*-Art erwiesen hat, doch scheint mir das einzige von GEOFFROY genannte Merkmal (gerade Kieferränder wie bei rezenten Arten) zu unbestimmt, um den seit mehr als 50 Jahren eingebürgerten Namen *Diplocynodon* POMEL 1847 durch *Orthosaurus* zu ersetzen. In diesem Punkt folge ich also nicht ROMER (1956:605).

Einer freundlichen Mitteilung von Dr. N. E. WRIGHT, der Mitarbeiterin von Herrn Prof. ROMER, Mus. Compar. Zool. Cambridge/Mass., konnte ich entnehmen, daß keine ausführlichere Diagnose von *Orthosaurus* bekannt ist.

*Diplocynodon* cf. n. sp. (aff. *rateli* bzw. *gracilis*)

Mandibelfragment (Taf. 3 – Fig. 16) im Mus. Hist. natur. Paris (1884/4, ex Coll. NONEL) aus den burdigalen Sables de l'Orleanais (=Region von Orléans, kein genauer Fundort bekannt). Bei einer Länge der rechten Zahnreihe (Vorderrand 1. Alveole bis Hinterrand 19.) von ca. 156 mm beläuft sich der „Symphysenwert“ (s. S. 39) des sehr gestreckten Unterkiefers auf ca. 230%, der „Unterkieferwert“ auf nur rund 22%, dem niedrigsten Wert der bei *Diplocynodon*-Arten bislang sicher festgestellt werden konnte.

Aus der Länge der Zahnreihe kann man, ähnliche Schädelproportionen wie bei *D. gracilis* vorausgesetzt, auf eine mediane Schädelgröße von schätzungsweise etwa 250 mm schließen, dieser Wert sei nur angeführt, um zu zeigen, daß kein ausgesprochen juveniles Exemplar vorliegt.

Ein auffallender Interdentalraum liegt hinter dem 5. Zahn und ein schwächerer hinter dem 8., hinter dem 7. ist eine „Lücke“ nur auf dem linken Ast zu erkennen, dafür findet sich rechts ein Interdentalraum hinter dem 9. Zahn. Der ungewöhnliche Symphysenwert wie auch die ungewöhnliche Lage eines deutlichen Interdentalraumes hinter dem 5. Zahn lassen eine neue Art vermuten; da das Cranium noch nicht bekannt ist, wird auf die Aufstellung einer neuen Species vorerst verzichtet.

Zu dieser cf. n. sp. gehört nach fast identischen Dimensionen auch ein Unterkieferast-Fragment aus den helvetischen Faluns de la Touraine von Pontlevoy, W Tours (Mus. Paris 1898/9, ex. Coll. DURAND).



*D. styriacus* (HOFMANN 1885) = cf. syn. *D. steineri* (HOFMANN 1885):

Begründet als „*Crocodylus (Alligator) styriacus*“ bereits unter Hinweis (1885:33) auf das *Diplocynodon*-Merkmal eines Pseudocanin-Paares; endgültige Sicherung als *Diplocynodon*-Art durch THENIUS 1955.

(?Jüng.) Helvet, Schönegg bei Wies, ca. 45 km SSW Graz/Steiermark, dentaler Teil einer Mandibel (Taf. 3 – Fig. 18 = HOFMANN 1885: Taf. 14 – Fig. 1) im Geol. Paläont. Inst. Graz (Nr.: 1886/XII/1), ferner hinterer linker Mandibelabschnitt (1885: Taf. 14 – Fig. 2a, b = Nr. 1886/XII/2); dazu bisher unpublizierter hinterer, linker Mandibelabschnitt im Landesmus. Graz (Nr.: 5781, alt: 1743). Ferner aus dem ält. Helvet von Eibiswald bei Wies hinterer Mandibelabschnitt mit cranialen Resten (Mus. Nr.: 5757).

Symphysen-Länge/Höhe: rund 245%, min. Unterkieferhöhe/Entfernung 3./4. bis 10. Zahn: rd. 27%. Deutlicher Interdentalraum hinter 7. Zahn, schwächere Lücke hinter 6. und 8. Zahn. Mandibel-Zahnzahl (links): 19.

Aus dem (?ält.) Helvet von Vordersdorf bei Wies beschrieb HOFMANN gleichzeitig mit oberer Art „*Crocodylus Steineri*“. Schlecht erhaltener, stark verdrückter Schädel (Taf. 3 – Fig. 17 = HOFMANN 1885: Taf. 11 – Fig. 1, Taf. 12 – Fig. 1) im Geol. Paläont. Inst. Leoben, NW Graz. Gestreckter, triangularer Schädel-Umriß, Schädel-Breite/Länge ursprünglich wohl etwa 45 bis 50% bei rd. 365 mm Schädelhöhe, Nasalia wahrscheinlich gerade bis Naris reichend, crocodyline Oberkieferkerbe, breite elliptische Supratemporalfenster. Nach der Untersuchung des Stückes (an Gipsabgüssen nicht erkennbar) Unterkieferzahn 3 + 4 (links) gleich groß, auch Maxillarzahn 4 + 5 fast gleich groß; ferner Condylus retroarticularis (1885: Taf. 11 – Fig. 5) mit konvexem Innenrand: „*Cr. Steineri*“ ist daher zu *Diplocynodon* zu stellen. Zähne teilweise leicht kanneliert (HOFMANN 1885:28); ebenso an einem zweiten völlig flachgedrückten, fragmentarischen Cranium mit vermutlich 18 Maxillarzähnen. Hier wie bei *D. gracilis* Alveolen kragenartig umrandet; deutlicher Interdentalraum hinter 5., 6., 7. und 8. Maxillarzahn.

Da der von HOFMANN beschriebene Schädel eine mindest ebenso gestreckte Symphyse besitzt wie die Mandibel von *D. styriacus* und der Unterkiefer ferner auf ähnliche Schädelproportionen weist, ist es fast sicher, daß die aus nahezu gleich alten Schichten (Liegendes bzw. Hangendes der steiermärkischen Braunkohle) gleichen Gebiets stammenden Funde conspezifisch sind. – Der Artname *styriacus* ist ggf. *steineri* vorzuziehen, da er an einen gut diagnostizierbaren Mandibel-Fund gebunden ist.

Ebenfalls zu *D. styriacus* ist wahrscheinlich das craniale Schnauzenfragment von „*Enneodon Ungeri*“ PRANGNER 1845 zu stellen, das wie *D. styriacus* aus den Hangend-schichten von Schönegg (= Schöneck) stammt; FITZINGER hatte den Fund (1846:190) als Krokodilrest erkannt. – Noch 1955 galt der Fund als verschollen, wurde aber von Frau Kustos Dr. M. MOTTL im Depot des Landesmus. Graz kürzlich wiederentdeckt. Die Tafel von PRANGNER gibt das Stück (Nr. 1774) durchaus richtig wieder, am Original sind kaum weitere Einzelheiten erkennbar. Zu beachten ist aber, daß die Kiefferränder des Fundstückes höchst fragmentarisch sind, vor allem aber, daß die auf der rechten Craniumseite erkennbaren „Alveolen“ nicht die ursprünglichen Alveolen-Mündungen dar-



stellen, sondern Querschnitte durch den medianer als die Mündungen gelegenen Basisraum der Alveolen. Als Fazit ergibt sich, daß von vorn bis etwa in Höhe des 9. Maxillarzahnes die Schnauze ursprünglich etwas breiter war und damit durchaus die Größenordnung der Schnauzenbreite von *D. styriacus* erreicht hat; für *Diplocynodon* spricht übrigens der etwa gleiche Durchmesser der 4. + 5. Maxillar-, „Alveole“. Aussagen über die Schnauzenbreite zu treffen verbietet der Fundzustand. – Einer Zuweisung des Fundes zur Gattung *Tomistoma* steht die enge Alveolenfolge entgegen.

*D. levantinicus* HUENE 1963:

Tiefstes Mittelpliozän, Radajewo (= Radievo)/Mariza (ca. 140 km SE Sofia), begründet auf einem Dentalefragment, Verbleib: ?Mus. Sofia. Nach den Angaben von HUENE (1963:266 + Taf. 30 – Fig. 1) „Symphysenwert“ (s. Fußnote zu folgender Übers.-Tabelle): 210%, also in der Größenordnung wie beim aquitanen *D. gracilis*, „Unterkieferwert“ von rd. 30% ebenfalls von der Größenordnung wie bei dieser Art. Deutlicher Interdentalraum hinter 7. Zahn, weniger ausgeprägt hinter dem 6. Zahn.

<i>Diplocynodon</i> - Species- Tabelle	Schädelbreite/ Schädellänge <sup>1)</sup>	Zahn- formel	„Unterkiefer- wert“ <sup>1)</sup> (vgl. Abb. 3c)	„Symphysen- wert“ <sup>1)</sup> (vgl. Abb. 3b)
<i>styriacus</i> (cf. syn. <i>steineri</i> ) (Helvet)	ca. 45 bis 50	$\frac{5 + ?18}{19}$	rd. 27	rd. 245
cf. n. sp. (Burdigal)	—	$\frac{x + y}{19}$	rd. 22	rd. 230
<i>gracilis</i> (cf. syn. <i>rateli</i> )	rd. 55	$\frac{5 + 16}{18}$	rd. 24 bis 28	rd. 210 bis 230
(?Oberoligoz. + Aquitane)		( <i>rateli</i> : $\frac{5 + 17}{19}$ )		
<i>gervaisi</i> (Unteroligoz.)	rd. 60	$\frac{5 + ?16}{19 \text{ oder } 20}$	ca. 30	—
<i>hantoniensis</i> (syn. <i>hastingsiae</i> ) (Obereoz. + Unteroligoz.)	rd. 60	$\frac{5 + 17}{20}$	rd. 30 bis fast 40 (25)	rd. 180 bis 185 (160)
<i>darwini</i> (+ ? <i>eberti</i> ) (Mitteleozän)	rd. 60 bis 65	$\frac{5 + 16}{20 \text{ (bis } 21)}$	rd. 40 bis 50	rd. 170 bis 190 (160, 200)
<i>hallensis</i> (Mitteleozän)	rd. 60	$\frac{5 + 18}{23}$	—	—

<sup>1)</sup> Schädelbreite/Schädellänge = maximale, hintere Schädelbreite/mediane Schädellänge (%); „Unterkieferwert“ = minimale Unterkieferhöhe/Entfernung 3./4. bis 10. Zahn (Spitze bzw. Alveolenmitte) (%); „Symphysenwert“ = Symphysenlänge/Symphysenhöhe (%). Klammern um Werte: vereinzelt beobachtete Extremwerte.

Eine Zusammenfassung von einigen Ergebnissen obiger Untersuchungen bietet vorstehende Tabelle der hier in erster Linie interessierenden Arten des europäischen Raumes, soweit sie näher untersucht werden konnten (dementsprechend ausgeklammert sind nur *D. levantinus*, siehe oben, sowie *D. marini* und *guerini* BATALLER 1941 des spanischen Oligozän). Bezüglich des jeweils angegebenen „Unterkieferwertes“ und des „Symphysenwertes“ wie auch des Verhältnisses Schädelbreite/Schädellänge sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß diese Werte keine Konstanten darstellen, sondern sich bei Krokodilen während des Schädel-Wachstums ändern, wie z. B. aus Untersuchungen von KÄELIN 1933 zu schließen ist. Läßt man jedoch Werte kleiner, augenscheinlich juveniler Exemplare außer acht, dürften die Angaben in Verbindung mit anderen morphologischen Merkmalen als diagnostisches Hilfsmittel von Bedeutung sein; fragmentarische Mandibelreste können damit auch ungefähr stratigraphisch eingeordnet werden, wie z. B. Funde aus dem französischen Quercy-Gebiet (ca. 100 km N Toulouse, etwa Lutetium bis Stampium, vgl. GEZE 1938), auf die im Rahmen dieser Arbeit jedoch nicht eingegangen werden soll.

### 1. 7. 2. Ungesicherte Arten

#### Monte Bolca, Monteviale

Aus dem Eozän des Monte Bolca (ca. 25 km E Verona), bislang als Lutetium eingestuft, jedoch nach SCHAUB & HOTTINGER 1960:463 vielleicht etwas älter (?jüngeres Ypres.), befinden sich im Geol. Paläont. Inst. Padua unter anderem Zahnfunde, die darauf hinweisen, daß auch am Bolca eine *Diplocynodon*-Art auftrat. Bei dieser Art handelt es sich aber keinesfalls um „*Crocodylus*“*vice(n)tinus* (vgl. Abschn. 2. 4. und 2. 5.), sondern um eine ?neue Art, für deren Diagnose das bislang untersuchte Material noch nicht ausreicht.

Mit großer Wahrscheinlichkeit sind ebenfalls in Padua liegende Schädelreste (z. B.: 4–1915) aus dem Alttertiär des Monteviale ca. 8 km W Vicenza) auf eine *Diplocynodon*-Art zu beziehen. Für die genaue Bestimmung reicht das Fundmaterial ebenfalls noch nicht aus, insbesondere bleibt die Frage ungeklärt, ob es sich um Reste des „*Crocodylus*“*monsvalensis* FABIANI 1914 handelt.

#### Mainzer Becken, Rott, Gergovie

Die *Diplocynodon*-Reste aus dem Aquitan des Mainzer Beckens sind mit ziemlicher Sicherheit mit den Funden aus dem französischen Aquitan conspezifisch. Zwar sind die von LUDWIG (1877b: Taf. 5) abgebildeten Funde im Naturhist. Mus. Mainz leider durch Kriegsereignisse verlorengegangen, jedoch schon eine Ausmessung der Abbildungen ergibt „Symphysenwerte“ (vgl. Abschnitt 1. 7. 1.) die beim französischen Material auftreten und z. T. auch höher liegen, wie ein Fund aus Mainz-Weisenau (Naturmus. Senckenb. Frankfurt a. M., keine Nr.) bestätigt. Bei nur 10,2 mm Symphysen-

länge beträgt der „Symphysenwert“ rund 250%; ein solcher hoher Wert ist wohl jeweils durch Verschiebung der Proportionen bei den kleinen, sicherlich juvenilen Funden bedingt. Schon ein geringfügig größerer Fund aus Kastel, NE Vorort von Mainz, (Senckenb. Frankfurt a. M., Nr. 1152) hat mit 23% einen „Unterkieferwert“ (vgl. 1.7.1), der französischen Funden recht nahe kommt. Bei schätzungsweise 35 mm Symphysenlänge hat dann schließlich das Mandibelfragment aus dem „Neuen Steinbruch a. d. Amöneburg“ in Wiesbaden-Biebrich (Fund: V 3824, Landesmus. Darmstadt) einen „Unterkieferwert“ von rund 28% aufzuweisen. Nahezu vom gleichen Fundpunkt, vom „Hessler“ in Wiesbaden-Biebrich, stammt ein stark fragmentarischer „Alligator“-Schädelrest mit glattkronigen Zähnen (Naturhist. Mus. Mainz), bei dem durch Nachpräparation das linke Pseudocanin-Paar der Mandibel nachgewiesen werden konnte. Für diesen Fund ist bei einer Schädelgröße von ca. 320 mm ein Verhältnis Schädel-Breite/Länge von ungefähr 55% zu ermitteln, es liegt wie auch der „Unterkieferwert“ von ca. 25% wiederum in der Größenordnung von *D. gracilis* bzw. *rateii*. Das geschilderte aquitane Material des Mainzer Beckens ist daher als *Diplocynodon* cf. *rateii* zu bestimmen, sofern *rateii* syn. *gracilis*. Der Reichtum an glattkronigen, wahrscheinlich von *Diplocynodon* stammenden Zahnfunden aus dem Mainzer Becken (Mus. Darmstadt und Wiesbaden) spricht dafür, daß die Mandibelreste allgemein glattkronige Zähne besessen haben und nur vereinzelt schwach kannelierte Zähne wie am Schädelrest vom „Hessler“ auftraten.

Die von H. v. MEYER (1843: 393) für das Mainzer Becken nominierten Arten „*Cr. Bruchii*, *Rahtii*, *medius* und *Brauniorum*“ werden also LUDWIG (1877a: 76, 1877b: 1,10) folgend als Wachstumsstadien aufgefaßt, jedoch nicht mit einer der *Diplocynodon*-Arten aus Messel vereinigt, sondern (siehe oben) zu den französischen Funden gestellt. • MEYER (1843: 394) hatte übrigens bereits die Sonderstellung des 3. + 4. Mandibelzahnes an seinen Funden erkannt; da POMEL (1846) für sein „*Cr. Rateii*“ keine Namens-Ableitung gibt, liegt die Möglichkeit offen, daß dieser Name vielleicht durch einen Druckfehler bedingt auf „*Rahtii*“ zurückgeht, was für die heutige Nomenklatur jedoch bedeutungslos ist.

Ein völlig verdrückter *Diplocynodon*-Schädel, der schon nahezu zerfallen ist, wie viele alte Funde aus der Braunkohle des Oberoligozän (Chatt.) bei Rott im nördlichen Siebengebirgs-Vorland (ca. 10 km E Bonn), befindet sich im Geol. Paläont. Inst. Bonn. Interessanterweise läßt sich für den Fund mit ursprünglich schätzungsweise über 300 mm Schädelgröße ein „Unterkieferwert“ von ca. 30% und ein „Symphysenwert“ von ca. 200% abschätzen; es besteht also durchaus die Möglichkeit, daß in Rott tatsächlich ein Vorläufer der glattkronigen Aquitan-Art des Mainzer Beckens auftrat, wie H. v. MEYER (1857: 537) vermutete.

Bekräftigt wird die Annahme eines oligozänen Vorkommens von Vorläufern der aquitanen Art durch einen fragmentarischen Mandibelast aus dem Chatt. von Gergovie ca. 8 km SE Clermont-Ferrand/Puy-de-Dôme (Fund-Nr. 298 Naturhist. Mus. Basel) mit einem „Unterkieferwert“ von rund 25% und einem „Symphysenwert“ von rund 220%.



## Büttikon, Elgg, Dechbetten

H. v. MEYER beschrieb erstmalig 1854 und ausführlicher 1855 aus der jungtertiären (wahrscheinlich tortonen) Oberen Süßwasser-Molasse des Lindenberges bei Büttikon/Aargau, 2,5 km S Wohlen (ca. 20 km W Zürich), „*Crocodilus Büttikonensis*“. Eine Untersuchung des Fundes (Paläont. Inst. Univ. Zürich, Nr. 310, ex Coll. VOLGER) zeigte, wie schon aus der Abbildung von MEYER (1855: Taf. 12) hervorgeht, daß an diesem Schädel Fund ein „Eckzahnpaar“, jenes für *Diplocynodon* charakteristische Merkmal, nicht sichtbar ist. Erst eine Röntgen-Aufnahme des Fundes (freundlicherweise durchgeführt von Herrn Dipl.-Chem. ANKNER, Röm. Germ. Zentralmus. Mainz) ließ undeutlich die Alveolen dieses Zahnpaares am linken Mandibelast erkennen. Nicht verifizierbar ist die Angabe von MEYER, daß die Zahl der Praemaxillarzähne über 5 pro Kieferseite betragen würde. Nach der Röntgen-Aufnahme ist folgende Zahn-

formel wahrscheinlich:  $\frac{?5 + \text{ca. } 17 \text{ oder } 18}{\text{ca. } 17 \text{ oder } 18}$

Der „Unterkieferwert“ (s. Abschnitt 1. 7. 1.) der nach obigem Ergebnis als cf. *Diplocynodon buetikonensis* zu bezeichnenden Art ist mit Sicherheit kleiner als 20, der „Symphysenwert“ möglicherweise sogar höher als 250. Entsprechende Werte sind bislang von keiner anderen Art bekannt.

Dorsalpanzer-Reste und ein fast nur als undeutlicher Umriß erhaltener Schädel (Zürich Nr. 150 + 150a) aus der tortonen Braunkohle der Oberen Süßwasser-Molasse von Elgg, ca. 12 km E von Winterthur/ Kanton Zürich vgl. MEYER 1859:428) gaben keine Anhaltspunkte über Art- und Gattungszugehörigkeit.

Der von ROGER aus dem Torton von Dechbetten (SE Regensburg/Bay.) beschriebene *Diplocynodon*-Fund ist im Regensburger Museum durch Kriegereignisse verlorengegangen, von Herrn Dr. A. SCHMIDT in Dechbetten für das Museum gesammeltes Ersatzmaterial reicht noch nicht zu einer Art-Bestimmung aus.

1. 7. 3. Fälschlich zu *Diplocynodon* gestellte Arten

Folgende Arten einzelner Autoren werden an anderen Stellen (s. Arten-Register) der vorliegenden Untersuchung behandelt, sie gehören alle nicht zur Gattung *Diplocynodon* POMEL:

<i>bolcensis</i>	SACCO
<i>depressifrons</i>	BLAINVILLE
<i>haeckeli</i>	V. SEIDLITZ
<i>rollinati</i>	GRAY
<i>vicetinus</i>	LIOY

ferner: *plenidens* v. MEYER (= Erhaltungszustand)

Ungesichert als *Diplocynodon* sp. bleiben ferner die von ERASMO (1934:273–275) aus dem nordafrikanischen Jungtertiär beschriebenen Reste.

#### 1. 7. 4. *plenidens*-Erhaltung

H. v. MEYER (1836:60) erwähnte aus dem tertiären „Bohnerz“ von Mösskirch/Baden (= Meßkirch), ca. 40 km N Konstanz, „Zähne eines großen Saurus, der vielleicht dem Krokodil am nächsten steht“. Später (1838:667) nominierte er die Zähne mit denen anderer Fundpunkte als „*Crocodylus plenidens*“ und ferner (1839a:4, 1839b:77) als „*Plerodon crocodiloides*“ mit der Diagnose (1839b:76) „Zähne bis zur Kronenbasis dicht, nur eine meist enge Gefäßröhre bergend, ...in der Gegend der Kronen-Basis auf der Unterseite mit einer peripherischen Rinne versehen“; schließlich (1857:538) wird die Gattung als „*Pleurodon*“ für identisch mit *Diplocynodon* gehalten, weshalb LYDEKKER (1888:53) Material aus den von MEYER genannten Lokalitäten als „*D. plenidens*“ aufführt.

Das Material von 1836 befindet sich in den Fürstl. Fürstenberg. Samml. Donaueschingen/Baden; es handelt sich um Funde, die bereits von einem früheren Bearbeiter (?ZITTEL) als Zähne von *Dakosaurus maximus* erkannt worden sind, die in Meßkirch sekundärer Lagerstätte (?Kirchberger Schichten des jüng. Helvet) entstammen.

Auf zahlreiche andere Zähne (Mus. Darmstadt und Wiesbaden) aus dem Aquitan des Mainzer Beckens trifft jedoch obige Diagnose zu, aber neue Arbeiten über den Zahnwechsel bei Krokodilen brachten überraschende Aufklärung über die Herkunft: Schon EDMUND (1960: Abb. 35, 37) kennt volle Zähne bei anderen Krokodilen, POOLE (1961:136 + Abb. 37) schließlich weist darauf hin, daß die Kronenhöhle eines Krokodilzahnes mit Dentin aufgefüllt wird, bevor er vom nachfolgenden Zahn aus der Alveole gedrückt wird. Augenscheinlich dient die Auffüllung dazu, den alten Zahn, an dem sich bereits die Wurzel in Resorption befindet, noch für kurze Zeit in der Alveole zu verkeilen.

Herrn Prof. Dr. B. GRZIMEK, Frankfurt a. M., habe ich für die Vermittlung von ausgefallenen Zähnen der Krokodile im Frankfurter Exotarium zu danken, bei denen ich mich selbst von der Kronenauffüllung überzeugen konnte.

Da bei Krokodilen wahrscheinlich lebenslang, im Durchschnitt alle 12 Monate, jeder Einzelzahn gewechselt wird (EDMUND 1960:118), sind Funde fossiler Krokodilzähne in *plenidens*-Erhaltung somit nicht erstaunlich; im vorliegenden Fall stammen die Zähne von der oben erwähnten Aquitan-Art der Gattung *Diplocynodon*.

Der von WEITZEL noch 1938(b) als „*Diplocynodon plenidens*“ beschriebene Unterkiefer im Darmstädter Landesmus. ist ein Mandibelfragment eines schmalschnauzigen Krokodiles. Wie eine Nachpräparierung des Stückes zeigte, resultiert die scheinbare Mächtigkeit des Unterkiefers aus der Tatsache, daß nicht nur ein Mandibel-Ast vorliegt, sondern beide nebeneinander; Zähne des linken Dentale konnten freigelegt werden. Aufgrund des leicht heterodonten Charakters der Bezahnung erfolgt die Zuweisung zu *Tomistoma* und nicht in die Gavial-Reihe. Zwar ist dieser Fund aus der burdigalen Oberen Meeres-Molasse von Bodman ca. 20 km NNW Konstanz trotz der Neubearbeitung der Gattung *Tomistoma* durch ANTUNES (1961) nicht artlich bestimmbar, doch hat er besondere Bedeutung als (zweiter) neogener Fund nördlich der Alpen.

Als Fazit ergibt sich: „*D. plenidens*“ ist einzuziehen.



### 1. 8. Zwischenergebnis

Nach der vorstehenden Schilderung der einzelnen *Diplocynodon*-Arten können nun ohne Schwierigkeit die eingangs (Abschnitt 1. 1.) aufgeworfenen Fragen beantwortet werden.

1. *D. darwini* (dasselbe gilt, soweit bekannt, für *D. ebertyi*) aus Messel ist nach morphologischen Merkmalen: Nasalia-Vorderbegrenzung, Form des Schädeldaches und dessen Schläfenöffnungen, Lage der Unterkiefer-Interdentalräume, Form der vorderen Palatinabegrenzung und nach dem Streckungsgrad des Unterkiefers deutlich von *D. hantoniensis* (aus dem englischen Eozän) zu unterscheiden.
2. Beide Arten aus Messel unterscheiden sich, soweit bekannt, nach Schädelproportionen, Nasalia-Vorderbegrenzung, Form der oberen Schläfenöffnungen, Lage der Interdentalräume, Unterkieferzahnzahl vor allem aber nach dem Streckungsgrad des Unterkiefers auch deutlich von *D. rateli* bzw. *gracilis* des französischen Aquitanium.

### 1. 9. Phylogenie

Die Klärung der phylogenetischen Abstammung von *Diplocynodon* wird durch das auffallende Merkmal eines Pseudocanin-Paares als Leitmarke erleichtert. Bei Vertretern der Gattung *Goniopholis* aus dem obersten Jura ist dieses Merkmal schon bekannt und findet sich dann ebenso (wie erwähnt) bei *Leidyosuchus* aus der Oberkreide wieder. Da eine mehrmalige Neuentstehung dieses Merkmals nach derzeitigem Kenntnisstand nicht vorstellbar ist, wird auf eine Verwandtschaft der genannten Gattungen geschlossen und folgende Deutung der phylogenetischen Zusammenhänge versucht.

Für *Diplocynodon* ist eine Stammform anzunehmen, die einerseits der Gattung *Goniopholis* nahesteht (die Gattung selbst kommt u. a. wegen des ihr zugeschriebenen stark mesosuchen Charakters wohl kaum als direkter Vorfahr in Frage) und die andererseits der ebenfalls „*diplocynodonten*“ (s. DOLLO 1883) Wealden-Gattung *Bernissartia* verwandt sein müßte. Die eigentümliche Merkmalskombination dieser wohl schon eusuchen Gattung ist von KÄELIN näher untersucht und 1955:757-758 skizziert worden. Zum Beispiel sind die Kronen der hinteren Mandibelzähne ähnlich wie bei *Allognathosuchus* stark kugelig abgeflacht, vgl. Abb. E in KÄELIN 1955:747, *Bernissartia* scheidet daher ebenfalls als direkter Vorfahr aus, da alle *Diplocynodon*-Arten noch insgesamt mehr oder minder konische, also primitivere Zahnkronen besitzen. Aus der somit hypothetisch bleibenden, kretazischen oder noch älteren Stammform differenzierten sich in Richtung eines crocodylinen Merkmalmosaiks *Leidyosuchus*, in Richtung eines zwischen Alligatorinen und Crocodylinen stehenden Merkmalbildes *Diplocynodon*. Die Entwicklung könnte anfangs auf einer gemeinsamen Bahn verlaufen sein, zu Beginn des Alttertiärs stehen dann jedoch beide Gattungen unterscheidbar da.

Aufgrund fehlerhafter Angaben von LUDWIG stellte KÄELIN (1936:30) die Messel-Arten in die Entwicklungsreihe von *Caiman*. Zwar decken sich die Merkmalsbilder der Messel-





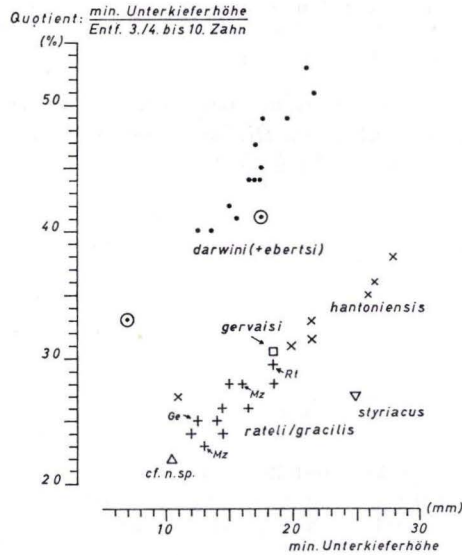


Abb. 3 c) „Unterkieferwerte“ (vgl. S. 39): Der Quotient aus der Länge eines bestimmten Unterkieferabschnittes, festgelegt durch die Zahnpositionen, zur minimalsten Unterkieferhöhe ist bei den älteren Arten höher als bei jüngeren Arten; d. h., bei gleicher min. Unterkieferhöhe ist bei den älteren Arten die Länge des festgelegten Mandibelabschnittes kürzer (also weniger gestreckt) als bei den jüngeren Arten. Innerartlich weisen „juvenile“ Individuen (mit geringer Kieferhöhe) einen gestreckteren Unterkiefer auf als ältere Individuen. Der begrenzte Umfang des Materials gestattet vorerst keine Klärung der Allometrie-Verhältnisse, daher erfolgt die Darstellung noch nicht in einem logarithmischen Koordinatensystem.

logischen Ähnlichkeit ebenfalls nur auf eine Abstammung der Gattung *Diplocynodon* von Formen, die *Goniopholis* oder *Bernissartia* nahestehen, zu schließen.

Einen Überblick über die Schädelformen der fossilen Krokodile vermittelt die Abb. III in KÄELIN 1955:719. Schon aus dieser halbschematischen Darstellung wird deutlich, daß die für *Diplocynodon* charakteristische Schädelform vortertiär ähnlich nur bei den Goniopholidae und Bernissartidae auftritt.

Innerhalb der Gattung *Diplocynodon* zeichnet sich nach Vergleich der einzelnen Arten eine morphologische Entwicklungstendenz ab: In der Zeitspanne vom Alttertiär bis zum jüngeren Jungtertiär besitzen die jüngeren Arten teilweise einen gestreckteren Schädel als die geologisch älteren Arten. Quantitativ läßt sich dieser Trend nicht nur an der Verschiebung der Schädelproportionen insgesamt (Breite/Länge) erkennen, sondern auch in der Streckung der Mandibel, speziell in einer damit verknüpften relativen Längung der Symphyse, aus Abb. 3b+c und der Tabelle in 1. 7. 1. sind die diesbezüglichen Werte und die stratigraphische Abfolge der Arten zu entnehmen. Diese Abfolge ist nicht als geschlossene Entwicklungslinie anzusprechen, da zu verschiedenartig ausgeprägte Formen zeitlich aufeinander folgen oder dicht nebenein-

ander stehen. Hingewiesen sei auf die Unterschiede zwischen *darwini* und *hantoniensis* und darauf, daß die Art aus dem Orleanais mit betont gestrecktem Unterkiefer zeitlich *styriacus* vorausgeht. Diese Art (*styriacus*) wie auch *levantinicus* machen gegenüber dem Orleanais-Fund oder etwa gegenüber dem Fund von Büttikon einen konservativen Eindruck.

Das Aussterben der Gattung *Diplocynodon* im Pont beruht wahrscheinlich auf klimatischen Ursachen (BERG 1964b:331).

Familia: Crocodylidae GRAY 1825 (sensu KAELIN 1933)

Subfamilia: Crocodylinae KAELIN 1933

Genus: *Asiatosuchus* MOOK 1940

## 2. *Asiatosuchus germanicus* n. sp.

### 2.1. Synonymie und Typus-Festlegung

v. 1955 *Diplocynodon darwini* (LUDWIG), partim. –

TOBIEN: Fossilfundstätte Messel, Abb. 5 (= Schädel Me 5345, 1/6 nat. Gr.)

Holotypus: fragment. Schädel, Fundnummer Me 5632, Hess. Landesmuseum, Darmstadt (Taf. 5 – Fig. 23, 25)

Locus typicus: Messel bei Darmstadt

Stratum typicum: Ölschiefer, Lutetium (= Mitteleozän)

Derivatio nominis: *germanicus* (lat.): deutscher *Asiatosuchus*, entsprechend dem Vorkommen in deutschen Fundstätten.

Diagnose: Eine Neufassung der Genus-Diagnose und die Art-Diagnose werden nach der Beschreibung und der Diskussion des Materials gegeben (Abschn. 2. 6.).

### 2.2. Einleitung

In einer Neubeschreibung von „*Crocodylus*“ *clavis* COPE aus dem nordamerikanischen Bridger-(= Mittel-)Eozän stellt MOOK (1933:7) fest, daß die Art von COPE wegen wahrscheinlich erhöhter Zahnzahl im Unterkiefer von *Crocodylus* abgetrennt werden müßte, verzichtet aber noch auf die Begründung einer neuen Gattung. 1940 wird von MOOK dann auf einer Mandibel, die nach Zahnzahl und Symphysenform „*Cr.*“ *clavis* ähnelt und aus dem Irдин-Manha-(= Ober-)Eozän der Mongolei stammt, die Gattung *Asiatosuchus* aufgestellt. Die Mandibeln von „*Cr.*“ *clavis*, *As. grangeri* und der neuen Art aus Messel zeichnen sich durch eine recht lange, bis



in Höhe des 6. oder 7. Zahnes zurückreichende Symphyse aus. Das Merkmal gleichartiger Symphysenverlängerung zeigt sich ebenso bei der aus dem europäischen Sparnacium (=Ob. Landén.) seit BLAINVILLE 1855 bekannten Krokodilart *depressifrons* und der von ASTRE (s. S. 62) unter dem revisionsbedürftigen Gattungsnamen „*Atacisaurus*“ publizierte Art *crassiproratus* aus dem europäischen Mitteleozän (Lutetium).

Von Bedeutung für die folgende Untersuchung ist ferner, daß die Crania (soweit sie bekannt sind) der eben genannten Formen bei starkem krokodilhaftem Charakter für *Crocodylus* untypische Merkmale besitzen; ähnlich wie es bei anderen älteren eusuchen Großformen, wie *Prodiplocynodon langi* MOOK 1941 aus der nordamerikanischen Lance-Stufe (oberste Kreide) und *Brachyuranochampsia eversolei* ZANGERL 1944 aus dem nordamerikanischen Washakie-(=Mittel-)Eozän der Fall ist. – Die Beschreibung der neuen Art dürfte somit wegen dieser Beziehungen zu den angeführten Arten von Interesse sein.

