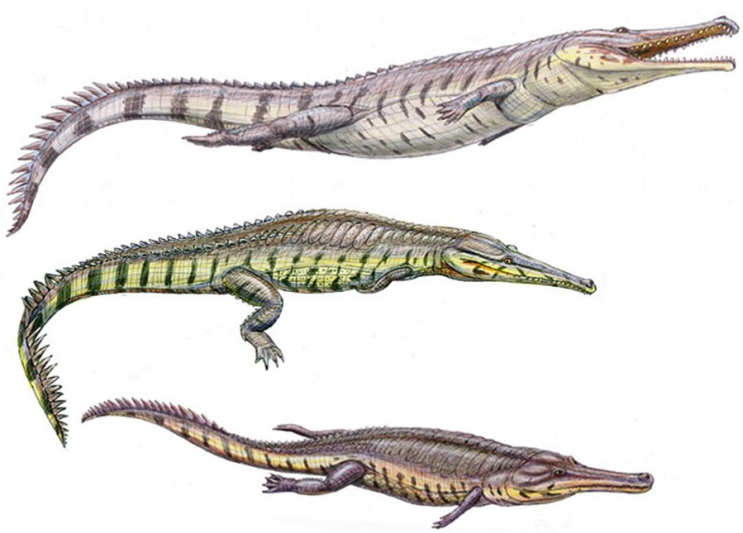
Krokodilartige Ökotypen offenbaren extreme Konvergenzen im Laufe der Erdgeschichte

Benjamin Scholl

Stand 28.10.2026



Studiengemeinschaft Wort und Wissen

https://www.wort-und-wissen.org/artikel/krokodil-konvergenzen

Titelbild Trotz ihres Aussehens handelt es sich bei diesen drei Reptilien nicht um Krokodile, sondern um unabhängig von den Krokodilen entstandene Meeresreptilien namens Thalattosuchier. Diese sind nur eine von vielen Gruppen eigenständiger „krokodilartigen Ökotypen“. (Dmitry Bogdanov in M.T. Young et alii - http://rsos.royalsocietypublishing.org/content/1/2/140222, CC BY 4.0; Wikimedia)

Krokodile sind gefährliche Räuber, die in seichten Gewässern lauern. Doch selbst bevor sich die heutigen Krokodile ausbreiteten, gab es schon eine Vielzahl von anderen Reptilien und sonstigen Wirbeltieren, die solche Biotope als Lauerjäger beherrschten und dabei teilweise erstaunlich ähnliche Körperanpassungen besaßen. Ein Gang durch die Erdgeschichte zeigt, dass es seit dem mittleren Erdaltertum immer wieder verschiedene krokodilartige Ökotypen gab. Welche das waren und was das für die Evolutionslehre bedeutet, wird in diesem Artikel beleuchtet.

Kompakt

Heutige Krokodile haben als große Lauerjäger in Flachwasserbereichen eine wichtige Bedeutung als Topprädatoren. Während es heute nur noch 3 Familien mit insgesamt 27 Arten von Krokodilen gibt, war die Vielfalt an ausgestorbenen Vertretern der näheren und weiteren Krokodilverwandtschaft deutlich größer. Viele Merkmale, die mit einem krokodilartigen Lebensstil bzw. Ökotyp zusammenhängen, treten dabei völlig unsystematisch im mutmaßlichen Stammbaum der Lebewesen auf – dies betrifft Körperbau und Verhaltensweisen. Doch auch die weiter entfernte Verwandtschaft der Archosaurier (inklusive Dinosaurier) weist einige Vertreter mit interessanten, unabhängig auftretenden Krokodilmerkmalen (*Konvergenzen*) auf. Diese betreffen viele anatomische Details und treten sogar bei Wirbeltieren auf, die nicht einmal zur großen Gruppe der Archosaurier zählen. Diese unerwarteten Merkmalsähnlichkeiten widersprechen häufig evolutionären Verwandtschaftshypothesen und stellen für Evolutionsbiologen eine große Herausforderung dar, da sie systematisch über die komplette Erdgeschichte seit dem oberen Erdaltertum auftreten. Aus Schöpfungsperspektive hingegen liegt hier ein Beispiel für ökologische Redundanz vor: Verschiedene Grundtypen wurden von Anfang an gezielt so erschaffen, dass sie den „Krokodil-Ökotyp“ unter bestimmten Umweltbedingungen im Verlauf der Erdgeschichte ausfüllen und sich so ausbreiten konnten, dass sie eine ausreichende Chance hatten, als Fossilien erhalten zu bleiben.

