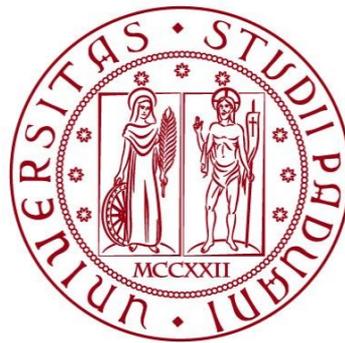


**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

**DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA**

**Corso di Laurea in Scienze Naturali**



**ELABORATO DI LAUREA**

**Studio e revisione di due coccodrilli marini del  
Giurassico inferiore di Holzmaden (Germania)  
del Museo di Geologia e Paleontologia  
dell'Università di Padova**

**Tutor:** Prof.ssa Francesca Cima  
Dipartimento di Biologia

**Co-tutor:** Dott.ssa Mariagabriella Fornasiero  
Dott. Jacopo Amalfitano  
Centro di Ateneo per i Musei dell'Università

**Laureanda**  
Carlotta Buratti

**ANNO ACCADEMICO 2022/2023**



# INDICE

<b>RIASSUNTO</b> .....	2
<b>1. INTRODUZIONE</b> .....	3
1.1. Il sottordine Thalattosuchia.....	3
1.2. Le problematiche relative alla tassonomia dei teleosauroidi e le nuove ricerche.....	4
1.3. Scopo della tesi.....	6
<b>2. CONTESTO GEOLOGICO E PALEONTOLOGICO DEL GIACIMENTO</b> .....	7
2.1. Contesto geologico generale: “Posidonia Shale” di Holzmaden e dintorni (Germania).....	7
2.2. Paleontologia del “Posidonia Shale”.....	8
2.3. Record fossili di Teleosauroidea nella Germania del Giurassico Inferiore.....	12
<b>3. MATERIALI E METODI</b> .....	14
3.1. I reperti MGP-PD 26620 e 26621.....	14
3.2. Taxa affini presi in considerazione per confronto.....	14
3.3. Metodi di indagine e analisi.....	14
<b>4. PALEONTOLOGIA SISTEMATICA</b> .....	15
4.1. Esemplare MGP-PD 26620.....	15
4.2. Esemplare MGP-PD 26221.....	27
<b>5. CONCLUSIONE</b> .....	30
<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	31

## RIASSUNTO

Questo elaborato tratta di due esemplari di cocodrilli marini appartenenti ai Teleosauroidea e risalenti al Giurassico Inferiore provenienti dalla località di Holzmaden in Germania, nella formazione del “Posidonia Shale” e attualmente conservati presso il Museo di Geologia e Paleontologia dell’Università degli Studi di Padova. Da quando sono stati scoperti i primi esemplari, le varie specie appartenenti a Teleosauroidea sono state sottoposte negli anni a molte rivisitazioni e riclassificazioni, e così è stato anche per gli esemplari presi in esame in questo elaborato di laurea. Sono state pertanto prese in considerazione le caratteristiche morfologiche che sono fondamentali per poter identificare e descrivere gli esemplari al fine di attribuirne la specie di appartenenza. Inoltre, è stata di notevole importanza anche l’analisi del contesto geologico in cui questi fossili si sono formati, per cui è stata descritta la formazione geologica del “Posidonia Shale”, trattando anche dell’ambiente paleoecologico e della tafonomia coinvolta nei vari resti fossili ivi ritrovati, nonché di taxa di vertebrati e invertebrati coinvolti nelle relazioni con i teleosauroidi nei loro momenti in vita o durante il loro processo di decomposizione e/o fossilizzazione.

# 1. INTRODUZIONE

## 1.1. Il sottordine Thalattosuchia

Il sottordine Thalattosuchia rappresenta un gruppo notevolmente diversificato di Crocodylomorpha marini, caratterizzati da una significativa adattabilità alla vita acquatica. Questi animali comparvero nel Giurassico Inferiore e continuarono a differenziarsi fino al Cretaceo Inferiore (Buffetaut, 1982; Hua & Buffetaut, 1997; Young *et al.*, 2010; Foffa *et al.*, 2015, 2019; Sachs *et al.*, 2019), quando si estinsero. I talattosuchi si distinguono in due superfamiglie: Teleosauroidea, che vissero tra il Giurassico Inferiore e Medio, e Metriorhynchoidea, che comparvero nel tardo Giurassico e vissero fino al Cretaceo Inferiore (Benton, 2015).

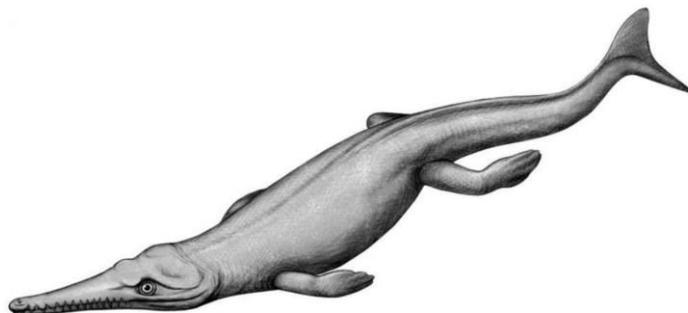
Generalmente, questi animali (Fig. 1.1) presentano un muso allungato e tubulare, con numerosi denti, simile a quello dei gaviali, e orbite e narici posizionate dorsalmente. Queste caratteristiche suggeriscono un possibile stile di vita basato sulla predazione di piccoli e veloci animali acquatici, come pesci e altre creature marine (Johnson *et al.*, 2020).



**Figura 1.1.** Ricostruzione ipotetica di *Steneosaurus*, un esemplare di teleosauroide (da [www.wikipedia.com](http://www.wikipedia.com)).

I metriorincoidi (Fig. 1.2) rappresentano gli unici crocodylomorfi adattatisi completamente alla vita pelagica, ovvero in mare aperto. A differenza dei teleosauroidi, il loro stile di vita si avvicinava maggiormente a quello dei moderni cetacei che a quello dei loro parenti attuali (Young *et al.*, 2010), in quanto possedevano cinti pelvici e pettorali ridotti e una coda con pinna eterocerca inversa (ipocerca) come gli ittiosauri (Grigg *et al.*, 2015). Inoltre questi animali avevano perso il dermascheletro dorsale aumentando l'idrodinamicità nel nuoto e possedevano arti simili a pinne, caratteristiche che, insieme alla pinna caudale

ipocerca, erano tipiche di animali che non potevano più avventurarsi sulla terraferma, cosa che invece era ancora possibile nei teleosauridi.



**Figura 1.2.** Ricostruzione ipotetica di un esemplare di un metriorincoide (artista: David Kirschner; da Selden & Nudds, 2012).

In questo elaborato sono stati descritti e analizzati dal punto di vista tassonomico due reperti attribuibili a Teleosauroidea. Questo gruppo è particolarmente noto per i numerosi fossili rinvenuti nella formazione del “Posidonia Shale”, situata nella parte sudoccidentale della Germania, più precisamente nell'area di Holzmaden (Sachs *et al.*, 2019), da cui provengono anche i reperti in oggetto.

## **1.2. Le problematiche relative alla tassonomia dei teleosauroidi e le nuove ricerche**

Negli ultimi anni sono state effettuate molte ricerche riguardanti i teleosauroidi ma altrettanti sono stati anche i problemi a proposito della tassonomia dei vari gruppi e di singoli esemplari. La loro morfologia è stata studiata fin dal XVIII secolo (Chapman, 1758; Cuvier, 1824; Von Meyer, 1837; Eudes-Deslongchamps, 1867; Blake, 1876; Andrews, 1909, 1913; Westphal, 1961, 1962; Young *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2017; Johnson *et al.*, 2019; Foffa *et al.*, 2019; Sachs *et al.*, 2019), ma in realtà ben poco di loro è conosciuto. La principale causa di questa discrepanza è il genere *Steneosaurus*, un taxon molto problematico che negli anni passati è sempre stato considerato come un genere onnicomprensivo (“*waste-basket genus*”) per molte specie: ciò significa che ogni specie di teleosauroide longirostrino marino di cui non si sapeva la collocazione tassonomica precisa veniva comunemente inserita nel genere *Steneosaurus* (Westphal, 1961; Vignaud, 1995, 1998; Johnson *et al.* 2020; Serafini *et al.*, 2022). Attualmente il genere non è più considerato valido (Mueller-Töwe, 2005; Johnson *et al.*, 2020). A complicarne ulteriormente la classificazione, nei primi studi di queste famiglie i teleosauroidi e i metriorincoidi furono inseriti in due cladi differenti: i primi furono raggruppati nel subordine dei Mesosuchia, mentre i secondi in quello dei Thalattosuchia (Rodney, 1973).

Questa incertezza nella tassonomia è dovuta al fatto che, durante i primi studi, si supponeva che la presenza di uno scheletro postcraniale praticamente identico nella maggior parte dei suoi componenti fosse un indicatore di un piano corporeo conservato nelle varie specie che vivevano in habitat simili. Di conseguenza, si considerava che tali specie appartenessero allo stesso genere, mentre il cranio era l'unica parte dello scheletro che presentava notevoli differenze tra gli esemplari. Tuttavia, studi recenti hanno messo in discussione questa teoria, poiché un'analisi

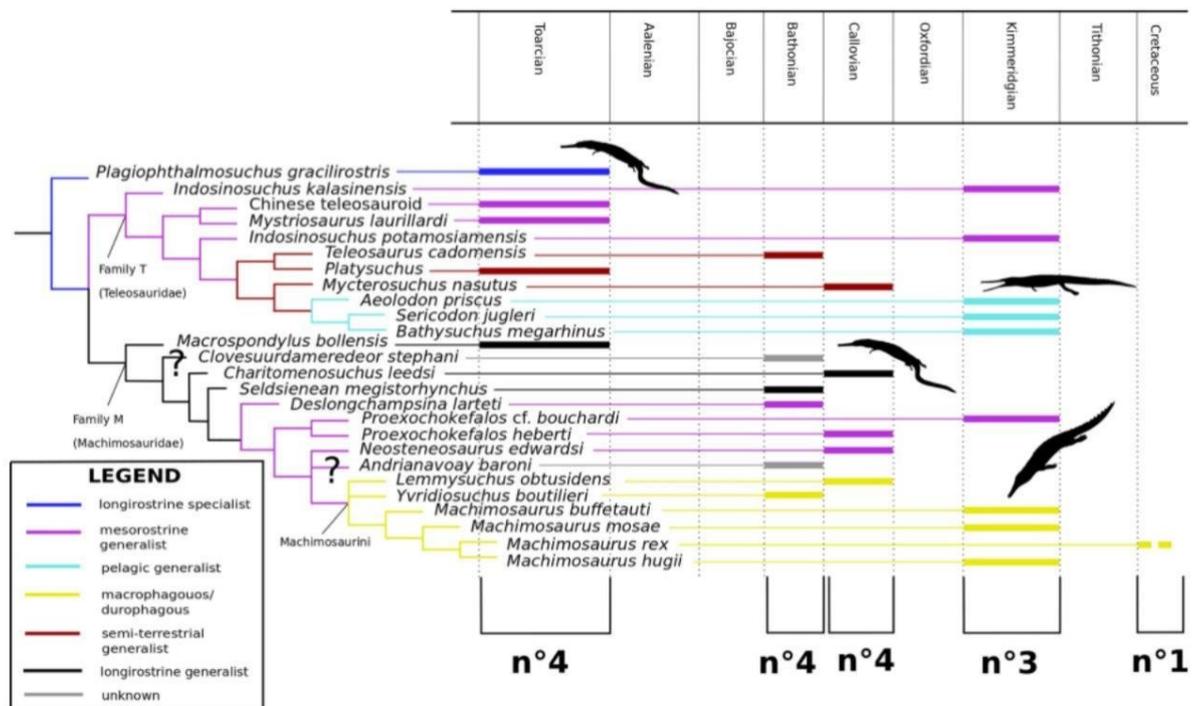
più approfondita ha rivelato che la superfamiglia Teleosauroidea è più diversificata di quanto si pensasse inizialmente, sia per quanto riguarda l'anatomia postcraniale sia per il paleoambiente occupato da questi animali (Johnson *et al.*, 2019).