### 2. 3. Material

Das Belegmaterial aus Messel zur neuen Art befindet sich bis auf den Fund 607/1947 (früher Riebeck'sche Montanwerke in Halle a. d. Saale, jetzt Geiseltalmus. Halle) insgesamt im Hess. Landesmuseum Darmstadt. Obgleich Funde von zusammen mindestens 14 Individuen vorliegen, gestattet der Erhaltungszustand des Materials wiederum keine vollständige Beschreibung des Schädels an den Resten eines einzigen Individuums, insbesondere verbietet die Zerbrechlichkeit des Materials eine präparative Trennung von Cranium und Mandibel bei den vollständigen Schädeln. Erst die Kombination der Befunde von mehreren Belegen ergibt ein befriedigendes Bild vom Schädelbau.

Vorgreifend sei erwähnt, daß die Richtigkeit der so gewonnenen Rekonstruktion durch günstig erhaltene Funde von einer anderen Lokalität, dem Geiseltal bei Halle a. d. Saale, bestätigt werden konnte.

Im einzelnen liegen aus Messel folgende Funde vor:

Me 5652 (Taf. 5 – Fig. 23, 25; Holotyp): Schnauzenpartie eines Schädels; der craniale Schnauzenrest ist von den Unterkieferresten getrennt, so daß Zahnzahl und Zahnanzahl sowohl im Unterkiefer als auch im Oberkiefer festgestellt werden können, außerdem ist der gaumenseitige Verlauf der Praemaxillaria/Maxillaria-Sutur einer Beobachtung zugänglich. Da obige Merkmale diagnostisch von besonderem Wert sind, ist dieser Fund zum Holotyp gewählt worden.

Auf eine morphologische Detailbeschreibung des Stückes sei an dieser Stelle verzichtet, da die Schilderung einerseits nur ein Teilbild des Schädels der neuen Art ergeben würde und andererseits in der zusammenfassenden Beschreibung der Art wiederholt werden

müßte. Hingewiesen sei statt dessen auf Einzelheiten des Erhaltungszustandes, soweit sie nicht aus den Abbildungen genau ersichtlich sind. – Auf der linken Seite der Schnauze ist anhand der Zahnreste bzw. der Zahnalveolen eine Zahl von 5 + 14 Zähnen im Oberkiefer nachweisbar, da das Maxillare bis zum Ende der Zahnreihe erhalten ist; auch das anschließende Ectopterygoid ist noch vorhanden. Rechts ist die maxillare Zahnreihe gerade nur bis zur 12. Alveole erhalten.

Auf den 7. Maxillarzahn folgt, am Typus erhaltungsbedingt nur schlecht erkennbar, auf beiden Seiten des Oberkiefers nicht direkt eine Zahnalveole, sondern erst, wie an Me 4448 deutlich nachweisbar, eine lingual verschobene Grube für einen einschlagenden Unterkieferzahn. Im Gebiet dieser Gruben ist am Typusexemplar jeweils der erhaltene Hinterabschnitt der Maxillaria vom Vorderteil der Schnauze abgebrochen, lediglich bei der Aufnahme der Figur 23 wurden die getrennten Teile zusammengefügt.

Auf dem rechten Unterkieferast sind anhand der Alveolen bzw. vorhandener Zahnreste 15 Zähne direkt festzustellen. Im Bereich der weiten Öffnung hinter der Alveole des 7. Zahnes liegt die Alveole für den 8. Zahn, dazu ist entsprechend den Verhältnissen auf der anderen Unterkieferseite mit ursprünglich einer weiteren, wahrscheinlich aber sogar zwei weiteren Alveolen in diesem Bereich zu rechnen. Die Gesamtzahl der Zähne ist daher mit großer Wahrscheinlichkeit auf 17 (sicher sind 16) zu veranschlagen. Die Öffnung hinter dem 7. Zahn ist übrigens nur zu einem Teil durch den fragmentarischen Erhaltungszustand bedingt. Zwei rundliche Kerben in der Außenwand des Kiefers weisen darauf hin, daß hier eine Bißverletzung durch ein anderes Tier, vermutlich ein gleich großes Krokodil, vorliegt, dessen vordere Unterkieferzähne die Kerben hinterlassen haben. – Die linke Unterkieferhälfte ist hinter dem 11. Zahn zerbrochen, der restliche Kieferteil mit 5 Alveolen bzw. Zahnresten kann nicht direkt an die Bruchstelle angepaßt werden. Erwähnt werden muß noch, daß auf den freipräparierten 8. Zahn des linken Unterkieferastes mit großer Wahrscheinlichkeit unmittelbar eine weitere Alveole folgte. Diese Alveole ist aber nicht völlig gesichert, da der Unterkiefer an dieser Stelle ebenfalls, vermutlich wiederum durch eine Bißverletzung, beschädigt ist. Das Loch im Unterkiefer hinter dem 8. Zahn könnte von einem Zahn geschlagen sein; eine Alveole an dieser Stelle ist von anderen Funden bekannt.

#### Meßwerte von Me 5652:

maximale Breite des praemaxillaren Schnauzenteils . . . . .	141 mm
Breite des cranialen Schnauzenteils in Höhe der vorderen Einschnürung . . . . .	119 mm
Breite der Schnauze in Höhe des 5. Maxillarzahnes . . . . .	179 mm
maximale Naris-Breite . . . . .	47 mm
mediane Naris-Länge . . . . .	45 mm
mediane Länge des praemaxillaren Schnauzenteils (gaumenseitig gemessen) . . . . .	103 mm
mediane Länge des erhaltenen maxillaren Schnauzenteils (gaumenseitig gemessen) . . . . .	115 mm
maximale Höhe des praemaxillaren Schnauzenteils . . . . .	70 mm
Länge der (linken) Maxillar-Zahnreihe . . . . .	ca. 220 mm
Länge der Unterkiefersymphyse . . . . .	126 mm
maximale Breite der Unterkiefersymphyse in Höhe des 4. bis 5. Zahnes . . . . .	128 mm
Höhe der Unterkiefersymphyse (median) . . . . .	54 mm

Die Größe, d. h. die mesiodistalen Durchmesser der Zähne bzw. der Alveolen können dem Sammeldiagramm (Abb. 5) entnommen werden.

Me 5345 (Taf. 4 – Fig. 19): Etwas deformierter, fast vollständiger Schädel (Fundjahr ?1886), bei dem Cranium und Mandibel nicht getrennt sind. Der Fund bildet die Grundlage der Beschreibung von Schädelform und externen Schädelöffnungen der neuen Art. Leider fehlen die Condyl der Mandibel. Auf jeder Seite der Schnauze ist die Maxillarpartie beschädigt.



Die wichtigsten Maßergebnisse für Me 5345 lauten:

1. maximale hintere Schädelbreite (im Bereich des quadratojugalen Schädelrandes) . . . . .	381 mm (= 80 % von 2.)
2. mediane Schädellänge . . . . .	479 mm
3. hintere Schnauzenbreite . . . . .	246 mm (= 79 % von 4.)
4. Schnauzenlänge . . . . .	310 mm (= 65 % von 2.)
5. minimale Breite des Spatium interorbitale . . . . .	58 mm (= ca. 75 % von 6.)
6. maximale Orbitalänge . . . . .	ca. 77 mm (= ca. 16 % von 2.)
7. mediane Schädeldachlänge (von der Höhe der Postorbitalsäulen bis Schädeldachhinterrand) . . . . .	86 mm (= 44 % von 8.)
8. hintere Schädeldachbreite (in Höhe des Schädeldachhinterrandes) . . . . .	194 mm
9. vordere Schädeldachbreite . . . . .	144 mm (= ca. 48 % von 10.)
10. mittlere Schädelbreite . . . . .	ca. 300 mm (= 74 % von 8.)
11. maximale Orbitalbreite (senkrecht zum jugalen Orbitalrand) . . . . .	ca. 43 mm (= ca. 56 % von 6.)
12. maximale Naris-Breite . . . . .	64 mm (= 149 % von 13.)
13. mediane Naris-Länge . . . . .	43 mm

Die Werte für die craniale Schnauzenbreite in Höhe der vorderen Einschnürung (131 mm), die Länge der Unterkiefersymphyse (ca. 150) und die maximale Symphysenbreite (135) lassen erkennen, daß der Schädel größer als der des Typusexemplares gewesen ist.

Me 5002: stärker deformierter, fragmentarischer Schädel. Es fehlen die Schnauzenränder sowie die Condyli maxillares des Cranium und die hinteren Abschnitte der Mandibeläste. Durch die diagenetische Pressung des Schädels brachen die Knochensuturen auf, die bei den anderen Funden oblitteriert sind. Dadurch kann an diesem Beleg mit ziemlicher Genauigkeit die Form des Frontale, des linken Praefrontale, des hinteren und mittleren Abschnittes der linken Nasaliahälfte, der Postfrontalia und der anderen Knochen des Schädeldaches ermittelt werden.

Die mediane Schädellänge beträgt 433 mm bei einer meßbaren maximalen Breite von 363 mm (= 84 % der Länge); es ist anzunehmen, daß der undeformierte Schädel nicht so breit gewesen ist.

607/1947 (Geiseltalsamml. Halle, Taf. 4 – Fig. 20, 21): nur geringfügig deformierter Schädel; fragmentarisch in bezug auf die Schnauzenspitze und den linken Schnauzenrand des Cranium. Ferner fehlen auf der linken Seite Teile des Schädeldaches. Von besonderer Wichtigkeit ist der Fund wegen der undeformierten Erhaltung der Mandibel. Am Condylus retroarticularis des linken Astes ist sogar der mediane Flügel erhalten (während der Flügel rechts ergänzt ist).

Die mediane Schädellänge von 607/1947 ist nicht genau festzustellen, da die Schnauzenspitze fehlt; die Ausmessung des erhaltenen Schädelabschnittes ergibt eine Mindestlänge von 405 mm, die ursprüngliche Länge wird schätzungsweise 425 mm betragen haben. Die Breite des Schädels von 320 mm beläuft sich somit auf rund 75 % der Schädellänge, die hintere Schnauzenbreite von ca. 186 mm ebenfalls auf etwa 75 % der geschätzten Schnauzenlänge von 255 mm, die Schnauzenlänge schließlich auf ca. 60 % der Schädellänge. Von besonderem Interesse ist noch die Größe der externen Mandibularforamen mit einer größten Länge von 74 mm bei einer Breite (senkrecht zur größten Länge gemessen) von maximal 32 mm beim linken und 29 mm beim rechten Foramen. – Die Breite des linken Condylus retroarticularis beträgt einschließlich des medianen Flügels 59 mm; die Länge des Condylus (vom morphologischen Ansatzpunkt unter dem Hinterrand der Gelenkfläche nach hinten gemessen, also die in der Norma lateralis hervortretende Länge) beläuft sich auf ca. 63 mm = ca. 15 % der medianen Schädellänge.

Me 4448 (Taf. 5 – Fig. 24): ursprünglich ein Schädelrest, bei dem ein äußerst fragmentarisches Cranium mit fragmentarischen Mandibelresten verbunden war. Unter Hinnahme einer weiteren Zerstörung der Schädelreste wurden die Knochenfragmente von der san-



digen Sedimenteinsparung zwischen Ober- und Unterkiefer abgesprengt, um so einen Steinkern der Mundhöhle zu erhalten. Dieser zeigt deutlich den Verlauf aller Gaumenstuturen, die Form und Lage der Gaumenfenster sowie Form und (natürlich in negativer Abformung) die Umrandung der Choanenöffnung. Nur die volle Breite und Länge der Pterygoidea ist nicht mehr festzustellen. Aus den eingebackenen Zahnresten und den Abdrücken von Zähnen und Alveolen kann auch noch weitgehend Zahnformel und Bißart ermittelt werden. Der Fund bildet neben dem Holotyp die Hauptgrundlage für die Schädelrekonstruktion.

Vom linken Unterkieferast lassen sich am Steinkern ohne Mühe alle 17 Zähne nachweisen. Auf der rechten Gaumenseite sind neben den 5 Praemaxillarzähnen nur noch 12 Maxillarzähne feststellbar, da am Fund der hintere Maxillareteil fehlte; auf der linken Seite ist sogar nur ein Nachweis bis zum 8. Zahn möglich. Die vom Holotyp bekannte, tiefe Grube lingual vom Zwischenraum zwischen 7. und 8. Maxillarzahn tritt am Steinkern deutlich als Buckel in Erscheinung, im Zwischenraum davor muß aber beim vorliegenden Fund eine weitere Grube vorhanden gewesen sein.

#### Meßwerte zu Me 4448:

Breite des Foramen incisivum . . . . .	21 mm
Länge des Foramen incisivum . . . . .	28 mm
mediale Länge der Maxillaria . . . . .	103 mm
mediale Länge der Palatinumspange . . . . .	100 mm
mediale Länge der Pterygoidea . . . . .	mindestens 80 mm
Choanen-Länge . . . . .	18 mm
Choanen-Breite . . . . .	18,5 mm
maximale Länge der Gaumenfenster . . . . .	107 mm
maximale Breite der Gaumenfenster (senkrecht zur größten Längserstreckung gemessen) . . . . .	53 mm
geringste Entfernung zwischen beiden Gaumenfenstern . . . . .	24 mm
Entfernung zwischen den Vorderecken der Gaumenfenster . . . . .	67 mm
(die folgenden Werte sind an den Knochenresten des Fundes bestimmt:)	
Länge der Unterkiefersymphyse . . . . .	105 mm
maximale Breite der Unterkiefersymphyse (in Höhe des 4. Zahnes) . . . . .	103 mm
mediale Höhe der Symphyse . . . . .	ca. 45 mm

Über die Größe der Zähne orientiert wieder das Sammeldiagramm (Abb. 5).

Neben den geschilderten 5 Funden liegen Unterkieferreste von wenigstens 9 weiteren Individuen vor. Ihre Mandibeläste sind mehr oder minder dicht hinter dem kompakten Symphysenabschnitt abgebrochen und fehlen. Die Tabelle auf folgender Seite zeigt die Länge der erhaltenen Unterkieferabschnitte, gemessen an der Zahl der von vorn nach hinten noch erhaltenen bzw. nachweisbaren Zähne oder Alveolen.

An sonstigen Belegen ist erwähnenswert:

Me 5670: Fragment eines rechten Maxillare (mit anhängendem Ectopterygoidrest). An dem Fund sind 9 Zähne anhand der Alveolen und der erhaltenen Zähne nachweisbar. Die zwei vordersten sind nach ihrer besonderen Größe als 5. und 6. Maxillarzahn zu deuten; da sieben kleinere Zähne auf den 6. folgen, betrug die ursprüngliche Gesamtzahl der Maxillarezähne dieses Fundes sehr wahrscheinlich nur 13.

Me 4268: hinterer (angularer und supraangularer) Abschnitt eines linken Mandibelastes ohne Articulare. Auf der Innenseite ist der nach THENIUS (1955) für Crocodylinen diagnostisch wichtige, mediad gerichtete, lippenartige Umschlag des Angularen zu beobachten.

Me 5513: hinterer (angularer und supraangularer) Abschnitt eines rechten Mandibelastes ohne Articulare; wie Me 4268 ein Beleg für den Angulare-Umschlag und zusammen mit 607/1947 für die Form und Größe des externen Mandibularforamen.

Me 5562: hinterer Abschnitt eines rechten Mandibelastes mit Articulare (ohne Condylus retroarticularis) und Me 5549: isoliertes, rechtes Articulare mit erhaltenem Condylus

(aber abgebrochenem Medianflügel des Condylus). Diese beiden Funde werden angeführt, um zu zeigen, daß die im folgenden Teil beschriebenen morphologischen Einzelheiten im allgemeinen mehrfach belegt sind.

Fundnummer Me	nachweisbare Zahn- bzw. Alveolen-Zahl		größerer Zwischenraum = „Lücke“ zwischen 8. und 9. Zahn <sup>1)</sup>
	linker Mandibelast	rechter Mandibelast	
5344	14	10	Lücke
5640	9	9	Lücke
5644	9	6	Lücke
5645	7	6	kein Befund
5654	8	7	Lücke (nach zugehörig. Mandibel- abdruck) wahrscheinlich
5658	8	7	kein Befund
5666	fehlt	12	keine Lücke
5669	8	8	Lücke wahrscheinlich
6020	11	10	Lücke
5649	9	11	Lücke

= Mandibelabdruck

<sup>1)</sup> Die Angaben über einen Interdentalraum = „Lücke“ hinter dem 8. Zahn sind für die Beschreibung der Zahnformel von Bedeutung.

## 2. 4. Beschreibung von *Asiatosuchus germanicus* n. sp. (vgl. Abb. 4)

### Schädelform

Bei der Beschreibung wird vom „best erhaltenen“ Schädel (Me 5345, Taf. 4–Fig. 19) ausgegangen. Er macht in der Dorsalansicht (Norma verticalis) einen gedrungeneren Eindruck als Schädel bei rezenten Crocodylinen vergleichbarer Größe. Die hintere Breite des Schädels erreicht ca. 80% der Schädellänge. Diese relative Schädelbreite ist bei einem kleineren, also vermutlich jüngeren Individuum wie 607/1947 mit 75% etwas geringer. Zum Vergleich: Bei der einleitend erwähnten fossilen *Prodiplocynodon*-Art liegt der Wert zwischen ca. 70 bis 75%, wie den Angaben und der Abbildung bei Mook (1941) zu entnehmen ist. – Die fragmentarische Erhaltung der Maxillare-Region der beiden genannten Schädel Funde aus Messel läßt die Schnauzenpartie jeweils schlanker und damit länger erscheinen, als sie in Wirklichkeit ist. Die Schnauzenlänge beträgt nach den vorliegenden Untersuchungsbefunden im Mittel rund 65% der Schädellänge. Abgesehen von der typisch krokodilhaften Einschnürung im Bereich der Praemaxillare/Maxillare-Grenze verlaufen die Schnauzenränder ziemlich geradlinig und weisen nur eine schwache Einbuchtung im mittleren Schnauzenteil auf.

In der Seitenansicht (Norma lateralis) tritt an Me 5345 die nach vorn kugelig gerundete Ausbildung der Schnauzenspitze deutlich hervor. Eine Abgrenzung der Schnauzenspitze vom anschließenden Schnauzendach durch eine Abwinkelung oder Umwallung hinter dem unpaaren Nasenloch ist nicht zu beobachten, sie fehlt ebenso bei allen anderen Funden. Die Deformation, die der Schädel erlitten hat, betrifft vor allem die hintere Schädelpartie. Zwar erscheint die Schnauze in der Seitenansicht noch

deutlich durch den schrägen Stirnanstieg gegen das höher gelegene Schädeldach abgegrenzt, doch wirkt das Schädeldach durch die erfolgte vertikale Pressung niedriger, als es in Wirklichkeit ist. Ein Hinweis auf den Grad der Deformation gibt die Verdrückung der nach 607/1947 (Taf. 4 – Fig. 21) und sonstigen Funden recht großen, äußeren Unterkieferforamen zu beinahe schlitzförmigen Öffnungen bei Me 5345. – Besondere Beachtung erfordern die nach hinten gerichteten Condyli der Mandibeläste; sie sind bei dem vorliegenden Schädel Fund nicht erhalten, sondern nur durch 607/1947 (Taf. 4 – Fig. 20, 21) bekannt. Nach dem Befund an diesem Stück setzen die Condyli jeweils recht tief unter dem Hinterrand der Kiefergelenkgruben an, tiefer als dieses bei rezenten *Crocodylinen* der Fall ist. Ferner sind die Fortsätze nur gering nach oben (dorsad) eingekrümmt, was bei heutigen Krokodilen nur an Alligatorinen (z. B. *Caiman crocodilus*) zu beobachten ist, nach der Abbildung von COPE (1882: Abb. 4 = 1883: Taf. 21 – Fig. 1a), aber ebenso bei der generell krokodilhaften, fossilen Art *affinis* MARSH aus dem nordamerikanischen Bridger- (= Mittel-)Eozän vorkommt.

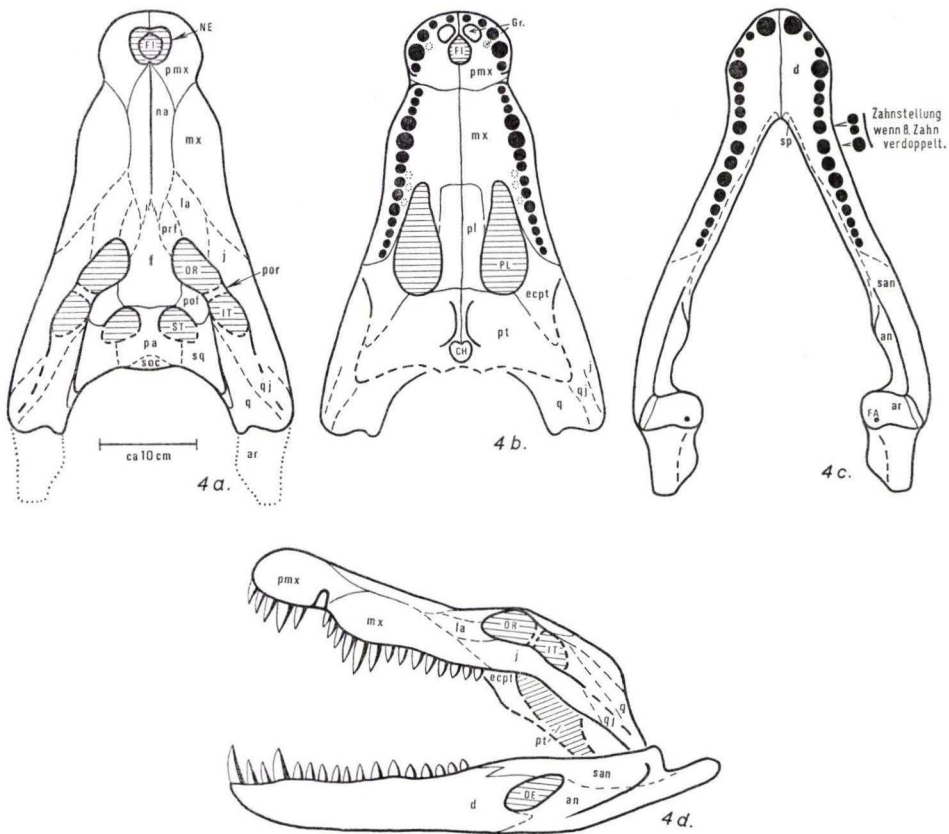


Abb. 4. Schädelrekonstruktion von *As. germanicus*. Erläuterung: wie Abb. 1.



In der Ventralansicht (Norma basilaris) fällt besonders die bereits erwähnte Länge der Symphyse auf, die für ein so breitschädeliges Krokodil überraschend ist. Beim rezenten *Crocodylus intermedius* ist eine ähnliche Symphysenverlängerung mit einer erheblichen Längung der Schnauze verbunden. Bei der fossilen Art ist entsprechend der Schnauzenbreite auch noch der ganze Symphysenabschnitt des Unterkiefers recht breit. Erwähnenswert ist weiterhin das Übergreifen der Oberkieferzahnreihe über den Unterkiefer nicht nur vorn im Bereich der praemaxillaren Schnauzenspitze, sondern auch deutlich im vorderen und mittleren Abschnitt der maxillaren Schnauzenränder. Der Verlauf der Unterkieferäste ist im hinteren Schädelbereich leicht gekrümmt.

### Cranium

Als erste sollen die Schädelöffnungen des Cranium besprochen werden. – Die ziemlich weit vorn auf der Schnauzenspitze gelegene unpaare Nasenöffnung (Naris) ist von abgestumpft-herzförmigem Umriß. Beim Fund Me 5345 ist die Öffnung breiter als lang (s. Taf. 4 – Fig. 19), während bei allen anderen Funden die Länge gleich oder etwas größer als die Breite ist. Diese Verschiedenheit wird als Altersvariation gedeutet. Im Gegensatz zu den gebogenen Vorder- und Hinterrändern, die im Bereich der medianen Sagittalebene des Schädels jeweils ganz geringfügig spornartig in die Nasenöffnung vordringen, verlaufen die Seitenränder der Apertura ziemlich geradlinig. Der Hinterrand der Naris liegt in einiger Entfernung vor und nicht in Höhe der vorderen Schnauzeneinschnürung; diese Eigentümlichkeit teilt die Messeler Form mit *Crocodylus megarhinus* ANDREWS aus dem Alttertiär Ägyptens (ANDREWS 1906: Abb. 85b) wie auch mit den erwähnten Arten „*Cr.*“ *clavis* und „*Cr.*“ *depressifrons* und mit *Brachyuranochampsia eversolei*.

Die beiden Orbitae enden vorn – gegen die Praefontalia und Lacrimalia – in einem abgerundeten Winkel. Insgesamt sind die Augenöffnungen von recht breiter, etwas gestreckter Form, wobei die Streckung durch Deformation der Funde noch betont ist. Die hintere Begrenzung der Orbitae durch die Postorbitalsäulen ist an Me 5345 nur schwierig erkennbar, durch die Deformation wurde der Jugale-Anteil vom Postfrontale-Anteil der Säule abgeschert. Auch 607/1947 gestattet keine genaueren Angaben, doch läßt sich immerhin feststellen, daß die Säulen in der bei Crocodiliden üblichen Weise stufenartig gegen die Außenwand der Jugalia abgesetzt sind.

Gestreckt rundlich sind die Infratemporalfenster. Der Erhaltungszustand des Materials erlaubt noch keine Aussage, ob ein Spina quadratojugale in diese unteren Schläfenfenster reichte. Die hintere Umgrenzung der Fenster wird wahrscheinlich jeweils nur vom Quadratojugale gebildet, das Quadratum scheint nicht beteiligt.

Die Supratemporalfenster sind von rundlich-ovaler Form; ihre größte Ausdehnung zeigen sie nicht parallel zu den Seitenrändern des Schädeldaches, sondern schräg dazu (auf einer durch die Mitte der einzelnen Fenster in Richtung der hinteren Squamosumspitzen verlaufenden Linie).

Das relativ große Foramen incisivum im praemaxillaren Gaumenteil hat bei Me 4448 (Taf. 5 – Fig. 24) ovalen Umriß, es ist hinten etwas breiter gerundet als

vorn. Bei starker Eintiefung der rechts und links vor dem Foramen liegenden Gruben (für den Einschlag des großen rechten und linken I. Unterkieferzahnes) können die Trennwände zwischen Foramen und Grube verschmälert und gegen das Foramen gedrängt sein, daß dieses dann, wie z.B. bei Me 5652 (Taf. 5 – Fig. 23) nach vorn winkelig begrenzt erscheint. Am Fossilmaterial sind die Trennwände gelegentlich nicht erhalten, wodurch eine enorme Vergrößerung des Foramens vorgetäuscht wird, z.B. beim Fund Me 5658 (= Unterkieferrest mit zugehörigem praemaxillaren Schnauzenfragment).

Die nach vorn spitzovalen Palatinfenster (s. Taf. 5 – Fig. 24) erstrecken sich vorn bis in Höhe des 8. Maxillarzahnes. In fast gleicher Höhe liegt übrigens auch der Vorderrand der paarigen Palatinum-Knochenspange, die sich bei dem rezenten *Osteolaemus* ebenfalls nur bis in Höhe der vorderen Gaumenfensterbegrenzung erstreckt. Hinten gegen die Pterygoidea und Ectopterygoidea sind die Fenster breit gerundet.

Die Form der Choanen-Öffnung kann nur anhand des Gaumen-Steinkernes (Me 4448) bestimmt werden. Demnach ist diese innere Nasenöffnung von rundlicher, angedeutet herzförmiger Gestalt und ein wenig breiter als lang. Anzeichen für ein durchgehendes Septum fehlen. Die Öffnung liegt am Ende einer gratartigen Aufbiegung der Pterygoidea entlang der Mediansutur; eine hintere wulstartige Umwallung der Öffnung, wie sie bei rezenten Alligatorinen zu beobachten ist, fehlt allem Anschein nach. Insgesamt ist die Choanenöffnung in Form und Lage recht ähnlich wie von Mook (1927: Abb. 2) für *Cr. megarhinus* dargestellt.

Die Beschreibung der cranialen Knochenelemente ist, wie bereits erwähnt, insofern schwierig, als die Grenzen zwischen einzelnen Knochen bei den Funden stark oblitert waren; durch Kombination der Beobachtungen an verschiedenen Funden läßt sich der Mangel jedoch aufheben. Nicht vollständig ermittelt werden können beim derzeitigen Zustand des Materials die Grenzen zwischen Quadratojugale, Quadratum und Squamosum; der Aufbau der Hinterhauptsfläche ist ebenfalls noch unklar.

Die beiden Praemaxillaria bilden die nahezu halbkugelige Schnauzenspitze; sie umschließen die äußere Nasenöffnung fast vollständig, da im Schnauzendach nur der vorderste Teil der Nasalia gerade an die Nasenöffnung heranreicht. Ein rückwärtiger, spitzwinkliger Ausläufer jedes Praemaxillare (an isolierten Praemaxillare-Funden nicht erhalten) schiebt sich caudad auf jeder Seite zwischen Nasalia und Maxillare ein. Die größte Breite nehmen die Praemaxillaria in Höhe des Naris-Hinterrandes ein. In dieser Beziehung liegen die Verhältnisse also wie z.B. bei *Cr. megarhinus*. Gaumenseitig grenzen die Praemaxillaria entlang einer nach hinten zurückschwingenden, median nur wenig wieder vorspringenden Suture (vgl. Abb. 4b) gegen die Maxillaria.

Die Maxillaria grenzen nur entlang einer relativ kurzen Strecke an die Nasalia, die Praemaxillare-Ausläufer und die nach vorn vorspringenden Lacrimalia drängen sie von den Nasalia ab. Der in der Norma verticalis am breitesten erscheinende Teil der Maxillaria ist jeweils durch eine geringe Aufbeulung gekennzeichnet, die am Messeler Fundmaterial durch die Deformation wenig auffällt, aber an etwa gleich



großen Geiseltalfunden gut zu erkennen ist. Caudad grenzen die Maxillaria an die Lacrimalia und die anschließenden Jugalia.

Die Lacrimalia legen sich vorn so breit an die Nasalia an, daß die Praefrontalia keinen Kontakt mit den Maxillaria haben. Die beiden Nasalia reichen mit dem spitzen Vorderabschnitt gerade bis zum Hinterrand der äußeren Nasenöffnung. Am Typusexemplar ist zu beobachten, daß im tieferen Teil der Nasengrube eine kleine Spitze von jedem Nasale ca. 2 bis 3 mm weit in die Grube vorstößt. Hinter der Naris verbreitern sich die Nasalia rasch und erreichen bereits in ihrem praemaxillar begrenzten Abschnitt die größte Breite. Erst zwischen den Lacrimalia nimmt ihre Breite wieder ab. Die Nasalia enden in zwei Spitzen zwischen Frontale und den Praefrontalia.

Das Frontale zeichnet sich durch seine besondere Breite im Bereich des Spatium interorbitale aus. Im hinteren Teil ist es median eingedellt, also konkav, so daß die Frontale-Ränder gegen die Orbitae ganz leicht aufgebogen erscheinen.

Das an das Frontale anschließende Parietale ist einerseits durch eine besondere Schmalheit zwischen den oberen Schläfenfenstern gekennzeichnet und andererseits dadurch, daß ein median am Schädeldach beteiligter, nach vorn halbmondförmiger Supraoccipitale-Teil und nicht nur der Rand des Schädeldaches das Parietale nach hinten begrenzen.

Postfrontalia und Squamosa bilden den fast gerade verlaufenden Seitenrand des Schädeldaches. Bemerkenswert ist, daß die Squamosa jeweils einen unskulptierten nach hinten reichenden Fortsatz ausbilden, der sich auf das Quadratum legt.

Jugale, Quadratojugale und Quadratum sind, wie bereits erwähnt, in ihrer gegenseitigen Abgrenzung noch nicht zu analysieren. Diese Knochen, vor allem aber Quadratojugale und Quadratum mit dem aufliegenden Squamosum-Fortsatz bilden den weit über den Hinterrand des Schädeldaches hinausragenden Kieferstiel (*Condylus maxillaris*). Gaumenseitig grenzen die Maxillaria in Höhe des 8. Maxillarzahnes gegen die vorn nahezu rechteckige Palatinum-Spange. Diese ist durch die Median-sutur wie üblich zweigeteilt. Der hintere Spangenteil zwischen den breitesten Abschnitten der Gaumenfenster ist nur wenig schmaler als der vordere, maxillar begrenzte Spangenteil.

Die Ectopterygoidea (= Transversa) legen sich, etwa in Höhe des 10. oder 11. Maxillarzahnes beginnend, an die Maxillaria an und bilden so die hintere, äußere Begrenzung jedes Gaumenfensters. Die Verbindung zwischen den Ectopterygoidea und den Pterygoidea ist an Hand der Messeler Funde nicht zu ermitteln; zeigt jedoch nach den Geiseltalfunden keine Besonderheit.

Die Pterygoidea grenzen vorn einmal an die Gaumenfenster und zum anderen längs einer ziemlich geradlinig verlaufenden Sutur an die Palatina. Ihr Hinterrand ist beim Messeler Material nicht erhalten, der Rekonstruktion wurden daher die Befunde am Geiseltal-Material zugrunde gelegt. – Eine Mittelnahrt trennt die beiden Flügelbeine in üblicher Weise. Dicht vor dem Hinterrand durchbricht die bereits geschilderte Choanenöffnung die Pterygoid-Fläche. Wiederholt sei der Hinweis auf die gratartige Aufwölbung der Fläche längs der Mediansutur.



## Mandibel

Der robuste Unterkiefer ist, wie bereits einleitend betont wurde, dadurch charakterisiert, daß die Symphyse der beiden Mandibeläste außerordentlich lang ist, die beiden Dentalia sind bis in Höhe des 7. Zahnes verwachsen. Die größte Breite erreicht die Symphysenpartie der Mandibel allgemein in Höhe des 4. Zahnes. Normalerweise nimmt die Breite dann bis in Höhe des 7. Zahnes wieder ab, allem Anschein nach um so stärker, je kleiner das Individuum ist. So beträgt diese hintere Breite z. B. bei Me 5640 (= isolierter Unterkieferrest) mit 88 mm langer Symphyse rund 90% der größten Breite. Der 126 mm lange Symphysenabschnitt des Typus-Exemplars (Taf. 5 – Fig. 25) dagegen ist nicht mehr hinten eingeschnürt, hier erscheint die Symphyse sogar etwas breiter als weiter vorn.

Die Splenialia sind geringfügig mit in die Symphyse einbezogen.

Das Dentale jeder Seite reicht wie üblich bis zum Foramen externum zurück und verzahnt sich oberhalb von diesem mit dem Supraangulare und unterhalb mit dem Angulare. Das Foramen ist von ovaler Form: hinten spitzer gerundet als vorn. Seine maximale Breite ist größer als die Breite der über dem Foramen liegenden supraangularen Knochenbrücke. Der genaue Verlauf der Sutura zwischen Angulare und Supraangulare ist noch nicht völlig geklärt.

Hingewiesen wurde bereits auf die lippenartige Umbiegung des Angulare auf der Innenseite der Kieferäste, die für *Crocodylus* und *Tomistoma*, also für Vertreter der Crocodylinen, typisch ist. Der Verlauf der medianen Flügelränder der Articularprocessi ist dagegen konvex, also alligatorhaft; unter den rezenten Crocodylinen zeigt als Ausnahme *Osteolaemus* ebenfalls konvexe Ränder. Der Erhaltungszustand des Fossilmaterials täuscht häufig einen konkaven Randverlauf vor, wenn die ausgedünnten Flügel abgebrochen sind. Entscheidend war jedoch der Befund von 607/1947, wo ein Flügel vollständig erhalten ist.