1. Einleitung

Die heutigen Krokodile (Ordnung: Crocodylia) sind die größten heute noch lebenden Reptilien und werden in der Regel 1,5 bis 5,5 Meter lang, wobei auch Fälle von 7 oder gar 9 Metern dokumentiert sind. Neben ihrem großen Maul mit zahlreichen spitzen Zähnen sind sie vor allem durch ihren länglichen, flachen, kräftigen und gepanzerten Körper gekennzeichnet. Ihr Körper ist nämlich von einem Hautpanzer bedeckt, der mit rechteckigen kräftigen Hornschilden gepanzert ist, die zum Teil mit Knochenplatten (Osteodermen) unterlegt sind. Allerdings sind die Bauchschilde kleiner, dünner und haben in der Regel keine knöcherne Unterlage. Krokodile sind *semiaquatisch*, d. h. sie leben in der Regel im Uferbereich – im Wasser und an Land, wobei auch wenige Arten sogar im Meer vorkommen (wie das Leistenkrokodil, das Salzdrüsen besitzt, um Salz aus dem Meerwasser auszuscheiden). Meistens halten sich diese Tiere auf Beute lauernd im Flachwasserbereich auf, kommen aber zum Sonnen und zur Eiablage an Land. Dabei ernähren sich Krokodile von allen Beutetieren, deren sie habhaft werden können – dies sind v. a. Fische, Wasservögel sowie Säugetiere; und hin und wieder auch Menschen[1]. Bei der Jagd schnellt das Krokodil aus dem Wasser hervor, beißt zu, zieht die Beute unter Wasser und rotiert dann um die eigene Achse, um schluckgerechte Happen abzureißen. Für diese Lebensweise passende Merkmale bei Krokodilen sind: Sie haben einen massigen, meist abgeflachten Schädel mit langer Schnauze und vielen Zähnen. Weiterhin haben sie einen langen, kräftigen Ruderschwanz, der seitlich abgeflacht ist, um sich damit beim Schwimmen anzutreiben. Die Extremitäten sind kurz, z. T. mit Krallen und Spannhäuten ausgestattet und können beim Schwimmen zur Bauchseite hin angelegt werden. Als einzige Reptilien besitzen Krokodile einen äußeren Gehörgang, der durch Hautfalten beim Tauchen geschlossen werden kann. An Land können Krokodile auch relativ schnell laufen, wenn sie sich aufrichten und die Beine, die sonst seitlich abgespreizt sind, dann fast unter dem Körper angeordnet sind. Sie haben ein „gut entwickeltes“

Gehirn und Herz, sowie einen zweiteiligen muskulösen Magen, der die Nahrung mittels Gastrolithen (geschluckte Steine) zerkleinert.[2]

Heutige Krokodile bestehen aus 3 Familien, 9 Gattungen und 27 Arten (vgl. *Reptil Database* 27.10.2025). Diese 3 Familien sind: Gaviale (Gavialidae), Alligatoren (Alligatoridae) und Echte Krokodile (Crocodylidae). Allerdings ist die Systematik im Detail umstritten und unterscheidet sich je nach Untersuchungsmethode. So galt beispielsweise der Sunda-Gavial (*Tomistoma schlegelii*) traditionell als zu den Echten Krokodilen (Crocodylidae) zugehörig, wurde aber aufgrund molekulargenetischer Ähnlichkeiten dann doch zu den Gavialen (Gavialidae) gestellt, sodass dieser Familie zwei heutige Arten zugeordnet werden: *Gavialis gangeticus* (Gangesgavial) und *Tomistoma schlegelii* (Li et al. 2007, 119f).



Abb. 1 Verschiedene Krokodile aus den drei heutigen Krokodilfamilien: **A** Das Salzwasserkrokodil *(Crocodylus porosus)* gehört zu den Echten Krokodilen, **B** der Gangesgavial *(Gavialis gangeticus)* zu den Gavialen und **C** der Amerikanische Alligator *(Alligator mississippiensis)* zu den Alligatoren. (LittleJerry - derivatived, CC BY-SA 4.0: A: Molly Ebersold, Public Domain; B: Charles J. Sharp, Sharp Photography, sharpphotography.co.uk, CC BY-SA 4.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=65657800; C: Postdlf, CC BY-SA 3.0).