Gli studi recenti hanno ipotizzato due gruppi tassonomici ben distinti morfologicamente all'interno della superfamiglia Teleosauroidea: Teleosauridae, ridefinito, e Machimosauridae. Questi due nuovi taxa si differenziano per la loro distribuzione biogeografica, l'habitat e le strategie alimentari.

Sostanzialmente, i teleosauridi presentano una maggiore plasticità fenotipica e un dermascheletro dorsale di piastre ossee più robuste e pesanti; i machimosauridi, invece, sono più abbondanti e presentano una distribuzione globale più ampia, mostrando anche un “pattern” nei loro cambiamenti morfologici (Wilberg, 2022).

In seguito all'invalidità del genere *Steneosaurus*, considerato come *nomen dubium* ai sensi del codice dell'ICZN (Johnson *et al.* 2020) sono stati rivalutati recentemente tre generi che erano stati trascurati negli studi passati (*Macrospondylus*, *Aeolodon* e *Sericodon*) e sono stati proposti sette nuovi generi (*Plagiophthalmosuchus*, *Clovesuurdameredeor*, *Seldsienean*, *Charitomenosuchus*, *Proexochokefalos*, *Andrianavoay* and *Neosteneosaurus*) e una nuova specie (*Indosinosuchus kalasinensis*).

Infine, sono state proposte anche le sottofamiglie Aeolodontinae (che raggruppano i generi *Aeolodon*, *Bathysuchus*, *Mycterosuchus* e *Sericodon*) e Machimosaurinae (che raggruppano i generi *Charitomenosuchus*, *Clovesuurdameredeor*, *Deslongchampsina*, *Macrospondylus* e *Seldsienean*) (Jouve *et al.*, 2016).



**Figura 1.3.** Suddivisione filogenetica dei teleosauroidi nel tempo, tenendo in considerazione il numero di caratteri ecomorfologici. Quelli principali sono: blu = specialista longirostrino; viola = generalista mesorostrino; azzurro = generalista pelagico; nero = generalista longirostrino; giallo = macrofagi/durofagi; rosso = generalista semiterrestre; grigio = ecomorfologia sconosciuta (materiale insufficiente) (artisti: G. Monger, S. Hartman e N. Tamara; immagine tratta da Johnson *et al.*, 2020).

### **1.3. Scopo della tesi**

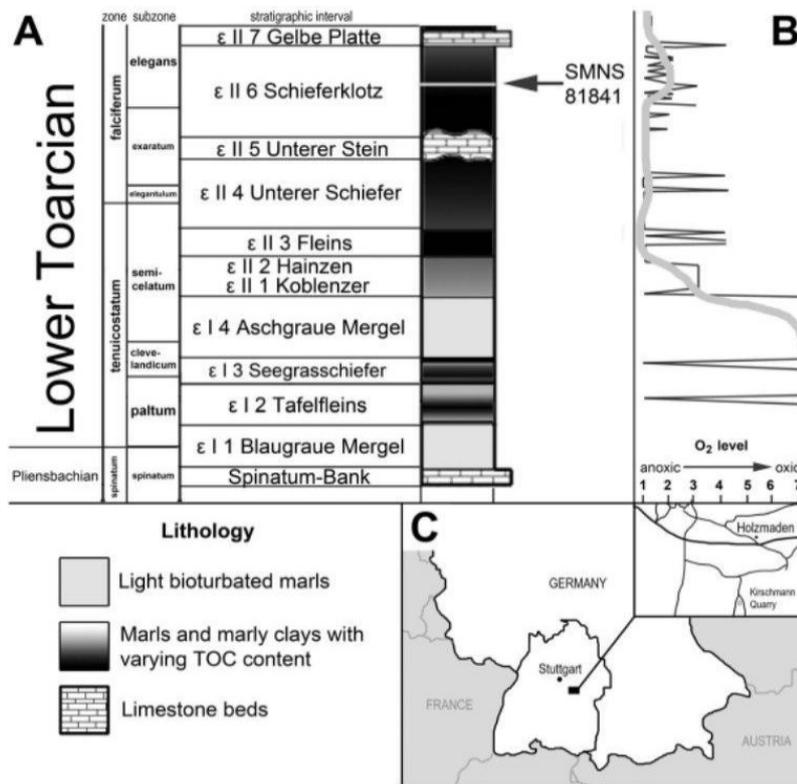
L'obiettivo di questa tesi è stato quello di aggiornare le determinazioni tassonomiche di due reperti denominati MGP-PD 26620 e MGP-PD 26621 conservati al Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università degli Studi di Padova e attribuiti prima al genere *Steneosaurus* e poi *Mystriosaurus*, tramite analisi delle caratteristiche morfologiche e comparazione con generi affini. Questo studio è inserito nell'ambito del progetto di allestimento del nuovo Museo della Natura e dell'Uomo (MNU) dell'Università degli Studi di Padova, che va a riunire i precedenti Musei di Mineralogia, Geologia e Paleontologia, Zoologia, e Antropologia. La nuova determinazione tassonomica sarà pertanto utilizzata all'interno della parte espositiva relativa al Giurassico Inferiore della formazione del "Posidonia Shale" di Holzmaden della sezione di Geologia e Paleontologia, che vanta alcuni esempi di rettili marini e altri taxa di vertebrati e invertebrati provenienti da questo giacimento.

## 2. CONTESTO GEOLOGICO E PALEONTOLOGICO DEL GIACIMENTO

### 2.1. Contesto geologico e paleontologico generale del “Posidonia Shale” in Holzmaden (Germania)

Con “Posidonia Shale” (in lingua tedesca, “Posidonienschiefer”), spesso sinonimizzato a “Holzmaden Shale”, si identifica informalmente la formazione geologica nota come “Sachrang Formation” (Mönnig *et al.*, 2018), affiorante nei dintorni di Holzmaden (Germania) risalente al Toarciano inferiore, ovvero l'ultimo piano del Giurassico Inferiore (ca. 180-183 milioni di anni fa), e che rappresenta l'espressione litologica dell'Evento Toarciano di Anossia Globale Oceanica (“Toarcian Oceanic Anoxic Event”) con una facies a “black shale” largamente diffusa in Europa (Selden & Nudds, 2012).

Questo giacimento viene considerato “Fossil-Lagerstätte”, cioè un corpo sedimentario che offre un'eccezionale quantità di informazioni sulla vita del passato a causa dell'abbondanza degli esemplari contenuti, “Konzentrat-Lagerstätte”, o per il loro stato di preservazione, “Konservat-Lagerstätte”. In particolare esso è importante proprio per l'ottima qualità di preservazione dei fossili ivi rinvenuti (alcuni con impronte conservate di parti molli) nonché per la diversità e quantità di specie di rettili marini e volanti, pesci, e anche molti invertebrati (Röhl *et al.*, 2001; Selden & Nudds, 2012). Infatti, il nome informale “Posidonia Shale” deriva dagli abbondanti resti del bivalve ostreoide *Posidonia bronni* (riassegnato al genere *Bositria*) rinvenuti in questo giacimento (Hauff, 1921). Questo giacimento è costituito, come anticipato, da “black shales”, ossia marne nere fissili bituminose, ricche in componente organica, di spessore di circa 6-8 m (Schmid-Röhl & Röhl, 2003), intercalate a loro volta da calcari anossici (Schmid-Röhl *et al.*, 2002). In particolare, il “Posidonia Shale” è composto da materiale silico-clastico e da carbonati, ognuno in quantità intorno al 40%; il materiale silico-clastico comprende minerali argillosi e una piccola quantità di quarzo della granulometria del silt, mentre la parte carbonatica è costituita soprattutto da peloidi calcarei compattati e bioclasti rappresentati rispettivamente da pellet fecali calcarei e ricchi in nannoplancton e da resti di gusci calcarei frammentati (Kaam-Peters, 1997). Inoltre, sono anche presenti pirite e materia organica (Fig. 2.1) (Röhl & Schmid-Röhl, 2005).



**Figura 2.1.** Colonna stratigrafica semplificata del “Posidonia Shale” (A), con caratterizzazione del livello di ossigeno dei depositi (B) e una rappresentazione schematica della localizzazione dei dintorni di Holzmaden (C) (Dick, 2015).

## 2.2. Paleontologia del “Posidonia Shale”

Oltre a considerare i teleosauroidi, sono da tener presenti anche altri gruppi di organismi, sia vertebrati che invertebrati che ne componevano la comunità.

Tra i taxa degli invertebrati sono presenti vari taxa di molluschi cefalopodi (di cui coleoidi, ammoniti e belemniti) e bivalvi, brachiopodi, crostacei ed echinodermi (Dick, 2015). La maggior parte dei fossili presentano minerali di apatite, barite, sfalerite, pirite ma occasionalmente è possibile individuare esemplari con esoscheletro conservato (crostacei), carbonato di calcio e materiale carbonioso (ammoniti e più raramente belemniti) (Muscente *et al.*, 2023).

Per quanto riguarda le ammoniti (Fig. 2.2) sono stati rinvenuti esemplari appartenenti a diversi generi, tra cui *Dactylioceras*, *Harpoceras*, *Hildoceras*, *Lytoceras* e *Phylloceras*. Il modo in cui si presentano i fossili delle loro conchiglie è vario: alcuni rivelano colori fisici come l’iridescenza, altri mostrano una colorazione uniforme tendente al marrone-dorato. Le morfologie sono spesso collassate e le linee di sutura non sempre sono evidenti, ma quando lo sono si ripresentano su ogni livello di compattazione (Seilacher *et al.*, 1976). A volte sono presenti anche minerali di apatite soprattutto a livello dell’ombelico.



**Figura 2.2.** Fossili di ammoniti e di ittiosauro in vista laterale (da [www.wikipedia.com](http://www.wikipedia.com)).