In den artikularen Gelenkpfannen ist beim vorliegenden Material (z. B. Me 5549) ein Foramen aerum festzustellen (Bedeutung: siehe WETTSTEIN 1937: 276).

Über die Coronoidea auf den Innenseiten der Unterkieferäste gibt das vorliegende Messel-Material keine Auskunft.

## Skulptur der Schädelknochen

Die Schädelknochen der neuen Art zeigen eine Skulpturierung, die grundsätzlich der bei rezenten Crocodylinen ähnelt. Hervorgehoben sei, daß sich keine besonderen Rauigkeiten auf den Knochen am Vorderrand der Orbitae finden. Bemerkenswert ist die grobmaschige Skulptur des Frontale (im Gebiet des Spatium interorbitale und im hinteren Frontale-Abschnitt) durch wenige, große Gruben. Unter den geologisch etwa gleichalten Funden ist eine ähnliche, aber nicht so betont großmaschige Prägung bei *Brachyuranochampsia zangerli* Mook (1962: Abb. 1) vorhanden. Ferner sei erwähnt, daß bei der Messel-Art wie üblich die relativ glatten Dentalia im Vorderabschnitt der Mandibel von zahlreichen Gefäßlöchern durchbohrt sind. Eine sehr kräftige Skulp-

tierung weisen die Mandibel-Abschnitte hinter dem äußeren Unterkiefer-Foramen auf. Die Oberfläche ist hier durch langgestreckte, unregelmäßig begrenzte, tiefe Gruben geprägt. Die Condyli mandibulares dagegen sind wie bei anderen Krokodilen wieder völlig glatt.

### Dentition

Die Zähne der untersuchten Krokodilart unterscheiden sich je nach ihrer Stellung innerhalb der Zahnreihen wie bei vielen Arten hauptsächlich in ihrer Stärke. Morphologische Unterschiede in der Gestalt der Zahnkronen sind lediglich in dem Maße wie bei Crocodylinen normaler Schnauzenlänge ausgeprägt.

Die Kronenform der Zähne ist im allgemeinen bei fast kreisrundem Querschnitt spitzkegelig. Mesial und distal ist eine ganz schmale, schneidenartige Kante an den Kronen ausgebildet. Diese Kanten setzen nicht genau auf dem mesialen bzw. distalen Meridian der Krone, sondern erst ein geringes Stück lingualwärts von diesem an; dadurch erscheint die linguale Seite der Krone zwischen den Kanten schwächer gewölbt als die äußere. Die Zähne der vorderen Kieferabschnitte sind lingualwärts eingebogen; die generell nicht mit Kanten versehenen röhrenförmigen Zahnwurzeln stecken in ebenso gekrümmten Alveolen. Diese Alveolen sind hier von bemerkenswerter Tiefe; im Symphysenabschnitt des Unterkiefers beispielsweise reichen die Alveolen des 4., 5. und 6. Zahnes, dicht unter der Außenwand des Kiefers verlaufend, bis in die Nähe der Symphysenfuge, wie an dem zerbrochenen Rest von Me 4448 zu beobachten ist.

Etwa von der Mitte der Zahnreihe jedes Mandibelastes und ebenso von der Mitte jeder maxillaren Zahnreihe an nimmt nach hinten ganz allmählich der labial-linguale Durchmesser der Zähne geringfügig ab, so daß die Zähne dann elliptischen Querschnitt haben. Gleichzeitig ändert sich allmählich die Form ihrer Kronen, diese werden stumpfkegeliger und sind dann jeweils durch eine schwache Einschnürung vom Wurzelteil abgesetzt.

Eine unauffällige, erst bei Lupenvergrößerung sicher erkennbare Kronenskulptierung erfordert einige Anmerkungen. Zahlreiche engstehende, nur wenige zehntel-millimeterdicke Runzeln überziehen die Zahnkronen. Die Runzeln sind im allgemeinen auf die Kronenspitze ausgerichtet, Runzeln nahe der mesialen und distalen Kronenkanten aber schwenken aus ihrem meridional aufsteigenden Verlauf um und legen sich quer auf die Kantenränder. Diese erhalten dadurch eine äußerst feine, senkrecht zu den Kanten stehende ganz enge Berippung, die mit bloßem Auge nicht mehr zu erkennen ist.

Diese Form der Kantenskulptierung findet sich nicht nur bei der neuen Art, sondern ist auch sonst zu beobachten: so z. B. bei einem Teil der Krokodilfunde aus dem Alttertiär von Monteviale/Venetien (Material im Geol. Paläont. Inst. Padua), die vielleicht zu „*Crocodylus*“ *vicetinus* LLOY gehören.

In den Beschreibungen von *vicetinus* aus dem Eozän des Monte Bolca (vgl. Abschn. 1.7.2) durch LLOY (1865:394) und FABIANI (1912:204) werden die Kronenkanten nur als „seghettati“ (= gekerbt) oder etwas genauer, als mit einer für das unbewaffnete Auge

nicht sichtbaren „crenellatura“ (= Auszackung) versehen, geschildert. Nach der Abbildung bei FABIANI (1912: Taf. – Fig. 2b) ist es aber nicht ausgeschlossen, daß diese Art mit der von Messel in der Kronenskulptur übereinstimmt. Leider ist das vorerst einzig sichere Material von *vicetinus*, der Holotypus (lt. freundl. Mitt. von Herrn Dr. G. BARIOLI, Mus. Civ. Vicenza) 1945 durch Kriegereignisse zerstört worden, so daß dieser Punkt nicht nachgeprüft werden kann, solange eine vollständige Revision des verstreuten Krokodilmaterials vom Monte Bolca aussteht. – Es ist noch darauf hinzuweisen, daß die erwähnten Funde von Monteviale nicht zu „*Cr.*“ *monsvialensis* zu stellen sind, einem nach FABIANI (1914:233) ausdrücklich glattzahnigen Krokodil.

Ergänzend sei betont, daß es sich bei der altbekannten Zahnkantenähnelung bei *Pristichampus rollinoti* (GRAY 1831) um eine wirkliche „Zackung“ handelt, die sich von der oben geschilderten Randausbildung deutlich unterscheidet.

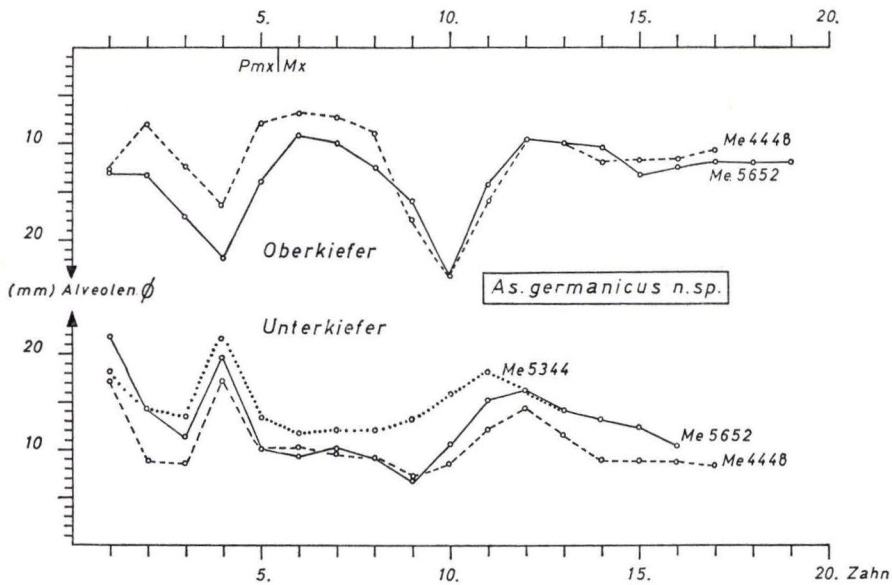


Abb. 5. Diagramm der „Zahngrößen“ (= mesiodistalen Alveolen-Durchmesser) bei *Asiatosuchus germanicus*.

Größe und Zahl der Zähne: Von den 5 Praemaxillärzähnen ist jeweils der 4. Zahn der größte (vgl. Abb. 5); etwa gleichgroß wie dieser ist dann der 4. Maxillärzahn. Von Bedeutung ist aber noch die Tatsache, daß der 5. Maxillärzahn den 4. etwas an Größe übertrifft, was eine Zuordnung der Species zu den Crocodylinae bekräftigt.

Die Gesamtzahl der Maxillärzähne beläuft sich nach dem Befund an Me 5652 (= Typus) auf 14, während der Befund an Me 5670 (wie auch an Geiseltalfunden der gleichen Art) nur 13 Zähne ergibt. Dieser Unterschied ist nicht weiter von Bedeutung, gleichgroße Variation findet sich bei fast allen rezenten Vertretern der Gattung *Crocodylus*.



Im Unterkiefer ist jeweils der 4. Zahn als „Eckzahn“ wie bei den meisten Krokodilen am stärksten. Bemerkenswerterweise ist der 1. Zahn im allgemeinen fast gleichstark ausgebildet. Die relative Größe dieses 1. Zahnes scheint altersvariabel zu sein. So sind die Alveolen für den 1. Zahn bei einem sehr großen Tier wie Me 5652 mit ca. 21 mm Durchmesser sogar etwas größer als die für den 4. Zahn mit ca. 19,5 mm. Bei einem kleinen Individuum wie Me 5640 ist der 1. Zahn mit nur ca. 15 mm deutlich schwächer als der 4. Zahn mit bereits 17 mm Durchmesser. Die Größe des 4. Zahnes erreicht keiner der folgenden Zähne. Im „Normalfall“ ist von den Zähnen im hinteren Abschnitt der 11. Zahn noch einmal etwas kräftiger ausgebildet, aber nicht so stark wie der vierte. Der „Normalfall“ ist übrigens dann gegeben, wenn hinter dem 8. Zahn ein größerer Zwischenraum zum folgenden Zahn liegt. In einigen Sonderfällen (siehe Liste im vorhergehenden Abschnitt über das Fundmaterial) folgt unmittelbar auf den 8. Zahn ein weiterer kleinerer Zahn und dann erst eine Lücke, die aber wesentlich kleiner als normal ist. Es hat also eine „Verdoppelung“ des 8. Zahnes stattgefunden (vgl. Abb. 4c). Dementsprechend kann erwartet werden, daß dann der positionsmäßig „11.“ Zahn, numerisch der 12. Zahn, kräftiger ausgebildet ist, was sich tatsächlich beobachten läßt. Dieser Zahn liegt übrigens auf dem Kulminationspunkt einer kaum merklichen Hebung der Mandibeloberfläche. Hinter dem Zahn folgen noch 4 (Me 5652) bis 5 Zähne (Me 4448), so daß sich die Gesamtzahl der Zähne eines Unterkieferastes im Normalfall theoretisch auf 15 oder 16, beim geschilderten Sonderfall auf 16 oder 17 belaufen wird. Eine Mandibel mit nur 15 Zähnen pro Ast ist aber noch nicht bekannt.

Zusammenfassend ergibt sich die Zahnformel der Art dann zu  $\frac{5 + 13 \text{ bis } 14}{16 \text{ bis } 17}$

Nachzutragen ist noch, daß an einem Fund (Me 5362) einer anderen Krokodilart (*Diplocynodon ebertsi*) aus Messel, ebenfalls eine von der Norm abweichende Verdoppelung eines Unterkieferzahnes ähnlicher Position festzustellen ist. Bei diesem Fund ist die Verdoppelung auf nur einen Kieferast beschränkt, was dafür spricht, daß die Erscheinung durchaus intraspezifischer Natur ist. Erwähnt sei bereits in diesem Zusammenhang, daß von „Cr.“ *depressifrons*, mit einem der neuen Messel-Art ähnlichen Unterkiefer, sowohl der Normalfall (PLANTE 1870:Taf.1) als auch die Verdoppelung des 8. Zahnes (BLAINVILLE 1855:Taf.6, LERICHE 1899:Taf.1) bekannt sind, während der bisher einzige Fund von *Asiatosuchus grangeri* wohl gerade die Verdoppelung zeigt (MOOK 1940:Abb.1).

Die Bißweise der neuen Krokodilart ist nicht typisch für Crocodylinen. Die Unterkieferzähne, die den maxillaren Oberkieferzähnen gegenüberstehen, schlagen mit ihren Spitzen nicht zwischen die Maxillarzähne ein, sondern wie die direkte Beobachtung (an 607/1947) und die grubenförmigen Eindrücke von Unterkieferzahnspitzen in der maxillaren Gaumenfläche zeigen, hat der Biß alligatoride Züge. Die Unterkieferzähne schlagen – abgesehen vom allervordersten Maxillarabschnitt – lingual von den Maxillarzähnen ein. Diese Bißform der Messel-Art, die sich z. B. auch bei „Cr.“ *clavis* findet, ergibt sich zwangsläufig aus der relativen Schmalheit der vorderen Mandibelpartie als Folge der Symphysenverlängerung.

## 2.5. Vergleich von *Asiatosuchus germanicus* n.sp. mit anderen Arten

Um zu einer genauen und in der Bestimmungspraxis auch anwendbaren Diagnose der geschilderten Art zu gelangen, werden im folgenden die Ergebnisse aus der vorangehenden Beschreibung mit den Resultaten verglichen, die von etwa gleichalten ähnlichen Krokodilen vorliegen, und soweit erforderlich in ihrer taxionomischen Bedeutung diskutiert. Im einzelnen sollen vor allem der Messel-Art diejenigen Krokodile gegenübergestellt werden, die trotz relativ großer Schnauzenbreite eine Symphysenverlängerung aufweisen.

Schon nach MOOK (1940) ist die Gattung *Asiatosuchus* durch eine Zahl von 17 (und ?mehr) Zähnen je Unterkieferast von rezenten Vertretern der Gattung *Crocodylus* zu unterscheiden. Normalerweise finden sich bei diesen bis zu 15 und lediglich bei den schmalschnauzigen Arten *Cr. intermedius* und *Cr. cataphractus* maximal 16 Zähne pro Ast. Siebzehn Zähne hat dagegen ein Teil der Messel-Funde, diese Zahl wird durch eine Verdoppelung des 8. Zahnes erreicht, die vermutlich ebenso beim Typus von MOOK vorliegt. Die Normalzahl für die Messel-Funde beträgt jedoch nur 16 Zähne; der Vergleich der Zahnanzahl mit den Zahnpositionen bei rezenten Arten läßt erkennen, daß der gegenüber einem breitschnauzigen Krokodil zusätzliche 16. Zahn im hinteren Abschnitt der mandibularen Zahnreihe an noch nicht näher faßbarer Position hinzugekommen ist.

Ein den Messel-Funden und der *Asiatosuchus*-Typusart gemeinsames Merkmal ist mit der Zahnzahl gewonnen. Ein weiteres noch wichtigeres stellt die Verlängerung der Symphyse dar. Sie erstreckt sich bei *Asiatosuchus grangeri* bis zum 6. Zahn, bei der neuen Art bis zum 7. Zahn. Wohl im Vergleich zur taxionomischen Wertung der Symphysenverlängerung beim rezenten *Cr. intermedius* sah MOOK die Symphysenverlängerung als Artmerkmal an; unter Berücksichtigung der Tatsache, daß diese Verlängerung bei einer Gruppe (siehe weiter unten) einander ähnlicher, aber artlich zu trennender Tertiärformen auftritt, möchte ich die Symphysenverlängerung nur noch in bezug auf ihre relative Länge als Species-Merkmal bewerten. Bemerkenswert ist der tertiären Arten gemeinsame, nicht *crocodyluse*hafte, tiefe Ansatz der Condylus mandibularis.

Während bei MOOKS Typusart *As. grangeri* die Splenialia nicht an der Symphyse beteiligt sind, sind sie bei der Messel-Art, bedingt durch die etwas größere Symphysenlänge, gerade noch einbezogen. Die Zähne des *grangeri*-Typus verglich sodann noch auf meine Bitte dankenswerterweise Prof. COLBERT im Amer. Mus. New York mit einem der Zähne vom Messel-Material. Die Untersuchung ergab, daß *As. grangeri* glatte Zahnränder hat, womit ein weiteres artliches Unterscheidungsmerkmal gewonnen ist.

Eine wie bei *As. grangeri* bis in Höhe des 6. Zahnes verlängerte aber dabei nicht ganz so breite Symphyse ist ebenfalls eines der auffälligsten Merkmale von „*Crocodylus*“ *clavis* COPE. Nach den Angaben von COPE (1882:Abb. 5 = 1883:Taf. 22 - Fig. 1, 2) und MOOK (1933) zu schließen, ist der Schädel dieses Krokodils gestreckter als beim Messel-Material, die hintere Breite des Cranium beträgt nur ca. 55 bis 60% der medianen Länge. Die Naris ist länglich oval, die Achsen der Längsausdehnung der



großen Supratemporalfenster konvergieren nach hinten im Gegensatz zur Divergenz bei der Messel-Art. Auch die Palatinfenster sind von anderer Form und das Schädeldach ist seitlich durch gerade, einander parallele Ränder begrenzt.

Die gattungsmäßige Einordnung von „*Cr.*“ *clavis* scheint revisionsbedürftig, wie MOOK (1933:7) bereits feststellte, da auch diese Art wahrscheinlich 17 (oder 18) Zähne je Unterkiefer besitzt, sich durch einen für Crocodylinen untypischen Biß auszeichnet und außerdem einen konvexen Rand der mediad ausgebreiteten Articularflügel zeigt, also *Asiatusuchus*-Merkmale aufweist.

Die nur auf einem schlecht erhaltenen Unterkiefer basierende Art „*Atacisaurus*“ *crassiproratus* ASTRE besitzt nach den Angaben des Autors (1931:42) eine Symphyse, die bis in Höhe des 8. Zahnes reicht, also bei den hier besprochenen Arten am längsten ist. Die Zahl der Zähne pro Mandibelast scheint jedoch kleiner: 15 oder ?16.

Die Gattung „*Atacisaurus*“ ist nach den wenigen Fossilresten, die durch den Autor bekannt sind, recht problematisch. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Fällen sind vorerst keine Merkmale ersichtlich, die einer Zuweisung der Typusart *At. glareae* zu *Crocodylus* entgegenstehen. So ähnelt die Typusart in den Schädelproportionen durchaus dem rezenten *Cr. intermedius*. Die von ASTRE gleichzeitig begründete Art „*At.*“ *crassiproratus* besitzt jedoch einen wesentlich größeren Öffnungswinkel der Mandibeläste als die erste Art, so daß auf einen anders proportionierten Schädel zu schließen ist; womit die Zugehörigkeit von *crassiproratus* zu dem hier diskutierten Formenkreis wahrscheinlich ist.

„*Crocodylus*“ *depressifrons* weist nach der Typus-Abbildung von BLAINVILLE (1855: Taf. 6 = seitenvertauscht GERVAIS 1859:Taf.58) recht große Ähnlichkeit mit der Messel-Art und ebenso mit *As. grangeri* auf. Der Schädel von *depressifrons* dürfte etwas gestreckter als bei den beiden obigen Arten sein (die Breite wird ungefähr zwischen 60 bis 70% der Länge betragen).

Die teilweise auf Rekonstruktion beruhende Abbildung von BLAINVILLE scheint insofern nicht ganz zutreffend, als die Kieferstiele etwas zu stark nach außen divergieren, was nur mit schräg zueinander liegenden und damit in ihrer Funktion gehemmten Kiefergelenkachsen vereinbar wäre.

Die Articularprocessi setzen tief an, auch Form und Lage der Naris ist ganz ähnlich wie bei der Messel-Art. Greifbare Unterschiede zu dieser bestehen in der um eine Zahnbreite kürzeren Symphyse, ferner in der geringeren Breite des Spatium interorbitale; die stärkere Einschnürung der Schnauzenränder dagegen kann nach den Feststellungen von KAELIN (1933:683) an rezenten Krokodilen individuell, d.h. altersbedingt sein. Die Nasalia erreichen bei *depressifrons* caudad und nicht vorn ihre größte Breite. Gegenüber der Messel-Art deutet die Abbildung von BLAINVILLE auf eine geringere maximale Breite der Symphysenregion des Unterkiefers. Als Fazit ergibt sich, daß *depressifrons* gattungsmäßig *Asiatusuchus* zumindest sehr nahesteht. Bis zu einer genauen Revision ist die Art daher im Sinne offener Namengebung als

*Crocodylus? depressifrons*

zu bezeichnen.

Gegenüber der Messel-Art ist der Schädel von *Brachyuranochampsia eversolei* ZANGERL mit einer Breite von ca. 55% der Länge wesentlich gestreckter und zeigt einige Merkmale, die sein Autor (1944:82) als Indizien für eine nähere Verwandt-



schaft zu *Tomistoma* ansieht. Von diesen ist wirklich einzigartig der geradlinige Verlauf der Maxillaria/Palatinum-Sutur quer über die Palatinumspange zwischen den Gaumenfenstern; die Form der Palatinfenster findet sich jedoch auch bei der Messel-Art wieder. Aufgrund der Eindrücke der Mandibularzähne im Gaumen weicht der Biß ebenfalls noch vom *crocodylinen* Typ ab. Die Nasalia von *Br. eversolei* verjüngen sich aber nach vorn besonders stark und dazu reichen die Praemaxillare-Ausläufer sehr weit zurück. Die Mandibel dieser Art, zu der die Messelfunde nur noch wenige Beziehungen haben, ist unbekannt. Die ferner von MOOK (1962) zu *Brachyuranochampsia* gestellte Krokodilart *zangerli* zeigt ebenfalls eine gestrecktere Schädelform.

*Prodiplacynodon langi* MOOK ist, wie schon früher erwähnt, eine der Messel-Art in den Schädelproportionen sehr ähnliche Form. Nach der Beschreibung von MOOK (1941:2) sollen hier der 4. und 5. Maxillarzahn von einander ähnlicher Größe sein, ein Merkmal, wie es ebenfalls bei der im Tertiär verbreiteten Gattung *Diplacynodon* auftritt (deren Vorläufer aber die Art keinesfalls ist). Entsprechend den Eindrücken der Unterkieferzähne ist wiederum auf einen für *Crocodylinen* nicht typischen Biß und somit auf eine besondere Unterkieferform zu schließen. Ein Unterscheidungsmerkmal gegen die Messelart bildet der *caiman*-ähnliche, kräftige Interorbitalwall, wie er bei den hier besprochenen Krokodilarten nur noch in schwächerer Form bei *Brachyuranochampsia* auftritt. Die Supratemporalfenster sind in transversaler Richtung und nicht schräg zu den Seitenrändern des Schädeldaches gestreckt; der Narishinterrand liegt nicht weit von der vorderen Schnauzeneinschnürung entfernt, sondern fast in gleicher Höhe mit dieser.

Mit *Crocodylus megarhinus* ANDREWS zusammen besitzt die Messel-Art noch einen weit vor der vorderen Schnauzeneinschnürung liegenden Narishinterrand und weit nach vorn reichende (aber anders gestaltete) Palatinfenster bei kurzer Palatinumzunge. In anderen Merkmalen besteht keine Gemeinsamkeit mehr, so hat *Cr. megarhinus* nach Zahneindrücken im Oberkiefer vermutlich typisch krokodilhaften Biß.

Naheliegend ist es, die Messelart schließlich noch mit „*Crocodylus*“ *vicetinus* LIOY 1865 (ergänzend beschrieben durch SACCO 1896, Taf. – Fig. 1: erste Typus-Abbildung, und ausführlich durch FABIANI 1912, Taf.: neue Typus-Abbildung) zu vergleichen, da beide Arten sehr wahrscheinlich gleichartig skulptierte Zähne besitzen. Wie schon oben dargelegt, ist diese Gegenüberstellung wegen Verlustes des Holotypus von „*Cr.*“ *vicetinus* schwierig. Die Untersuchung eines Gipsabgusses dieses Typus (im Geol. Paläont. Inst. Padua, ein weiterer Abguss im Inst. Turin und im Naturhist. Mus. Verona) ergab:

1. Schädelbreite ca. 210 mm (unter Berücksichtigung der Schädeldeformation)  
= ca. 65 bis 70% von 2.
2. mediane Schädelhöhe 315
3. hintere Schnauzenbreite ca. 145 = ca. 75% von 4.
4. Schnauzenlänge ca. 195 = ca. 60 bis 65% von 2.

Das Cranium ist also gestreckter als bei den Messel-Funden; berücksichtigt werden muß aber die geringere Schädelhöhe des Bolca-Fundes, ein zu den Messel-Funden gleichgroßes Exemplar hätte vielleicht einen breiteren Schädel gehabt. Der von

FABIANTI in seiner Rekonstruktion (1912:203, Abb. C) eingetragene Praemaxillardurchbruch der ersten Mandibelzähne beruht vermutlich nur auf einer Analogieannahme, am Abguß kann er nicht beobachtet werden. Ein deutlicher Unterschied gegenüber den Messel-Funden ist die starke (durch die Deformation des Schädels vermutlich noch verstärkt in Erscheinung tretende) wulstartige Verdickung der Schädeldachränder. Gleichzeitig sind die Seitenränder der Dachplatte nach außen konvex vorgezogen im Gegensatz zum ziemlich geraden Verlauf bei den Messel-Funden, von denen ein Fund sogar noch stärker deformiert ist. Ein Vergleich der Mandibeln ist anhand des Gipsabgusses nicht möglich. – Ein Bolca-Fund jedoch von etwa gleichen Dimensionen wie der vernichtete Holotyp ist im Naturhist. Mus. Verona erhalten. Der Schädel des Skelettes ist erst ventral freipräpariert, läßt aber bereits die für *Asiatosuchus* typische, lange Unterkiefersymphyse erkennen.

In diesem Zusammenhang muß darauf hingewiesen werden, daß der von LIOY (1896:766) erwähnte Bolca-Unterkiefer in Wien, in der Sammlung des Geol. Paläont. Inst. der Universität noch vorhanden ist. Das „*Crocodylus Vicentinus*“ (Lignit von Bolca, Geol. Samml. Wiener Hochschule, 1864/5 X. 5) etikettierte Stück stammt aber von einem Vertreter der zu *Asiatosuchus* grundverschiedenen Krokodilgattung *Allognathosuchus*. Entsprechend ist der von SACCO (1896, Fig. 3 a + b) abgebildete Fund im Geol. Paläont. Inst. Turin zur gleichen Gattung zu stellen.

Am Schluß dieser vergleichenden Betrachtung bleibt nur noch „*Diplocynodon*“ *haeckeli* zu erwähnen. Diese Art basiert auf einem Fund aus alttertiären Schichten von Sieglitz bei Camburg a. d. Saale, ca. 20 km NE Jena.

Die Schichten wurden ursprünglich oligozän datiert; Herr Prof. Dr. F. DEUBEL † (Jena) teilte mir freundlicherweise mit, daß heute die Fundschichten etwa an die Grenze Ober-/Mitteleozän zu stellen sind.

Dieser einzige Fund der Art wurde 1945 in Jena durch einen Luftangriff zerstört, so daß nur die Beschreibung durch v. SEIDLITZ 1919 (1917: nur Name + Abb.) für einen Vergleich verfügbar ist.

Die Abbildung (1919:354) und die Tafelfiguren (1919:Taf.22) zeigen eine große Ähnlichkeit mit der Messel-Art in dem bei *haeckeli* einzig damals erhaltenen vorderen Schnauzenteil. So entsprechen sich Skulptur, Narislage und Narisform weitgehend. Auch hat der Beschreibung zufolge ein ähnlicher Symphysenbau vorgelegen, die Symphyse reichte mindestens über den 6. Zahn hinaus (1919:356). Nur die Rekonstruktion der Praemaxillar/Maxillar-Sutur in der Abbildung gibt einen unterschiedlichen Verlauf an (ist aber vielleicht nicht ganz richtig getroffen). Ferner muß der Fund etwa die Größe von Me 5652 besessen haben. Für die Zähne führt SEIDLITZ (1919:357) eine nur mit der Lupe sichtbare, genarbte Oberfläche an, macht aber keine Angaben über die Kronenkanten.

Ein Beweis für eine schon nach geographischen Gesichtspunkten zu vermutende Identität mit der Messel-Art läßt sich also noch nicht führen; die Narisform allein ist nicht beweiskräftig, tritt sie doch ähnlich z. B. bei „*Cr.*“ *vicetinus* und *depressifrons* auf. Keinesfalls gehört die Art zur Gattung *Diplocynodon*, das wirklich entscheidende Gattungsmerkmal (einer gleichkräftigen Ausbildung von eng aneinandergerückten 3. und 4. Unterkieferzähnen) fehlt, wie SEIDLITZ selbst feststellte (1919: 365). Mög-



licherweise wird es sich bei weiter fortgeschrittenem Kenntnisstand der tertiären Krokodilfauna zeigen, daß die Artbeschreibung durch v. SEIDLITZ nicht mehr ausreicht, um die Species aufrechtzuerhalten. Vorerst scheint es noch nicht berechtigt, die Art einzuziehen, aufgrund der Ähnlichkeiten zu *Asiatosuchus*-Funden wird sie aber neu eingeordnet als: *Asiatosuchus? haeckeli* (SEIDLITZ 1917).

## 2. 6. Diagnose von *Asiatosuchus germanicus* n. sp.

Für die Gattung *Asiatosuchus* Mook 1940 resultiert aus dem Vergleich mit anderen Formen und der Analyse der neuen Funde folgende (nach Art. 61 der Internat. Regeln Zool. Nomenklatur 1962 zulässige) Neufassung der Diagnose.

### Genus-Diagnose:

Der Gattung *Crocodylus* nahestehend in bezug auf die Merkmale einer nach außen offenen Oberkieferische für den 4. Unterkieferzahn, der nicht mehr als 19 Zähne tragenden Oberkieferbezaehlung, der mediad gerichteten Umbiegung des Angulare-Innenrandes sowie bezüglich der geringeren Größe des 4. Maxillarzahnes gegenüber dem 5. Zahn. Von *Crocodylus* abweichend ist die *osteolaemus*-artige Lage des Palatinum-Vorderrandes etwa in Vorderrandhöhe der Palatinfenster, der alligatorinenhafte tiefe Ansatz der Condyli mandibulares und der konvexe Rand der medianen Condylusflügel. Jeder Unterkieferast besitzt bis 17 (oder evtl. bis 20)<sup>1)</sup> Zähne. Die Symphyse reicht bis in Höhe des 6. oder 7. Zahnes zurück.

### Species-Diagnose:

Merkmale der Gattung; ferner bis 17 Unterkieferzähne, Symphyse bis in Höhe des 7. Zahnes reichend. Zahnkanten fein transversal gerippt (nur mit Lupe erkennbar). Mandibelfenster größer als bei *As. nanlingensis* YOUNG. Die Schädelbreite beträgt 75 bis 80% der medianen Schädellänge (bei einer Schädellänge um 400 bis 500 mm). Die ziemlich geraden Seitenränder des Schädeldaches divergieren caudad. Das Spatium interorbitale ist ungefähr gleich breit wie die maximale Breite einer Augenöffnung.

## 2. 7. Vorkommen

*Asiatosuchus germanicus* ist aus dem Mitteleozän (= Lutet.) von Messel und (siehe 2. 9) aus untereozänen Schichten (Ypres.) im Geiseltal belegt.

Da die Typusart *As. grangeri* aus dem Obereozän der Mongolei stammt, ist für die Gattung somit eine vertikale Verbreitung durch das ganze Eozän wahrscheinlich. Andere dieser Gattung zumindest sehr nahestehende Krokodile aus dem europäischen und nordamerikanischen Tertiär gehen nach oben ebenfalls nicht über das Eozän hinaus, reichen aber noch tiefer herab, wie z. B. die erwähnten Funde von „*Crocodylus?*“ *depressifrons* aus dem Sparnacium des Pariser Beckens. Auch für *As. nanlingensis* wird paläozänes Alter angenommen (YOUNG 1964: 199).

<sup>1)</sup> Zahl der Zähne bei der kürzlich aus dem chinesischen ?Paläozän beschriebenen Art *As. nanlingensis* YOUNG 1964 nicht sicher bekannt.



## 2. 8. Phylogenetische Position

Wie aus dem Vergleich der Messel-Art mit anderen spätkretazischen und vor allem fröhertären Arten deutlich hervorgeht, gehört *Asiatosuchus germanicus* einem Formenkreis an, dessen einzelne, oben im Vergleich geschilderten Vertreter durch gemeinsame Merkmale verbunden sind. Aus diesem Spektrum mehr oder minder crocodyliner Arten haben sich dann die heutigen Vertreter der Gattung *Crocodylus* herausdifferenziert; wer jedoch als Vorfahr der rezenten Arten im einzelnen in Frage kommt, kann anhand des bis heute publizierten, fossilen Krokodilmaterials noch nicht gesagt werden; für die Spanne zwischen älterem Tertiär bis zu den nordindischen Siwalik-Funden von LYDEKKER (1886) fehlen ausreichende Belege. So ist das von PILGRIM (1912:78, Taf. 26 + 27) als *Cr. bugtiensis* beschriebene craniale Fragment aus dem frühen Jungtertiär (etwa Burdigal) der westpakistanischen Bugti Hills viel zu unvollständig, um die Überlieferungslücke zu überbrücken. Die gleiche Schwierigkeit besteht auch weiterhin in bezug auf den Anschluß der geschilderten Formen an ältere kretazische und jurassische Krokodile.

Generell ist damit zu rechnen, daß die Evolution von den alttertiären Arten zu rezenten *Crocodylus*-Arten allem Anschein nach nicht in Mitteleuropa erfolgt ist. Wie schon an anderer Stelle angedeutet (BERG 1964b: 331) ist hier im Tertiär ein allmähliches Verschwinden von Krokodilen aus dem Faunenbild festzustellen. Bereits im älteren Neogen ist nördlich der Alpen nur noch das Vorkommen von *Tomistoma* neben *Diplocynodon* gesichert; aus Südeuropa, und zwar aus dem Pont. der Toscana kennen wir dagegen *Crocodylus bambolii* RISTORI 1890, ein Krokodil, das tatsächlich als Vorläufer des Nilkrokodiles anzusehen ist.<sup>1)</sup> Ob die Monte Bamboli-Art aber autochthon ist oder ein Zuwanderer, diese Frage läßt sich ebensowenig beantworten wie die gleiche Frage nach der Herkunft von *Asiatosuchus*.

## 2. 9. Funde von *Asiatosuchus germanicus* n. sp. aus dem Geiseltal

(In der Geiseltalsammlung des Museums für Mitteldeutsche Erdgeschichte, Halle a. d. Saale).

Die Braunkohlen des Geiseltalbeckens (ca. 20 km SW Halle) wurden bislang für nur wenig älter als der Messeler Ölschiefer angesehen (Schlüsselliteratur zur Geiseltalfundstätte: KRUMBIEGEL 1959:150f) und ins ältere Lutetium datiert. Neue Untersuchungen durch FISCHER 1964 über die Lophiodonten des Geiseltales zeigen aber, daß örtlich die Basis-Fundschichten im Geiseltal in das Ypresium zu stellen sind. Gerade diesen Fundschichten entstammen die neuen Krokodilfunde, die mit der geschilderten Art aus Messel identisch sind. Sie fanden sich im Tagebau Neumark-West (im Mittelteil des Geiseltalbeckens), an der Fundstelle NW XIV.