Die ökologische Rolle der Krokodile. Die heutigen Krokodile erfüllen in ihren Ökosystemen wichtige Aufgaben; sie gelten allgemein als Schlüsselarten, deren Anwesenheit einen großen Einfluss auf die Struktur und Funktion ihrer Umgebung aufweist und deren Entfernung oft gravierende Folgen nach sich ziehen kann (IERE 2025). Solche ökologischen Aufgaben von Krokodilen sind im Folgenden zusammengetragen (vgl. IERE 2025):

- Als Prädatoren an der Spitze der Nahrungsnetze üben Krokodile „eine Top-down-Kontrolle über ihre Beutetierpopulationen aus“ (IERE 2025). Sie verhindern Überpopulationen ihrer Beutetiere (z. B. großer Grasfresser) und damit einhergehende Überweidung der Pflanzenwelt, die ihrerseits Ökosysteme destabilisieren können. Beispielsweise verhindert die Kontrolle der Populationen wilder Schweine die Zerstörung von Vegetation und die damit einhergehende Erosion von Uferbereichen. Die Beutetierkontrolle erfolgt bei Krokodilen sowohl bei terrestrischen als auch bei aquatischen Arten, da sie sowohl im Wasser als auch am Uferbereich jagen.
- Die Jagdaktivitäten der Krokodile ermöglichen es auch kleineren Raubtieren und Aasfressern zu überleben, wenn diese an den Überresten der Jagdbeute teilhaben.
- Krokodile sind nicht nur aktive Räuber, sondern auch Aasfresser, die somit die Ausbreitung von Krankheiten verhindern und Nährstoffe in Form ihres Kots wieder an die Ökosysteme zurückführen, was wiederum das Pflanzenwachstum im Wasser und in Uferbereichen fördert. Dieser Beitrag ist besonders in nährstoffarmen Umgebungen von Bedeutung. Campbell et al. (2025) konnten aufzeigen, dass die Leistenkrokodile im Norden Australiens in den letzten 50 Jahren eine große Menge an Stickstoff und Phosphor freigesetzt haben. Dies dürfte insbesondere in Regionen mit großer Anzahl an Krokodilen und nährstoffarmen Ökosystemen eine große Rolle spielen.
- Durch das Fressen von Aas im und am Wasser tragen Krokodile indirekt zur Wasserqualität bei, weil sie die Menge an verrottendem Material und lebensfeindlichen Folgeprodukten und damit auch die Menge an Krankheitserregern reduzieren. Dies ist umso wichtiger, je wärmer eine Region ist, da tropische Temperaturen die Verwesung und die Verbreitung von Krankheitserregern beschleunigen.
- Bei ihren Nistaktivitäten bauen Krokodile Erdhügel, die für andere Reptilien als Nistplätze dienen können.
- Krokodile legen durch ihre Bewegungen „Schlammbecken“ in schlammigen Regionen an, die während der Trockenzeit für andere Tiere als Wasserstellen dienen.
- Die größeren Krokodilarten wie Leisten- und Nilkrokodil haben aufgrund ihrer Körpergröße und ihres großen Beutespektrums besonders starke Auswirkungen auf ihre Ökosysteme. Auch wenn der ökologische Einfluss einer

Krokodilart immer vom konkreten Ökosystem abhängt, kann ein „signifikanter Rückgang der Krokodilpopulationen zu einer Kaskade negativer Auswirkungen auf das gesamte Ökosystem führen. Überbevölkerung von Beutetierarten, Lebensraumzerstörung, erhöhte Krankheitsübertragung und Rückgang der Artenvielfalt sind mögliche Folgen."

Krokodile und krokodilartige Formen im Fossilbericht. Trotz der überschaubaren Anzahl von heutigen Krokodilarten ist durch Fossilfunde bekannt, dass es früher eine viel größere Vielfalt an Krokodilen im engeren und weiteren Sinne gab, die mittlerweile ausgestorben sind. Besonders frappierend ist, dass ganz verschiedene Raubtiere mit ähnlichem Körperbau und ähnlicher Lebensweise wie heutige Krokodile aus evolutionärer Sicht vielfach unabhängig voneinander entstanden sein sollen. Solche unabhängig (konvergent) entstandenen Ähnlichkeiten werden auch als *Konvergenzen* bezeichnet, wenn Evolutionsbiologen vermuten, dass sie sich aufgrund ähnlicher Lebensumstände und Selektionsdrücke entwickelt haben sollen.