I rostri di belemniti sono un ritrovamento comune in alcuni strati di questo giacimento, aventi spesso gli alveoli riempiti da materiale sedimentario; più volte sono presenti delle fessurazioni su queste strutture ed esse possono essere colmate da pirite, sfalerite o barite. Possono essere rinvenuti anche all'interno di altri animali allo stato fossile in seguito alla loro predazione (Klug *et al.*, 2021).

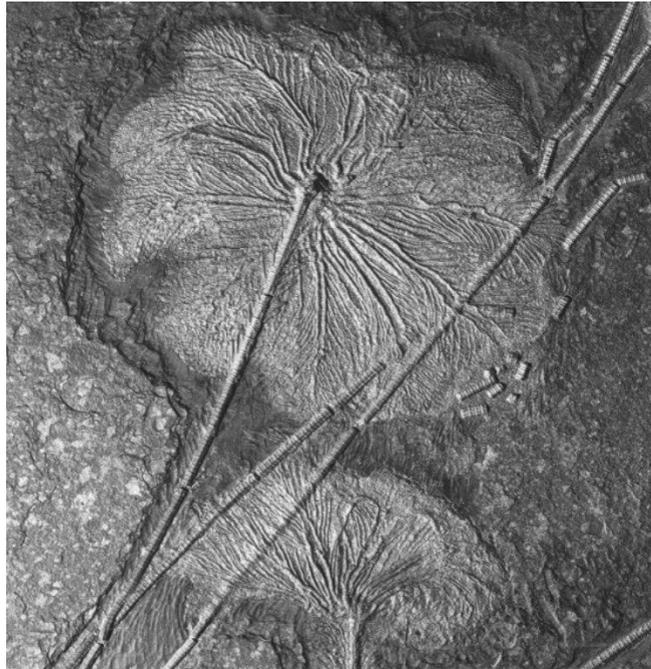
I fossili meglio preservati di coleoidi come i calamari sono quelli costituiti da proostraci, ossia la loro conchiglia interna, con impronte di tentacoli, sacche e dotti d'inchiostro (Fuchs *et al.*, 2013). Tracce di pirite, sfalerite e barite, spesso vanno a riempire le zone vuote che si presentano fra proostraco e sacca d'inchiostro e le fessure presenti su quest'ultima (Muscente *et al.*, 2023).

Tra i molluschi bivalvi, i più comuni ritrovamenti sono le conchiglie appartenenti ai generi *Bositra* (= *Posidonia*) e *Parainoceromya* (Röhl *et al.*, 2001).

I brachiopodi sono scarsamente rappresentati nel giacimento (Vörös, 2002).

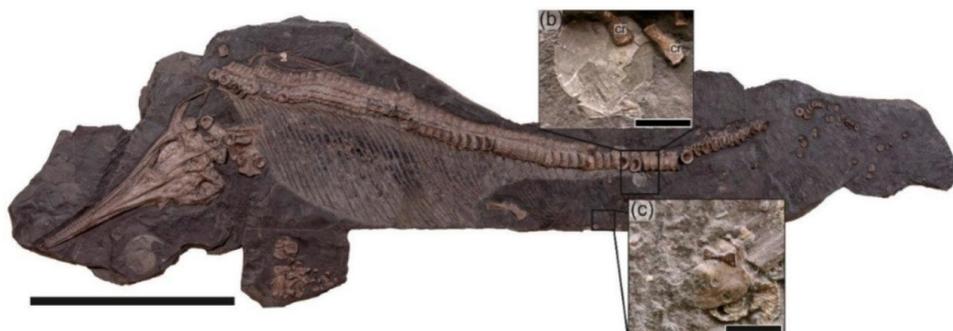
Tra gli artropodi, i crostacei ritrovati maggiormente sono quelli appartenenti al genere *Uncina* e i loro fossili sono costituiti da carapaci, prevalentemente parti del cefalotorace e delle appendici, e molto raramente vengono trovati tessuti non mineralizzati. Quando viene conservato l'esoscheletro originario è possibile osservare varie ornamentazioni sulla superficie, quali spine, canali, pori e via dicendo (Muscente *et al.*, 2023).

Tra gli echinodermi, sono stati rinvenuti reperti di crinoidi o gigli di mare (Fig. 2.3), prevalentemente appartenenti al genere *Seirocrinus* in splendido stato di preservazione (Hess *et al.*, 1999), e ofiuroidei o stelle serpentine (Dick, 2015).



**Figura 2.3.** Esempio fossile di crinoide appartenente al genere *Seirocrinus* (Hess, 1999).

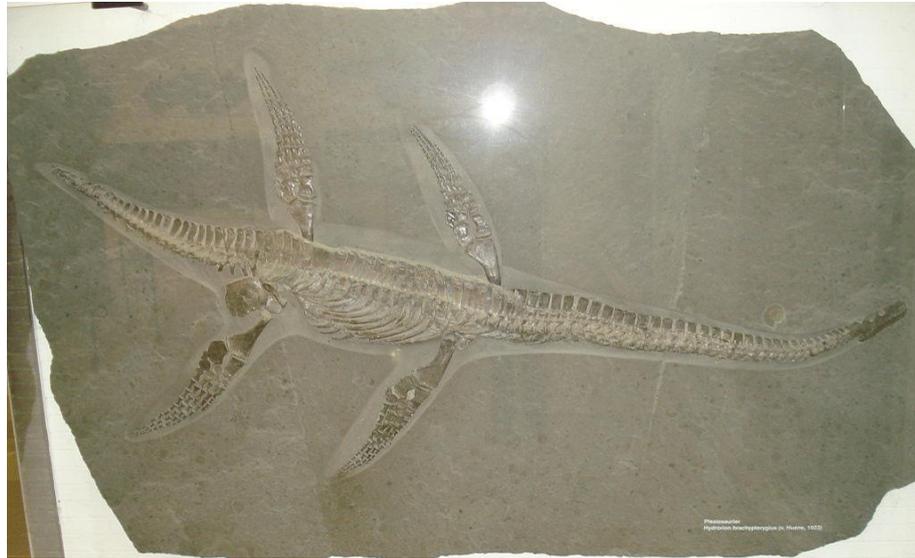
Per quanto riguarda i vertebrati, sono presenti osteitti teleostei e olostei, condroitti e molti rettili marini oltre ai teleosauroidi, quali plesiosauri e ittiosauri; questi ultimi sono così ben preservati da poter identificare chiaramente la forma del corpo (Selden & Nudds, 2012). Infatti, molti fossili di ittiosauri sono stati rinvenuti con una sottile pellicola di colore nero che delimita il loro corpo (Fig. 2.2), che rappresenta la traccia carboniosa delle parti molli (antracolemma), soprattutto nelle specie appartenenti al genere *Stenopterygius* (Fig. 2.4); questi fossili rappresentano testimonianze estremamente importanti, in quanto permettono di osservare il contorno delle parti molli costituenti, ad esempio, la pinna dorsale e il lobo superiore della coda, strutture che sono prive di struttura ossea e che normalmente non vengono preservate nel processo di fossilizzazione (Eriksson, 2022). Inoltre, spesso è possibile rinvenire altri organismi all'interno del loro corpo, come ad esempio resti di cefalopodi e scaglie di pesci contenuti nello stomaco oppure embrioni in fase di gestazione o nell'atto del parto in quanto ovovivipari (Selden & Nudds, 2012).



**Figura 2.4.** Esempio fossile di ittiosauro del genere *Stenopterygius* (Maxwell, 2022).

Sebbene siano più rari, sono presenti anche specie di plesiosauro (Fig. 2.5), sia di quelli a collo lungo come *Plesiosaurus* che a collo corto come *Peloneustes* (Großmann, 2006).

Infine, sono molti i pesci rinvenuti allo stato fossile ma, a differenza di ciò che accade per molti Ittiosauri, raramente i tessuti molli e tutti quelli non mineralizzati vengono conservati (Prikryl *et al.*, 2012); le parti che più facilmente vengono rinvenute sono gli elementi scheletrici soprattutto del cranio e le squame (Muscente *et al.*, 2023).



**Figura 2.5.** Esemplare fossile di plesiosauro (Selden & Nudds, 2012).

Sono state ritrovate specie di pesci olostei primitivi, soprattutto *Scheenstia* e *Lepidotes* (Fig. 2.6), e occasionalmente squali come *Hybodus* (Fig. 2.7), rinvenuti con la traccia carboniosa delle parti molli (Selden & Nudds 2012).



**Figura 2.6.** Esemplare fossile di *Lepidotes* (Selden & Nudds, 2012).



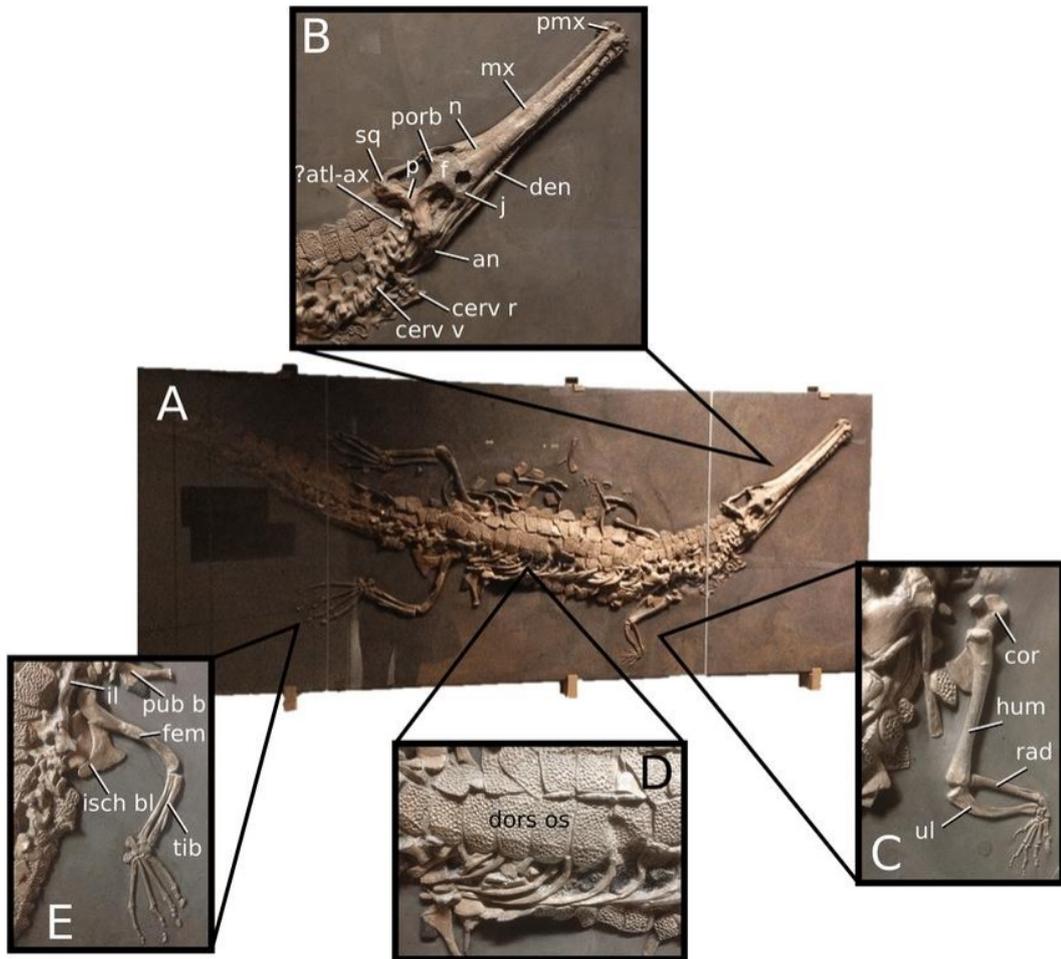
**Figura 2.7.** Esemplare fossile di *Hybodus* con rostri di belemniti nel tratto digerente (Hoffmann & Stevens, 2020).