Die Funde sind – abgesehen von einer starken dorsoventralen Zusammenpressung – vorzüglich erhalten. An dieser Stelle sollen sie nur soweit wie nötig erläutert werden, da sie einer gesonderten monographischen Bearbeitung wert sind. An erster Stelle ist der Fund 4757/1956 zu nennen, bei dem die zum Cranium (Taf. 4 – Fig. 22) gehörende Mandibel (Taf. 5 – Fig. 26) erhalten ist. Die Schädelbreite beträgt rund 75 % der media-

<sup>1)</sup> Belegmaterial in Siena (Mus. „Fisioer.“), ferner in den Inst. Florenz und Pisa.

nen Länge. Die Schnauze dürfte ursprünglich nicht so breit gewesen sein, wie sie heute durch die Deformation erscheint; die Schnauzenlänge erreichte gut 60% der medianen Schädellänge.

Trotz 135 mm Symphysenlänge beträgt die maximale Breite der Symphyse nur ca. 80% der Länge. Denkbar wäre, daß diese Breitenverschiebung gegenüber den Messel-Funden einen Trend widerspiegelt, der von geringer Breite bei *Crocodylus? depressifrons* über diesen Fund aus dem Geiseltal zu größerer Breite bei den Messel-Funden und bei *As. grangeri* verlief; jedoch muß diese Annahme bei der insgesamt geringen Zahl und der Unvollständigkeit der Funde hypothetisch bleiben. – Die Entfernung von der Schnauzenspitze bis zum Hinterrand des letzten Zahnes beträgt (rechts) 275 mm, bis zum Ende des Condylus retroarticularis ca. 575 mm; die Zahnreihe ist also etwas kürzer als der hintere Mandibelteil oder fast gleich lang, wenn man den Condylus-Abschnitt außer acht läßt. Bei den Funden aus Messel dagegen ist die Zahnreihe (soweit sich das an dem schlecht erhaltenen Material feststellen läßt) etwa gleich der Länge des gesamten hinteren Mandibelteils. Vielleicht ist dieser Unterschied mit dem vorher festgestellten gekoppelt, da vermutlich *As. grangeri* in diesem Punkt wieder der Messel-Art nahesteht.

Die Zahngrößen des Unterkiefers sind analog der Unterkieferfunde von Messel differenziert, der 8. Zahn ist wie bei einigen Funden von dort „verdoppelt“. Die Zahnformel lautet demnach:  $\frac{5 + 13}{17}$ .

Vom Geiseltalfund 420/1953 liegt nur das Cranium vor, es ist etwas weniger gut erhalten als der erstgeschilderte Fund. Die Schnauze ist noch stärker vertikal zusammengepreßt, sonst weist das Cranium aber bei nahezu gleicher Länge praktisch identische Proportion auf. Beide Funde aus dem Geiseltal sind somit ohne Schwierigkeit zur gleichen Art wie die Messel-Funde zu stellen.

Als letztes sei das Cranium 573/1955 angeführt. Bei nur einer Schädelbreite von rund 70% der medianen Schädellänge ist es somit gestreckter; unterschiedlich ist gegenüber 4757/1956 auch die abgerundete Form der hinteren, äußeren Pterygoid-Ecke (nur rechts erhalten) und der Verlauf der Palatinum/Pterygoid-Sutur, die hier rostrad, rechtwinkelig vorspringt. Bedeutsamer aber ist noch, daß die Zahnkantenrippung nicht nachgewiesen werden konnte. Dieser Fund wird daher vorerst nur als *Asiatosuchus* aff. *germanicus* bestimmt; möglicherweise werden weitere Funde aus dem noch nicht ganz abgebauten Geiseltal einen genaueren Überblick über die Variationsbreite von *germanicus* gestatten.

Zur Krokodilart, die durch den obigen Fund (573/1955) dokumentiert ist, gehörte wohl nach ihrer Größe die Mandibel der von KUHN (1938:324) aus dem Geiseltal angegebenen „9. Crocodilierspezies“ (= „7. gen. indet.“, 1938:326).



Ordo: Crocodylia

Familia: ?Crocodylidae GRAY 1825

Genus: *Pristichampsus* GERVAIS 1853

**3. *Pristichampsus rollinatti* (GRAY 1831)  
cf. syn. *Weigeltisuchus geiseltalensis* KUHN 1938**

**3. 1. Einleitung**

O. KUHN schlug ohne besondere Begründung 1936 (1936:130) vor, die hier angeführte Krokodil-Art einzuziehen, daher bedarf es einleitend eines kurzen Hinweises auf die Grundlagen dieser Spezies.

Aus dem französischen Lutetium von Argenton-sur-Creuse (ca. 130 km SE Tours/Loire) beschrieb CUVIER (1824, 5-2: 167 = 1836, 9: 331) spitze Zahnkronen, die sich durch eine labial-linguale Abplattung und eine feingezähnelte (= serratifforme) Ausbildung der Kronenvorder- und Kronenhinterkante auszeichnen. CUVIER ordnete diese Zähne nicht sicher bestimmbarer Krokodil-Skelettresten zu. GRAY (1831: 61) übernahm die damals bei kritischer Betrachtung noch unbewiesene Ansicht, daß die Zähne zu einem Krokodil gehören, und gab diesem den Namen „*Cr. Rollinatti*“. Anschließend stellte GERVAIS (1853: 376) für diese Art wegen des ungewöhnlichen Charakters der Zähne sogar eine besondere Gattung: *Pristichampsus* auf. – Eine kurze Beschreibung von CARAVEN-CACHIN (1880) machte dann aus dem südfranzösischen Eozän den Rest einer Krokodilschnauze bekannt, deren Zähne denen aus Argenton sehr ähnlich sein müssen, wie die bislang übersehene Arbeit von ASTRE (1931: 48) bestätigte, nur sind einzelne Zähne des von CARAVEN-C. beschriebenen Fundes nach ASTRE wesentlich kräftiger als die von CUVIER abgebildeten. Leider war dieser Fund im Museum von Albi (wohin die Samml. CARAVEN-C. gelangte) noch nicht wieder auffindbar. Aber auch ein von WEITZEL 1938(a) veröffentlichter Schnauzenrest aus Messel weist Zähne auf, die mit den von CUVIER beschriebenen Zähnen sogar größenordnungsmäßig übereinstimmen (vgl. Abb. 7). Spätestens durch diesen Fund aus Messel ist *Pr. rollinatti* bestimmbar geworden und ein Einzug der Art ist heute nicht mehr vertretbar. Als revidierender Autor nimmt daher der Verf. das Recht in Anspruch, das Taxion *Pristichampsus rollinatti* zu konservieren, und zwar mit dem Schädelrest als Basis, den WEITZEL beschrieb und vor allem auch abbildete. Zähne allein genügen heute nicht mehr zu einer einwandfreien Identifizierung, wie nach der Arbeit von LANGSTON (1956) und weiter unten dargelegten Ergebnissen zu schließen ist.

**3. 2. Synonymie**

Wegen der noch nicht völlig abzuklärenden Sachlage bezüglich einer Synonymie von *Pristichampsus* und *Weigeltisuchus* (siehe 3.5) wird hier keine neue kritische Synonymie-Liste aufgestellt, sondern auf die Angaben bei KUHN (1936:125, 130) verwiesen.



### 3. 3. Material

Ausgangspunkt der folgenden Neubeschreibung sind nachstehende Funde aus Messel:

- Me 5346 (Orig. zu WEITZEL 1938a) – Schnauzenfragment (Taf. 6–Fig. 27: mandibularer Teil)
- Me 5671 – Reste einer Schnauzenspitze (Fragmente der Praemaxillaria und der Dentalia)
- Me 5609 – Deformiertes, fragmentarisches Cranium,  
Funde sämtlich im Hess. Landesmuseum Darmstadt.

### 3. 4. Beschreibung

(vgl. WEITZEL 1938a, Taf. 1, Fig. 1–3)

Äußere Gestalt und Dimensionen des Schnauzenteiles Me 5346 sind bereits von WEITZEL (1938a) geschildert worden (1938a: 48, Druckfehler „Breite a. d. Schnauze“ = Breite a. d. Schnauzeneinschnürung). Erwähnt sei daher nur, daß gegenüber schmalschnauzigen rezenten Krokodilen das vorliegende schmale Rostrum ziemlich steile Seitenwände aufweist, die Flanken des Oberkiefers sind über den schmalen Unterkiefer gleichsam heruntergeklappt und bilden nun steile, wenig gewölbte Seitenwände, hinter denen alle Unterkieferzähne mit Ausnahme des 4. Zahnes verborgen sind. Der Unterrand dieser cranialen Schnauzenwände ist „festoniert“ (= girlandenartig) im ursprünglichen Sinne des Wortes, d. h., von der lateralen Einschnürung in Höhe des 4. Unterkieferzahnes schwingt der Unterrand jeweils in einem nach unten konvexen Bogen zur Schnauzenspitze bzw. gegen das hintere Schnauzenende. Steile Seitenwände der Schnauze sind bei tertiären Krokodilen bislang nur von Gattung *Sebecus* bekannt, gegenüber dieser ist aber beim Fund aus Messel die Schnauze wesentlich niedriger. Die bereits von LANGSTON (1956) aufgeworfene Frage phylogenetischer Beziehungen zu Sebecosuchiern wird weiter unten diskutiert.

Durch eine Nachpräparation zur Sicherung des Fundes Me 5346 liegen jetzt mandibularer und cranialer Teil des Rostrum getrennt vor, womit eine genauere Darstellung der Dentition möglich geworden ist. Zuerst wird im folgenden die Form der Zahnkronen aus Messel im Vergleich mit *Pristichampsus*-Zähnen anderer Fundorte geschildert, sodann die Anordnung der Zähne erläutert.

Die Kronen der Zähne der Messelfunde entsprechen in der leicht gebogenen (vgl. WEITZEL 1938a: Taf. 7 – Fig. 1), abgeflachten Form im allgemeinen der von CUVIER 1824: Taf. 10 = 1836: Taf. 238 – Fig. 15, dargestellten Krone (Fig. 16 von CUVIER stellt vermutlich die Krone eines hinteren Maxillarzahnes dar). Betrachtet man den Querschnitt der Messeler Zahnkronen, so stellt man fest, daß sich die Kronen jeweils gegen die distale Kante stärker verjüngen als nach vorn, der Querschnitt ist also etwas tropfenförmig. Einige Meßwerte sollen die Abflachung der Zähne verdeutlichen: so ist die Krone des 5. Maxillarzahnes (links) von Me 5346 basal 4,9 mm breit

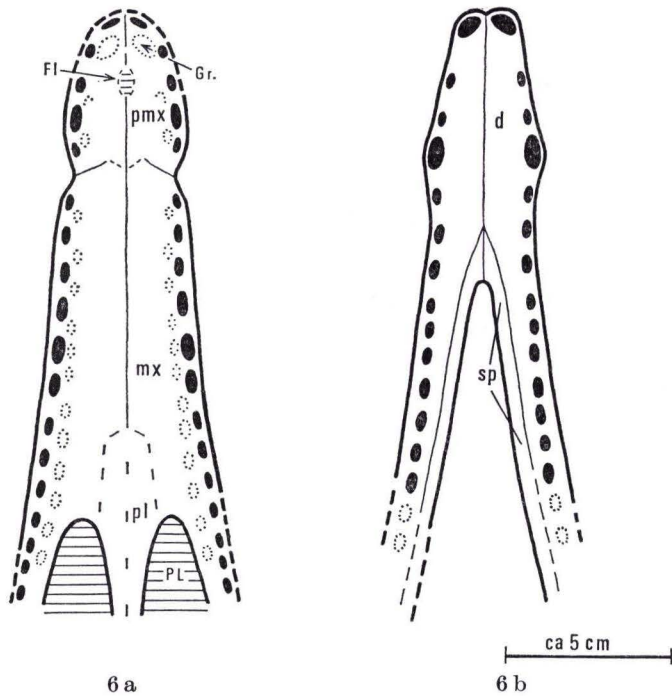


Abb. 6. *Pr. rollinoti* (cf. syn. *Weigeltisuchus geiseltalensis*)

- a) Rekonstruktion der rostralen Gaumenfläche nach Me 5346 und 5671
- b) Schema der Vertikalansicht des vorderen Mandibelabschnittes nach Me 5346 (vgl. Taf. 6 – Fig. 28). Abkürzungen: siehe Abschnitt 0.2.; Gr. = Gruben für einschlagende Zahnspitzen.

und 8,5 mm in mesiodistaler Richtung gestreckt, die Kronenhöhe ist nicht mehr zu ermitteln, die Krone des 6. Maxillarzahnes (rechts) weist Maßwerte von 4,5 zu 8,0 mm auf, die Höhe beträgt 15 mm. – Neben diesen „typischen“ klingartigen Zähnen liegt vom Fragment der Schnauzenspitze Me 5671 auch eine mehr stiftförmig gestreckte Zahnkrone ähnlich der Fig. 14 bei CUVIER mit rundlich-elliptischem Querschnitt vor (Meßwerte basal 3,1 zu 4,0 mm, erhaltene Höhe: 10 mm). Es handelt sich um die Krone des 2. linken Praemaxillarzahnes. Ob auch der 1. und der 3. Praemaxillarzahn entsprechend stiftartig ausgebildet gewesen sind, läßt sich nicht mehr feststellen; alle Alveolen der Messel-Funde sind nämlich mehr oder minder elliptisch und geben, sofern Zahnreste fehlen, keinen Hinweis auf den Grad der Zuschärfung der Kronenkanten. Andererseits kann daraus auf einen allgemein elliptischen Querschnitt der Zahnwurzeln geschlossen werden. Ermittelt werden konnte jedoch, daß abgesehen vom 2. und vielleicht 1. und 3. Praemaxillarzahn alle anderen Zähne, insbesondere auch die vorderen Unterkieferzähne, die „typische“ mehr oder weniger abgeflachte Krone besaßen. Die hinteren Maxillarzähne von Me 5346 sind verlorengegangen, nach der

Fig. 1 bei WEITZEL (1938a:Taf.7) waren ihre Kronen weniger zugespitzt als die Kronen der vorderen Maxillarzähne, entsprechen also der Fig. 16 von CUVIER. – Soweit an allen erhaltenen Zahnresten (sowie an Zahnkeimen) festgestellt werden konnte, waren die Messeler Zahnkronen ebenfalls nicht kanneliert, ein gegenteiliger Eindruck bei den Zähnen der Fig. 1 von WEITZEL ist durch Lichtreflexion an den unsymmetrisch gewölbten Zahnkronen bedingt.

Als Fazit ergibt sich, daß die Zähne der angeführten Messelfunde durchaus mit den von CUVIER beschriebenen Zähnen übereinstimmen. Ein Vergleich der Zähne von Messel mit den beiden ebenfalls unkannelierten *Pristichampsus*-Zähnen von Argenton im Brit. Mus. London (Nr. 26657, LYDEKKER 1888:74) bestätigt dieses Ergebnis.

Ein von WEITZEL (1938a:48) erwähnter sehr großer, rund 5 cm hoher, ebenfalls kantengezählelter „Keimzahn“ – es handelt sich nach Untersuchung des Stückes (Nr. R 4126) im Natur-Mus. Senckenb. Frankfurt a.M., um einen nicht usierten Zahnkeim – weist auf die Möglichkeit hin, daß es evtl. großwüchsige Formen von *Pristichampsus* gibt. Wahrscheinlich hat der von CARAVEN-C. (1880) aus dem südfranzös. „Barton“ (= Led.) von La Massale, ca. 6 km SSW Castres/Tarn (ca. 65 km E Toulouse) beschriebene Schnauzenrest z.T. sehr große, ebenfalls unkannelierte Zähne, wie aus der Arbeit von ASTRE (1931:48) hervorgeht. Ob dieser Schnauzenrest tatsächlich mit dem Fund von Messel congenerisch und conspezifisch ist, kann noch nicht mitgeteilt werden, da die Nachforschungen nach dem Verbleib des Stückes (wie schon in der Einleitung erwähnt) bisher ergebnislos verliefen.

Bei einem anderen von ASTRE (1931:46–47) unter „*Pristichampsus*“ beschriebenen Schnauzenrest von Montespieu ca. 1 km E La Massale, er gelangte 1868 aus der Coll. Noulet nach Toulouse (Mus. Hist. nat.), handelt es sich um einen cranialen Schnauzenrest (Praemaxillaria und Vorderpartie der beiden Maxillaria), der nach der Position der rechtsseitig zu beobachtenden sieben Maxillarzahn-Alveolen und vor allem nach der starken und einander gleichen Größe der 4. + 5. Alveole wie nach der Form der Schnauze mit ziemlicher Sicherheit als *Diplocynodon* sp. zu bestimmen ist.

Die von ASTRE (1931:47) angegebene gestreckte („allongée“) Form der Schnauze beruhte wohl auf einer Täuschung durch den fragmentarischen Erhaltungszustand des Fundes.

Sehr kräftig sind auch die von GERVAIS (1869:Taf.30 – Fig.6 bis 8a) abgebildeten „*Pristichampsus*“-Zahnkronen.

Von BARNES (1926:15, Taf. 1 – Fig. 12) aus dem Geiseltal bei Halle a.d.Saale beschriebene Zähne sind dagegen allem Anschein nach mit denen von Messel und Argenton identisch. Sie waren mit fraglichen *Diplocynodon*-Resten gefunden worden, was BARNES veranlaßte, die Art *rollinati* zur Gattung *Diplocynodon* zu stellen; die Zuschreibung ist aber falsch, wie am Messeler Hauptfund (Me 5346) noch zu zeigen ist.

Die Bemerkung von BARNES (1926:16), daß in Messel breitschnauzige Krokodile mit den charakteristischen *Pristichampsus*-Zähnen gefunden worden seien, ist mit Sicherheit nach einer von WEITZEL hinterlassenen Notiz und nach meiner Kenntnis des Messeler Fundmaterials unzutreffend.

Die falsche Bestimmung durch BARNES veranlaßte wohl KUHN 1938 kompletten Geiseltal-Skelettfunden von aller Wahrscheinlichkeit nach (siehe unten) *Pristichampsus rollinati* einen neuen Namen: *Weigeltisuchus geiseltalensis* zu geben.



Waren die bislang erwähnten Zähne stets unkanneleiert, so beschrieb LANGSTON (1956:607) von Argenton stammende Zähne, die in ihrer Morphologie ebenfalls mit den Angaben und Figuren von CUVIER übereinstimmen, im Gegensatz aber zu diesen und zu den *Pristichampus*-Zähnen von Argenton im Brit. Mus. London flach kanneleiert („fluted“) sind.

Die Bedeutung dieser Funde wird weiter unten (Abschn. 3.7.2) noch genauer diskutiert. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß sich die „Serration“, die randliche Zackung der kanneleierten Zahnkronen aus Argenton kaum von derjenigen unkanneleierter Kronen aus Messel unterscheidet. Für die Funde aus Argenton gibt LANGSTON (1956:608) vorwiegend 7 bis 8 Zacken pro mm Kantenlänge an, die untersuchten etwas kleineren Zähne aus Messel haben 7 bis 9 Zacken pro mm.

Nach den jetzt vorliegenden Kenntnissen über die Zahnformen bei *Pr. rollinati* gehört übrigens der kleine, abgeflachte und ebenfalls gesägte Zahn, den ANDREWS (1914:185, Taf. 28 – Fig. 8) (Brit. Mus. London, Nr. R. 4112) aus dem Burdigal am Victoria-See (Ostafrika) beschrieben hat, aufgrund seiner abgestumpft lanceolaten (= blattartigen) Umrißform sicherlich nicht zu dieser Art, sondern eher zu einem *Sebecosuchier* (vgl. LANGSTON 1956:610).

Im folgenden Abschnitt soll nun anhand der Messeler Funde die Anordnung der Zähne bei *Pristichampus* geschildert werden (s. Abb. 6, 7 sowie Taf. 6 – Fig. 27).

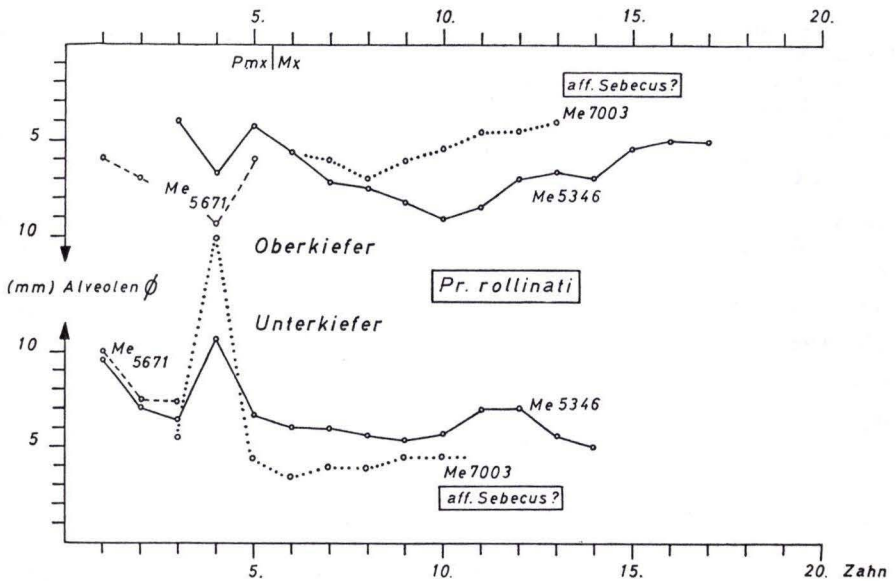


Abb. 7. Diagramm der „Zahngrößen“ (= mesiodistalen Alveolen-Durchmesser) bei *Pr. rollinati* (nach Me 5346 und 5671) und *aff. Sebecus?* n.sp. (Me 7003).

Auf dem rechten Mandibelast von Me 5346 sind vierzehn Zähne anhand von Zahnresten bzw. Alveolen direkt nachweisbar, Eindrücke im maxillaren Gaumen dokumentieren lediglich zwei weitere Zähne, die Gesamtzahl der Zähne pro Unterkieferast beläuft sich also auf sechzehn. Der linke Mandibelteil ist nur bis in Höhe des 12. Zahnes erhalten. Jeweils allein der 4. Zahn von vorn, nicht auch der 3., ist als besonders kräftiger „Eckzahn“ ausgebildet; *Pristichampsus* ist also keine schmal-schnauzige *Diplocynodon*-Art. Groß ist übrigens auch der 1. Zahn, alle anderen Mandibelzähne sind schwächer. Im hinteren Abschnitt jeder mandibularen Zahnreihe ist der 11. und 12. Zahn geringfügig stärker als seine Nachbarn.

Die Zahnzahl der Praemaxillaria ist an Me 5346 nicht mehr zu ermitteln. Die vorderste Praemaxillar-Partie fehlt heute von der Höhe des drittletzten Praemaxillar-Zahnes an, jedoch ermöglichen die Photographien von WEITZEL (1938a: Taf. 7), die noch im Original vorliegen, in Verbindung mit Me 5671 die praemaxillare Bezahnung zu rekonstruieren. Danach sind fünf Zähne auf jeder Seite vorhanden. Der 4. Zahn übertrifft die anderen an Größe (vgl. WEITZEL Taf. 7 – Fig. 1). Bemerkenswert sind die großen, von CARAVEN-CACHIN (1880:369) ebenso an dem *Pristichampsus*-Fund aus dem südfranzösischen Eozän beschriebenen Gruben im Gaumen lingual von den vordersten Zähnen, in die sich der erste Unterkieferzahn jeder Mandibelseite bei geschlossenem Maul legt. Auch bei Me 5671 sind die beiden Gruben so tief, daß die Vorderwand der Nasengrube perforiert ist. Die praemaxillaren Gruben für den 2. und 3. Mandibel-Zahn sind klein und flacher.

Das rechte Maxillare von Me 5346 gestattet dreizehn Zähne (bzw. deren Reste oder Alveolen) nachzuweisen, Anzeichen für weitere Zähne fehlen. Linksseitig ist der bezahnte Maxillarerand von der Höhe des 9. Zahnes an fragmentarisch. Von den Maxillar-Zähnen beider Oberkieferseiten ist jeweils der 5. Zahn am stärksten, aber sowohl der 4. als auch der 6. Zahn sind nur wenig kleiner. Wie beim praemaxillaren Schnauzenabschnitt finden sich im maxillaren Schnauzenteil lingual der Zahnreihe die Eindrücke der Unterkieferzähne. Durch besondere Größe fallen die Gruben für den 12. bis 14. Unterkieferzahn auf, sie sind fast mit Alveolen zu verwechseln.

Der Biß von *Pristichampsus* könnte fast als „alligatorhaft“ bezeichnet werden: auf jeder Schnauzenseite greift der Oberkiefer mit seiner Zahnreihe über die Unterkieferzahnreihe; der kräftige 4. Unterkieferzahn dagegen schlägt jedoch wie bei *Crocodylinen* nicht in eine Grube ein, sondern legt sich außen an den Oberkiefer an. Wird neben der gegeneinander alternierenden Stellung der Oberkieferzähne zu den Zähnen des Unterkiefers auch die abgeplattete Form der meisten Zähne berücksichtigt, so ergibt sich das Bild einer scherenden Bißweise, wie sie von COLBERT (1946:248) für *Sebecosuchier* geschildert worden ist, wie sie aber bei Krokodilen sonst allgemein nicht auftritt.

### 3.5. Vergleich von *Pristichampsus* mit *Weigeltisuchus*

Durch die Nachpräparation des Fundes aus Messel kann der vorerst noch monospezifische *Pristichampsus* jetzt auch genauer mit der ebenfalls monospezifischen Gattung *Weigeltisuchus* verglichen werden, die KUHN 1938 auf Geiseltal-Material begründete.



Wie eine Untersuchung der noch vorhandenen Stücke der *Weigeltisuchus*-Typuserie in der Geiseltalsammlung in Halle a. d. Saale zeigte, ist im Gegensatz zum Schnauzenfund aus Messel der Schädel vom Geiseltal-Fund 5894 (Taf. 6 – Fig. 29 = KUHN 1938: Taf. 29 – Fig. 3) durch diagenetische Pressung flach zusammengedrückt und erscheint daher in der Norma verticalis recht breit und im Grenzbereich Maxillare/Praemaxillare stark eingeschnürt. Jedoch läßt schon das nicht so flachgedrückte Typusexemplar 8001 (KUHN 1938: Taf. 34 – Fig. 1) erkennen, daß die Schnauze zumindest ganz ähnlich wie beim Messel-Fund gebaut ist. Das Maxillare greift jeweils weit über die Unterkieferseite, eine stark ausgeprägte Einschnürung ist nicht mehr feststellbar. Der von GALLWITZ & KRUTZSCH (1953: Abb. 11) publizierte, fragmentarische Schädel Fund 10128 aus dem Geiseltal bekräftigt die Gleichartigkeit der Schnauzenform von Geiseltal- und Messel-Funden. Ferner ist heute der Schädel vom alten Geiseltal-Fund 5894 gänzlich freipräpariert, so daß von der Unterseite her die extreme Deformation der Oberkieferländer direkt aus der Verdrehung der normalerweise nach unten gerichteten Alveolenöffnungen ersichtlich ist: infolge der Verdrückung weisen die Öffnungen funktionell sinnwidrig zur Seite. Soweit der Fund erkennen läßt, besteht nicht nur in der Schnauzenform, sondern auch in der Anordnung der Bezahnung weitgehende Übereinstimmung mit Me 5346.

Im Umriß und in den Proportionen des Cranium, in der Form der (unpaaren) Naris, der Orbitae und der Supratemporalfenster, sowie in der großen Breite des Spatium interorbitale gleicht dem Geiseltal-Fund 5894 ein ähnlich stark deformiertes, dazu in der Erhaltung der Knochelemente stärker fragmentarisches Cranium aus Messel (Me 5609). An diesem Fund ist von der Bezahnung (außer einem deutlich komprimierten Zahnstumpf) nichts erkennbar, da die Gaumenseite wegen starker Verhärtung anhaftender Sedimentreste bislang unpräpariert blieb. Dieses ca. 305 mm lange Cranium kann daher noch nicht sicher als *Pristichampus* bestimmt werden.

Als Fazit zeigt sich, daß eine artliche Identität zwischen den genannten Geiseltal- und Messel-Funden sehr wahrscheinlich ist, weil insbesondere auch keine Beobachtung dagegen spricht, daß *Weigeltisuchus* nicht nur „meist“ (KUHN 1938: 322), sondern vermutlich insgesamt Zähne von *Pristichampus*-Charakter besitzt. – In der Anordnung der Alveolen zeigt der Unterkiefer von 5894 gegenüber dem Messel-Fund lediglich eine Abweichung von intraspezifischem Charakter: Wie bei anderen Krokodilarten bekannt und prinzipiell geschildert, ist wieder einmal ein Zahn, und zwar der 8. „verdoppelt“. Diese Verdoppelung zeigt auch der bislang unveröffentlichte Geiseltal-unterkiefer NW XIV 617/1958. Erwartungsgemäß besitzt dieser Unterkiefer nicht 16 Zähne pro Mandibelast wie Me 5346, sondern anhand der Alveolenzahl sind auf dem linken Ast von 617/1958 siebzehn Zähne sicher nachweisbar. – *Weigeltisuchus* mit der einzigen Art *geiseltalensis* KUHN 1938 ist daher höchst wahrscheinlich ein Synonym von *Pr. rollinati* (GRAY 1831).

Um zu einer weiteren Bestätigung der Identität von *Pristichampus* mit *Weigeltisuchus* zu gelangen, müssen neben Messel noch die anderen „*Pristichampus*“-Fundstellen darauf überprüft werden, ob sie neben den typischen Zähnen auch Reste geliefert haben, die bislang allein für *Weigeltisuchus* charakteristisch sind, wie z. B. die hufähnlich verbreiterten Endphalangen (KUHN 1938: Taf. 27 – Fig. 4, KAELIN 1955: 772, Abb. 67). Tatsächlich erwähnt schon WEIGELT (1942: 25) ohne nähere Angaben eine entsprechende Klaue aus



dem Alttertiär des französischen Quercy (? identisch mit einer Endphalange im Museum von Albi). Ein „*Pristichampsus*“-Zahn aus diesem Gebiet liegt dazu im Naturhistor. Mus. Basel (Nr.: QV. 525). Dort befinden sich ferner die Äste einer Mandibel (Nr.: Cst. 169) aus dem jüngeren Eozän von La Badayré, 2,5 km NW Castres/Tarn (= ca. 65 km E Toulouse).

Die fragmentarischen Mandibeläste zeigen sowohl mit Me 5346 wie auch mit dem Geiseltalfund NW XIV 617/1958 große Übereinstimmung, nur sind bei sonst etwa gleichen Dimensionen die Alveolen für den 4. Zahn jeder Seite ca. 50 % größer, sie sind ca. 15 mm lang, ebenso sind sie beim 5. (ca. 10 mm) und 6. Zahn (ca. 9 mm) vergrößert. Nach hinten verklingt der Größenunterschied; insgesamt sind an Cst. 169 rechts 13 Alveolen erhalten. Der 8. Zahn ist übrigens nicht verdoppelt.

Den sonstigen in der Literatur erwähnten Zahnfunden sind noch keine anderen charakteristischen „*Weigeltisuchus*“-Reste zur Seite zu stellen. Das gleiche gilt für die bisher unpublizierten Zahnfunde im Museum Basel aus dem Ypresium von Monthelon, ca. 6 km S Epernay/Seine (Fund-Nr.: TS. 310), aus dem „Barton“ (= Led.) von Robiac/Gard, ca. 50 km NNW Nîmes, und dem Lutet. von Buchweiler (= Bouxwiller), ca. 35 km NW Straßburg (Fund-Nr.: Behs. 192). Auch ein Zahn (im Geol. Paläont. Inst. Heidelberg) aus dem Led. von Rot-Malech, ca. 20 km S Heidelberg, ist hier zu nennen. Material aus Robiac befindet sich ferner im Geol. Paläont. Inst. Montpellier. In Bearbeitung ist dazu Zahnmaterial nordspanischer Fundorte (aus dem Mus. Sabadell und Inst. Mainz).

Um weitere Vergleiche zu erleichtern, ist ein vorläufiger Rekonstruktionsversuch der Schädelansicht von *W. geiseltalensis* in der Norma verticalis unternommen worden. Diese Rekonstruktion basiert auf den Geiseltal-Funden 5894 und 10128. Hinweisen sei vor allem auf folgende Punkte (s. Abb. 8):

maximale Breite des Schädels = rund 50 % der medianen Länge,  
 hintere Schnauzenbreite = rund 40 bis 45 % der Schnauzenlänge,  
 Schnauzenlänge = rund 70 % der medianen Schädellänge.

Die langgestreckte äußere Nasenöffnung ist unpaar, ein ?Septum, wie es WEITZEL (1938: 48) für den Messel-Fund angibt, kann nur schwach und unvollständig gewesen sein. Es ist an den untersuchten Funden heute nicht mehr erhalten, zeichnet sich aber auf einer Abb. (Taf. 26 – Fig. 1) von KUHN 1938 ab. Der äußere Rand der Orbitae ist leistenartig verdickt.

Die Supratemporalfenster sind ungefähr parallel zu den Seitenrändern des Schädeldaches gestreckt. Dem üblichen Verfahren in der Krokodil-Literatur entsprechend sind sie groß zu nennen; die Angabe kleiner Fenster durch KUHN (1938: 322, 326) bezieht sich wohl auf den Innendurchmesser der zur Tiefe verengten Öffnungen.

Zu erwähnen ist noch die besondere Breite des Spatium interorbitale; es übertrifft die Breite einer Augenöffnung um etwa 50 %.

Der nachpräparierte Geiseltalfund 5894 gestattet auch eine gewisse Klärung der Gaumenstrukturen. Erwähnt sei nur, daß bei diesem Fund die Choanen nur im hinteren, von den Pterygoidea gebildeten Gaumenabschnitt gelegen haben können; ihre Position ist also eusuchierhaft. Leider gestattet der fragmentarische Erhaltungszustand der Pterygoidea keine genaueren Angaben über die Größe der Choanen.

Übrigens weisen auch die procoelen Lendenwirbel vom Typus 8001 (vgl. KUHN 1938: Taf 34 – Fig. 1) auf ein eusuches Krokodil.

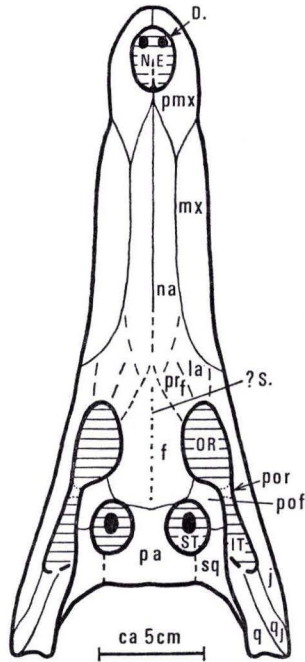


Abb. 8. Rekonstruktion der Vertikalansicht des Cranium von *Weigeltisuchus geiseltalensis* (cf. syn. *Pr. rollinoti*). Abkürzungen: siehe Abschnitt 0.2.;  
D. = Durchbrüche von Mandibelzähnen, ?S. = fragliche Frontale-Sutur.