Alle großen Fleischfresser mit flachem, breitem Körper und großer Schnauze, die vermutlich im Flachwasserbereich auf Beute lauerten, um dann blitzschnell zuzuschnappen werden im Folgenden als „Krokodil-Ökotyp" bezeichnet. Es zeigt sich, dass es bereits seit dem mittleren Erdaltertum (Devon) immer wieder ganz verschiedene Lebewesen gegeben hat, die dem Krokodil-Ökotyp in der ein oder anderen Weise entsprachen. Daher kann man vermuten, dass sie wahrscheinlich in ihren Ökosystemen ähnliche Aufgaben erfüllten wie heutige Krokodile.

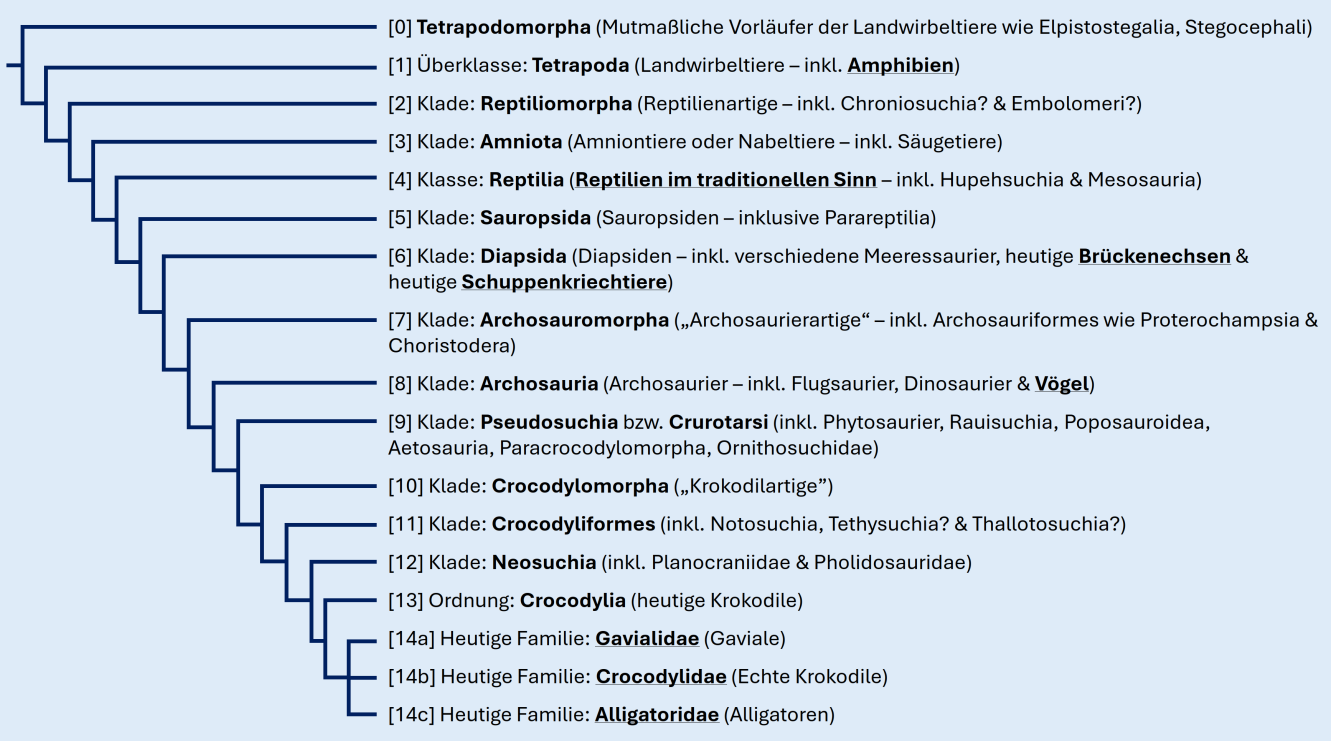
Der Begriff „Krokodil-Ökotyp" meint alle großen Fleischfresser mit flachem, breitem Körper und großer Schnauze, die vermutlich im Flachwasserbereich auf Beute lauerten.