### 2.3. Record fossili di Teleosauroidea nella Germania del Giurassico Inferiore

Nel giacimento del “Posidonia Shale” sono stati rinvenuti molti esemplari del gruppo dei teleosauroidi. Tra questi sono presenti i generi *Macrospodylus*, *Platysuchus*, *Mystriosaurus*, *Mycterosuchus*, *Sericodon* e *Aeolodon* (Johnson *et al.*, 2020).

Generalmente, sono caratterizzati da un lungo rostro con denti ricurvi, appuntiti, lunghi e sottili, con disposizione alternata su entrambe le mascelle; la disposizione e la morfologia di questi denti porta alla supposizione che la loro dieta fosse basata sulla cattura di pesci e altri animali acquatici veloci (Thies & Hauff, 2013). Inoltre le orbite sono orientate in modo che puntino verso l’alto e verso l’esterno e questa loro collocazione fa pensare che questi animali si posizionassero al di sotto della preda, in agguato, per poi attaccarla con movimenti veloci del rostro, comportamento che si riscontra anche in molti coccodrilli moderni (Selden & Nudds, 2012). Molti di questi generi probabilmente potevano avventurarsi sulla terraferma grazie alle zampe potenti e al tempo stesso erano anche energici nuotatori grazie alla coda robusta e adatta al nuoto.

Altri generi invece, come *Platysuchus* (Fig. 2.8), presentano una corazza dermica molto più pesante e ciò li rendeva probabilmente nuotatori meno agili (Selden & Nudds, 2012).



**Figura 2.8.** Esempio fossile di *Platysuchus*. (A) Scheletro quasi completo, con fotografie di dettaglio di (B) cranio, (C) zampa anteriore, (D) regione del tronco e (E) zampa posteriore (Johnson *et al.*, 2020).

## 3. MATERIALI E METODI

### 3.1. I reperti MGP-PD 26620 e 26621

Per la stesura di questo elaborato sono stati esaminati due reperti conservati al Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università degli Studi di Padova, denominati MGP-PD 26620 e MGP-PD 26621.

Il reperto MGP-PD 26620 espone la parte dorsale mentre la parte ventrale è immersa nella matrice. Il reperto è quasi del tutto completo con l'eccezione delle parti distali degli arti e della parte finale della coda.

Nel reperto MGP-PD 26621 ben poco è presente: le uniche parti evidenti sono cranio (disposto in norma laterale, con entrambe le mascelle visibili), alcune vertebre, qualche osteoderma e alcune ossa degli arti posteriori.

I reperti erano già stati oggetto di uno studio (Franco, 1988), tuttavia, con l'emergere delle problematiche discusse nel paragrafo 1.2, necessitano di una revisione tassonomica alla luce delle più recenti ricerche.

### 3.2. Taxa affini presi in considerazione per confronto

Al fine di uno studio tassonomico, è necessario considerare altri esemplari di Teleosauroida per condurre analisi più approfondite e confrontare generi affini tra loro, considerando la letteratura scientifica di riferimento più recente (ad esempio, Johnson *et al.*, 2020). I generi presi in considerazione includono *Macrospondylus*, *Platysuchus*, *Mystriosaurus*, *Mycterosuchus*, *Sericodon* e *Aeolodon*. Questi taxa sono stati selezionati perché sono stati rinvenuti in giacimenti giurassici in Germania, "Posidonia Shale" compreso.

### 3.3. Metodi di indagine e analisi

Il reperto è stato studiato utilizzando diverse tipologie di analisi. Con l'ausilio del Sig. Stefano Castelli, fotografo del Dipartimento di Geoscienze dell'Università di Padova, sono state scattate foto ad alta risoluzione. La macchina fotografica utilizzata è il modello Sony Alfa 7 R III, con obiettivo macro 90 mm e obiettivo 60 mm, impostata a 5600 K utilizzando un target bianco, per regolare la fotocamera in relazione alla temperatura di colore della luce (bilanciamento del bianco). Per quanto riguarda l'illuminazione, la luce viene posta in alto a sinistra dei campioni in modo da evitare effetti ingannevoli per quanto riguarda convessità e concavità degli oggetti che si stanno fotografando, cosa che una diversa orientazione della luce potrebbe provocare. Le immagini sono state elaborate poi con il programma Agisoft Metashape (v. 1.7). Per le misurazioni delle dimensioni delle componenti scheletriche è stato impiegato il programma di analisi per immagine ImageJ (v. 1.52g).

## 4. PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

### 4.1. Esemplare MGP-PD 26620 (Fig. 4.1)

**Provenienza (orizzonte stratigrafico):** “Posidonia Shale” (dintorni di Holzmaden, Germania).



**Figura 4.1.** Reperto MGP-PD 26620. Vista generale dell'esemplare.

Il reperto è preservato in vista dorsale adagiato con la parte ventrale sul piano di strato. Tra le parti scheletriche preservate si possono distinguere cranio, cinto pettorale con zampe anteriori, cinto pelvico con zampe posteriori, coda e osteodermi dorsali e ventrali.

I suoi caratteri diagnostici sono attribuibili a *Macrospodylus bollensis* (Jäger, 1828) in quanto sono gli stessi della specie per monotipia.

Classe REPTILIA Laurenti, 1768

Superordine CROCODYLOMORPHA Hay, 1930

Sottordine THALATTOSUCHIA Fraas, 1901

Superfamiglia TELEOSAUROIDEA Geoffroy Saint-Hilaire, 1831

Famiglia TELEOSAURIDAE Geoffroy Saint-Hilaire, 1831

Genere *Macrospodylus* Von Meyer, 1831

*Macrospodylus bollensis* (Jäger, 1828)

## Descrizione

### *Cranio*

Il cranio (Figg. 4.2–4.4), visibile solo in vista dorsale, è longirostrino e misura approssimativamente 233 mm (misura presa partendo dall'estremità del rostro fino all'articolare). La larghezza orbitale (ca. 38 mm) è subeguale alla larghezza frontale (ca. 36 mm) in accordo con la diagnosi di Johnson *et al.* (2020). Si possono riconoscere un rostro (ca. 144 mm) e una parte posteriore a esso (ca. 90 mm).

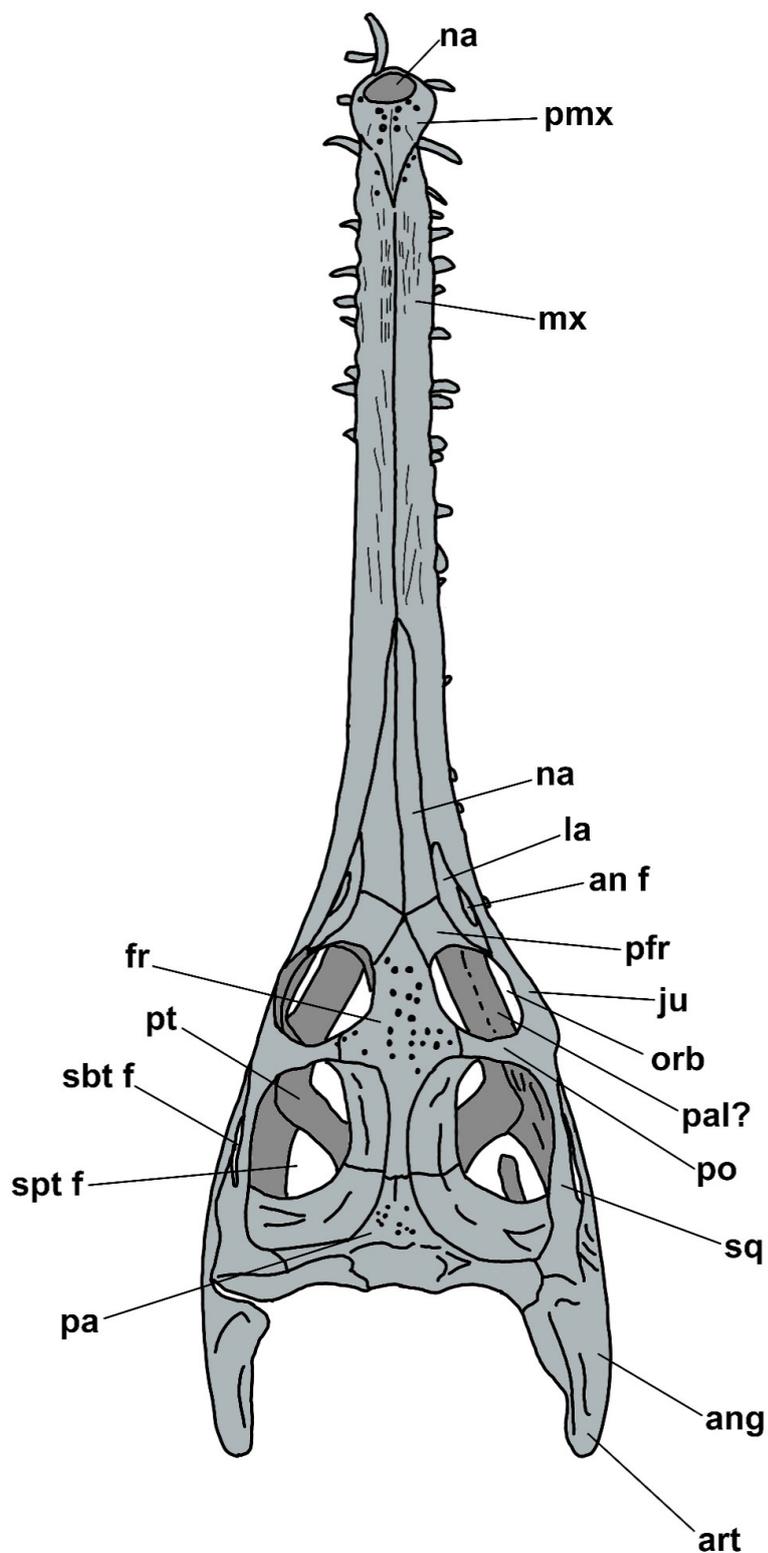
Il rostro è costituito da: premascellari, mascellari, nasali e lacrimali. Le emimandibole non sono visibili, per cui non è stato possibile verificare il carattere diagnostico descritto da Johnson *et al.* (2020) secondo cui “la sinfisi mandibolare è oltre il 50% della lunghezza della mandibola”.