Im Vergleich mit obiger Rekonstruktion erregen Abbildungen eines ähnlich proportionierten Schädels durch Sacco (1896: Taf.-Fig. 5a + b) den Verdacht, daß der von Sacco als „*Crocodylus bolcensis*“ aus dem Alttertiär des Monte Bolca bei Verona beschriebene Krokodilfund *Pristichampsus* nahesteht. Der Fund befindet sich im Geol. Paläont. Inst. Turin, ist aber so schlecht erhalten, daß eine Entscheidung ohne Kenntnis weiteren Bolca-Materials noch nicht möglich ist.

Der gegenüber oben geschilderten Funden durch eine transversal gedehnte Naris auffallende *Orthogenysuchus olseni* Mook 1924 aus dem nordamer. Wasatch-(=Unter-)Eozän (nicht zu verwechseln mit dem miozänen *Alligator olseni* WHITE 1942) besitzt eine wohl konvergent erworbene, sehr ähnliche Schädelform. Die Zähne aber scheinen von anderer Form (Mook 1924: 3, „long and slender“) als bei *Pristichampsus* zu sein.

Zusammenfassend ergibt sich, daß es sich bei *Pristichampsus rollinoti* um eine schmalschnauzige Krokodilform handelt, die man nach der Position des 4. Unterkieferzahnes zu den Crocodylinen stellen müßte. Ähnlich wie beim rezenten, schmalschnauzigen *Cr. intermedius* weicht die Zahnformel:

$$\frac{5 + 13}{16 \text{ (bis 17)}}$$

nicht vom Zahnformel-Typ wesentlich breitschnauziger Krokodile ab. – Gegenüber Crocodylinen aber bestehen Abweichungen in der Form des Bisses und in der Gestalt der Zähne, so daß eine zumindest generische Abtrennung von *Crocodylus* durchaus berechtigt ist.

Höchstwahrscheinlich ist *Pristichampsus rollinoti* (GRAY 1831) mit *Weigeltisuchus geiseltalensis* KUHN 1938 identisch.

### 3.6. Beziehungen zu Sebecosuchiern

Mit Sebecosuchiern, bekannt seit COLBERT 1946 vor allem durch *Sebecus icaeorhinus* SIMPSON 1937 (a), einem Krokodil mit eigentümlicher mesosuchierhafter Gaumenstruktur, haben die oben beschriebenen Funde einige charakteristische Merkmale gemeinsam: abgeflachte, gesägte „dinosaurierartige“ praktisch nicht von denen bei *Pristichampsus* unterscheidbare Zähne und gerade steile Schnauzenränder. LANGSTON (1956:609) vermutete daher weitgehende Verwandtschaft etwa auf Familien-Ebene. Es besteht ferner eine große Ähnlichkeit im Bau der Mandibel bei dem südamerikanischen (kolumbischen) *S. huilensis* und unseren Funden (vgl. LANGSTON 1956:609). Die Mandibel von *huilensis* LANGSTON (1965:15) ist rostrad nur wesentlich schwächer skulptiert. Trotz dieser Gemeinsamkeiten sind aber *Pristichampsus* bzw. *Weigeltisuchus*, wie schon erwähnt, in der Gaumenstruktur eusuchierhaft und auch nicht so hochschnauzig wie z. B. *Sebecus icaeorhinus*. Den eusuchen Charakter der Geiseltal-funde bekräftigen dazu die procoelen Lendenwirbel. Die morphologischen Gemeinsamkeiten im Gegensatz zu anderen Krokodilen lassen dennoch phylogenetische Beziehungen zwischen Sebecosuchiern und *Pristichampsus*/*Weigeltisuchus* nicht ganz unwahrscheinlich erscheinen. Die Frage nach der Art der Verwandtschaft muß aber unbeantwortet bleiben, solange Zwischenformen zwischen den zur Diskussion stehenden Gattungen fehlen, denkbar wäre z. B. auch ein konvergenter Erwerb gemeinsamer Merkmale; erinnert sei an Konvergenzen zwischen *Gavialis* und *Tomistoma*.

In brieflicher Diskussion, für die ich sehr zu Dank verpflichtet bin, warf Herr Dr. W. LANGSTON (jetzt Austin/Texas) die Frage auf, ob nicht die Sebecosuchier in einer Entwicklungslinie parallel zur Entwicklung der sonstigen Krokodile nach Durchlaufen eines Gaumen-Stadiums, wie es noch in *Sebecus* dokumentiert ist, ebenfalls den eusuchierhaften Zustand in *Pristichampsus*/*Weigeltisuchus* erreichten („it seems possible that the structure of the palate was typically ‚mesosuchian‘ at an early stage, but became ‚eusuchian‘ later on after passing through the sebecosuchian stage seen in *Sebecus* itself“). Zwar liegen für diesen Evolutionsgang noch keine Beweise vor, doch scheint sich zu bestätigen, daß Sebecosuchier nicht allein in Südamerika auftraten. Aufgrund der Beschreibung von YOUNG & CHOW (1953) stimme ich LANGSTON (1956:610) zu, daß der jurassische *Hsiosuchus chungkingensis* aus Südchina als ancestraler Sebecosuchier angesehen werden kann. Bemerkenswert sind die Präorbitalöffnungen seines Schädels; als Präorbitalfenster deutbare Öffnungen finden sich nämlich auch an dem Fragment eines tatsächlich hochschnauzigen Rostrums (mit überdies serratiförmigen Zähnen) aus Messel, das im folgenden Kapitel (3.7) beschrieben wird. Dieses Rostrum hat weit größere Ähnlichkeit mit dem von Sebecosuchiern, als es bei den anderen Funden aus Messel der Fall ist und bekräftigt die These von LANGSTON (1956) eines „kosmopolitischen“ Vorkommens von Sebecosuchiern. Dazu scheint sich jetzt auch die Vermutung zu bestätigen, daß sich unter „*Limnosaurus ziphodon*“ (MARSH) des nord-amerikanischen Eozäns ebenfalls ein Sebecosuchier verbirgt.



Herr Dr. D. BAIRD (Princeton) entdeckte kürzlich unter Material des Amer. Mus. Natur. History, New York ein Krokodil (coll. by W. D. MATTHEW in 1904 at Henry's Fork Hill in the Bridger Basin of Wyoming), bei dem wenig Zweifel bestehen, daß es zu „*L. ziphodon*“ zu stellen ist („there is little doubt that the American Museum specimen – with laterally compressed teeth – represents *L. ziphodon*“), wie mir dankenswerterweise Dr. BAIRD mitteilte. Eine neue Beschreibung von *ziphodon* ist von Dr. LANGSTON geplant (freundl. Mitt. 1966).

Abschließend ergibt sich: engere Verwandtschaft zwischen *Pristichampus/Weigeltisuchus* und Sebecosuchiern bleibt ungeklärt. Trotzdem wird die These von LANGSTON (1956) eines weltweiten Vorkommens von Sebecosuchiern richtig sein, wie u. a. der anschließend beschriebene neue Fund aus Messel zeigt.

Ordo: Crocodylia

Subordo: Sebecosuchia SIMPSON 1937

Familia: incert. (Sebecidae SIMPSON 1937 oder Baurusuchidae PRICE 1945; sensu COLBERT 1946)

Genus: incert. (aff. *Sebecus* SIMPSON 1937)

### 3.7. aff. *Sebecus*? n. sp.

#### 3.7.1. Material

Aus Messel (Me 7003, Hess. Landesmus., Darmstadt) liegt ein deformiertes Schnauzenfragment vor. Es setzt sich aus beiden Maxillaria und Nasalia in fragmentarischer Erhaltung sowie einem Praemaxillare-Rest rechts und fraglichen Frontale- bzw. Praefrontale-Resten zusammen (vgl. Taf. 6 – Fig. 28a + Abb. 9), davon getrennt ist der erhaltene linke Mandibelast (Taf. 6 – Fig. 28b). Durch die Deformation der Schnauze liegt das linke Nasale des Fundstückes mit auf der rechten Seite der Schnauze, das linke Maxillare wurde relativ zum rechten Maxillare geringfügig nach dorsal und etwas caudad verschoben.

#### 3.7.2. Beschreibung

Von den Maxillaria ist das rechte am besten erhalten, bei einer maximalen (transversalen) Breite von 66 mm hat es rund 5fache Breite eines Nasale. Nach vorn nimmt die Breite auf ca. 25 mm ab. Bruchlinien im Bereich der vorderen Schnauzeinschnürung werden als aufgebrochene Suture zwischen Maxillare und Praemaxillare gedeutet. Direkt im Winkel zwischen dieser Suture und der Grenze des Maxillare gegen das Nasale liegt eine geringfügige Aufbeulung, die in entsprechender Lage auch auf der linken Seite zu beobachten ist. Im hinteren Teil des rechten Maxillare ist eine maximal 13 mm lange, nierenförmige Öffnung vorhanden. Ihr Vorderrand liegt 93 mm vom vordersten Punkt der erwähnten Suture zwischen Maxillare und Praemaxillare entfernt. Es handelt sich bei der Öffnung mit Sicherheit nicht um eine postmortale Schnauzenbeschädigung, die Ränder der Öffnung haben nämlich leicht gerundete

Kanten, außerdem strahlen einige Rillen der Skulptierung gerade von der Öffnung aus. Sie wird demnach als natürliches praeorbitales Foramen angesprochen. Auf der linken Seite ist lediglich nur noch der Vorderaußenrand der linksseitigen Öffnung in gleicher Entfernung zum Vorderende des linken Maxillare festzustellen, hintere Maxillarpartien sind dort nicht erhalten.

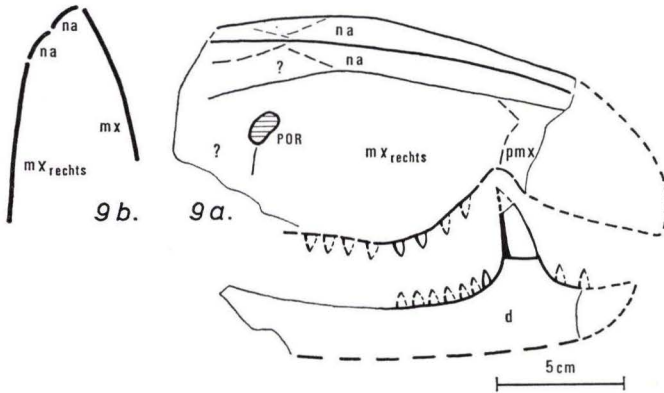


Abb. 9. a) Schemat. Erläuterung (vgl. Taf. 6, Fig. 28) des Fundes Me 7003, eines Rostrum von aff. *Sebecus* ? n. sp.; eingezeichnet sind nur die direkt oder nach Alveolen nachweisbaren Zähne.

b) Schemat. Querschnitt durch das craniale Rostrum von Me 7003.

Abkürzungen: siehe Abschnitt 0.2.; POR = Praeorbital-Foramen.

Randlich sind am rechten Maxillare lediglich noch die 5 vordersten Zähne oder Alveolen dokumentiert. In der 3. und 4. Alveole stecken recht kleine (s. Abb. 7 und 9), etwas stumpfkronige, schwach komprimierte Zähne. In den erkennbaren 8 Alveolen des linken Maxillare sind dagegen keine Zähne erhalten. Ob mehr als 8 Maxillarzähne vorhanden gewesen sind, ist nach dem Fund nicht zu entscheiden.

Aus der Stellung der Alveolen-Röhren parallel zu den Maxillare-Außenflächen läßt sich direkt folgern, daß die Maxillaria auch ursprünglich kaum gewölbt gewesen sind und recht steile Seitenwände einer schmalen, hohen Schnauze bildeten, wie sie von Sebecosuchiern bekannt ist.

Vom erhaltenen linken Mandibelast fehlt neben der Spitze auch der hintere Teil. Besonders auffällig ist ein stark vergrößerter, als Fragment in der Mandibel stehender Zahn, bei dem es sich mit ziemlicher Sicherheit analog zu anderen Krokodilen um den 4. Zahn (= „Eckzahn“) handelt. Vor dem Eckzahn sind noch zwei kleinere Alveolen nachweisbar. Hinter dem großen Zahn ist ein kleiner Zahn erhalten, ferner 6 weitere Alveolen.

Von den beiden noch vorhandenen rechten Maxillarzähnen ist die nicht ganz voll ausgewachsene Krone des 3. Zahnes am besten erhalten. Sie hat basal 4,3 mm Stärke bei 6,0 mm mesiodistaler Länge; der Querschnitt ist ungefähr elliptisch, die labiale Seite ist stärker als die linguale Seite gewölbt. Dieser 3. (und ebenso der 4.) Zahn ist also nicht ganz so komprimiert wie bei *Pristichampsus*. Soweit erkennbar waren alle durch Zahnreste oder Alveolen nachgewiesenen Maxillarzähne von etwa gleicher Stärke, lediglich der 3. Zahn wird vollentwickelt etwas größer als die anderen gewesen sein (vgl. Abb. 7). An diesem Zahn konnte mit einiger Mühe an der Krone mesial und distal eine schmale Kante beobachtet werden, die wie bei „*Pristichampsus*“-Zähnen serratiförmig ist. Die anderen noch vorhandenen Zähne sind schlecht erhalten, um diese Beobachtung zu machen, einwandfrei konnte die Zähnelung der Kanten noch an dem Zahnkeim unter dem Eckzahn der Mandibel ermittelt werden.

Den Kompressionsgrad des mandibularen Eckzahnes verdeutlichen die folgenden Meßwerte vom zugehörigen Zahnkeim, mesiodistale Länge: ca. 8,5 mm, labial-linguale Stärke: ca. 6 mm. An dem Eckzahnfragment, dem zugehörigen Zahnkeim und dem folgenden Unterkieferzahn (aber ?nicht an den Maxillar-Zähnen) tritt eine ganz seichte Kannelierung auf; es ist zu fragen, ob auch die oben (3.4) erwähnten Zähne von Argenton mit einer Kannelierung also nicht von *Pristichampsus* sondern von einem *Sebecosuchier* stammen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß den ersten vier Maxillarzähnen sieben kleinere Mandibelzähne gegenüberstehen, eine Erscheinung, die sich ähnlich bei Alligatorinen findet. Auch die Bißweise im maxillaren Kieferbereich ist vermutlich „alligatorhaft“ gewesen, der große Eckzahn legte sich jedoch nach dem Befund vor der Präparation des Stückes augenscheinlich in die Schnauzeneinschnürung und nicht in eine Grube im Gaumen, insgesamt gleicht der Biß also dem von *Pristichampsus* oder *Sebecus*.

Die zwischen 12,5 und maximal 15 mm breiten, vorn unvollständigen Nasalia werden im hinteren Abschnitt von Brüchen gekreuzt, bei denen es sich um ?aufgebrochene Suturen gegen die caudad anschließenden Knochen handeln könnte.

### 3.7.3. Ergebnis

Der Fund ist der erste Beleg für eine bisher unbekannte Krokodil-Art und -Gattung. Kennzeichnend ist neben praeorbitalen Öffnungen, die bislang nur von *Sebecosuchiern* bekannte, schmale hohe Form der Schnauze; gemeinsam mit *Pristichampsus* besitzt die neue Art Zähne mit gezähnelten Kronenrändern, jedoch bestehen wesentliche Unterschiede in der Differenzierung der Zahngrößen.

Diese Dentition zeigt Anklänge an diejenige von *Baurusuchus* PRICE (vgl. COLBERT 1946); gegenüber *Sebecus icaeorhinus* aus dem patagonischen Eozän ist bei diesem *Sebecosuchier* aus der Oberkreide Brasiliens der „Eckzahn“ ebenfalls sehr groß. Der Messelfund wird aber trotzdem der eozänen Art näher verwandt angesehen, weil bei ihr die Zähne des vorderen Maxillarteiles (im Gegensatz zu *Baurusuchus*) nur wenig differenziert sind.



Herr Prof. COLBERT hatte anlässlich einer Studienreise durch Deutschland die große Freundlichkeit, mir den *Sebecus/Baurusuchus*-Charakter des Fundes aus Messel zu bestätigen. Aufgrund der geschilderten Merkmale wird er zu den Sebecosuchiern gestellt. Völlig einwandfrei kann diese Zuordnung noch nicht sein, ist doch die taxonomisch wichtige Gaumen/Choanen-Partie nicht erhalten. Daher wurde auch eine definitive Namengebung und Diagnose zurückgestellt.

Familia: Crocodylidae GRAY 1825 (sensu KÄELIN 1933)  
 Subfamilia: Alligatorinae KÄELIN 1933  
 Genus: *Allognathosuchus* MOOK 1921 (emend. SIMPSON 1930)  
 (syn. „*Hassiacosuchus*“ WEITZEL 1935 partim)

#### 4. *Allognathosuchus haupti* (WEITZEL 1935)

##### 4.1. Einleitung

Die von WEITZEL im Fundmaterial aus Messel entdeckte und als „*Hassiacosuchus*“ *haupti* beschriebene Krokodilart besitzt einen kurzschnauzigen Schädel von maximal rund 20 cm Länge, an dem ein stark „heterodontes“ Gebiß zu beobachten ist. Im hinteren Abschnitt jeder Zahnreihe sowohl des Ober- wie auch des Unterkiefers treten Zähne mit flachen, gerundeten, (kugelig-) „knopfförmigen“ Kronen auf, während im Vorderabschnitt jeweils kegelförmige Zähne zu finden sind. Die gleiche Gebißmodifikation tritt bei der Krokodilgattung *Allognathosuchus* des nordamerikanischen Alttertiär in Erscheinung; Anklänge an diese Unterschiede der Bezahnung weisen neben vielen fossilen Alligatorinen (z. B. *Eocaiman cavernensis* SIMPSON, 1933: 6) auch rezente Alligatorinen auf (z. B. *Melanosuchus niger*). Sogar bei der rezenten Übergangsform zu den Crocodylinen: *Osteolaemus tetraspis* klingt noch diese unechte Heterodontie an.

Auf einen bereits von SIMPSON (1930: 14) und WEITZEL (1935: 41) richtiggestellten, aber verbreiteten Irrtum soll schon an dieser Stelle aufmerksam gemacht werden. *Allognathosuchus* besitzt keinesfalls nur Zähne mit gerundeten Kronen wie ABEL (1928: Abb. 1) angibt; entsprechend entfällt die Schlußfolgerung (1928: 373), daß sich die Gattung allein auf Schildkröten als Beute spezialisiert hätte.

Die Untersuchung bisher unpublizierter Funde aus Messel sowie eine Nachuntersuchung der Typuserie von WEITZEL ermöglicht jetzt eine Rekonstruktion des Schädels der Messel-Art. Im Vergleich mit den Beschreibungen der *Allognathosuchus*-Arten aus dem nordamerikanischen Tertiär, die WEITZEL z. T. noch nicht vorlagen und unter Berücksichtigung der heutigen taxonomischen Wertung einzelner Merkmale ergibt sich, daß *Hassiacosuchus* als Gattung einzuziehen und die Messeler Art zum Genus *Allognathosuchus* zu stellen ist.

## 4.2. Synonymie

- +v. 1935 *Hassiacosuchus haupti* n.g. n.sp. –  
WEITZEL: durophages Krokodil, 40–49, Taf. 1 + 2 (Schädel)
- 1941 *Hassiacosuchus haupti* WEITZEL. –  
MOOK: *Hassiacosuchus*, 207 + 213 (Erwähnung als Typusart)
- v. 1955 *Hassiacosuchus haupti* WEITZEL. –  
TOBIEN: Fossilfundstätte Messel, 92, Abb. 6 (Schädel = WEITZEL 1935: Taf. 1, Fig. 1)

Diagnose: s. Abschn. 4.6.

## 4.3. Material

### a) Typuserie von WEITZEL 1935

Me 4415 (von WEITZEL 1935: 42 designierter Holotypus): fragmentarischer, deformierter Schädel (Taf. 6 – Fig. 30, vgl. WEITZEL, Taf. 1 – Fig. 1; Taf. 2 – Fig. 1).

Me 1435: wenig deformierter Schädel (WEITZEL, Taf. 1 – Fig. 2; Taf. 2 – Fig. 2), artlich zweifelhaft (siehe unten).

(Me 1434: Symphysenteil einer Mandibel, WEITZEL, Taf. 1 – Fig. 3; dieser Fund ist verschollen).

### b) bislang unveröffentlichte Funde

Me 5261 + 5262: bezahnte fragmentarische Dentalia (5261 linkes D. = Taf. 6 – Fig. 31, 5262 rechtes D.) von wahrscheinlich einem Individuum.

Me 5321: fragmentarischer und leicht deformierter, rechter und linker Mandibelast; beide Äste mit Resten von Quadratojugale + Quadratum.

Me 5322: fragmentarischer linker Mandibelast.

Me 5663: fragmentarischer Dentale-Abschnitt eines rechten Mandibelastes.

Sämtliche Funde zu a + b: im Hess. Landesmus. Darmstadt.

## 4.4. Beschreibung

(vgl. Abb. 10 und Taf. 6 – Fig. 30, 31)

Die folgenden Ausführungen sollen die Darstellung WEITZELS (1935) nur insofern ergänzen, daß ein Vergleich der Messelfunde mit anderen Arten möglich ist. Aus diesem Grunde werden die Angaben von WEITZEL über die Schäeldimensionen und morphologische Einzelheiten zumeist nicht wiederholt, besonders wenn sie aus den Abbildungen ohne Schwierigkeit ersichtlich sind.

### Schädelform

Betrachtet man den Typus-Schädel Me 4415 in der Norma verticalis, so sieht man, daß der vorderste praemaxillare Teil der Schnauzenspitze und der hintere rechte Seitenrand des Schädels fehlen; nach Bearbeitung durch WEITZEL ist auch noch die vordere, maxillare Randpartie der rechten Seite verlorengegangen. Insbesondere aber

war auch schon früher das Schädeldach linksseitig und vor allem caudal fragmentarisch. WEITZELS (Taf. 2-Fig. 3 = KÄELIN 1955:763, Abb. 60) Zeichnung des Schädels zeigt für das Gebiet der Schnauzenspitze und des Schädeldaches nur den Erhaltungszustand; keinesfalls ist also die gezeichnete Caudal-Begrenzung des Parietale und (rechten) Squamosum mit dem ursprünglichen Verlauf der hinteren Schädeldach-Begrenzung identisch. Außer den von WEITZEL zeichnerisch dargestellten Schädelpartien ist auf der linken Seite des Fundes der kurze Kieferstiel (Condylus maxillaris) zu erkennen, der articulare Fortsatz der Mandibel (Processus retroarticularis) ist dahinter ebenfalls sichtbar.

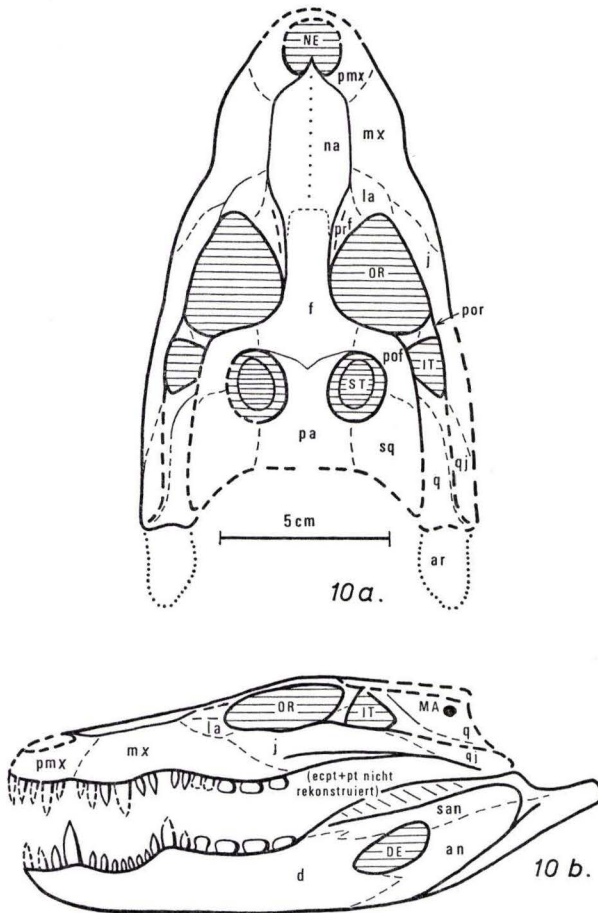


Abb. 10. Schädelrekonstruktion von *All. haupti*

a) Vertikalansicht des Cranium, Articular-Fortsätze des Unterkiefers punktiert

b) Seitenansicht des Schädels.

Abkürzungen: siehe Abschnitt 0.2.; MA = Ohröffnung.



Verwertet man alle Hinweise, beispielsweise ist nach dem Verlauf des linken Schädelrandes die rechte Seite rekonstruierbar, ergibt sich ein neues Bild des Schädels in der Vertikalansicht (Abb. 10a). In dieser Rekonstruktion sind lediglich die Umgrenzung der äußersten Schnauzenspitze und der nur in seinem generellen Verlauf angedeutete Schädeldachhinterrand hypothetisch. Eine andere Umgrenzung oder ein anderer Verlauf ist aber kaum denkbar, berücksichtigt man die bei Krokodilen bekannten Variationsmöglichkeiten. – Die Grenzen der einzelnen Schädelknochen wurden nach einem Photo des Schädels gezeichnet und weichen daher von den Grenzen im vermutlich freihändigen Entwurf WEITZELS ab.

Vergleicht man die gewonnene Rekonstruktion mit der Schädelabbildung von *Arambourgia gaudryi* (STEFANO 1905) aus dem französischen Alttertiär (Quercy) durch KÄELIN (1939: Taf. 1 = 1955:764, Taf. 3), so findet man eine außerordentlich starke Ähnlichkeit nicht nur im Umriß des Schädels, sondern auch in den morphologischen Einzelheiten; von größerer Breite scheinen bei der Quercy-Art die Praefrontalia zu sein. Die Ähnlichkeit von *Ar. gaudryi* und der Messel-Art scheint mir so weitgehend, daß zu prüfen wäre, ob nicht auch die bislang von der Quercy-Art nur unvollständig bekannte Dentition derjenigen der Messel-Art ähnelt.

Schon KUHN (1938:317) bemerkte auch die Ähnlichkeit im Schädelumriß zwischen „*Caimanosuchus brevisrostris*“ KUHN aus dem Lutet des Geiseltales und der Messel-Art.

Die Angabe von KUHN (1938:316), daß der Geiseltal-Art die charakteristischen, abgerundeten „Pflasterzähne“ fehlen, ist nicht gesichert. Die von ihm erwähnten spitzen Zahnkronen können bekanntlich auch mit gerundeten Zahnkronen zusammen in einem Gebiß auftreten. Eine Klärung der Bezahnungsverhältnisse der Geiseltal-Art ist zur Zeit nicht möglich, da von ihr keine Neufunde vorliegen und eine Nachpräparierung der in der Geiseltalsammlung in Halle a. d. Saale vorhandenen Typusstücke kaum ohne Gefahr für die Funde durchzuführen wäre. Bezüglich der Gültigkeit der Art siehe daher KÄELIN 1955:772.

Nach der Abbildung bei KUHN (1938: Taf. 33–Fig. 21) weist die Geiseltal-Art im mittleren Teil des Schädeldach-Hinterrandes einen caudad vorspringenden Randverlauf auf, während ein anderer besonders *allognathosuchus*-verdächtiger Geiseltal-Fund (1938: Taf. 28 – Fig. 1) ebenso wie *Ar. gaudryi* einen geraden Rand zeigt. Leider ist der Randverlauf am Typus von *All. haupti* (Me 4415) unbekannt, der Paratypus Me 1435 besitzt nach WEITZEL (1935: Taf. 2 – Fig. 2, heute ist der Fund nicht mehr so gut erhalten) einen median leicht konkav eingezogenen Schädeldach-Hinterrand. – Zur Vervollständigung der Übersicht ist noch zu erwähnen, daß der an anderer Stelle (S. 64) erwähnte Turiner *Allognathosuchus*-Fund vom Monte Bolca wieder einen geraden Verlauf des entsprechenden Hinterrand-Abschnittes zeigt.

Der Messel-Fund Me 1435 weist in der Norma verticalis prinzipiell den gleichen Schädelumriß auf, wie er für Me 4415 rekonstruiert worden ist. Durch Pressung ist das Schädeldach etwas zusammengedrückt worden; dadurch wurden allem Anschein nach die beiden Kieferstiele (Condyl. maxillares) leicht nach außen gedrückt, so daß sie nach hinten geringfügig zu divergieren scheinen. Das nach den Meßwerten berechnete Verhältnis: maximale Schädelbreite zu medianer Schädelänge beträgt 65% und dürfte am unverdrückten Schädel vielleicht nur 60% (im Gegensatz zu Me 4415 mit ca. 70 bis 75%) betragen haben. Das Verhältnis: hintere Schnauzenbreite zu Schnau-

zenlänge = rund 110% ist für Krokodile beachtlich, normalerweise übertrifft die Schnauzenbreite nicht die Schnauzenlänge an Größe, worauf KÄELIN (1939:13) hinwies.

WEITZEL (1935:45, 49) hielt Me 1435 wegen der etwas geringeren Größe gegenüber Me 4415 für einen juvenilen Schädel, möglicherweise aber dokumentiert Me 1435 eine andere Art, zumindest aber eine intraspezifische Variation von *All. haupti*. Auffällig sind an Me 1435 die relativ kleinen Supratemporalöffnungen; entsprechend den ontogenetischen Proportionsänderungen bei *Caiman latirostris* (siehe KÄELIN 1933:620) wären bei einem jungen Individuum gerade relativ große Öffnungen zu erwarten gewesen. Bemerkenswert ist ferner bei Me 1435 die Kleinheit der äußeren Mandibelfenster und die Schmalheit des Interorbitalspatium. Diese Schmalheit könnte durch schlechte Erhaltung der entsprechenden Frontalepartie verursacht sein, aber kaum durch den Erhaltungszustand bedingt ist eine deutliche Einmuldung der medianen Schnauzenpartie. Seitlich begrenzt wird die Einmuldung auf jeder Seite durch eine Leiste, die ähnlich wie die entsprechenden Leisten bei *C. latirostris* am vordersten Punkt jeder Orbita beginnen und nach vorn bis in Höhe der Schnauzenverbreiterung im Gebiet des 4. Maxillarzahnes reichen. Vorgreifend soll noch erwähnt werden, daß bei Me 1435 im Gegensatz zum Typus von *All. haupti* (Me 4415) die Zahl der kugeligen Zähne hinten in der Oberkieferzahnreihe um einen Zahn (durch Verdoppelung des letzten) vermehrt ist. Wegen des schlechten Erhaltungszustandes von Me 1435 (die Grenzen der meisten Schädelknochen sind nicht erkennbar) soll auf ihm kein neues Taxion begründet werden, sondern es wird vorgeschlagen, die Besonderheiten des Fundes vorerst als intraspezifische Variation von *All. haupti* zu werten, um die noch unsichere Taxonomie der *Allognathosuchus*-Arten nicht unnötig nomenklatorisch zu belasten.

#### Meßwerte von Me 1435:

1. maximale hintere Schädelbreite . . . . .	82 mm (= ca. 60 bis 65 % von 2.)
2. mediane Schädelhöhe . . . . .	ca. 128 mm
3. hintere Schnauzenbreite . . . . .	74 mm (= ca. 112 % von 4.)
4. Schnauzenlänge . . . . .	ca. 66 mm (= ca. 51 % von 2.)
5. minimale Breite des Spatium interorbitale . . . . .	ca. 7 mm (= ca. 23 % von 6.)
6. maximale Orbitalhöhe . . . . .	30 mm (= ca. 24 % von 2.)
7. maximale Orbitalbreite (nach WEITZEL 1935:43) . . . . .	27 mm (= 90 % von 6.)
8. mediane Schädeldachlänge . . . . .	ca. 36 mm (= ca. 69 % von 10.)
9. vordere Schädeldachbreite . . . . .	ca. 46 mm (= ca. 88 % von 10. = ca. 60 % von 11.)
10. hintere Schädeldachbreite . . . . .	ca. 52 mm
11. mittlere Schädelbreite (in Höhe des Ansatzpunktes der Postorbitalsäulen an den Jugalia) . . . . .	76 mm

Die Abbildung der „Seiten“-Ansicht von Me 4415 durch WEITZEL (1935:Taf.1 – Fig. 1) könnte mißverstanden werden, beachtet man nicht, daß die Mandibelreste in ihrer Lage zum Cranium verstellt sind. Die sicherlich ursprünglich senkrecht zum Schädeldach stehende Außenwand des linken Mandibelastes weist schräg nach oben und ist daher auch bei einer Betrachtung des Cranium von Me 4415 in der *Norma verticalis* zu einem erheblichen Teil sichtbar vgl. WEITZEL: Taf. 2 – Fig. 1, diese Ab-



bildung der „Seiten“-Ansicht zeigt daher Schädelpartien, die bei einem undeforinierten Schädel nur bei der Betrachtung der Schädelseite von schräg-oben sichtbar wären. Aus diesem Sachverhalt ergibt sich, daß Me 4415 flachschnauziger gewesen sein muß, als nach der Abbildung von WEITZEL wie auch der neuen Fig. 30 auf Taf. 6 (derzeitiger Erhaltungszustand) zu erwarten ist.

An Me 4415 selbst ist außerdem zu beachten, daß sich der erhöhte Oberrand des supraangularen Abschnittes des (linken) Mandibelastes keilartig unter den gesimsartig nach außen überhängenden jugalen Rand des Cranium geschoben hat. Noch vorhandene Reste vom mittleren Teil des rechten Mandibelastes gelangten übrigens durch die Verdrückung des Schädels direkt neben den linken Ast.

Die neue Rekonstruktion (Abb. 10b) der Seitenansicht des Schädels versucht die geschilderten Deformationen zu eliminieren. Gegenüber der „Seiten“-Ansicht bei WEITZEL erscheint nun das Cranium, vor allem der Schnauzenteil, nur noch in dem Maße aufgewölbt, wie es ähnlich von der echten Seitenansicht des Fundes Me 1435 bei WEITZEL (1935:Taf.1 – Fig.2) oder von *Ar. gaudryi* (siehe KÄELIN 1939:Taf.3 – Fig. 1+3) bekannt ist. Der Unterkiefer ist in der Rekonstruktions-Zeichnung so orientiert, daß der im mittleren Teil des Mandibelastes gerade verlaufende Unterrand des Kiefers horizontal liegt. Damit wird der irrtümliche Eindruck vermieden, daß im Gegensatz zu anderen Krokodilen der „Mandibelunterrand stark konvex“ (WEITZEL 1935:42) sei. Durch die gewählte Orientierungsart wird ferner der wellige Verlauf des Mandibeloberrandes besonders augenfällig: der bezahnte Randabschnitt ist in drei aufeinanderfolgende Mulden geteilt; hinter der letzten Mulde steigt das Supraangulare ungewöhnlich hoch auf. Ein ähnlich, aber nicht so deutlich gewellter Mandibelrand findet sich auch bei rezenten Krokodilen (z. B. bei *Caiman latirostris*); der starke Anstieg des Supraangulare aber in Verbindung mit Eigentümlichkeiten der Bezahnung, die sich ebenfalls an dem Messel-Fund nachweisen lassen, sind nach MOOK (1921a:109) und SIMPSON (1930:4) Kennzeichen der Gattung *Allognathosuchus*. Als Zwischenergebnis ist festzuhalten, daß der Fund Me 4415 (und ebenso Me 1435) zu dieser Gattung zu stellen ist.