2. Konvergenzen und Systematik

Im komplexen Dschungel der Verwandtschaftsverhältnisse der Krokodile bzw. krokodilähnlichen Gruppen aus der Erdvergangenheit kann man leicht den Überblick verlieren, daher ist in Schema 1 eine Systematik der Verwandtschaftsgruppen der Krokodile dargestellt. Je weiter oben eine *Klade* (= eine mutmaßliche Abstammungsgemeinschaft) ist, desto entfernter ist die Ähnlichkeit mit der Ordnung der heutigen Krokodile (Crocodylia). Im folgenden Fließtext wird die Nummer der jeweiligen Klade der Übersichtlichkeit halber in eckigen Klammern angegeben.

Der krokodilartige „Ökotyp" des semiaquatischen Lauerjägers mit abgeflachtem Körper und länglichem Schädel kommt nicht nur bei heutigen Krokodilen (Crocodylia [13]) oder verschiedenen ausgestorbenen Gruppen der erweiterten Krokodilverwandtschaft (Crocodylomorpha [10]) vor, sondern auch bei anderen Archosauriern [8] – und selbst darüber hinaus. Außerdem gibt es auch zahlreiche Einzelmerkmale, die im mutmaßlichen Stammbaum der Archosaurier unsystematisch verteilt sind. Dazu werden im Folgenden erst innerhalb der Archosaurier [8] (Abschnitt 3.) und dann auch darüber hinaus (Abschnitt 4.) Beispiele von Konvergenzen zusammengetragen, die zeigen, wie häufig das Phänomen „Krokodil-Ökotyp" in der Erdgeschichte war.

Schema 1 Eine mögliche Systematik der Krokodile mit hier auftauchenden **Kladen**, die gewisse Ähnlichkeiten zu Krokodilen aufweisen. Strenggenommen sind die Begriffe der abzweigenden Kladen Überbegriffe für alle nachgeordneten Kladen, allerdings werden in diesem Artikel der Einfachheit halber nur solche Gruppen als Tetrapodomorpha bezeichnet, die nicht in eine der anderen Kategorien fallen, wie z. B. Amniota.
Fett-unterstrichene Untergruppen gibt es heute noch. Bezüglich der heutigen Krokodilfamilien wird hier keine Entscheidung getroffen, ob man eher der morphologischen oder genetischen Verwandtschaftsverhältnisse folgen sollte.



3. Konvergenzen innerhalb der Archosauria

RAWSON et al. (2024, 1) weisen darauf hin, dass unter Archosauriern [8] spannende Konvergenzen bestehen, die es zu erforschen lohnt: „Die morphologische und ökologische Vielfalt ausgestorbener krokodilartiger Archosauria ist weitaus größer als die von lebenden Krokodilen [13], wobei es wiederholt zu Konvergenzen hin zu unterschiedlichen ökologischen [Verhaltensweisen] kam, darunter gepanzerte Pflanzenfresser, terrestrische Großprädatoren und vollständig marine Formen. Krokodilartige Archosauria stellen daher eine faszinierende Fallstudie für morphologische und funktionelle Divergenz und Konvergenz innerhalb einer Klade über eine Vielzahl ökologischer Szenarien hinweg dar." Einen ersten Überblick bezüglich der Verteilung von Ernährungsformen und Lebensräumen im vermuteten Stammbaum der Archosaurier liefert Abb. 2.

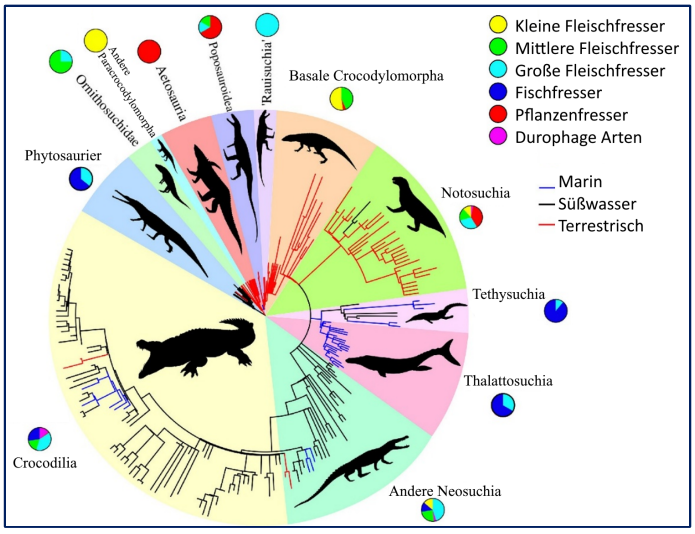


Abb. 2 Die unsystematische Verteilung von Ernährungsweise und Lebensraum innerhalb des evolutionären Stammbaums der Archosauriergruppe Pseudosuchia [9] von RAWSON et al. (2024, Fig. 2). (Nach RAWSON et al., © 2024, CC BY 4.0, https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/.