I premascellari sono molto corti e tra di essi è presente la narice esterna che, in accordo con la diagnosi di Johnson *et al.* (2020) è “orientata dorsalmente”; si inseriscono sulla linea mediana dei mascellari. Essi sono poi divisi medialmente da una sutura ben visibile che prosegue in questo modo anche verso i mascellari, separando anche questi medialmente. Inoltre, sono presenti delle ornamentazioni a fossetta dietro la narice, similmente a quanto si vede nelle altre ornamentazioni frontali.

I mascellari sono molto più lunghi rispetto ai primi e sono compresi fra i premascellari (anteriormente) e i nasali, i lacrimali e i postorbitali (posteriormente). Sulla sutura mediana sono presenti delle ornamentazioni sotto forma di striature con andamento parallelo ad essa.



**Figura 4.2.** *Macrospondylus bollensis* (Jäger, 1828), MGP-PD 26620. Fotografia di dettaglio del cranio dell'esemplare.



**Figura 4.3.** *Macrospodylus bollensis* (Jäger, 1828), MGP-PD 26620. Rappresentazione schematica del cranio dell'esemplare con identificazione osteologica. Abbreviazioni: an f, finestra antorbitale; ang, angolare; art, processo articolare; fr, frontale; ju, giugale; la, lacrimale; mx, mascellare; n, nasale; na, narice; orb, orbita; pa, parietale; pal, palatino; pmx, premaxillare; po, postorbitale; pt, pterigoideo; sq, squamoso; sbt f, fossa subtemporale; spt f, fossa sopratemporale.



**Figura 4.4.** *Macrospandylus bollensis* (Jäger, 1828), MGP-PD 26620. Fotografia di dettaglio del rostro dell'esemplare.

Su entrambe le strutture precedenti sono presenti dei denti, ma non tutti sono visibili, poiché solo i denti mascellari anteriori sono sporgenti come riportato anche nella diagnosi di Johnson *et al.* (2020). I denti (quello più lungo misura ca. 10 mm) sono ricurvi, lunghi e con una sottile ornamentazione di coste longitudinali. Il numero totale originario dei denti è sconosciuto a causa dello stato di preservazione del fossile. La loro disposizione è in accordo alla diagnosi di Johnson *et al.* (2020): “cranio longirostrino, con fila di denti a un livello più basso del quadrato”.

I nasali sono triangolari allungati anteriormente e sono divisi medialmente da una sutura profonda e presentano una superficie pressoché liscia. Essi sono delimitati dai mascellari lateralmente e anteriormente, mentre i lacrimali e i prefrontali li delimitano posteriormente. Hanno una forma all'incirca triangolare.

I lacrimali sono posti fra i mascellari e i nasali anterolateralmente, le orbite e i frontali lateroposteriormente. Anch'essi presentano una forma subtriangolare. Non sono presenti ornamentazioni in accordo con la diagnosi di Johnson *et al.*, 2020: “assenza di ornamentazione cospicua sul lacrimale”. A livello dei lacrimali è presente una finestra antorbitale poco profonda, leggermente allungata anteroposteriormente come descritto nella diagnosi di Johnson *et al.* (2020).

La parte craniale posteriore al rostro è costituita da: prefrontali, frontali, aperture temporali, orbite, parietale, postorbitali, squamosi, pterigoidei.

I prefrontali sono di piccole dimensioni e si trovano anteriormente alle orbite. La loro forma risulta essere più o meno trapezoidale.

Il frontale è situato fra le orbite e le finestre temporali in modo da dividerli. La superficie presenta ornamentazione a fossette in grande quantità in accordo con la diagnosi di Johnson *et al.* (2020) (“ornamentazione frontale con estensione dal centro fino alle regioni più laterali e anteriori”), con un pattern di disposizione che si estende dal centro fino alle regioni più laterali e anteriori, e una leggera cresta

mediana. La cresta mediana era stata interpretata da Franco (1988) come linea di sutura tra due frontali divisi (un carattere giovanile nei teleosauroidi, Johnson *et al.*, 2020).

Le aperture sopratemporali hanno un diametro maggiore di ca. 32 mm e un diametro minore di ca. 24 mm. Sono poste posteriormente alle orbite, sono molto grandi, allungate, di forma rettangolare e hanno dimensioni quasi il doppio rispetto alle orbite. I margini anteriori della finestra sopratemporale sono notevolmente inclinati. Le finestre subtemporali sono parzialmente visibili e non presentano espansione anterolaterale né sono inclinate come riportato nella diagnosi di Johnson *et al.* (2020).

Le orbite (di diametro ca. 20 mm) sono orientate verso l'alto, dorsalmente, e sono poste fra i prefrontali (anteriormente), i frontali (lateralmente) e le finestre (posteriormente). Sono di forma di ellissoide longitudinale come descritto nella diagnosi di Johnson *et al.* (2020). Attraverso le orbite sono visibili due ossa pari che le intersecano anteroposteriormente e rappresentano probabilmente i palatini. Il parietale è situato immediatamente dietro al frontale e sono presenti fossette sulla sua superficie. Esso confina lateralmente con le finestre temporali e parzialmente con lo squamoso.

I postorbitali sono confinati fra le orbite anterolateralmente e le aperture temporali anteroposteriormente. Essi si uniscono ai mascellari al lato del cranio tramite i giugali, che sono lunghi quanto l'orbita e poco profondi. Il postorbitale è in posizione mediale rispetto al giugale sulla barra postorbitale e sovrapposto al giugale.

Il giugale delimita il bordo più esterno dell'orbita e si proietta ventralmente verso il margine orale.

Gli squamosi (ca. 24mm) si trovano lateralmente alle aperture temporali sul lato esterno. Anteriormente sono in contatto leggermente con i postorbitali, mentre posteriormente sono in contatto con il parietale.

Osservando attraverso le finestre temporali, si intravedono gli pterigoidei in forma di due lamine ossee e disposte in direzione obliqua rispetto alle due aperture. La superficie palatale non è completamente visibile e quindi manca il carattere diagnostico descritto da Johnson *et al.* (2020) secondo cui il basisfenoide è esposto lungo la superficie palatale, biforcando gli pterigoidei.

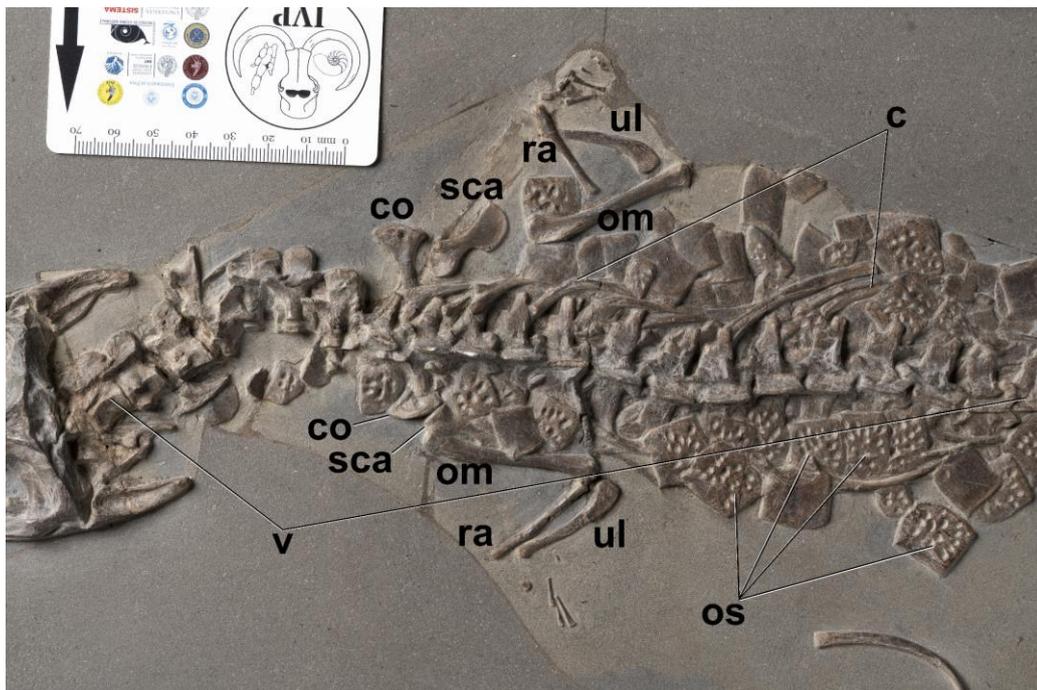
Sono presenti anche altre ossa che risultano essere appena visibili, in quanto appartenenti al lato latero-ventrale del cranio, e sono osservabili attraverso le orbite e le finestre temporali. Di queste sono molto evidenti i processi articolari della mandibola, i quali si estendono nella parte posteriore del cranio.

### *Colonna vertebrale e coste*

Le vertebre preservate (Fig. 4.5) sono in totale 32 e hanno dimensioni massime di ca. 21 mm in altezza di e ca. 11 mm in larghezza. Le vertebre cervicali nel reperto MGP-PD 26620 sono in parziale connessione anatomica, quelle del tronco sono tutte in connessione anatomica, mentre quelle caudali sono parzialmente articolate e per la gran parte mancanti.

Le coste invece si presentano tutte articolate (Fig. 4.5). Le coste cervicali sono grandi, allungate anteroposteriormente e sottili posteriormente, con posizione posteriore rispetto al centro vertebrale e ciò rappresenta un carattere diagnostico non descritto precedentemente. Le coste dorsali mostrano un tubercolo situato sul

bordo mediale e poco pronunciato, carattere diagnostico descritto da Johnson *et al.* (2020).



**Figura 4.5.** *Macrospondylus bollensis* (Jäger, 1828), MGP-PD 26620. Fotografia di dettaglio del cinto pettorale, degli arti anteriori, delle vertebre e delle coste dell'esemplare. Abbreviazioni: c, coste; co, coracoide; om, omero; os, osteodermi; sca, scapola; ra, radio; v, vertebre; ul, ulna.

### *Cinto pettorale*

Similmente alla situazione riscontrata nelle costole e nelle vertebre, anche le parti ossee del cinto pettorale non sono ben visibili, sia perché sono abbastanza disarticolate sia perché sono incorporate nel sedimento (Fig. 4.5).

Nel lato destro è possibile identificare la scapola (ca. 24 mm) e parte del coracoide (ca. 18 mm), non più collegati fra loro. Essi presentano una forma simile fra loro. La scapola presenta una parte centrale ristretta e due estremità più espanse; la lama scapolare è larga quanto la regione glenoidea; essa risulta essere dislocata. Del coracoide si vede solo una delle due estremità, con la porzione centrale appena visibile e più stretta rispetto alle estremità. L'estremità prossimale ha una forma triangolare.

Seppur conservino la loro articolazione originaria, scapola e coracoide sinistri risultano essere coperti per la maggior parte. Pertanto, sono praticamente invisibili. La scapola sembra ancora articolata nella posizione originale.