### Dentition

Anhand des vorliegenden Messel-Materials läßt sich die in Abb. 10b dargestellte „Normalform“ der Bezahnung des Unterkiefers rekonstruieren, belegt wird dieses Bild durch folgende Funde:

Bei Me 4415 zeigen die drei letzten Zähne der (linken) Unterkieferzahnreihe für *Allognathosuchus*-Arten typische, kugelige Kronenformen. Von diesen kräftigen, gerundeten, flachen, in der Form mit Pycnodontier-Zähnen vergleichbaren Kronen ist die mittelste (= vorletzte) wie bei anderen *Allognathosuchus*-Arten am kräftigsten, d. h. von größtem mesiodistalen Durchmesser (vgl. Abb. 11). Vor diesen typischen Zähnen steht ein Zahn mit einer Krone von kleinerem Durchmesser; diese Krone ist nicht mehr flach, sondern etwas höher gewölbt und vermittelt in ihrer Form zu den konischen Zähnen davor. Der nach vorn folgende, konische Zahn ist nicht ganz so kräftig, stärker dagegen ist der in mesialer Richtung nächstfolgende Zahn, der am Kulminationspunkt zwischen 2. und 3. Mulde des Mandibel-Oberrandes steht. Die Zähne der mittleren (2. Unterkiefermulde) sind bei Me 4415 durch Übergreifen der Oberkieferzähne verdeckt.



Die Bezahnung der vorderen (l.), recht flachen Mulde des (linken) Mandibelastes ist heute für Me 4415 nur nach den Abbildungen von WEITZEL teilweise zu rekonstruieren, die entsprechende Partie des Fundes ist verlorengegangen. Demnach waren die ersten drei Zähne des Unterkiefers spitzkonisch und nicht besonders kräftig. Über den 4. Zahn sind ebenso wie über die verdeckten Zähne des folgenden (mittleren) Mandibel-Abschnittes keine sicheren Aussagen möglich; auch anhand von Me 1435 ist keine Klärung der Dentition der mittleren Mandibelpartie zu erreichen. – Die Ausführungen von WEITZEL (1935: 46), daß hinter dem 4. Kegelzahn des Unterkiefers sieben winzige Zähne, und auf dem Anstieg zur Kulmination des Kieferrandes vor dem hinteren Mandibelabschnitt wieder ein größerer Zahn folgen, können sich daher nur auf den verschollenen Fund Me 1434 beziehen. Als Ersatz für den fehlenden Fund stehen die Fragmente eines rechten (Me 5262) und eines linken (Me 5261) Mandibelastes zur Verfügung, die wahrscheinlich von einem Individuum stammen. Nach diesen Funden können die Angaben von WEITZEL insofern ergänzt werden, daß (nach Me 5261) in der Serie sehr kleiner Zähne hinter dem kräftigen 4. Unterkieferzahn (= „Eckzahn“) die ersten zwei Zahnkronen größer sind als die folgenden. Nur unvollständig kann an den beiden Mandibelästen überprüft werden, daß sich die Serie sehr kleiner Zähne aus insgesamt sieben Zähnen zusammensetzt; so sind (bei Me 5261) maximal fünf Zähne im fraglichen Abschnitt erhalten, doch spricht die Position der in beiden Mandibelästen noch vorhandenen Zähne dafür, daß bei unbeschädigten Funden der mittlere Mandibelabschnitt tatsächlich 7 recht kleine und 1 „größeren“ Zahn trägt, sicher ist zumindest die Zahl von 6 + 1 Zähnen.

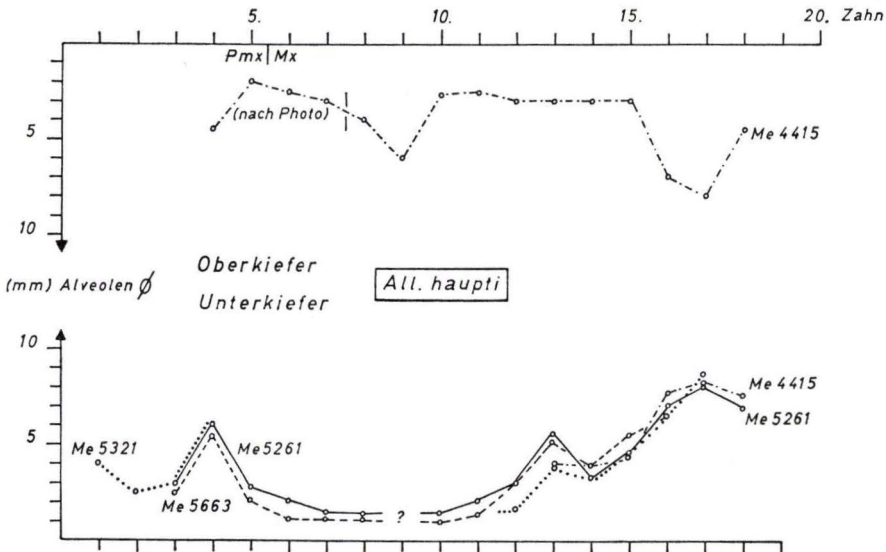


Abb. 11. Diagramm der „Zahngrößen“ (= mesiodistalen Alveolen-Durchmesser) bei *All. Haupti*.

Da die Zahl kleiner Zähne im mittleren Mandibelabschnitt am Fossilmaterial allgemein schwierig festzustellen ist, wird für *Allognathosuchus* und ähnlich stark heterodonte Formen eine neue Unterkieferzahnformel vorgeschlagen, in der diese Zahl notfalls offenbleiben kann (ohne daß die Formel dadurch wesentlich an Aussagekraft verliert):

$$\text{bisher } z = \text{jetzt } z1 + z2 + z3a + zb3$$

$z1$  = Zahl der konischen Zähne der ersten Mandibelast-Mulde bis zum kräftigen Eckzahn (einschließlich)

$z2$  = Zahl der zumeist kleinen, konischen Zähne der mittleren Mulde bis zum kräftigen Zahn (ausschließlich) am Anfang der hinteren Mandibelmulde

$z3a$  = Zahl der konischen Zähne der obersten = hinteren Mulde

$z3b$  = Zahl der Zähne mit mehr oder minder gerundeter Krone hinter  $z3a$

Die Reste der Mandibel Me 5321 sind so fragmentarisch, daß sich nach den Alveolen am linken Ast nur mit einiger Mühe bestätigen ließ, daß  $z1$  tatsächlich die bei Krokodilen übliche Zahl von 4 Zähnen umfaßt.

Der Fund Me 5663, die fragmentarische Vorderpartie eines rechten Mandibelastes, zeigt aus der  $z1$ -Gruppe nur noch die Alveole des 3. Zahnes und dicht dahinter die große Alveole für den 4. Zahn. Von der  $z2$ -Serie sind fünf Zähne (= 1., 2., 3., 5. und 7. Zahn) vollständig oder als Stumpf erhalten, vom 4. und 6. Zahn der Serie sind noch Alveolen erkennbar, allem Anschein sind nie acht Zähne ausgebildet gewesen, vermutlich fehlt gegenüber Me 5261 primär einer der ersten beiden nicht ganz so kleinen Zähne. Dieser geringfügige Unterschied wird als intraspezifische Variation gewertet.  $z3a$  besteht (wie nach Alveolen und Zahnresten vermutet werden kann) wie üblich aus 2 Zähnen, bei den Alveolen der  $z3b$ -Gruppe ist nur noch die labiale Wand erhalten; sicher sind drei Alveolen nachweisbar (möglicherweise fehlte primär die 4. Alveole, vgl. die folgende Besprechung des etwa gleich dimensionierten Fundes Me 5322).

Das linke Mandibelfragment Me 5322 zeigt noch die Alveolen der beiden letzten  $z2$ -Zähne, gefolgt von 2 Alveolen, die analog den bisherigen Erfahrungen der  $z3a$ -Gruppe zugeordnet werden. Nach diesen Alveolen folgt eine etwas größere, die vermutlich vom 1. Zahn der  $z3b$ -Serie stammt, dahinter finden sich Reste von zwei großen, kugeligen Zahnkronen, von denen die letzte am größten ist. Ein 4. Zahn fehlt diesmal mit Sicherheit in der  $z3b$ -Serie. Nach der Größe der vorhandenen Zahnreste ist vermutlich der letzte (4.) Zahn von  $z3b$  unterdrückt; diese Zahnreduktion wird wieder als Variation bewertet.

Am Schädelfund Me 1435 schließlich ist nicht sicher zu erkennen, ob hier ebenso die Zahnzahl im hintersten Abschnitt der (nur rechts freiliegenden) Unterkieferzahnreihe dezimiert ist, sehr wahrscheinlich fehlte auch hier hinter dem kräftigen Stumpf des 3. Zahnes der  $z3b$ -Gruppe ein 4. Zahn, Antagonisten sind aber im Oberkiefer vorhanden. Vor dem Rest des 3. Zahnes steht eine typisch gerundete Krone und davor finden sich die Reste der ersten höhergewölbten Krone der  $z3b$ -Serie. Die  $z3a$ - und  $z2$ -Gruppe ist nicht näher zu analysieren,  $z1$  bestand wiederum aus vier Zähnen.

Als Fazit ergibt sich die endgültige Unterkieferzahnformel in der neuen Schreibweise:

$$z = 4 + (\text{wahrscheinlich } 7 \text{ bis } 8) + 2 + 3 \text{ bis } 4.$$

In bisheriger Schreibweise wäre zu schreiben:  $z = 16$  bis  $18$ . Die Kürze der Formulierung besticht, nur dürfte sie für die Praxis ziemlich wertlos sein.

Die Oberkiefer-Bezahnung weist eine zum Unterkiefer analoge Heterodontie auf. So finden sich beim Holotypus von *All. haupti* (Me 4415) als Antagonisten der hinteren Unterkieferzähne in der Oberkiefer-Zahnreihe hinten drei Zähne mit breiten, gerundeten Kronen. Von diesen ist wieder die vorletzte vom größten mesiodistalen Durchmesser. Insgesamt sind die drei Kronen etwas kleiner als die gegenüberstehenden Unterkieferkronen. Vor den drei Oberkieferzähnen stehen vier schwächere, von denen die zwei hintersten noch gerundete Kronen aufweisen. Diese Kronen sind aber allem Anschein nach nicht mehr ganz so flach gewölbt wie die hinteren, sondern leiten zur konischen Form der beiden vorderen der erwähnten vier Zähne über.

Von den bisher aufgezählten sieben Zähnen befindet sich eine Lücke in der Zahnreihe (hier schlägt der kräftige 1. Zahn der z3a-Unterkiefergruppe gegen den Oberkiefer ein). In mesialer Richtung finden sich dann vor der Lücke zwei kleinere konische Zähne und das Fragment eines sehr kräftigen vermutlich ebenfalls konischen Zahnes. Vor diesem ist heute nur noch ein mittelstarker, konischer Zahn zu beobachten. Die Originalaufnahmen zu Fig. 1 auf Taf. 1 bei WEITZEL 1935 läßt am maxillaren Kieferrand noch deutlich einen weiteren konischen Zahn und angedeutet einen Zahnstumpf erkennen. Von der praemaxillaren Bezahnung ist auf der Photographie nur der letzte kleine Zahn und der kräftige Zahn davor wahrzunehmen. In Analogie zum rezenten *Caiman latirostris* oder zum fossilen *Allognathosuchus mooki* SIMPSON 1930 aus dem nordamerikanischen Tertiär handelt es sich bei dem kräftigen Praemaxillarzahn vermutlich um den 4. Zahn. In üblicher Schreibweise lautet die Oberkieferzahnformel für Me 4415 also: (wahrscheinlich 5) + 13.

Am Schädel Me 1435 ist die genaue Zahl der Oberkieferzähne noch schlechter festzustellen als an Me 4415. Deutlich erkennbar ist aber ein Unterschied zwischen beiden Funden in der Zahl der typischen gerundeten Zahnkronen hinten im Oberkiefer. Anstelle von drei Zähnen mit flachgerundeten Kronen finden sich bei Me 1435 vier solcher Zähne. Die beiden letzten sind von kleinerem mesiodistalen Durchmesser als die vorhergehenden; naheliegend ist die Deutung, daß sich gegenüber Me 4415 der letzte Oberkieferzahn gleichsam verdoppelt habe. Möglicherweise ist diese Variation der Zahnzahl mit einer Reduktion der Zahnzahl im Unterkiefer gekoppelt, jedoch fehlen vorerst weitere Belege für diese Annahme.

Als Ergebnis zeigt sich, daß die Dentition der Messel-Funde wie bei allen anderen *Allognathosuchus*-Arten derart spezialisiert ist, daß sie einen Fangapparat (vordere Zähne) und Brechapparat (hintere Zähne) bildet. SIMPSON (1930:14) stellte klar, daß die vorliegende Gebißmodifikation (wie schon erwähnt) keinesfalls auf eine „besondere Diät“ hinweist und daß verschiedenste Beutetiere, also nicht allein beschaltete Mollusken als Nahrung gedient haben können (vgl. Abschnitt 5).

#### Symphysen-, Biß- und Gaumenverhältnisse

Nach den vorliegenden Unterkieferfunden (Me 5321 und Me 5663) und nach dem Schädelfund Me 1435 liegt das Hinterende der Unterkiefer-Symphyse jeweils in Höhe des vorderen bis mittleren Abschnittes der z2-Zahngruppe, also etwa in Höhe des 6. bis 8. Unterkieferzahnes; die Angabe in der Arbeit von WEITZEL (1935:42),



daß sich eine „lange“ Symphyse bis zum 12. Zahn erstreckt, ist wohl ein Manuskriptirrtum, an anderer Stelle spricht WEITZEL (1935:43-Diagnose) richtig von einer kurzen Symphyse. – Wie schon die Fig. 3 auf Taf. 1 von WEITZEL zeigt, nehmen die Splenialia geringfügig am Aufbau der Symphyse teil. Während beim rechten Ast von Me 5321 das Spleniale auf der Unterseite der Symphyse ungefähr 1 mm Breite einnimmt und nach oben „dünn und abgeplattet“ ist, tritt es bei Me 5653 (dem einen Beleg einer evtl. Variation von *All. haupti*) oben ähnlich stark wie unten in Erscheinung. Besonders zu vermerken ist noch, daß die Splenialia z. B. bei Me 5321 (und bei Me 1435 rechts) in Höhe der flachkronigen, hinteren Mandibelzähne durch eine Verstärkung der darunterliegenden Dentalia aufgetrieben erscheinen. Am Mandibelunterrand tritt die Verstärkung kaum in Erscheinung, sie ist mehr auf den oberen Teil des Mandibelrandes beschränkt, wo sie vermutlich als Stütze der kräftigen hinteren Mandibelzähne dient. Ein zusätzliches Gesims („flange“) am verstärkten Oberrand, wie es von anderen Arten beschrieben wurde (SIMPSON 1930:5), fehlt wohl den Messel-Funden.

Der Biß von *All. haupti* ist nach dem Schädel Fund Me 4415 wie auch nach Me 1435 (vgl. WEITZEL 1935:42 und Taf. 1 – Fig. 1+2) zumindest teilweise alligatorhaft zu nennen: die Unterkieferzähne schlagen lingual der Oberkieferzahnreihe ein, insbesondere gilt dies auch für den 4. Unterkieferzahn. Die flachkronigen, hinteren Zähne im Ober- und Unterkiefer stehen so, daß sich ihre Kronen nicht wie Molaren bei Mammaliern berühren, sondern lediglich ein schmaler labialer Teil der flachen Unterkieferkrone stößt gegen einen entsprechenden lingualen Teil der Oberkieferkrone.

Die folgenden Angaben über den Gaumen sind möglicherweise nur für die in Me 1435 dokumentierte Variation der Art *All. haupti* gültig. Dieser Fund (Me 1435) läßt langgestreckte Gaumenfenster erkennen, die durch eine ziemlich schmale, anscheinend parallelsseitig begrenzte Palatinspange getrennt sind. Das Bild erinnert an die Gaumen-Verhältnisse beim schon früher zum Vergleich herangezogenen *Caiman latirostris*. Die genaue Lage der Choanenöffnung kann nicht mehr festgestellt werden, diese scheint sich im mittleren Teil der Pterygoidfläche, also in eusucher Lage, befunden zu haben.

#### 4.5. Taxionomische Diskussion

Um die systematische Position der Art zu erfassen und gleichzeitig zu einer ausreichenden Diagnose zu gelangen, soll *All. haupti* in seinen Merkmalen summarisch mit anderen *Allognathosuchus*-Funden verglichen werden. An erster Stelle sind dafür die von SIMPSON 1930 aus dem nordamerikanischen Puerco-(= Unter-)Paläozän als *All. mooki* beschriebenen Funde geeignet, da zu ihnen auch ein Cranium gehört.

Soweit die Abb. 2 von SIMPSON (1930:4) und der unvollständig erhaltene Messel-Typus abschätzen läßt, ist das Verhältnis zwischen maximaler Schädelbreite und medianer Schädellänge bei der nordamerikanischen und der Messel-Art ungefähr gleich (Breite = ca. 75% der Länge). Die Schnauze der nordamerikanischen Species erscheint etwas mehr gestreckt (ihre Länge ist der hinteren Schnauzenbreite etwa gleich),

während die Schnauzenbreite bei *All. haupti* die Schnauzenlänge übertrifft, ferner erscheinen die Jugalia bei *All. mooki* wesentlich breiter. Ein sicher faßbarer Unterschied zwischen beiden Arten liegt noch in der Unterkiefer-Zahnzahl, speziell in der Zahl der charakteristischen Kugelzähne im hinteren Mandibelabschnitt. Entsprechend der Zahnformel sind es bei

$$\textit{All. haupti}: \frac{(\text{ca. } 5) + 13 \text{ bis } 14}{4 + (\text{ca. } 7 \text{ bis } 8) + 2 + 3 \text{ bis } 4} \quad \text{also drei bis vier,}$$

$$\text{bei } \textit{All. mooki}: \frac{5 + 14}{4 + 8 + 2 + 6} \quad \text{demnach sechs Zähne.}$$

Bei *All. heterodon* (COPE) aus dem nordamerikanischen Wasatch-(=Unter-)Eozän umfaßt nach den Angaben bei MOOK (1921:109) und SIMPSON (1930:7) die Gruppe gerundeter Zahnkronen: 5 Zähne.

Bei *All. polyodon* (COPE) aus dem Bridger-(=Mittel-)Eozän sind es nach MOOK (1921:107) wie bei *All. mooki* aus dem Paläozän nicht nur fünf, sondern vielleicht 6 Zähne.

*All. wartheni* CASE 1925 aus dem Wasatch-(=Unter-)Eozän besitzt, wie nach den Abbildungen von CASE (Taf.-Fig. 1 + 2, ?seitenverkehrt) geschlossen werden kann, gleich *All. haupti* 4 derartige Zähne. Diese nordamerikanische Art unterscheidet sich durch den Besitz eines ausgeprägten Gesimses („flange“) am Mandibelinnenrand von der Messel-Art.

Wahrscheinlich zur gleichen Art (*wartheni*) gehört wegen dieser Merkmale („flange“ + Zahl der typischen Zähne) der aus beiden fragmentarischen Unterkieferästen und einem Schädeldachrest bestehende Fund (R 3511) aus dem Wasatch von Wyoming, den 1907 das Brit. Mus. London als „*Crocodylus wheeleri*“ erworben hat. – Der Hinterrand des Parietale ist bei diesem Fund übrigens median leicht konkav eingezogen.

Ein Vergleich der Oberkieferbezahlung der einzelnen Arten ist wegen unzureichenden Fundmaterials nur beschränkt möglich. Besitzt *All. haupti* drei flachkronige Oberkieferzähne, so sind es nach SIMPSON 1930, Abb. 3 bei *All. mooki* vielleicht vier (oder nur drei?). Für *All. heterodon* werden von MOOK (1921a:109; vgl. COPE 1883: Taf. 23a – Fig. 11) gleichfalls lediglich drei flache Kronen angegeben. An dem von MOOK 1961 beschriebenen Schädel von *All. (cf.) polyodon* sind die fraglichen Zähne verdeckt. Bei *All. wartheni* gleichen die drei letzten Oberkieferzähne (und der davor stehende Zahn mit höher gewölbter Krone) nach der Taf.-Fig. 3 von CASE (1925) den entsprechenden Zähnen bei der Messel-Art (diese zeigen, sofern sie nicht „usiert“ oder stark lackkonserviert sind, ebenfalls gerunzelte Kronenflächen).

Zum Schluß bleibt der auf einem zahnlosen Unterkieferast begründete „*Allognathosuchus riggsi*“ PATTERSON 1931 aus den nordamerikanischen Tithanotherium-Beds des unteren Oligozän zu erwähnen. Der Mandibelast ist (wie die Tafel-Fig. von PATTERSON zeigen) gegenüber den Unterkieferästen anderer *Allognathosuchus*-Arten sehr gestreckt, außerdem erscheint nur die mittlere der Einmündungen des dentalen Kiefer-Oberrandes markanter vertieft als bei rezenten Alligatorinen (wie z.B. *Melanosuchus niger*); ferner ist der für *Allognathosuchus* typische Supraangulare-Anstieg



schwach ausgeprägt. Schon PATTERSON (1931:221) selbst hegte daher Zweifel, ob seine Gattungszuschreibung richtig ist; die Zweifel werden dadurch verstärkt, daß die hinteren Alveolen recht klein sind und daher kaum von den charakteristischen, kräftigen, flachkronigen Zähnen besetzt gewesen sein können. Im Sinne offener Namengebung soll daher der Fund (in Übereinstimmung mit SIMPSON 1933:8, Fußnote 1) als *Allognathosuchus? riggsi* bezeichnet werden, um nicht der Zuschreibung der Art zu einer anderen Alligatorinen-Gattung durch Kenner des Fundmaterials vorzugreifen. Für rezente Alligatorinen (außer *Caiman crocodilus*) ist bei obiger Art der Processus retroarticularis ähnlich wie beim *Alligator mefferdi* Mook (1946: Abb. 6d) aus dem nordamerikanischen Pliozän ungewöhnlich stark nach oben aufgebogen.

Zieht man das Ergebnis, so läßt sich die Messel-Art jetzt dadurch charakterisieren, daß sie unter den bisher bekannten *Allognathosuchus*-Arten neben *All. wartheni* im Unterkiefer die geringste Zahnzahl aufweist. Die zahlenmäßigen Unterschiede (von max. 3 Zähnen) gegen die anderen Arten sind aber so gering, daß sie im Vergleich mit den von rezenten Krokodil-Arten bekannten Schwankungen der Zahnzahl (ca.  $\pm 1$  Zahn) nur dann als artspezifisch gewertet werden können, wenn berücksichtigt wird, an welcher Stelle der Zahnreihe die Reduktion oder Vermehrung auftritt. Als Hilfsmittel hierzu dient die neue Schreibweise der Unterkieferzahnformel. Keinesfalls scheinen mir die festgestellten Unterschiede in der Zahnzahl (wie auch in sonstigen morphologischen Einzelheiten) auszureichen, um die Messelfunde gattungsmäßig als *Hassiacosuchus* von den anderen *Allognathosuchus*-Arten abzutrennen.

Bei der Überprüfung der nach WEITZEL (1935:42) als Gattungsmerkmale wichtigen Punkte der kombinierten Art- und Gattungsdiagnose von WEITZEL (1935:43) für „*Hassiacosuchus*“ *haupti* ergibt sich:

- a) Unterschiedliche Schädelform: Schnauze zwar kürzer als bei *All. mooki*, aber sehr ähnlich wie bei dem als *All. (cf.) polyodon* von Mook 1961 beschriebenen Fund. Auch für *All. heterodon* kann (vgl. SIMPSON 1930:3) eine gedrungene Schnauze angenommen werden.
- b) Unterschiedlich begrenzte Schädeldachknochen: bei den bisher beschriebenen *Allognathosuchus*-Funden unzureichend bekannt, daher nicht vergleichbar.
- c) Große Augenhöhlen: bei *All. mooki* entsprechend groß.
- d) Lacrimale und Nasale grenzen (ein ganz kurzes Stück) aneinander: bei *All. mooki* Verhältnisse unbekannt; bei *All. (cf.) polyodon* möglicherweise gerade knapp getrennt.
- e) Frontale nimmt nicht an der Umrandung der Oberen Schläfenfenster teil: siehe b).
- f) Kurze Symphyse: keine deutlichen Unterschiede gegen andere Arten.

Alle *Hassiacosuchus*-Merkmale finden sich (soweit feststellbar) bei den *Allognathosuchus*-Arten wieder, die Gattung *Hassiacosuchus* WEITZEL 1935 ist dementsprechend einzuziehen.

#### 4.6. Diagnose

Für *Allognathosuchus haupti* (WEITZEL 1935) resultiert die folgende Neufassung der Art-Diagnose, wobei sich der Wortlaut an die ursprüngliche Fassung von WEITZEL (1935:43) anlehnt.



Merkmale der Gattung (s. SIMPSON 1930:3/4); bei der Art selbst: letzte drei oder vier Unterkieferzähne groß und abgeflacht-breitkronig. Die Krone des vordersten der erwähnten Zähne ist von wesentlich geringerem Durchmesser als die folgenden. – Im Oberkiefer entsprechen diesen Zähnen im Normalfall drei ebenso gebaute; anstelle des kräftigen dritten Zahnes können zwei schwächere ausgebildet sein. Vor den erwähnten Zähnen im Oberkiefer finden sich zwei schwächere, deren Kronen (weniger breit und abgeflacht ausgebildet) zu den konischen Zähnen weiter vorn vermitteln. – Im Bereich der hinteren Unterkieferzähne ist der Unterkieferinnenrand aufgetrieben, ein deutliches Gesims („flange“) fehlt aber.

$$\text{Zahnformel: } \frac{(\text{ca. } 5) + 13 \text{ bis } 14}{4 + (\text{ca. } 7 \text{ bis } 8) + 2 + 3 \text{ bis } 4}.$$

Das von WEITZEL noch als Artmerkmal gewertete Eingreifen des 4. Unterkieferzahnes in eine Grube im Oberkiefer, ist als ein allgemein alligatorines Merkmal anzusehen.

Ein Artmerkmal wie bei anderen Krokodilen ist sehr wahrscheinlich auch die Gaumenmorphologie. Da sie ebenso wie die Morphologie des Schädeldaches noch nicht vollständig bekannt ist, wurde auf ihre Erwähnung in der Diagnose verzichtet.

#### 4.7. Phylogenetische Position

Die phylogenetische Stellung der Gattung *Allognathosuchus* ist schon durch andere Autoren (z. B. SIMPSON 1930:8–13) diskutiert und auch graphisch dargestellt worden (z. B. KÄELIN 1936:31). Die Gattung wird mit diesen Autoren (vgl. auch GILMORE 1946:67) als Teil eines erloschenen Seitenzweiges der Entwicklungslinie angesehen, die über *Eocaiman* SIMPSON 1933 oder *Brachychampsa* GILMORE 1911 zu den modernen Alligatorinen führt. MOOK (1941:213) hat diese Deutung übernommen, während er früher für eine direkte Verwandtschaft zwischen rezenten Alligatorinen und *Allognathosuchus* eintrat. –

Gegenüber den anderen *Allognathosuchus*-Arten weist *All. haupti* (neben *All. wartheni*) die geringste Zahnzahl im Unterkiefer auf. In Einklang steht damit, daß *All. haupti* mit zu den geologisch jüngsten Arten der vom Paläozän bis ins Mittel-Eozän sicher bekannten Gattung gehört.

#### 4.8. Gesamtergebnis der Untersuchung von *Allognathosuchus haupti*

Die Neubearbeitung zeigt, daß „*Hassiacosuchus*“ *haupti* zur Gattung *Allognathosuchus* zu stellen ist, die bislang nur aus Nordamerika bekannt war. – Dieser Befund bekräftigt die Annahme faunistischer Beziehungen zwischen Amerika und Europa im Eozän. Im europäischen Alttertiär ist die Gattung *Allognathosuchus* mit Sicherheit auch am Monte Bolca aufgetreten. Möglicherweise gehört ein Quercy-Fund (*Ar. gaudryi*, s. S. 84) ebenfalls zu dieser Gattung.

Einer der Belege aus Messel dokumentiert evtl. eine neue Art von *Allognathosuchus*, die morphologischen Unterschiede gegen den Holotyp von *All. haupti* werden aber vorerst nur als intraspezifische Variation herausgestellt.

#### 4.9. Anmerkungen zur Taxionomie von „*Hassiacosuchus*“ *kayi* MOOK 1941

Nach dem Einzug der Gattung „*Hassiacosuchus*“ muß die gattungsmäßige Zuordnung obiger Art aus dem Bridger-(=Mittel-)Eozän von Wyoming überprüft werden.

Im Gegensatz zu den Messelfunden kann diese nicht zur Gattung *Allognathosuchus* gestellt werden, da:

a) die Supratemporalfenster im Gegensatz zu dem bisher bekannten *Allognathosuchus*-Material weit auseinander liegen (MOOK: Taf. 25 – mittl. Fig.);

b) die Splenialia kaum an der Symphyse beteiligt sind (MOOK: 212 und Abb. 1.1 und 1.2) und der charakteristische Supraangulare-Anstieg nicht sehr steil ausgebildet ist (Abb. 1.3);

c) schließlich sind aber vor allem sämtliche Zahnkronen der z3a-Zahnserie des Unterkiefers nicht konisch, sondern mehr oder minder gerundet; ungewöhnlich hoch ist auch die Zahl von zehn kleinen Zähnen in der z2-Zahnserie.

Vermerkt sei, daß z3a + 3b nach den Abbildungen von MOOK (Abb. 1.2 und 1.3 sowie Taf. 25 – obere Fig.) zusammen sechs Zähne umfaßt, während im Text (S. 212) nur fünf genannt sind. – Einzelne Merkmale der Art, wie die vorn zugespitzte Orbitale und die gestreckten Supratemporalfenster finden sich bei *Procaimanoidea utahensis* GILMORE 1946 aus dem Uinta-(=Ob.-)Eozän wieder.

Es wird somit notwendig, diese Art gattungsmäßig neu zu definieren. Diese Revision ist von amerikanischer Seite zu erwarten, ist doch der oben geschilderte Sachverhalt auch schon von Herrn Dr. D. BAIRD (Princeton) vermutet worden, wie er mir freundlicherweise mitteilte: „For several years I have been arguing that *Allognathosuchus* and *Hassiacosuchus* are the same . . . and that „*Hassiacosuchus*“ *kayi* belongs in another genus.“

### 5. Schlußfolgerungen

Im Lutetium von Messel sind somit insgesamt folgende Krokodile festzustellen:

1. der alligatorine *Allognathosuchus haupti*, sowie eine vorerst nur als Variation obiger Art eingestufte, vermutlich neue *Allognathosuchus*-Species.

2. + 3. *Diplocynodon darwini* und *Diplocynodon ebertsi*, zwei *caiman*-artige also von Alligatorinen zu Crocodylinen überleitende Formen.

4. *Asiatosuchus germanicus* n.sp., ein Crocodyline mit einigen „alligatorinen“ Merkmalen, wie sie auch bei anderen Crocodylinen des Alttertiärs zu finden sind.

5. *Pristichampsus rollinatti*, ein eusucher ?Crocodylide mit einzelnen Merkmalen, wie sie ?konvergent bei Sebecosuchiern auftreten.

6. aff. *Sebecus*? n.sp., eine nach ihrem Rostrum zu den Sebecosuchiern zu stellende neue Art und Gattung.

Diese Krokodilfauna entspricht in ihren Elementen der Assoziierung in anderen alttertiären Fundgebieten Europas wie z.B. dem Geiseltal-Revier (Ypres.-Lutet. vgl. BERG 1965:71) und dem Monte Bolca-Gebiet (?Lutet.), wo als Folge einer heute erst andeutungsweise erkennbaren „Habitus/Habitat“-Wechselbeziehung (vgl. LANGSTON 1965:135) gleichartige morphologische Typen zu finden sind:

a) sehr große (bis ca. > 3 m lange), *crocodylus*-artige Formen, demnach vermutlich carnivor (d.h. Beute vor allem Reptilien-Mammalier, siehe COTT 1963) und piscivor, in Messel und im Ypresium des Geiseltales vertreten durch *Asiatosuchus germanicus*, am Monte Bolca durch „*Crocodylus*“ *vicetinus*;

b) mittelgroße (bis ca. 1,5 m lange), *caiman*-artige, in ihrer physiologischen Aktivität (vgl. BERG 1964b) vielleicht mit rezenten Alligatoren näherungsweise vergleichbare Formen, vermutlich nicht nur carnivor und piscivor, sondern auch insectivor (siehe wiederum COTT); in Messel und im Lutetium des Geiseltales und dazu wahrscheinlich am Bolca durch Arten der Gattung *Diplocynodon* vertreten;

c) mittelgroße (bis ca. 1,5 m lange), schmalschnauzige Formen mit einem Gebiß, was auf betont carnivore (und piscivore) Nahrung schließen läßt; in Messel durch *Pristichampsus rollinatti* und aff. *Sebecus?* n.sp., im Geiseltal-Lutetium durch *Weigeltisuchus geiseltalensis* (cf. syn. *Pristichampsus rollinatti*) und evtl. auch durch den ungesicherten (s. KAELIN 1955:772) „*Boverisuchus magnifrons*“, am Bolca möglicherweise durch „*Crocodylus*“ *bolcensis* repräsentiert. Nach *Weigeltisuchus* (mit starker Panzerung und „Hufen“) sind diese Formen vielleicht stärker terrestrisch als alle anderen Typen.

d) kleine (wahrscheinl. bis 1 m lange), mit kurzschnauzigen Caimanen vergleichbare Formen, die zumindest bei den *Allognathosuchus*-Arten nach ihrer Gebißdifferenzierung vermutlich nicht allein carnivor (und piscivor) waren, sondern dazu insectivor und molluscivor (aber keinesfalls einseitig „chelinophag“); in Messel und am Bolca durch *Allognathosuchus*, im Geiseltal-Lutetium durch die problematischen (s. KAELIN 1955:772) Formen „*Caimanosuchus* | *Eocenosuchus*“ vertreten.

Bei den Messel-Formen sind nicht nur enge Beziehungen zu den Funden anderer europäischer Lokalitäten, sondern auch zur alttertiären Krokodilfauna Nordamerikas augenfällig, so durch *Allognathosuchus* und über *Asiatosuchus*. Auch aff. *Sebecus?* n.sp. weist auf eine entsprechende Verbindung hin, schließlich ebenso die Gattung *Diplocynodon* (seit Mook 1960 für Nordamerika gesichert).

Konnten bisher kaum „Evolutionsreihen“ für europäische Krokodile aufgestellt werden, so zeichnen sich jetzt Entwicklungslinien bei der Gattung *Diplocynodon* ab.

## 6. Definitive nomenklatorische Ergebnisse

Neue Art: *Asiatosuchus germanicus*

Eingezogene Gattung: *Hassiacosuchus*

Eingezogene Art: *Diplocynodon plenidens*



## 7. Schriftenverzeichnis

Viele der angeführten Schriften sind schwer in Deutschland erhältlich und wurden daher in der Bibliothek des Hess. Landesmus. Darmstadt (Geol. Mineral. Paläont. Abt.) in Fotokopie hinterlegt.