3.1 Lebensraum & Lebensweise

Die Archosaurier [8] besitzen insgesamt sehr unsystematisch verteilte Merkmale in Bezug auf Lebensraum und Lebensweise (RAWSON et al. 2024, Fig. 2; vgl. WILBERG et al. 2019, Fig. 1-5).

Es gibt eine unabhängige terrestrische (landlebende) Gruppe in den ansonsten ans Süßwasser angepassten Phytosauria [9], und dann taucht das terrestrische Verhalten wieder innerhalb der Ornithosuchidae [9] (Abb. 3A) bis hin zu den Notosuchia[3] [11] (Abb. 3B) auf – letztere enthalten aber wieder eine unabhängig Süßwasser-angepasste Art (s. Abb. 2). Die Tethysuchia [11] (Abb. 3C) und die Thalattosuchia [11] (Abb. 12) sind wiederum marin – mit Ausnahme zweier unabhängiger Süßwasser-angepasster Gruppen bei den Tethysuchia. Innerhalb der im Wesentlichen ans Süßwasser angepassten Neosuchia [12] gibt es aber jeweils zwei terrestrische bzw. marine Gruppen – davon eine marine Gruppe innerhalb der Crocodylia [13] wiederum beinhaltet aber auch drei unabhängige Gruppen, die an das Süßwasser angepasst sind. Auch WILBERG et al. (2019, 1+4) sprechen von mindestens drei unabhängigen Entstehungsereignissen der Salzwassertoleranz sowie von drei unabhängigen Lebensraumveränderungen von terrestrisch zu aquatisch: Thalattosuchia [11] im Unterjura, Neosuchia [12] ab Mitteljura inklusive *Stolokrosuchus* und *Mahajangasuchus* in den sonst terrestrischen Notosuchia[4] [11] in der Kreide. Die Autoren konstatieren insgesamt „viele andere Habitatänderungen“ bei den Crocodylomorpha [10]. Konkret schlussfolgern WILBERG et al. (2019, 4): „Mindestens neun Wechsel zwischen Süßwasser- und Meereslebensräumen treten bei Crocodylomorpha [10] auf (fünf von Süßwasser zu Meer; vier von Meer zu Süßwasser)“.

„Mindestens neun Wechsel zwischen Süßwasser- und Meereslebensräumen treten bei Crocodylomorpha auf“.

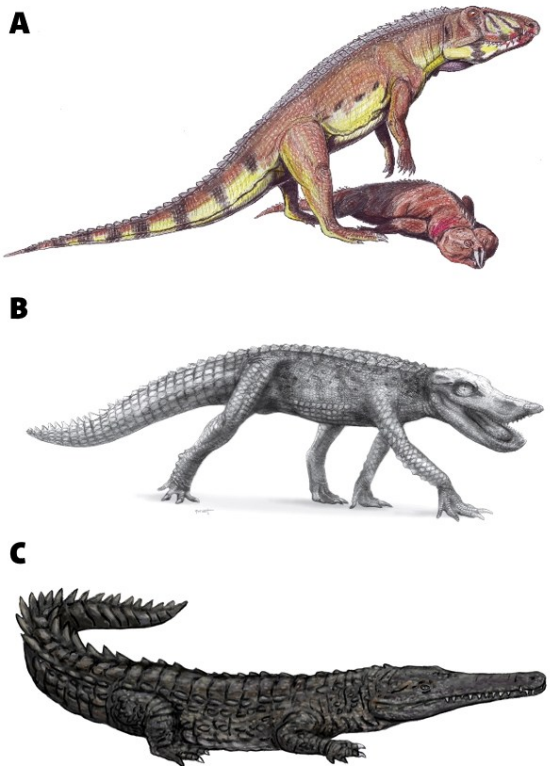


Abb. 3 Rekonstruktion einiger im Text genannter Gruppen von Archosauriern (nicht im Größenmaßstab – wie auch sonst nicht in diesem Artikel): **A** Der Ornithosuchide *Ornithosuchus* frisst den Rhynchosaurier *Hyperodapedon*.[5] **B** Der Notosuchier *Anatosuchus minor* aus der Familie Uruguaysuchidae. **C** Der Tethysuchier *Oceanosuchus* aus der Familie Pholidosauridae. (A: Dmitry Bogdanov - dmitrchel@mail.ru, CC BY-SA 3.0; B: Todd Marshall - Fig. 45 of Sereno PC, Larsson HCE (2009) Cretaceous Crocodyliforms from the Sahara. ZooKeys 28: 1–143.doi:10.3897/zookeys.28.325, CC BY 3.0; C: FunkMonk (Michael B. H.), CC BY-SA 3.0; je Wikimedia)