### *Arti anteriori*

Gli arti anteriori (ca. 111 mm, per approssimazione poiché manca gran parte dell'autopodio, Fig. 4.5) sono più piccoli degli arti posteriori (carattere diagnostico riportato in Johnson *et al.*, 2020, secondo cui "l'arto anteriore è più corto di quello posteriore di circa 22-23% e tibia è più corta del femore di circa il

25%”) e risultano essere anche meno robusti; ciò fa supporre che questi animali dovessero condurre una vita prevalentemente acquatica e che si avventurassero sulla terraferma solo per brevi periodi e distanze. Gli arti anteriori risultano essere quasi in connessione anatomica, ma in entrambi si nota la mancanza di alcune ossa a livello dell'autopodio.

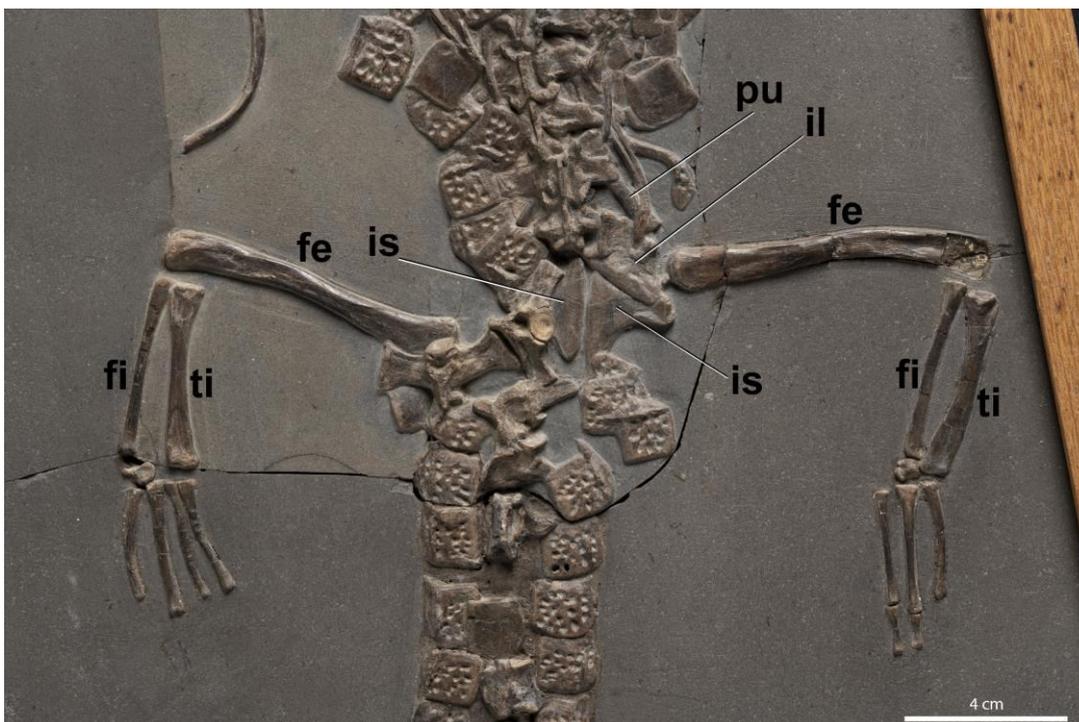
Sul lato destro, l'omero (ca. 46 mm) risulta essere disarticolato dalla scapola, mostrando la faccia ventrale. La regione prossimale dell'omero è fortemente allungata in direzione prossimo-distale e debolmente uncinata posteriormente (carattere autapomorfico).

L'ulna (ca. 33 mm) e il radio (ca. 28 mm) sono anch'essi fortemente dislocati sia dall'omero che fra di loro. La curvatura distale dell'ulna molto accentuata (carattere autapomorfico secondo Johnson *et al.*, 2020), mentre il radio è dritto. Le ossa dell'autopodio sono in gran parte mancanti.

Sul lato sinistro, si può notare che l'omero è ancora in parte connesso al cinto pettorale. L'ulna e il radio sono ancora articolati con omero e fra di loro. Le ossa dell'autopodio sono in gran parte mancanti anche in questo arto.

#### *Cinto pelvico*

Nel cinto pelvico (Fig. 4.6) sono presenti tre ossa: ileo (ca. 18 mm di larghezza e ca. 16 mm di altezza), ischio (ca. 22 mm di altezza e larghezza) e pube (ca. 29 mm).



**Figura 4.6.** *Macrospondylus bollensis* (Jäger, 1828), MGP-PD 26620. Fotografia di dettaglio del cinto pelvico e degli arti posteriori dell'esemplare. Abbreviazioni: fe, femore; fi, fibula; il, ileo; is, ischio; pu, pube; ti, tibia.

L'ileo si presenta con forma trapezoidale e la maggior parte di esso è posizionato sul lato destro del fossile. Di conseguenza, il processo iliaco anteriore, che è anteriormente corto (carattere diagnostico non descritto precedentemente), ha subito dislocazione e ora è rivolto verso la linea mediana dell'animale. Nella sua posizione originale aveva una connessione con il pube anteriormente e con le ossa dell'ischio posteriormente. L'ischio destro è in parte coperto dall'ileo e viene a contatto con l'ischio sinistro a livello della linea mediana. Quest'osso è molto allargato a livello di entrambe le due estremità, sia quella verso l'ileo che quella rivolta alla parte opposta. Si riesce a vedere la superficie di contatto con l'ileo ma non quella con il femore, poiché il lato esterno è rivolto verso la matrice.

Il pube ha dimensioni minori rispetto a ischio e ileo ed è coperto da altre ossa. Si presenta dritto e con l'estremità anteriore più larga rispetto a quella posteriore.

### *Arti posteriori*

Gli arti posteriori (ca. 167 mm) sono molto più grandi rispetto a quelli anteriori e sono anche più completi (Fig. 4.6).

I femori (ca. 75 mm) risultano avere una forma leggermente a S e hanno le estremità lievemente più larghe rispetto al centro che le collega. In entrambi non si sono mantenuti i contatti con le tibie e le fibule, con quello destro mancante dell'estremità dorsale. I condili femorali hanno dimensioni simili come riportato nella diagnosi di Johnson *et al.* (2020).

La tibia (ca. 45 mm) e la fibula (ca. 45 mm) destre sono ancora collegate fra loro, mentre la posizione reciproca di quelle sul lato sinistro sono invertite (fibula rivolta verso l'esterno, tibia verso l'interno). Rispettivamente sono una più stretta e l'altra più larga.

Negli arti posteriori le ossa delle zampe sono più numerose rispetto a quelle anteriori; nonostante ciò non sono complete, in quanto mancanti di alcune ossa. Qui sono presenti: tarsali, metatarsali e falangi. Dei tarsali è solo presente il cagnano (ca. 6 mm), posizionato fra il terzo e quarto metatarso e fibula (arto sinistro) e fra fibula e terzo metatarsale (arto destro). I metatarsali (ca. 32 mm quello più lungo) non sono in numero completo: sul lato destro sono presenti il secondo, terzo e quarto, mentre a sinistra dal primo al quarto (in entrambi manca il quinto). Sono presenti solo due falangi (ca. 12 mm la più lunga) sul terzo e quarto metatarsale del lato destro.

### *Osteodermi dorsali e ventrali*

Gli osteodermi (ovvero piastre ossee di origine dermica) nel loro insieme vanno a formare la corazza dorsale dell'animale che parte dalla regione cervicale per arrivare fino alla coda. Essi presentano dimensioni varie ed è difficile risalire alla loro esatta collocazione, in quanto quasi tutti sconnessi fra loro (Fig. 4.7). Tutte le piastre visibili presentano numerose fossette separate di forma ovale o circolare sulla loro superficie dorsale, più o meno profonde insieme a una carena pronunciata; su quella ventrale invece sono tutte lisce senza alcuna ornamentazione. Questi rappresentano caratteri diagnostici nuovi.



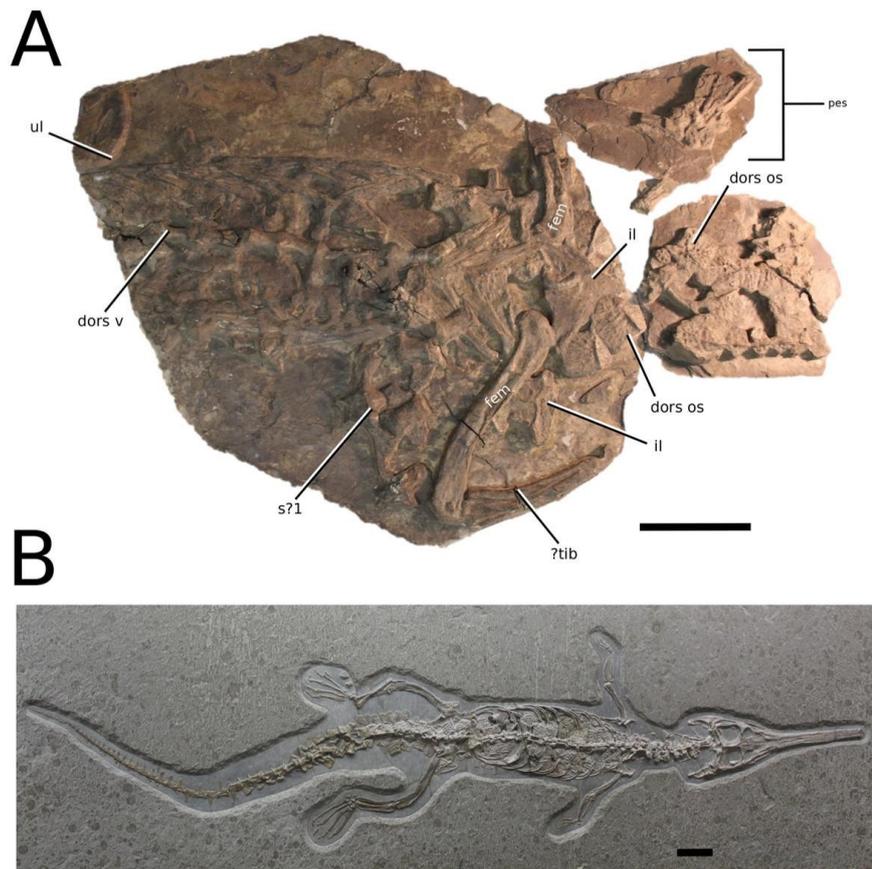
**Figura 4.7.** *Macrospondylus bollensis* (Jäger, 1828), MGP-PD 26620. Fotografie di dettaglio degli osteodermi dorsali e ventrali dell'esemplare, del tronco (in alto) e della coda (in basso).

A livello centrale del corpo si ritrovano osteodermi di maggiori dimensioni (ca. 20 mm), mentre quelli più piccoli (ca. 9 mm) si trovano a livello della coda parzialmente mancante. Le piastre a livello cervicale sono quelle peggio conservate e in numero estremamente minore. Di osteodermi ventrali (ca. 16 mm) è possibile vederne alcuni sul lato destro dell'esemplare. Questi sono più stretti e allungati rispetto a quelli dorsali. È visibile solo vederne la loro superficie interna.