- ABEL, O.: *Allognathosuchus*, ein an die cheloniphage Nahrungsweise angepaßter Krokodil-typus des nordamerikanischen Eozäns. – *Palaeont. Zschr.*, **9**:367–374, 1 Abb., Berlin 1928 (überholt!).
- ANDREWS, C. W.: A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt. – XXXVII + 324 S., 98 Abb., 26 Taf., London (Brit. Mus., Natur. Hist.) 1906.
- On the Lower Miocene Vertebrates from British East Africa, collected by Dr. Felix OSWALD. – *Quart. J. geol. Soc. London*, **70**:163–186, Taf. 27–29, London 1914.
- ANTUNES, M. T.: *Tomistoma lusitanica*, crocodilien du Miocène du Portugal. – *Rev. Fac. Cienc. Lisboa*, 2. Sér., **C 9**, 1:5–88, 13 Abb., Taf. 1–12, Lisboa 1961.
- ASTRE, G.: Les Crocodiliens fossiles des terrains tertiaires sous-pyrénéens. – *Bull. Soc. Hist. natur. Toulouse*, **61**:26–71, 5 Abb., Taf. 1–3, Toulouse, 1931.
- AYMARD, A.: Rapport sur les collections de M. Pichot-Damazel. – *Congr. sci. France*, Sess. **22** (1855), 1:227–243, Paris + Puy 1856.
- BARNES, B.: Eine eozäne Wirbeltierfauna aus der Braunkohle des Geiseltales. – *Jb. Halle. Verb. Erforsch. Mitteldt. Bodenschätze*, N. F. **6**:5–24, 7 Abb., Taf. 1–3, Halle a. d. S. 1926.
- BATALLER, J. R.: Paleontologia: Reptiles. – *Explic. Mapa geol. Espan.* 1:50.000, **339** Tarrega. S. 27–29, Taf., Madrid 1941 (vorh. nur im Geol. Paläont. Inst. Münster/Westf.).
- BERG, D. (E.): Die Krokodile aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. – *Diss.*, 156 S., 6 Abb., 31 Taf. Fig., Freiburg i. Br., 1964 (a). (= laut Art. 8 + 9 IRZN 1962 als M. S. taxionomisch invalid!)
- Krokodile als Klimazeugen. – *Geol. Rdsch.*, **54**:328–333, 1 Abb., Stuttgart 1964 (b). (ausgegeben 1965).
- Nachweis des Riesenlaufvogels *Diatryma* im Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. – *Notizbl. Hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **93**:68–72, 1 Abb., Taf. 8, Wiesbaden 1965.
- BLAINVILLE, D. DE †: Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des cinq classes d'animaux vertébrés récents et fossiles pour servir de base à la Zoologie et à la Géologie. – (in: *Ostéographie ... des Mammifères*, **4**) 63 S., Paris (Bertrand) 1855.
- BRAVARD, A.: Considérations sur la distribution des Mammifères terrestres fossile dans le département du Puy-de-Dome. – 40 S., Clermont-Ferrand (Thibaud-Landriot) 1844.
- BRONN, H. G.: Handbuch einer Geschichte der Natur. – **3**, 1. Abt., **1**, LXXXIV + 775 S., Stuttgart (Schweizerbart) 1848.
- *Lethaea geognostica* oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. – 3. Aufl., **3**, **6**, 1130 S., Stuttgart (Schweizerbart) 1853–1856.
- CARAVEN-CACHIN, A.: Description d'un fragment de crâne de *Crocodylus Rollinatti* des grès éocènes du Tarn. – *Bull. Soc. géol. France*, 3. Sér., **3**: 368–369, Paris 1880.

- CASE, E. C.: Note on a New Species of the Eocene Crocodylian *Allognathosuchus*, *A. wartheni*. – Contr. Mus. Geol. Univ. Michigan, **2**:93–97, 1 Abb., 1 Taf., Ann Arbor/Michigan 1925.
- COLBERT, E. H.: *Sebecus*, Representative of a Peculiar Suborder of Fossil Crocodylia from Patagonia. – Bull. Amer. Mus. natur. Hist., **87**:217–270, 30 Abb., Taf. 11–16, New York 1946.
- COPE, E. D.: The Reptiles of the American Eocene. – Amer. Naturalist, **16**:979–993, 13 Abb., Philadelphia 1882.
- The Vertebrata of the Tertiary Formations of the West. – 1009 S., Abb. 1–38, Taf. 1–75a., Washington 1883 (= US. geol. Surv. 1884).
- COTT, H. B.: Krokodilgeheimnisse. – Tier. **5**:14–17, Abb., Stuttgart + Bern 1963 (= gekürzt aus: Transact. Zool. Soc. London, **29**: 211–356, 9 Taf., 45 Abb., London 1961).
- CUVIER, G.: Recherches sur les ossements fossiles. – N. Ed., **5**, 2, 547 S., 33 Taf., Paris + Amsterdam (Dufour & d'Ocagne) 1824.
- 4. Ed., **9**, 501 S., Atlas **1** (94 S., Taf. 1–161) + **2** (106 S., Taf. 162–260), Paris (d'Ocagne) 1836.
- DOLLO, L.: Première note sur les Crocodyliens de Bernissart. – Bull. Mus. Hist. nat. Belg. **2**:309–338, Taf. 12, Bruxelles 1883.
- EDMUND, A. G.: Tooth Replacement Phenomena in the Lower Vertebrates. – Contrib. Life Sci. Div. Ontario Mus., **52**, 190 S., 58 Abb., Toronto 1960.
- ERASMO, G. D': Su alcuni avanzi di Vertebrati Terziari della Sirtica. – Missione sci. Accad. Italia a Cufra (1931), **3**:257–279, Abb. 15–30, Taf. 23–24, Roma 1934.
- FABIANI, R.: Contributi alla conoscenza dei Vertebrati Terziari e Quaternari del Veneto: 1. Il tipo del *Crocodylus vicetinus* LIOY. – Mem. Ist. geol. Univ. Padova, **1**:197–214, 1 Abb., 1 Taf., Padova 1912.
- La serie stratigrafica del Monte Bolca e dei suoi dintorni. – Mem. Ist. geol. Univ. Padova, **2**:223–235, Taf. 17–18, Padova 1914.
- Il Paleogene. – Mem. Ist. geol. Univ. Padova, **3**:1–336, 36 Abb., 9 Taf., 1 Kt., Padova 1915.
- FISCHER, K. H.: Die tapiroiden Perissodactylen aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. – Geologie, **13**:1–101, 22 Abb., 10 Taf., Berlin 1964.
- FITZINGER, L.: Bemerkungen über PRANGNER's *Enneodon Unger* aus der Tertiär-Formation von Steiermark. – N. Jb. Mineral. etc., 1846:188–191, Stuttgart 1846.
- GALLWITZ, H. & KRUTZSCH, W.: Material zur Biostratonomie der Geiseltalfunde in den Jahren 1949 und 1950. – N. Acta Leopoldina, N. F. **16**:69–126, 23 Abb., Halle 1953.
- GAUDRY, A.: Les restaurations de Reptiles fossiles de Saint Gérard-le-Puy. – C. R. hebd. Acad. Sci., **97**:1154–1155, Paris 1883.
- GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, E.: Considerations sur des ossements fossiles la plupart inconnus, trouvés et observés dans les bassins de l'auvergne. – Rev. encyclopéd., **59**:76–95, Paris 1833.
- GERVAIS, P.: Observations relatives aux Reptiles fossiles de France. – C. R. hebd. Acad. Sci., **36**:374–377, Paris 1853.
- Zoologie et paléontologie françaises. – 2. Ed., VIII + 544 S., 51 Abb., 84 Taf. (Atlas), Paris (Bertrand) 1859.
- Zoologie et paléontologie générales. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés vivants et fossiles. – 263 S., 41 Abb., 50 Taf., Paris (Bertrand) 1867–1869.
- GEZE, B.: Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. – Bull. Soc. géol. France, (5) **8**:123–146, 4 Abb., Paris 1938.

- GILMORE, C. W.: *Leidyosuchus sternbergii*, a New Species of Crocodile from the Ceratops Beds of Wyoming. – Proc. US. nat. Mus., **38** (1911), Nr. 1762: 485–502, 2 Abb., Taf. 23–29, Washington 1910.
- A New Fossil Alligator from the Hell Creek Beds of Montana (*Brachychampsia montana*). – Proc. US. nat. Mus., **41** (1912), Nr. 1860:297–302, 1 Abb., Taf. 26–27, Washington 1911.
- A New Crocodylian from the Eocene of Utah (*Procaimanoidea utahensis*). – J. Paleont., **20**, 1:62–67, 1 Abb., Taf. 11, Washington 1946.
- GRAMANN, F.: Der Crocodylide *Diplocynodon hantoniensis* (WOOD) aus dem unteroligozänen Melanienton Niederhessens. – Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch., **86**:77–78, Taf. 8, Wiesbaden 1958.
- GRAY, J. E.: Synopsis Reptilium; or Short Descriptions of the Species of Reptiles. I. Cataphracta. – 85 S., 1 Taf., London (Treuttel etc.) 1831.
- HAUPT, O.: Messeler Ölschiefer und Braunkohlen. – S. 75–80, Taf. 1 (Abb. 1, 2) in: KLEMM, G.: Erl. geol. Kte. Hessen 1:25.000, Bl. Roßdorf. – 3. Aufl., Darmstadt 1938.
- HOFMANN, A.: Crocodyliden aus dem Miocaen der Steiermark. – Beitr. Paläont. Österr.-Ungarn etc., **5**:26–35, Taf. 11–15, Wien 1885.
- HUENE, F. v. & NIKOLOFF, I.: Ein pliozänes Krokodil in Bulgarien. – N. Jb. Geol. etc., Abh. **118**:266–271, 2 Abb., Taf. 30, Stuttgart 1963.
- HUXLEY, T. H.: On the Dermal Armour of *Crocodylus Hastingsiae*. – Quart. J. geol. Soc. London, **15**, Proc.: 678–680, Taf. 25, London 1859.
- KÄLIN, J. A.: Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodyliden Schädel. – Zool. Jb., Abt. Anatomie-Ontogenie, **57**:535–714, 29 Abb., Taf. 11–16, Berlin 1933.
- *Hispanochampsia mülleri* nov. gen. nov. sp. ein neuer Crocodylide aus dem unteren Oligocaen von Tarrega (Catalonien). – Abh. Schweiz. palaeont. Ges., **58**, 34 S., 6 Abb., 2 Taf., Basel 1936.
- Ein extrem kurzschnauziger Crocodylide aus den Phosphoriten des Quercy, *Arambourgia* (nov. gen.) *gaudryi* DE STEFANO. – Abh. Schweiz. palaeont. Ges., **62**, 18 S., 2 Abb., 3 Taf., Basel 1939.
- Crocodylia. – S. 695–784, 69 Abb., 3 Taf., in: PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie, **5**, Paris (Masson) 1955.
- KINKELIN, F.: Ueber Fossilien aus Braunkohlen der Umgebung von Frankfurt a. M. – Ber. Senck. naturforsch. Ges. Frankfurt a. M., 1883–1884: 165–182, 12 Abb., Taf. 1, Frankfurt a. M. 1884.
- KLEMM, G.: Erl. geol. Kte. Hessen 1:25.000, Bl. Messel. – 2. Aufl., 47 S., Darmstadt 1910.
- KRUMBIEGEL, G.: Die tertiäre Pflanzen- und Tierwelt der Braunkohle des Geiseltales. – N. Brehm B., **237**, 156 S., 29 Abb., 93 Taf.-Fig., Wittenberg (Ziemsen) + Stuttgart (Franckh) 1959.
- KUHN, O.: Crocodylia.-Foss. Cat., Animalia, **75**, 144 S., s'-Gravenhage (Junk) 1936.
- Die Crocodylier aus dem mittleren Eozän des Geiseltales bei Halle. – N. Acta Leopold., N. F. **6**, 39: 313–329, Taf. 25–36, Halle 1938.
- LAMBE, L. M.: On a new Crocodylian Genus and Species from the Judith River formation of Alberta. (*Leidyosuchus canadensis*). – Trans. roy. Soc. Canada, 3. Ser., **1**, Sect. 4 (1907): 219–244, 5 Taf., Ottawa + Toronto + London 1908.
- LANGSTON, W.: The Sebecosuchia: Cosmopolitan Crocodylians? – Amer. J. Sci. **254**: 605–614, 1 Abb., New Haven/Connecticut 1956.
- Fossil Crocodylians from Columbia and the Cenozoic History of the Crocodylia in South America. – Univ. Calif. Publ. geol. Sci., **52**, 157 S., 49 Abb., 5 Taf., Berkeley + Los Angeles 1965.



- LAUBE, G. C.: Synopsis der Wirbelthierfauna der Böhm. Braunkohlenformation und Beschreibung neuer, oder bisher unvollständig bekannter Arten. – Abh. Dt. naturwiss.-med. Ver. Lotos, **2**: 105–182, 15 Abb., Taf. 6–13, Prag 1901.
- LERICHE, M.: Note sur le *Crocodylus depressifrons* trouvé à Urcel (Aisne). – Ann. Soc. géol. Nord, **28**: 92–95, Taf. 1, Lille 1899.
- LIOY, P.: Sopra uno scheletro completo di Coccodrillo fossile scoperto in Monte Purga in Bolca. – Atti Soc. Ital. Sci. natur., **8**: 393–397, Milano 1865.
- I Coccodrilli fossili del Veneto. – Atti Ist. Veneto Sci. etc., **54** (= Ser. 7, 7): 753–783, Venezia 1896.
- LUDWIG, R.: Fossile Crocodiliden aus dem Oligozän des Mainzer Tertiärbeckens. – N. Jb. Mineral. etc., 1877: 74–77, Stuttgart 1877(a).
- Fossile Crocodiliden aus der Tertiärformation des Mainzer Beckens. – Palaeontographica, Suppl. **3**, 52 S., 16 Taf., Cassel 1877(b).
- LYDEKKER, R.: Siwalik Crocodilia, Lacertilia, and Ophidia. – Mem. geol. Surv. Ind., Palaeont. Ind., Ser. 10, **3**: 209–240, Taf. 28–35, Calcutta + London 1886.
- Note on the Hordwell and other Crocodilians. – Geol. Mag., N. Ser., (3) **4**: 307–312, London 1887.
- Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). – **1**, XXVIII + 309 S., London 1888.
- MATTHESS, G.: Zur Geologie des Ölschiefervorkommens von Messel bei Darmstadt. – Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch., **51**, 87 S., 11 Abb., Wiesbaden 1966.
- MEYER, H. v.: Mittheilung an Professor BRONN gerichtet (20. Okt. 1835). – N. Jb. Mineral. etc., 1836: 55–61, Stuttgart 1836.
- Mittheilung an Professor BRONN gerichtet (18. Sept. 1838). – N. Jb. Mineral. etc., 1838: 677–678, Stuttgart 1838.
- Die fossilen Säugethiere, Reptilien und Vögel aus den Molasse-Gebilden der Schweiz. – N. Jb. Mineral. etc., 1839: 1–10, Stuttgart 1839(a).
- Mittheilung an Professor BRONN gerichtet (1. Dez. 1838). – N. Jb. Mineral. etc., 1839: 76–79, Stuttgart 1839(b).
- Summarische Übersicht der fossilen Wirbelthiere des Mainzer Tertiär-Beckens, mit besonderer Rücksicht auf Weisenau. – N. Jb. Mineral. etc., 1843: 379–410, Stuttgart 1843.
- Mittheilung an Professor BRONN gerichtet (14. Aug. 1854). – N. Jb. Mineral. etc., 1854: 575–581, Stuttgart 1854.
- *Crocodylus Bütikonensis*, aus der Süßwasser-Molasse von Bütikon in der Schweiz. – Palaeontographica, **4**, 3: 67–71, Taf. 12, Cassel 1855.
- Beiträge zur näheren Kenntniss fossiler Reptilien. – N. Jb. Mineral. etc., 1857: 532–543, Stuttgart 1857.
- Mittheilung an Professor BRONN gerichtet (3. Mai 1859). – N. Jb. Mineral. etc., 1859: 427–431, Stuttgart 1859.
- MOOK, C. C.: *Allognathosuchus*, a New Genus of Eocene Crocodilians. – Bull. Amer. Mus. natur. Hist., **44**: 105–110, Taf. 15, New York 1921(a).
- Description of a Skull of a Bridger Crocodilian. (*Cr. affinis*). – Bull. Amer. Mus. natur. Hist. **44**: 111–116, Taf. 16–17, New York 1921(b).
- A New Crocodilian from the Wasatch Beds. (*Orthogenysuchus olseni*). – Amer. Mus. Novit., **137**, 4 S., 2 Abb., New York 1924.
- A New Species of Crocodilian from the Torrejon Beds. (*Leidyosuchus multidentatus*). – Amer. Mus. Novit., **447**, 11 S., 7 Abb., New York 1930.

- A Skull of *Crocodylus clavis* COPE, in the United States National Museum. — Amer. Mus. Novit., **678**, 7 S., 3 Abb., New York 1933.
- The Evolution and Classification of the Crocodylia. — J. Geol., **42**:295–304, Chicago 1934.
- A New Fossil Crocodylian from Mongolia (*Asiatosuchus grangeri*). — Amer. Mus. Novit., **1097**, 3 S., 2 Abb., New York 1940.
- A New Crocodylian *Hassicosuchus kayi* from the Bridger Eocene Beds of Wyoming. — Ann. Carnegie Mus., **28**:207–220, 2 Abb., Taf. 23–25, Pittsburgh 1941(a).
- A New Crocodylian from the Lance Formation (*Prodiplocynodon langi*). — Amer. Mus. Novit., **1128**, 5 S., 4 Abb., New York 1941(b).
- A New Pliocene Alligator from Nebraska! (*A. mefferdi*). — Amer. Mus. Novit., **1311**, 12 S., 7 Abb., New York 1946.
- A New Species of Fossil Crocodile of the Genus *Leidyosuchus* from the Green River Beds. (*L. wilsoni*). — Amer. Mus. Novit., **1933**, 6 S., 2 Abb., New York 1959.
- *Diplocynodon* Remains from the Bridger Beds of Wyoming. (*D. stuckeri*). — Amer. Mus. Novit., **2007**, 4 S., 1 Abb., New York 1960.
- Notes on the Skull Characters of *Allognathosuchus polyodon*. — Amer. Mus. Novit., **2072**, 5 S., 2 Abb., New York 1961.
- A New Species of *Brachyuranochampsia* (Crocodylia) from the Bridger Beds of Wyoming. — Amer. Mus. Novit., **2079**, 6 S., 2 Abb., New York 1962.
- MÜLLER-STOLL, W. R.: Palmenreste aus dem Eozän des Oberrheingebietes und ihre Erhaltung. — Palaeont. Z. **17**:55–73, 3 Abb., Taf. 2–3, Berlin 1935.
- NICHOLSON, H. A.: A Manual of Palaeontology. — 601 S., 401 Abb., Edinburgh + London (Blackwood) 1872.
- OWEN, R.: Monograph on the Fossil Reptilia of the London Clay, and of the Bracklesham and other Tertiary Beds. — P. 2 + 3, 68 S., Taf. 1–16, London (Palaeontogr. Soc.) 1850.
- Monograph on the Fossil Reptilia on the Wealden and Purbeck Formations. — Suppl. **3**, 15 S., 6 Taf., London (Palaeontogr. Soc.) 1878. Suppl. **9**, 19 S., 4 Taf., London (Palaeontogr. Soc.) 1879.
- PATTERSON, B.: Occurrence of the Alligatoroid Genus *Allognathosuchus* in the Lower Oligocene. — Publ. Field Mus. natur. Hist., geol. Ser., **4**, 6:223–226, Taf. 41, Chicago 1931.
- PILGRIM, G. E.: The Vertebrate Fauna of the Gaj Series in the Bugti Hills and the Punjab. — Mem. geol. Surv. Ind., Palaeont. Ind., N. S. **4**, 2, 83 S., 30 Taf., 1 Kt., Calcutta 1912.
- PLANTÉ, G.: Sur les lignites inférieurs de l'argile plastique du bassin parisien. — Bull. Soc. géol. France, Sér. 2, **27** (1869/1870): 204–216, 2 Abb., Taf. 1, Paris 1870.
- POMEL, A.: Mémoire pour servir à la géologie paléontologique des terrains tertiaires du département de l'Allier. — Bull. Soc. géol. France, 2. Sér., **3**: 353–373, Paris 1846.
- Note sur des animaux fossiles découvertes dans le département de l'Allier. — Bull. Soc. géol. France, 2. Sér., **4**: 378–385, Taf. 4, Paris 1847.
- POOLE, D. F. G.: Notes on Tooth Replacement in the Nile Crocodile *Crocodylus niloticus*. — Proc. zool. Soc. London, **136**, 1: 131–140, 4 Abb., London 1961.
- PRANGNER, E.: Ueber *Enneodon Ungeri*, ein neues Genus fossiler Saurier aus den Tertiärgebilden zu Wies im Marburger-Kreise Steiermarks. — Steiermärk. Zschr., N. F. **3**, 1: 114–139, 1 Taf., Grätz (= Graz) 1845.
- REDLICH, K. A.: Wirbelthierreste aus der böhmischen Braunkohlenformation. — Jb. geol. Reichsanst., **52** (1902): 135–140, Taf. 6, Wien 1903.

- RICHTER, R.: Einführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln. – 2. Aufl., 252 S., Frankfurt (Kramer) 1948.
- RISTORI, G.: Sopra i resti di un Coccodrillo scoperti nelle lignite mioceniche di Montebamboli (Maremma, Toscana). – Pubbl. Ist. Studi super. etc. Firenze, **17**, 34 S., 2 Taf., Firenze 1890.
- ROGER, O.: Ein fossiles Krokodil von Dechbetten bei Regensburg. – Ber. naturwiss. Ver. Regensburg, **12** (1907–1909): 160–167, Regensburg 1910.
- ROMER, A. S.: Osteology of the Reptiles. – 772 S., 248 Abb., Chicago (University) 1956.
- SACCO, F.: I Coccodrilli del Monte Bolca. – Mem. Accad. Sci. Torino, Ser. 2, **45**:75–88, 1 Taf., Torino 1896.
- SAVAGE, D. E., RUSSEL, D. E. & LOUIS, P.: European Eocene Equidae (Perissodactyla). – Univ. Calif. Publ. geol. Sci., **56**, 94 S., 42 Abb., 1 Taf., Berkeley + Los Angeles 1965.
- SCHAUB, H. & HOTTINGER, L.: Zur Stufeneinteilung des Paleocaens und des Eocaens. Einführung der Stufen Ilerdien und Biarritzien. – Eclogae geol. Helvet., **53**:453–480, 1 Abb., Basel 1960.
- SCHMIDT, K. P.: New Crocodilians from the Upper Paleocene of Western Colorado. (*Leidyosuchus riggsi*). – Geol. Ser. Field Mus. natur. Hist., **6**, 21:315–321, Abb. 83, Chicago 1938.
- SEIDLITZ, W. v.: Über die vordiluviale Wirbelthierfauna Mittelthüringens. – Jena. Zschr. Naturwiss., **55** (N. F. **48**), 1 (Sitz.-Ber. med. naturwiss. Ges. Jena): 3–22, 3 Abb., Jena 1917.
- Über ein Krokodil aus den oligocänen Braunkohlenschichten von Camburg a. d. Saale. – Jb. preuß. geol. L.-Anst., **38** (1917): 347–367, 1 Abb., Taf. 22, Berlin 1919.
- SIMPSON, G. G.: *Allognathosuchus mooki*, a New Crocodile from the Puero Formation. – Amer. Mus. Novit., **445**, 16 S., 6 Abb., New York 1930.
- A New Crocodilian from the *Notostylops* Beds of Patagonia. (*Eocaiman cavernensis*). – Amer. Mus. Novit., **623**, 9 S., 2 Abb., New York 1933.
- New Reptiles from the Eocene of South America. – Amer. Mus. Novit., **927**, 3 S., New York 1937(a).
- An Ancient Eusuchian Crocodile from Patagonia. – Amer. Mus. Novit., **965**, 20 S., 3 Abb., New York 1937(b).
- STEFANO, G. DE: Appunti sui Batraci e sui Rettili del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. – Boll. Soc. geol. Ital., **24**:17–67, Taf. 3–5, Roma 1905.
- STERNBERG, C. M.: The Skull of *Leidyosuchus canadensis* LAMBE. – Amer. Midl. Naturalist, **13**, 4:157–168, Taf. 15–16, Notre Dame/Indiana 1932(a).
- A New Fossil Crocodile from Saskatchewan. (*Leidyosuchus acutidentatus*). – Canad. Field-Naturalist, **46**, 6:128–133, 2 Abb., Ottawa 1932(b).
- THENIUS, E.: Zur systematischen Stellung von *Crocodylus (Alligator) styriacus* HOFMANN. – Anz. math.-naturwiss. Kl. Österr. Akad. Wiss., 1955, 11:185–189, Wien 1955.
- Wirbeltierfaunen. – Handb. stratigraph. Geol., **3**, 2, XI, 328 S., 12 Abb., 10 Taf., Stuttgart (Enke) 1959.
- TOBIEN, H.: Die mitteleozäne Fossilfundstätte Messel bei Darmstadt. – S. 87–101, 14 Abb., in: CHUDOBA, K. F.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Mineral- u. Gesteinswelt des Odenwaldes. – Aufschluß, Sh. **2**, Roßdorf/Darmstadt 1955.
- VAILLANT, L.: Sur les Crocodiliens fossiles de Saint-Gérard-le-Puy. – C. R. hebd. Séances Acad. Sci., **74**:872–875, Paris 1872(a).
- Étude zoologique sur les Crocodiliens fossiles tertiaires de Saint-Gérard-le-Puy. – Ann. Sci. géol., **3**, 1, 58 S., 5 Taf., Paris 1872(b).



- WEIGELT, J.: Die alttertiären Säugetiere Mitteldeutschlands nach den Hallenser Grabungen im Geiseltal und bei Walbeck. – Preuß. Akad. Wiss., Vortr. + Schr., **12**, 48 S., 8 Taf., Berlin 1942.
- WEITZEL, K.: *Hassiacosuchus haupti* n.g.n.sp. ein durophages Krokodil aus dem Mittel-eozän von Messel. – Notizbl. Ver. Erdkde. u. hess. geol. L.-Anst. Darmstadt, (5)**16**: 40–49, Taf. 1, 2, Darmstadt 1935.
- *Pristichampsus rollinoti* (GRAY) aus dem Mitteleozän von Messel. – Notizbl. hess. geol.-Anst. Darmstadt (5) **19**: 47–48, Taf. 7, Darmstadt 1938(a).
- Kieferreste von *Diplocynodon plenidens* (H. v. MEYER) aus der oberen Meeresmolasse vom Westufer des Überlinger Sees. – Notizbl. hess. geol. Landesanst., (5) **19**: 49–50, Taf. 8, Darmstadt 1938(b).
- WERMUTH, H.: Systematik der rezenten Krokodile. – Mitt. zool. Mus. Berlin, **29**: 375–514, 66 Abb., Berlin 1953.
- WERMUTH, H. & MERTENS, R.: Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. · 422 S., 271 Abb., Jena (Fischer) 1961.
- WETTSTEIN, O. v.: Crocodilia. – in: KÜKENTHAL, W.: Handb. Zool., **7**, 1 (3.–4. Lfg.), S. 236–424, Abb. 175–368, Berlin (Gruyter) 1937–1954.
- WHITE, T. E.: A New Alligator from the Miocene of Florida. (*A. olseni*). – Copeia, 1942, 1: 3–7, 2 Abb., Ann Arbor/Michigan 1942.
- WOOD, S.: Record of the discovery of an Alligator with several new Mammalia in the Freshwater Strata at Hordwell. – Ann. + Mag. natur. Hist., **14**: 349–351, London 1844.
- On the Discovery of an Alligator and of several new Mammalia in the Hordwell Cliff; with Observations upon the Geological Phenomena of that Locality. – London geol. J., **1**: 1–7, Taf. 1, 6, 7, London 1846.
- YOUNG, C. C.: New Fossil Crocodiles from China. – Vertebrata PalAs., **8**: 189/199–208, 6 Abb., 2 Taf., Peking 1964.
- YOUNG, C. C. & CHOW, M. C.: New Fossil Reptiles from Szechuan, China.-Acta Sci. Sinica, **2**: 216–243, 8 Abb., 8 Taf., Peking 1953.
- ZANGERL, R.: *Brachyuranochampsa eversolei* gen. et sp. nov., a New Crocodilian from the Washakie Eocene of Wyoming. – Ann. Carnegie Mus., **30**, 7: 77–84, 1 Abb., 3 Taf., Pittsburgh 1944.
- ZITTEL, K. A. v.: Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozool.). 950 S., 2048 Abb., München + Leipzig (Oldenbourg) 1895.

## 8. Register

### 8. 1. Erwähnte fossile Genera (außer *Alligator* und *Crocodylus*)

*Allognathosuchus* 9, 44, 64, 81–95  
*Arambourgia* 84, 86, 93  
*Asiatosuchus* 9, 13, 47–67, 94, 95  
*Atacisaurus* 48, 62  
  
*Baurusuchus* 80, 81  
*Bernissartia* 44, 46  
*Boverisuchus* 95  
*Brachychampsia* 93  
*Brachyuranochampsia* 48, 54, 57, 62, 63  
  
*Caiman* 44, 45  
*Caimanosuchus* 84, 95  
  
*Dakosaurus* 43  
*Diplocynodon* 9, 11–47, 63, 64, 71, 73, 94, 95  
*Diplocynodus* 12, 34  
  
*Enneodon* 38  
*Eocaiman* 81, 93  
*Eocenosuchus* 95  
  
*Goniopholis* 32, 44, 46  
  
*Hassiacosuchus* 9, 81, 82, 92–95  
*Hsisosuchus* 77  
  
*Leidyosuchus* 32, 33, 44  
*Limnosaurus* 77, 78  
  
*Orthogenysuchus* 76  
*Orthosaurus* 37  
  
*Ple(u)rodon* 43  
*Pristichampsus* 9, 59, 63, 68–78, 80, 81, 94, 95  
*Procaimanoidea* 94  
*Prodiplocynodon* 48, 52  
  
*Saurocainus* 34  
*Sebecus* 9, 69, 72, 77–81, 94, 95  
  
*Tomistoma* 39, 43, 57, 63  
  
*Weigeltisuchus*  
(cf. syn. *Pristichampsus*) 9, 68–78, 95

### 8. 2. Erwähnte fossile Species

*aeduicus* 35–37  
*affinis* 53

*bambolii* 66  
*bolcensis* 42, 76, 95  
*brauniorum* 41  
*brevirostris* 84  
*bruchii* 41  
*buetikonensis* 42, 47  
*bugtiensis* 66  
  
*cavernensis* 81  
*chungkingensis* 77  
*clavis* 47, 54, 60–62  
*crassidens* 32  
*crassip(r)oratus* 48, 62  
*crocodiloides* 43  
  
*darwini* 9, 11–33, 39, 44–47, 94  
*depressifrons* 42, 48, 54, 60, 62, 64, 65, 67  
*ebertsi* 9, 11, 15, 25–31, 35, 39, 44–46, 60, 94  
*elaver(ens)is* 35  
*eversolei* 48, 54, 62, 63  
  
*gaudryi* 84, 86, 93  
*geiseltalensis*  
(cf. syn. *rollinatti*) 68–77, 95  
*germanicus* 13, 47–67, 94, 95  
*gervaisi* 34, 39, 45, 46  
*glareae* 62  
*gracilis*  
(cf. syn. *rateli*) 32, 35–37, 39, 41, 44–46  
*gracilis aeduicus* 36  
*grangeri* 47, 60–62, 65, 67  
*guerini* 40  
  
*haeckeli* 42, 64, 65  
*hallensis* 33, 39  
*hantoniensis* 29, 34, 35, 39, 45–47  
*hastingsiae*  
(syn. *hantoniensis*) 34, 39  
*haupti* 81–94  
*heterodon* 91, 92  
*huilensis* 77  
  
*icaeorhinus* 77  
  
*kayi* 94  
  
*langi* 48, 52, 63  
*levantinicus* 39, 40, 47  
  
*magnifrons* 95  
*marini* 40  
*maximus* 43

- medius* 41  
*mefferdi* 92  
*megarhinus* 54, 55, 63  
*monsivialis* 40, 59  
*mooki* 89–92  
*multidentatus* 32  
*nanlingensis* 65  
*olseni* 76  
*plenidens* 42, 43, 95  
*polyodon* 91, 92  
*rahti* 41  
*ratel(yi)* 24, 32, 35–37, 39, 41, 44–46  
*riggsi* 91, 92  
*rollinati*  
 (cf. syn. *geiseltalensis*) 9, 42, 59, 68–77,  
 94, 95  
*steineri*  
 (cf. syn. *styriacus*) 38, 39  
*stuckeri* 34  
*styriacus*  
 (cf. syn. *steineri*) 38, 39, 45–47  
*tenuidens* 32  
*ungeri* 38  
*utahensis* 94  
*vice(n)tinus* 40, 42, 58, 59, 63, 64, 95  
*wartheni* 91–93  
*zangerli* 57, 64  
*ziphodon* 77, 78
8. 3. Erwähnte Fundorte und  
 Sammlungen (außer Messel und  
 Darmstadt)
- Albi 68, 75  
 Amöneburg 41  
 Argenton 68, 71, 72, 80  
 Basel 35, 36, 41, 75  
 Bodman 43  
 Bonn 41  
 Borken 34  
 Buchweiler (= Bouxwiller) 75  
 Büttikon 42, 47  
 Camburg 64  
 Dechbetten 42  
 Donaueschingen 43  
 Eibiswald 38  
 Elgg 42  
 Florenz (= Firenze) 66  
 Frankfurt a. M. 41, 71  
 Geiseltal 33, 48, 59, 66, 67, 71, 73, 74, 84,  
 95  
 Gergovie 40, 41, 45  
 Graz 38  
 Halle 33, 48, 50, 66  
 Heidelberg 75  
 Hessler 41  
 Hordwell (= Hordle) 34  
 Jena 64  
 Kastel 41  
 La Badayré 75  
 La Massale 71  
 Leavit Creek 34  
 Leoben 38  
 London 32, 34, 35, 37, 71, 72, 91  
 Mainz 40, 41, 75  
 Mösskirch (= Meßkirch) 43  
 Montaigu 35, 36  
 Monte Bamboli 66  
 Monte Bolca 40, 58, 59, 63, 64, 76, 84, 93,  
 95  
 Montespieu 71  
 Monteviale 40, 58, 59  
 Monthelon 75  
 Montpellier 75  
 München 35  
 Neumark-West (= Geiseltal) 66  
 New York 61  
 Orleanais 37, 45, 47  
 Padua (= Padova) 40, 58, 63  
 Paris 35, 36, 37  
 Pisa 66  
 Pontlevoy 37  
 Quercy 40, 75, 84, 93  
 Radajewo (= Radievo) 39  
 Regensburg 42  
 Robiac 75  
 Ronzon 33  
 Rot-Malch 75  
 Rott 40, 41, 45  
 Sabadell 75  
 Saint Gérard 35, 36, 37  
 Schönegg (= Schöneck) 38



Sieglitz (= Camburg) 64  
Siena 66  
Sofia 39  
Toulouse 71  
Turin (= Torino) 63, 64, 76, 84  
Verona 63, 64

Vicenza 59  
Vordersdorf 38  
Weisenau 40  
Wien 64  
Wiesbaden 13, 41, 43  
Zürich 42

Manuskript eingegangen am 14. 7. 1966

Anschrift des Autors:

Dipl.-Geol. Dr. DIETRICH E. BERG,  
Geol. und Paläont. Institut der Universität  
(Lehrstuhl für Paläontologie),  
65 Mainz, Saarstr. 21

Für die Redaktion verantwortlich:

Professor Dr. FRITZ KUTSCHER  
Regierungsdirektor und Abteilungsleiter  
beim Hessischen Landesamt für Bodenforschung,  
Wiesbaden, Leberberg 9—11

## Tafel I

Fig. 1. (cf.) *Diplocynodon darwini*, leicht verdrückter Schädel, Norma verticalis, Me 5648.