RAWSON et al. (2024, 2) meinen, dass aquatische Formen der Crurotarsi [11] insgesamt ein „hohes Level an Konvergenz“ zeigen, was vermeintlich mit hydrodynamischen Entwicklungszwängen („constraints“) zusammenhängen solle, während die terrestrischen Linien „frei waren, um ihre morphologische Diversität auszudehnen“.

Zusammengefasst: Von gemeinsamen Lebensräumen der Archosauria lässt sich nur begrenzt auf gemeinsame Verwandtschaft schließen, dafür sind die bevorzugten Lebensräume innerhalb dieser Gruppe jeweils viel zu unsystematisch verteilt.

3.2 Ernährung

Innerhalb der Crurotarsi [11] sind einige Gruppen von einem „hohen“ Maß an Konvergenz bezüglich der Ernährung betroffen (RAWSON et al. 2024, 10).

- Fischfressende *(piscivore)* Gruppen gibt es innerhalb der Phytosauria [9], der Tethysuchia [11] und der Neosuchia [12] – dieses Verhalten muss mindestens in drei Großgruppen entstanden sein (oder zweimal verloren gegangen) (vgl. RAWSON et al. 2024, Fig. 2).
- Pflanzenfressende (*herbivore*) Arten gibt es innerhalb verschiedener Gruppen der Pseudosuchia [9] (wie den Ornithosuchidae (Abb. 3A), den Poposauroidea (Abb. 14) und anderen basalen Crocodylomorpha) sowie bei den Notosuchia [11] (Abb. 3C) (ebd.); bei Letzteren muss dieses Verhalten mindestens in zwei Großgruppen entstanden sein (oder einmal verloren gegangen sein) (ebd.).
- *Durophage* Arten, d. h. solche Arten, die sich von Organismen mit harter Außenschale bzw. Außenpanzer ernähren, gibt es nur innerhalb der Neosuchia [12].
- Besonders große Fleischfresser finden sich innerhalb der Gruppen der Pseudosuchia [12] (Phytosauria, Ornithosuchidae, Poposauroidea und „Rauisuchia“ (Abb. 4)) sowie innerhalb der Crocodyliformes [11] (Notosuchia, Tethysuchia, Thalattosuchia) und der Neosuchia [12] – diese Lebensform muss mindestens in drei Großgruppen entstanden (oder zweimal verloren gegangen sein). Auch mittlere und kleine Fleischfresser sind unsystematisch verteilt (ebd.).

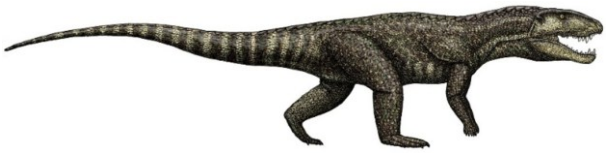


Abb. 4 Der Rauisuchier *Postosuchus kirkpatricki* in Rekonstruktion. (Petrified Forest, Gemeinfrei)

Fischfresser müssten evolutionär in 3 Großgruppen der Crurotarsi unabhängig voneinander entstanden sein, Pflanzenfresser in 2 Großgruppen und Großräuber in 3 Großgruppen.

Auch FELICE et al. (2021,1+Fig. 2) sprechen von „vielfachen unabhängig evolvierten“ pflanzen- bzw. allesfressenden Formen von mesozoischen (erdmittelalterlichen) Formen innerhalb der Neosuchia [12]. Und SELLÉS et al. (2020, 6) bestätigen, dass die konvergente Evolution unter Crocodyliformes [11] weithin bekannt ist und dass viele Belege zeigen, dass ökomorphologische Anpassungen wie die gleiche Ernährungsnische relevanter sein können als phylogenetische (stammesgeschichtliche) Signale.