## Discussione

Il reperto MGP-PD 26620 è chiaramente attribuibile ad un teleosauroide, in particolare alla famiglia Teleosauridae per la seguente combinazione di caratteri (Johnson *et al.*, 2020): postorbitale mediale rispetto al giugale sulla barra postorbitale; lama scapolare larga quanto la regione glenoidea; estremità prossimale del coracoide triangolare; presenza di un'armatura caudale; narice esterna orientate anterodorsalmente; finestra sopratemporale con margini anteriori notevolmente inclinati, postorbitale sovrapposto al giugale. Il reperto è poi attribuibile a *Macrospondylus bollensis* poiché presenta la seguente combinazione di caratteri (Johnson *et al.*, 2020): cranio longirostrino, con fila di denti a un livello più basso del quadrato; assenza di ornamentazione cospicua sul lacrimale; ornamentazione frontale con estensione dal centro fino alle regioni più laterali e anteriori; narice esterna orientata dorsalmente; presenza di finestra antorbitale poco profonda, leggermente allungata anteroposteriormente; assenza di espansione anterolaterale o inclinazione delle finestre subtemporali; larghezza frontale subeguale alla larghezza orbitale; orbite a forma di ellissoide longitudinale; tubercolo delle coste dorsali situato sul bordo mediale e poco pronunciato; arto anteriore più corto di quello posteriore di circa 22-23%; tibia più corta del femore di circa 25%; condili femorali di dimensioni simili; regione prossimale dell'omero fortemente allungata in direzione prossimo-distale e debolmente uncinata posteriormente (carattere autapomorfico); ulna con una curvatura distale ben sviluppata (carattere autapomorfico). Altri caratteri rilevanti non elencati in diagnosi (Johnson *et al.*, 2020) ma osservati sul reperto sono: coste cervicali grandi, allungate anteroposteriormente e sottili posteriormente, con posizione posteriore; processo iliaco anteriore anteriormente corto; osteodermi dorsali con carena pronunciata e fosse subcircolari, numerose e separate.

L'olotipo è riportato in Fig. 4.8.



**Fig. 4.8.** *Macrospondylus bollensis* (Jäger, 1828). (A) MMG BwJ 595, oltipo, scheletro postcraniale parziale. (B) Scheletro completo MMG BwJ 565. Abbreviazioni: dors os, osteoderma dorsale; dors v, vertebra dorsale; fem, femore; il, ileo; S1, prima vertebra sacrale; tib, tibia; ul, ulna. Scala: 10 cm.

Il giacimento del “Posidonia Shale” ha restituito diversi generi di teleosaurodi *Macrospondylus*, *Platysuchus*, *Mystriosaurus*, *Mycterosuchus*, *Sericodon* e *Aeolodon* (Johnson *et al.*, 2020). A livello del cranio, si può notare che il reperto riporta fossette a livello del premascellare, del frontale, del parietale e sugli osteodermi dorsali; mancando ornamentazione ben visibile sul lacrimale, mostra affinità con il genere *Aeolodon* (Johnson *et al.*, 2020).

Con questo genere, inoltre, insieme a *Platysuchus* si possono notare altre caratteristiche in comune fra loro: orbite non circolari ma ellissoidali; denti mascellari anteriori che risultano sporgenti (carattere condiviso anche con il genere *Sericodon*); tubercolo sul bordo mediale della costa dorsale; condili femorali con più o meno le stesse dimensioni. Sono presenti altri caratteri che si ritrovano in *Platysuchus* comuni anche a *Macrospondylus*: fila di denti posta più in basso rispetto al quadrato (condiviso anche col genere *Mycterosuchus*); ornamentazione frontale presente dal centro fino alle zone più laterali e anteriori (altro carattere presente anche in *Mycterosuchus*); arto anteriore più corto del femore. Tuttavia, gli osteodermi presacrali dorsali sono fortemente incurvati in *Platysuchus* e nei teleosaurini in generale (Johnson *et al.*, 2020).

Ritornando al genere *Aeolodon*, si nota che condividono anche altri caratteri, come ad esempio la presenza di un tubercolo poco pronunciato sulle coste dorsali. Questo carattere è presente anche nei generi *Sericodon* e *Mycterosuchus*.

Unicamente col genere *Sericodon*, condivide la caratteristica di presentare le narici direzionate dorsalmente.

Tuttavia, per concludere, i caratteri autapomorfici individuati a livello dell'arto anteriore dell'esemplare MGP-PD 26620, in particolare la regione prossimale dell'omero fortemente allungata in direzione prossimo-distale e debolmente uncinata posteriormente e l'ulna con una curvatura distale ben sviluppata, permettono di attribuirlo inequivocabilmente a *M. bollensis*.

## 4.2. Esemplare MGP-PD 26621

**Provenienza (orizzonte stratigrafico):** "Posidonia Shale" (dintorni di Holzmaden, Germania).

### Descrizione

A differenza di MGP-PD 26620, il reperto MGP-PD 26621 (Fig. 4.9) è in posizione laterale. È possibile intravedere caratteristiche che nel reperto precedente non erano invece visibili, come la mandibola inferiore. Nonostante ciò, di questo fossile sono rimaste poche ossa; le uniche ben visibili sono il cranio, alcune vertebre, qualche pezzo sparso degli arti e vari osteodermi.

#### *Cranio*

Il cranio (ca. 348 mm) è conservato in posizione laterale, avendo così ben visibili entrambe le mascelle. Rispetto al corpo, esso è posto in una posizione obliqua. Esso è piuttosto rovinato.

Qui si possono notare il rostro (ca. 244 mm) e la parte posteriore ad esso (ca. 104 mm), nonché i processi articolari e una delle due finestre temporali inferiori (ca. 40 mm) entrambi nascosti nell'esemplare precedente. L'apertura temporale inferiore si presenta di piccole dimensioni, lunga e stretta. In questo reperto sono evidenti i denti con i loro inserimenti su entrambe le mandibole e in numero variabile fra 20 e 30.

A livello della mandibola si notano le suture fra l'angolare, il soprangolare e lo spleniale. Il dentale è visibile a tratti a livello anteriore vicino al rostro e nella parte posteriore, in quanto è coperto da altre ossa o per lo stato di conservazione non ottimo.

#### *Colonna vertebrale e costole*

Le vertebre si presentano fortemente disarticolate fra loro e si ritrovano articolate solo a livello della zona cervicale. In alcune di esse si possono riconoscere i corpi vertebrali (diametro di ca. 13 mm e lunghezza di ca. 17 mm), i processi trasversi (ca. 21 mm) e neurali (ca. 16 mm) e le faccette articolari.

Seppur in numero limitato sono visibili alcune coste sparse attorno al fossile. In quella maggiore (ca. 60 mm) si possono osservare leggermente la testa e il collo.



**Figura 4.9.** Reperto MGP-PD 26621. Vista generale, ruotata di 90°, dell'esemplare. Per riferimento metrico, il rostro è lungo 244 mm.

### *Cinto pettorale*

A livello di cinto pettorale si possono osservare una scapola e un coracoide, i quali sono dislocati dall'articolazione originaria e si trovano isolati. Non è possibile vedere nient'altro a causa del pessimo stato di conservazione.

### *Arti anteriori*

Già come citato per il cinto pettorale, anche per quanto riguarda gli arti anteriori è visibile ben poco, se non nulla, per colpa dello stato di conservazione del fossile.

### *Cinto pelvico*

Del cinto pelvico non è possibile riconoscere nulla.

### *Arti posteriori*

Degli arti posteriori si possono notare i femori (ca. 88 mm) con morfologia a S, isolati dal resto delle ossa in quanto fortemente disarticolati. È visibile anche una tibia (ca. 43 mm) dislocata sparsa nel sedimento.

### *Osteodermi dorsali e ventrali*

È possibile distinguere circa 10 osteodermi dorsali (ca. 24 mm) con ornamentazioni a fossette con un "pattern" molto fitto e diffuso, quasi ad alveare, sulla tutta superficie esterna. Molti di questi mostrano la superficie interna liscia, priva di fossette. Sono visibili anche osteodermi ventrali di piccole dimensioni (ca. 20 mm).

## **Discussione**

Osservando le ossa presenti in questo reperto, lo stato di preservazione del reperto MGP-DP 26621 rende difficile l'identificazione tassonomica. Infatti, non sono osservabili molti dettagli del cranio o degli arti. Non avendo a disposizione queste informazioni, non è possibile assegnare con certezza questo esemplare a nessun taxon al di sotto di Teleosauroidea. Sebbene il "pattern" di ornamentazione degli osteodermi dorsali con fossette fitto e distribuito su tutta la superficie quasi ad alveare possa indicare che l'esemplare sia attribuibile a *Platysuchus* (Johnson *et al.*, 2020), non sussistendo altri caratteri a sostegno di questa ipotesi, si preferisce optare per un'attribuzione in nomenclatura aperta (Teleosauroidea indet.).

Come tutti i teleosauroidi infatti l'esemplare presenta un cranio longirostrino con molti denti e orbite poste dorsalmente.

Classe REPTILIA Laurenti, 1768

Superordine CROCODYLOMORPHA Hay, 1930

Sottordine THALATTOSUCHIA Fraas, 1901

Famiglia TELEOSAUROIDEA Geoffroy Saint-Hilaire, 1831

Teleosauroidea indet.

## 5. CONCLUSIONE

Questa esperienza in museo mi ha particolarmente arricchito culturalmente in quanto mi ha permesso di osservare da vicino e utilizzare le tecniche diagnostiche su base morfologica che i paleontologi utilizzano per la determinazione tassonomica dei reperti.

In particolare i reperti da me esaminati per questo elaborato di tesi triennale, MGP-PD 26620 e MGP-PD 26621, sono stati attribuiti sulla base dei caratteri morfologici scheletrici rispettivamente a *Macrospondylus bollensis* (Jäger, 1828), per la presenza di caratteri autapomorfici a livello dell'arto anteriore, e a *Teleosauroides* indet. Si aggiorna pertanto la precedente attribuzione tassonomica di Franco (1988) e si descrivono ulteriori caratteri morfologici non precedentemente rilevati. Si opta per l'attribuzione in nomenclatura aperta per il secondo esemplare poiché non sussistono caratteri morfologici sufficienti per arrivare ad un'attribuzione tassonomica più di dettaglio. Il reperto MGP-PD 26620 di *M. bollensis* (Jäger, 1828) risulta quindi valorizzato nell'ottica della sua esposizione nella sala del Mesozoico dell'appena costituito Museo della Natura e dell'Uomo dell'Università degli Studi di Padova, che ha dedicato un lato intero di una delle tre vetrine della sala ai reperti del "Posidonia Shale" di Holzmaden.