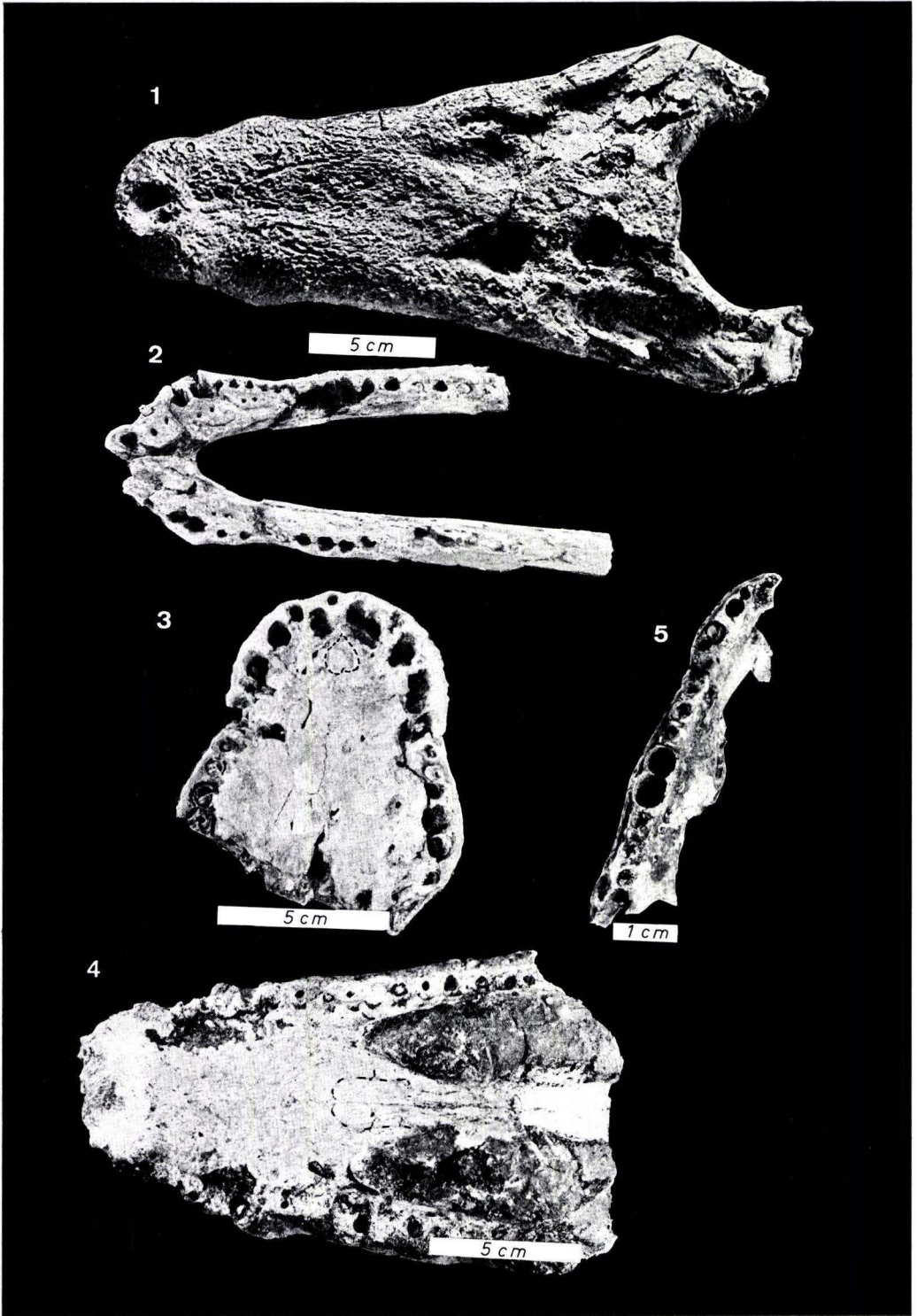
Fig. 2. *D. darwini*, Unterkieferfragment, Me 4319.

Fig. 3. *D. darwini*, vorderer Teil des cranialen Rostrum, Gaumenansicht, Me 4281. Erkennbar ist am Fund u. a. der blattförmige Umriss des kleinen Foramen incisivum hinter den beiden tiefen Einschlaggruben für den ersten Zahn jedes Mandibelastes.

Fig. 4. *D. darwini*, Abdruck der Gaumenfläche (Steinkern der Mundhöhle), Me 5628. Erkennbar ist an diesem Fund der Umriss der Gaumenfenster und die Umgrenzung der zungenartig zwischen den Gaumenfenstern vorspringenden Palatina.

Fig. 5. *D. ebertsi*, Fragment des cranialen Rostrum (juveniles Individuum, Blick auf die rechte Zahnreihe), Me 5341. Deutlich sichtbar ist die besondere Größe sowohl des 4. als auch des 5. Maxillarzahnes (= 9. und 10. Zahn der gesamten Oberkieferzahnreihe).

Sämtliche Funde aus dem Lutet. von Messel bei Darmstadt; Coll.: Hess. Landesmus. Darmstadt.

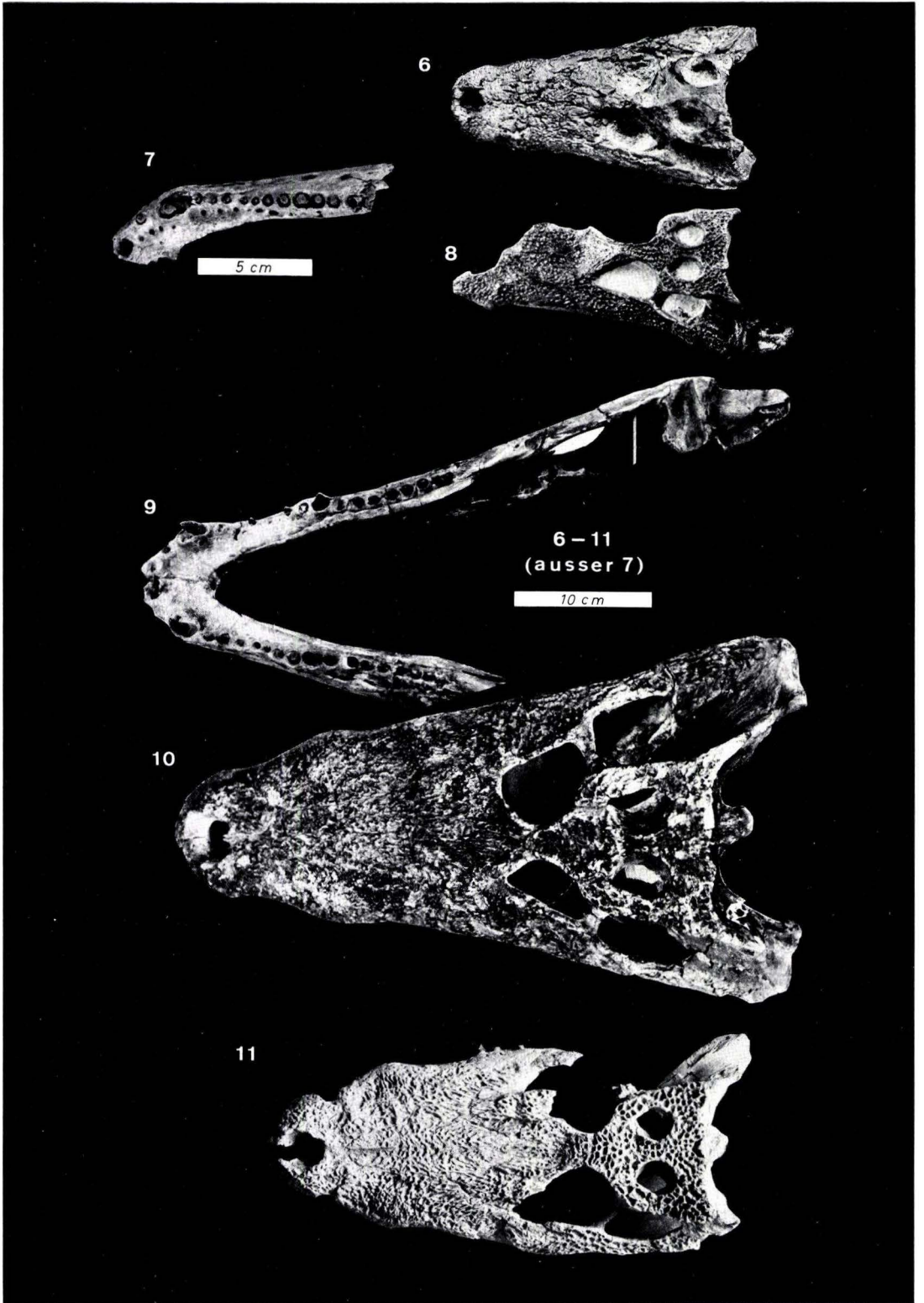




**Tafel 2**

- Fig. 6. (cf.) *Diplocynodon darwini*, leicht verdrückter, besonders in der hinteren Schädeldachpartie fragmentarischer Schädel, Norma verticalis, Me 5643.
- Fig. 7. *D. darwini*, Fragment eines rechten Unterkieferastes, Me 5360 (Lectotypus!).
- Fig. 8. cf. *D. darwini*, verdrückte Hinterpartie des Cranium, Norma verticalis, Me 5486.
- Funde zu 6.-8. aus dem Lutet. von Messel bei Darmstadt; Coll.: Hess. Landesmus. Darmstadt.
- Fig. 9. *D. hantoniensis*, Unterkiefer, Fund aus dem Lud. von Hordwell; Coll.: Brit. Mus. London, Nr. 30396.
- Fig. 10. *D. hantoniensis*, Cranium, Norma verticalis, Fund aus dem Lud. von Hordwell; Coll.: Brit. Mus. London, Nr. 30392, (Orig. zu OWEN 1850: Taf. 7 – Fig. 2 = Palatalansicht).
- Fig. 11. *D. gervaisi*, fragmentarisches, flach gedrücktes Cranium, Norma verticalis, Fund aus dem Sannois. von Ronzon; Coll.: Bayer. Staatssamml. München.

Anmerkung: Figur 6, 8, 9, 10, 11, jeweils gleicher Maßstab! Schädelgrößen also direkt vergleichbar.

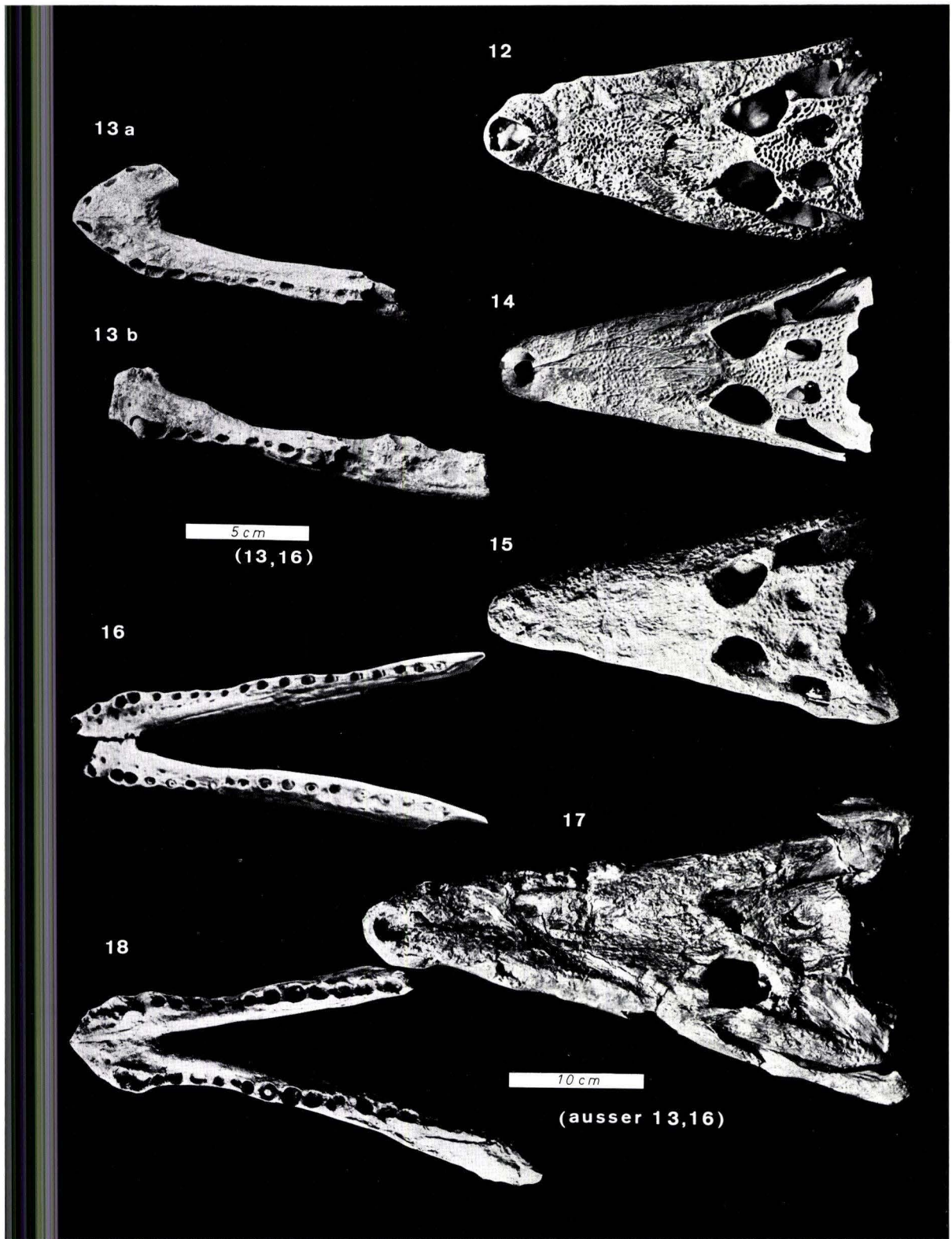




**Tafel 3**

- Fig. 12. *Diplocynodon gracilis* cf. syn. *rateli*, Cranium, Norma verticalis, Fund aus dem Aquitan. von Saint-Gérand-le-Puy; Coll.: Mus. Hist. natur. Paris (Orig. zu VAILLANT 1872b: Taf. 2 – Fig. 8).
- Fig. 13a+b. *D. gracilis* bzw. *rateli*, fragmentarische Unterkieferreste, Fund aus dem Aquitan. von Saint-Gérand-le-Puy; Coll.: Mus. Hist. natur. Paris.
- Fig. 14. *D. gracilis*, n. var., wenig fragmentarisches Cranium, Norma verticalis, Fund aus dem Aquitan. von Montaigu; Coll.: Naturhist. Mus. Basel, Ma 2275. Beachtenswert die außergewöhnlich gestreckten Supratemporalfenster.
- Fig. 15. „*Cr. aeduicus*“ = cf. *D. gracilis aeduicus*, Schädel, Norma verticalis, Fund aus dem Aquitan. von Saint-Gérand-le-Puy; Coll.: Mus. Hist. natur. Paris, Nr. 535 (Orig. zu VAILLANT 1872b: Taf. 2 – Fig. 9).
- Fig. 16. *Diplocynodon* cf. n. sp., Unterkieferfragment, Fund aus dem Burdigal. von Orléanais; Coll.: Mus. Hist. natur. Paris, Nr. 1884/4.
- Fig. 17. *D.* „*steineri*“ cf. syn. *styriacus*, stark flachgedrückter und fragmentarischer Schädel, Norma verticalis, Fund aus dem Helvet. von Vordersdorf; Coll.: Geol. Paläont. Inst. Leoben (Orig. zu HOFMANN 1885: Taf. 11 – Fig. 1).
- Fig. 18. *D. styriacus*, Unterkieferfragment, Fund aus dem Helvet. von Schönegg; Coll.: Geol. Paläont. Inst. Graz, Nr. 1886/XII/1 (Orig. zu HOFMANN 1885: Taf. 14 – Fig. 1).

Anmerkung: Figur 12, 14, 15, 17, sowie 18 jeweils gleicher Maßstab: Schädelgrößen also direkt vergleichbar.





**Tafel 4**

- Fig. 19. *Asiatosuchus germanicus*, leicht deformierter und wenig fragmentarischer Schädel, Norma verticalis, Me 5345.
- Fig. 20. *As. germanicus*, geringfügig deformierter und rostral fragmentarischer Schädel, Norma verticalis, 607/1947.
- Fig. 21. *As. germanicus*, Seitenansicht der hinteren Partie des rechten Unterkieferastes 607/1947.
- Fig. 22. *As. germanicus*, flach gedrücktes Cranium, Norma verticalis, Fund aus dem Ypres. des Geiseltals; Coll.: Mus. Mitteldt. Erdgesch. Halle, Nr. 4757/1956.

Funde zu 19.–21. aus dem Lutet. von Messel bei Darmstadt; 19. Coll.: Hess. Landesmus. Darmstadt; 20. + 21. Coll.: Mus. Halle (wie 22).

19



20



21

22



sämtlich:

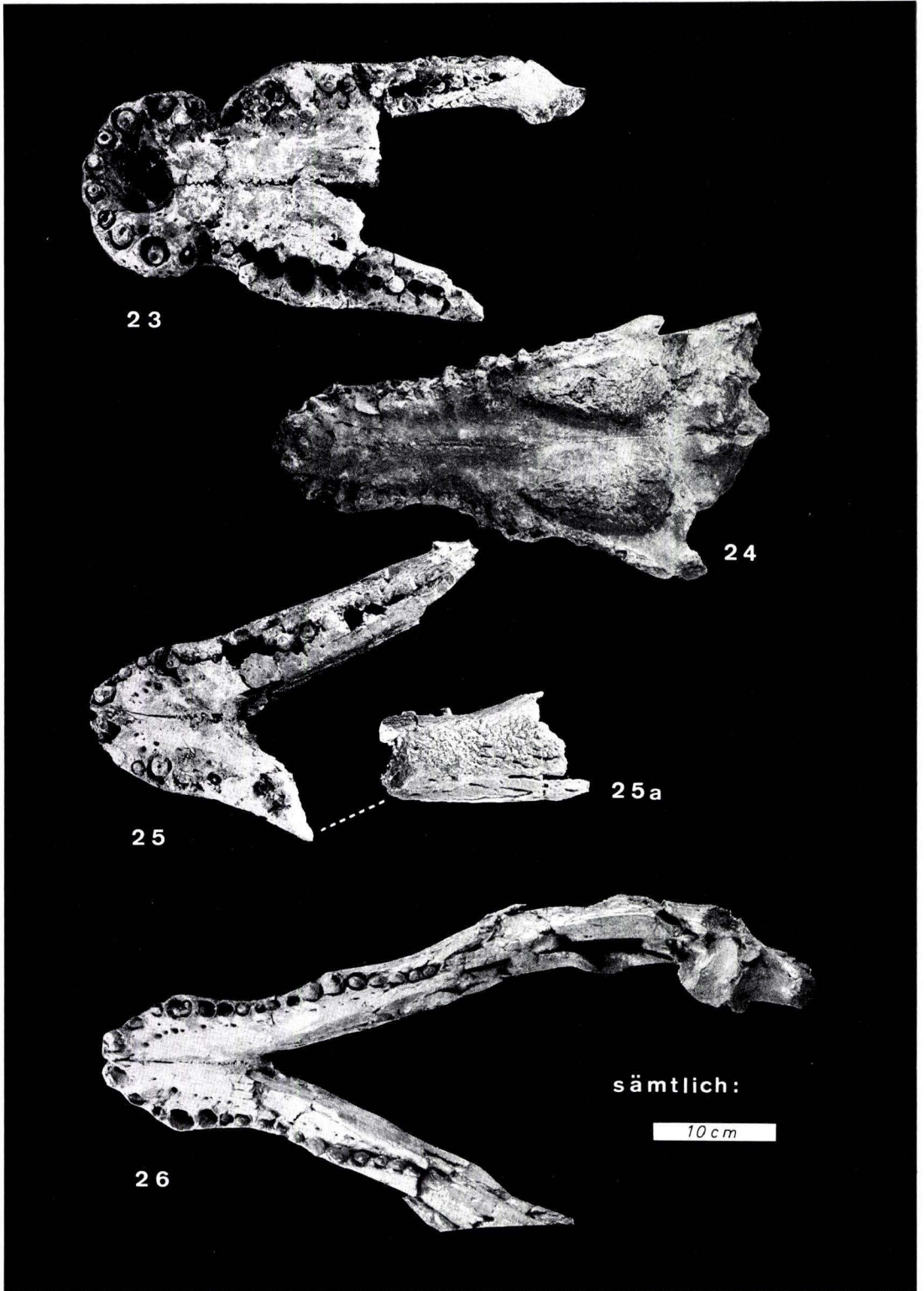
10 cm



**Tafel 5**

- Fig. 23. *Asiatosuchus germanicus*, fragmentarisches craniales Rostrum, Gaumenansicht, Me 5652 (Holotypus).
- Fig. 24. *As. germanicus*, Abdruck der Gaumenfläche (Steinkern der Mundhöhle), Me 4448.
- Fig. 25. *As. germanicus*, fragmentarischer Unterkiefer zu 23. (Me 5652).
- Fig. 25a. Mittlerer Teil des linken Unterkieferastes von Me 5652 in Seitenansicht.
- Fig. 26. *As. germanicus*, etwas deformierter Unterkiefer, Fund aus dem Ypres. des Geiseltals; Coll.: Mus. Mitteldt. Erdgesch. Halle, Nr. 4757/1956 (Unterkiefer zum Cranium Fig. 22).

Funde zu 23.-25a. aus dem Lutet. von Messel bei Darmstadt; Coll.: Hess. Landesmus. Darmstadt.





**Tafel 6**

Fig. 27. *Pristichampsus rollinatti*, Unterkieferfragment, Me 5346 (vgl. Abb. 6b).

Fig. 28a. aff. *Sebecus* ? n.sp., Fragment des cranialen Rostrum, Ansicht der rechten Seite, Me 7003 (vgl. Abb. 9a + b).

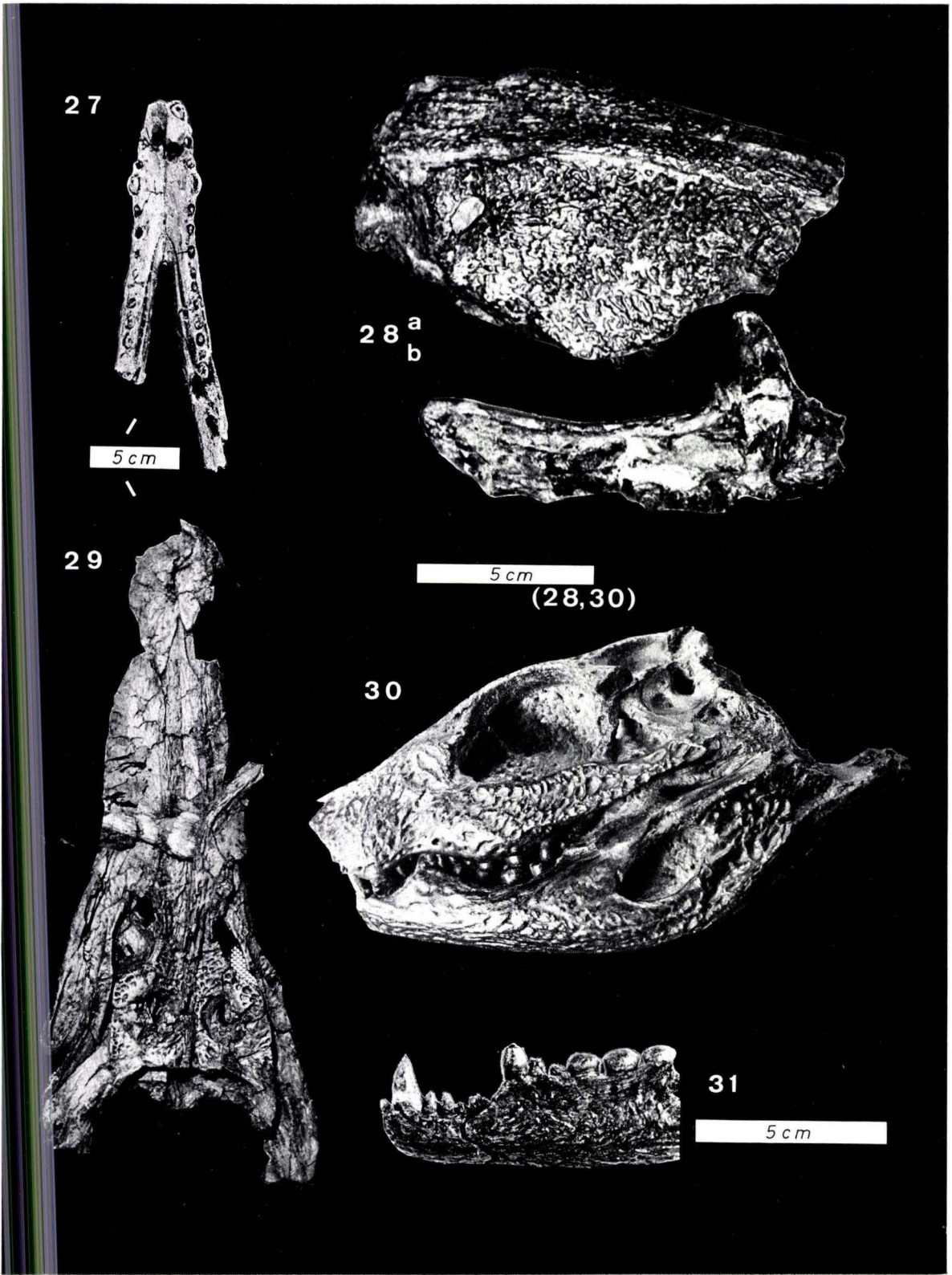
Fig. 28b. Fragment des linken Unterkieferastes von Me 7003, Ansicht der Innenseite.

Fig. 29. *Weigeltisuchus geiseltalensis* cf. syn. *Pr. rollinatti*, stark deformierter und fragmentarischer Schädel, Fund aus dem Ypres. des Geiseltals; Coll.: Mus. Mitteldt. Erdgesch. Halle, Nr. 5894.

Fig. 30. *Allognathosuchus haupti*, fragmentarischer Schädel Me 4415, „Seitenansicht“ (vgl. Abschnitt 4. 4. und Abb. 10b).

Fig. 31. *All. haupti*, fragmentarischer linker Unterkieferast, Seitenansicht, Me 5261.

Funde zu 27.-28b., sowie 30.-31. aus dem Lutet. von Messel bei Darmstadt; Coll.: Hess. Landesmus. Darmstadt.





- Heft 18: Beiträge zur Geologie des Vorpessarts. Mit 6 Beiträgen von BEDERKE, BRAITSCH, GABERT, MURAWSKI, PLESSMANN. 1957. 167 S., 65 Abb., 18 Tab. . . . . 13,— DM
- Heft 19: BISCHOFF, G.: Die Conodonten-Stratigraphie des rhenohertzynischen Unterkarbons mit Berücksichtigung der *Wocklumeria*-Stufe und der Devon/Karbon-Grenze. 1957. 64 S., 1 Abb., 2 Tab., 6 Taf. . . . . 8,— DM
- Heft 20: PILGER, A. & SCHMIDT, Wo.: Die Mullion-Strukturen in der Nord-Eifel. 1957. 53 S., 42 Abb., 8 Taf. . . . . 9,80 DM
- Heft 21: LEHMANN, W. M.: Die Asterozoen in den Dachschiefern des rheinischen Unterdevons. 1957. 160 S., 31 Abb., 55 Taf. . . . . 30,— DM
- Heft 22: BISCHOFF, G. & ZIEGLER, W.: Die Conodontenchronologie des Mitteldevons und des tiefsten Oberdevons. 1957. 135 S., 16 Abb., 5 Tab., 21 Taf. . . . . 20,— DM
- Heft 23: ZÖBELEIN, H. K.: Kritische Bemerkungen zur Stratigraphie der Subalpinen Molasse Oberbayerns. 1957. 91 S., 2 Abb. . . . . 8,— DM
- Heft 24: GUNZERT, G.: Die einheitliche Gliederung des deutschen Buntsandsteins in der südlichen Beckenfazies. 1958. 61 S., 14 Abb., 7 Tab. . . . . 14,— DM
- Heft 25: PAULY, E.: Das Devon der südwestlichen Lahnmulde und ihrer Randgebiete. 1958. 138 S., 41 Abb., 6 Taf. . . . . 20,— DM
- Heft 26: SPERLING, H.: Geologische Neuaufnahme des östlichen Teiles des Blattes Schaumburg. 1958. 72 S., 14 Abb., 5 Tab., 10 Taf. . . . . 10,— DM
- Heft 27: JUX, U. & PFLUG, H. D.: Alter und Entstehung der Triasablagerungen und ihrer Erzvorkommen am Rheinischen Schiefergebirge, neue Wirbeltierreste und das Chirotheriumproblem. 1958. 50 S., 11 Abb., 3 Taf. . . . . 5,60 DM
- Heft 28: SCHMIDT, H.: Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. 1959. 137 S., 57 Abb., 9 Taf. . . . . 15,— DM
- Heft 29: Beitrag zur Geologie der Mittleren Siegener Schichten. Mit 9 Beiträgen von BAUER, FENCHEL, MÜLLER, PAHL, PAPROTH, PILGER, REICHENBACH, SCHMELCHER, WENTZLAU. 1960. 363 S., 85 Abb., 22 Taf., 10 Tab. . . . . 36,— DM
- Heft 30: BURRE, O.: Untersuchungen über die Berechnung der dem Grundwasser von den Niederschlägen zugehenden Wassermengen aus den Bewegungen des Grundwasserspiegels. 1960. 68 S., 1 Abb., 8 Tab., 5 Taf. . . . . 8,60 DM
- Heft 31: RÖDER, D. H.: Ulmengruppe in sandiger Fazies (Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge). 1960. 66 S., 4 Abb., 1 Tab., 4 Taf. . . . . 8,— DM
- Heft 32: ZAKOSEK, H.: Durchlässigkeitsuntersuchungen an Böden unter besonderer Berücksichtigung der Pseudogleye. 1960. 63 S., 12 Abb., 2 Taf., 1 Tab. . . . . 11,— DM
- Heft 33: KREBS, W.: Stratigraphie, Vulkanismus und Fazies des Oberdevons zwischen Donsbach und Hirzenhain (Rheinisches Schiefergebirge, Dill-Mulde). 1960. 119 S., 21 Abb., 7 Tab., 11 Taf. . . . . 14,80 DM
- Heft 34: STOPPEL, D.: Geologie des südlichen Kellerwaldgebirges. 1961. 114 S., 21 Abb., 2 Tab., 4 Taf. . . . . 14,— DM



- Heft 35: MATTHESS, G.: Die Herkunft der Sulfat-Ionen im Grundwasser. 1961. 85 S., 3 Abb., 31 Tab. . . . . 7,60 DM
- Heft 36: STENGER, B.: Stratigraphische und gefügetektonische Untersuchungen in der metamorphen Taunus-Südrand-Zone (Rheinisches Schiefergebirge). 1961. 68 S., 20 Abb., 4 Tab., 3 Taf. . . . . 9,— DM
- Heft 37: ZAKOSEK, H.: Zur Genese und Gliederung der Steppenböden im nördlichen Oberrheintal. 1962. 46 S., 1 Abb., 19 Tab. . . . . 6,80 DM
- Heft 38: ZIEGLER, W.: Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung. 1962. 166 S., 18 Abb., 11 Tab., 14 Taf. . . . . 22,60 DM
- Heft 39: MEISCHNER, KL.-D.: Rhenaer Kalk und Posidonienkalk im Kulm des nordöstlichen Rheinischen Schiefergebirges und der Kohlenkalk von Schreufa (Eder). 1962. 47 S., 15 Abb., 2 Tab., 7 Taf. . . . . 11,60 DM
- Heft 40: HOLTZ, S.: Sporen-stratigraphische Untersuchungen im Oligozän von Hessen. 1962. 46 S., 1 Abb., 6 Taf. . . . . 9,— DM
- Heft 41: WALLISER, O. H.: Conodonten des Silurs. 1964. 106 S., 10 Abb., 2 Tab., 32 Taf. . . . . 12,— DM
- Heft 42: KUTSCHER, F.: Register für die Notizblatt-Bände der 5. Folge. Hefte 1—20, erschienen 1916—1939. 1963. 58 S., 1 Taf. . . . . 7,60 DM
- Heft 43: EINSELE, G.: Über Art und Richtung der Sedimentation im klastischen rheinischen Oberdevon (Famenne). 1963. 60 S., 8 Abb., 7 Tab., 5 Taf. 7,60 DM
- Heft 44: JACOBSHAGEN, E., HUCKRIEDE, R. & JACOBSHAGEN, V.: Eine Faunenfolge aus dem jungpleistozänen Löß bei Bad Wildungen. 1963. 105 S., 9 Abb., 2 Tab., 14 Taf. . . . . 12,— DM
- Heft 45: KÜMMERLE, E.: Die Foraminiferenfauna des Kasseler Meeressandes (Oberoligozän) im Ahnetal bei Kassel. (Bl. Nr. 4622 Kassel-West). 1963. 72 S., 1 Abb., 2 Tab., 11 Taf. . . . . 9,40 DM
- Heft 46: SCHENK, E.: Die geologischen Erscheinungen der Subfusion des Basaltens. 1964. 31 S., 6 Abb., 2 Tab., 16 Taf. mit 39 Bildern . . . . . 7,60 DM
- Heft 47: HÖLTING, B. & STENDEL-RUTKOWSKI, W.: Beiträge zur Tektonik des nordwestlichen Vorlandes des basaltischen Vogelsberges, insbesondere des Amöneburger Beckens. 1964. 35 S., 2 Taf. . . . . 5,60 DM
- Heft 48: DIEDERICH, G., LAEMMLEN, M. & VILLWOCK, R.: Das obere Biebertal im Nordspessart. Neugliederung des Unteren Buntsandstein, Exkursionsführer und geologische Karte. 1964. 34 S., 2 Abb., 5 Tab., 4 Taf., 1 Kte. . . . . 7,20 DM
- Heft 49: KUTSCHER, F.: Register für die Notizblatt-Bände der 4. Folge, Hefte 1—35, erschienen 1880—1914. 1965. 56 S., 1 Taf. . . . . 6,60 DM
- Heft 50: In Druckvorbereitung
- Heft 51: MATTHESS, G.: Zur Geologie des Ölschiefervorkommens von Messel bei Darmstadt. 1966. 87 S., 11 Abb. 10 Tab. . . . . 10,— DM
- Heft 52: BERG, D. E.: Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen.
- Heft 53: HÖLTING, B.: Die Mineralquellen von Bad Wildungen und Kleinern (Landkreis Waldeck, Hessen). Im Druck.