## BIBLIOGRAFIA

- Andrews C.W. (1909). XXXVIII – On some new *Steneosaurs* from the Oxford Clay of Peterborough. *Annals and Magazine of Natural History* 3(15): 299–308.
- Andrews C.W. (1913). *A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part II*. London: British Museum (Natural History), p. 206.
- Benton M.J. (2015). 8.8 Crocodylomorpha, in: *Vertebrate palaeontology*, IV<sup>^</sup> edizione. Wiley-Blackwell, Chichester, pp. 247–249.
- Blake J.F. (1876). Reptilia. In: Tate R, Blake JF, eds. *The Yorkshire Lias*. John van Voorst ed., London:, p. 475.
- Buffetaut E. (1982). Radiation évolutive, paléocéologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France* 60: 1–88.
- Chapman W. (1758). An account of the fossile bones of an alligator, found on the seashore, near Whitby in Yorkshire. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 50: 688–691.
- Cuvier G. (1824). *Recherches sur les ossemens fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. Vol. V (Pt. 2). Second Edition. Paris: G. Dufour et E. d'Ocagne, p. 547.
- Dick D.G. (2015). An Ichthyosaur Carcass-fall community from the Posidonia Shale (Toarcian) of Germany. *Palaios* 30(5): 353–361.
- Eudes-Deslongchamps E. (1867). Prodrôme des téléosauriens du Calvados. Notes paléontologiques. Tome 1. Caen: Le Blanc-Hardel, p. 392.
- Hess H., Ausich W.I., Brett C.E., Simms M.J. (1999), eds., *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press.
- Hay O.P. (1930). *Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America*. Carnegie Institution Publications, n. 390, v.2, Carnegie Institution of Washington, DC, pp. 1–1074.
- Hoffmann, R., Stevens, K. (2020). The palaeobiology of belemnites—foundation for the interpretation of rostrum geochemistry. *Biological Reviews* 95(1): 94–123.
- Hua S., Buffetaut E. (1997). Crocodylia. In: Callaway J.M., Nicholls E.L., eds. *Ancient Marine Reptiles*. San Diego: Academic Press, pp. 357–374.
- Eriksson M.E., De La Garza R., Horn E., Lindgren J. (2022). A review of ichthyosaur (Reptilia, Ichthyopterygia) soft tissues with implications for life reconstructions. *Earth-Science Reviews* 226: 103965.
- Foffa D., Young M.T., Brusatte S.L. (2015). Evidence of macrophagous teleosaurid crocodylomorphs in the Corallian Group (Oxfordian, Late Jurassic) of the UK. *PeerJ*. 3(3): e1497.
- Foffa D., Johnson M.M., Young M.T., Steel L., Brusatte S.L. (2019). Revision of the Late Jurassic deep-water teleosauroid crocodylomorph *Teleosaurus megarhinus* Hulke, 1871, and evidence of pelagic adaptations in Teleosauroidea. *PeerJ*. 7(7): e6646.
- Fraas E. (1901). Die Meerkrokodile (Thalattosuchia n.g.) eine neue Sauriergruppe der Juraformation. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 57: 409–418.
- Franco F. (1988). Due esemplari di *Steneosaurus bollensis* (Lias di Holzmaden) conservati nel Museo Paleontologico Universitario di Padova. *Memorie di Scienze Geologiche* 40: 315–331.
- Geoffroy Saint-Hilaire E. (1831). Recherches sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile aux confins maritimes de la Basse-Normandie, attribués d'abord au Crocodile, puis déterminés sous les noms de *Teleosaurus* et *Steneosaurus*. *Mémoires de l'Académie des Sciences* 12: 1138.
- Grigg G., Kirshner D. (2015). 2.2 Extinct Crocodylia and other crocodile-like reptiles; crocs in 'deep time', in: *Biology and Evolution of Crocodylians*, I<sup>^</sup> ed. CSIRO Publishing, Australia, pp. 51–74.
- Großmann F. (2006). *Taxonomy, phylogeny and palaeoecology of the plesiosauroids (Sauropterygia, Reptilia) from the Posidonia Shale (Toarcian, Lower Jurassic) of Holzmaden, south west Germany*. PhD dissertation, University of Tübingen.
- Hauff B. (1921). Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württembergs. *Palaeontographica* 64(1): 1–42.
- Jäger C.F. (1828). Über die fossile Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. J.B. Metzler, Stuttgart.

- Johnson M.M., Young M.T., Steel L., Foffa D., Smith A.S., Hua S., Havlik P., Howlett E.A., Dyke G. (2017). Re-description of '*Steneosaurus*' *obtusidens* Andrews, 1909, an unusual macrophagous teleosauroid crocodylomorph from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society* 1: 1–34.
- Johnson M.M., Young M.T., Brusatte S.L. (2019). Re-description of two contemporaneous mesorostrine teleosauroids (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Bathonian of England, and insights into the early evolution of Machimosaurini. *Zoological Journal of the Linnean Society* 189(2): 449–482.
- Johnson M.M.A. (2019). The taxonomy, systematics and ecomorphological diversity of Teleosauroidea (Crocodylomorpha, Thalattosuchia), and the evaluation of the genus '*Steneosaurus*'. PhD dissertation, School of GeoSciences, University of Edinburgh.
- Johnson M.M., Young M.T., Brusatte S.L. (2020). The phylogenetics of Teleosauroidea (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) and implications for their ecology and evolution. *PeerJ*. 8: e9808.
- Jouve S., Mennecart B., Douteau J., Jalil N-E. 2016. The oldest durophagous teleosauroid (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the lower Bathonian of central High Atlas, Morocco. *Palaeontology* 59(6): 863–876.
- Klug C., Schweigert G., Hoffmann R., Weis R., De Baets K. (2021). Fossilized leftover falls as sources of palaeoecological data: A 'pabulite' comprising a crustacean, a belemnite and a vertebrate from the Early Jurassic Posidonia Shale. *Swiss Journal of Palaeontology* 140(1): 10.
- Laurenti J.N. (1768). *Specimen medicum, exhibens synopin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacorum*. Trattner.
- Maxwell E.E., Cooper S.L.A., Mujal E., Miedema F., Serafini G., Schweigert G. (2022). Evaluating the existence of vertebrate deadfall communities from the Early Jurassic Posidonienschiefer Formation. *Geosciences* 12: 158.
- Mönnig E., Franz M., Schweigert G. (2018). Der Jura in der Stratigraphischen Tabelle von Deutschland (STD 2016). *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften* 169(2): 225–246.
- Mueller-Töwe I.J. (2005). Phylogenetic relationships of the Thalattosuchia. *Zitteliana* A45: 211–213.
- Muscante A.D., Vinnes O., Sinha S., Schiffbauer J.D., Maxwell E.E., Schweigert G., Martindale R.C. (2023). What role does anoxia play in exceptional fossil preservation? Lessons from the taphonomy of the Posidonia Shale (Germany). *Earth-Science Reviews* 104: 323.
- Prikryl, T., Kosták, M., Mazuch, M., Mikuláš, R. (2012). Evidence for fish predation on a coleoid cephalopod from the Lower Jurassic Posidonia Shale of Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 263(1): 25.
- Röhl H.J., Schmid-Röhl A., Oschmann W., Frimmel A., Schwark L. (2001). The Posidonia Shale (Lower Toarcian) of SW-Germany: An oxygen-depleted ecosystem controlled by sea level and palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165(1-2): 27–52.
- Röhl H.J., Schmid-Röhl A. (2005). Lower Toarcian (Upper Liassic) black shales of the Central European epicontinental basin: A sequence stratigraphic case study from the SW German Posidonia Shale. *SEPM Special Publication* 82: 165–189.
- Sachs S., Johnson M.M., Young M.T., Abel P. (2019). The mystery of *Mystriosaurus*: Redescribing the poorly known Early Jurassic teleosauroid thalattosuchians *Mystriosaurus laurillardii* and *Steneosaurus brevior*. *Acta Palaeontologica Polonica* 64 (3): 565–579.
- Schmid-Röhl A., Röhl H.J., Oschmann W., Frimmel A., Schwark L. (2002). Palaeoenvironmental reconstruction of Lower Toarcian epicontinental black shales (Posidonia Shale, SW Germany): global versus regional control. *Geobios* 35(1): 13–20.
- Schmid-Röhl A., Röhl H.J. (2003). Overgrowth on ammonite conchs: environmental implications for the Lower Toarcian Posidonia Shale. *Palaeontology* 46(2): 339–352.
- Selden P.A., Nudds J.R. (2012). Chapter 11: The Holzmaden Shale, in: *Evolution of Fossil Ecosystems*, II<sup>^</sup> ed. Manson Publishing Ltd, London, pp. 133–144.
- Serafini G., Gordon C.M., Foffa D., Cobianchi M., Giusberti L. (2022). Tough to digest: first record of Teleosauroidea (Thalattosuchia) in a regurgitalite from the Upper Jurassic of northeastern Italy. *Papers in Palaeontology* 8(6): e1474.
- Steel R. (1973). *Handbuch der Paläoherpetologie, Encyclopedia of Paleoherpetology. T. 16 Crocodylia*. Stuttgart, Portland.
- Thies D., Hauff R.B. (2013): A Speiballen from the Lower Jurassic Posidonia Shale of South Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 267: 117–124.

- van Kaam-Peters H.M.E. (1997). *The depositional environment of Jurassic organic-rich sedimentary rocks in NW Europe: A biomarker approach*. Vol. 153, Utrecht University, pp. 1–248
- Von Meyer H. (1831). Neue fossile Reptilien, aus der Ordnung der Saurier. *Nova Acta Academiae Leopoldino-Carolinae, Curios* 15:171–200.
- Vörös A. (2002). Victims of the Early Toarcian anoxic event: The radiation and extinction of Jurassic Koninckinidae (Brachiopoda). *Lethaia* 35(4): 345–357.
- Vignaud P. (1995). Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque: systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Unpublished PhD thesis. Université de Poitiers, France.
- Vignaud P. (1998). Une nouvelle espèce de *Steneosaurus* (Thalattosuchia, Teleosauridae) dans le Callovien du Poitou(France) et la systématique des *Steneosaurus* longirostre du Jurassique moyen d'Europe occidentale. *Palaeovertebrata* 27: 19–44.
- Westphal F. (1961). Zur Systematik der deutschen und englischen Lias-Krokodilier. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 113: 207–218.
- Westphal F. (1962). Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. *Palaeontographica A* 116: 23–118.
- Wilberg E.W., Beyl A.R., Pierce S.E., Turner A.H. (2022). Cranial and endocranial anatomy of a three-dimensionally preserved teleosauroid thalattosuchian skull. *The Anatomical Record* 305(10): 2620–2653.
- Young M.T., Brusatte S.L., Ruta M., Andrade M.B. (2010). The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): An integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 158(4): 801–859.
- Young M.T., Steel L. (2014). Evidence for the teleosaurid crocodylomorph genus *Machimosaurus* in the Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England. *Historical Biology* 26(4): 472–479.

## **Ringraziamenti**

Innanzitutto vorrei esprimere la mia gratitudine alla Professoressa Francesca Cima e il Dr. Jacopo Amalfitano per l'aiuto e il sostegno fornitomi durante la stesura del presente elaborato.

Desidero ringraziare con affetto la mia famiglia e in particolar modo mia madre per essermi stati vicini in ogni momento durante gli anni di studio.

Ringrazio i miei amici per il grande sostegno fornitomi durante il mio percorso di studi.

Infine, un ringraziamento speciale a Matteo, per avermi supportato e sopportato nel corso di tutti questi anni.

Carlotta Buratti