Weiterhin wurde vorgeschlagen, dass *Pelagosaurus* (Abb. 5 oben) aus dem Unterjura, der zu den Teleosauridae innerhalb der Thalattosuchia [11] gehört, in ökologischen Bedingungen und Fressverhalten als langschnäuziger Fischfresser konvergent mit dem heutigen Gangesgavial sei. Dies konnte aufgrund biomechanischer Muskelrekonstruktionen von BALLELL et al. (2019, 868) bestätigt werden, sodass beide ähnliche Nischen bewohnten – die Nahrung von *Pelagosaurus* sei aber wohl weicher gewesen.

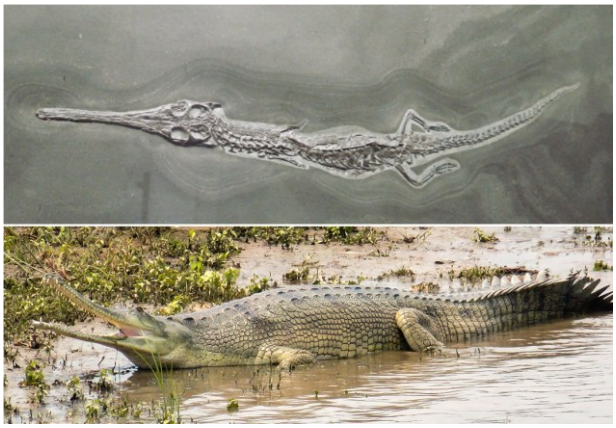


Abb. 5 Der Teleosauridae *Pelagosaurus* als Fossil (oben) und heutiger Gangesgavial (unten); man beachte die konvergente Schnauzenform. (Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0; nach Anuppanthi, CC BY-SA 4.0)

Auch die von den Fossilfunden abgeleitete Ernährungsform der Archosaurier ist viel zu unsystematisch verteilt, um daraus sicher Verwandtschaften abzuleiten.

3.3 Schädel

WILBERG et al. (2019, 6) schreiben in Bezug auf die Schädel innerhalb der Crocodylomorpha [10]: „Crocodylomorpha sind dafür bekannt, dass sie eine umfangreiche konvergente Evolution aufweisen, insbesondere in Bezug auf den Schädel. Es ist nicht überraschend, dass ein Großteil dieser Konvergenz mit ökologischen Veränderungen

einhergeht, wenn sich relativ weitläufig verwandte Abstammungslinien an dieselben Lebensräume anpassen.“ Solche Anpassungen mussten dann auch bei Lebensraumwechseln neu erworben werden, wobei „jede Gruppe Merkmale unabhängig voneinander weiterentwickelte oder reduzierte“ (ebd.). Auch hier gilt wieder: Der Erfolg gewisser Anpassungen im Schädelbereich an das Leben als Lauerjäger im Flachwasser erklärt nicht ihren Ursprung, sondern ihre Erhaltung.

Crocodylomorpha sind dafür bekannt, dass sie eine umfangreiche konvergente Evolution aufweisen, insbesondere in Bezug auf den Schädel.

Diese konvergenten Merkmale betreffen konkret folgende Situationen:

- „Als sich die ursprünglich semi-aquatischen Krokodile (z. B. Planocraniidae, eine Gruppe von Neosuchia [12]) wieder in den terrestrischen Bereich verlagerten, entwickelten sie Schädelanpassungen, die an die großen, räuberischen Notosuchia [11] (z. B. Baurusuchidae, Sebecidae) erinnern, wie z. B. dorsoventral [von hinten nach vorne] hohe Schnauzen, mediolateral [mittig-seitlich] komprimierte, gezackte Gebisse und vergrößerte Eckzähne“ (WILBERG et al. 2019, 7). Zu den angeführten fossilen Formen siehe Abb. 6.

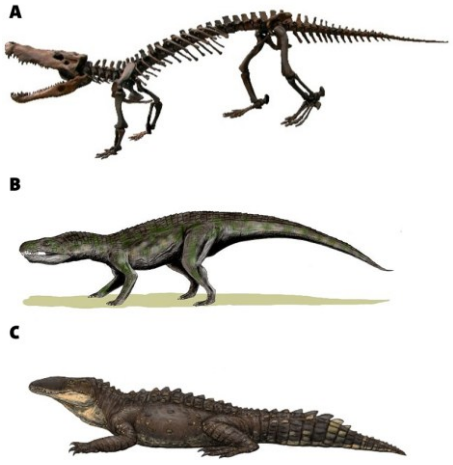


Abb. 6 **A** Das Fossil des Neusuchiers *Boverisuchus magnifrons* aus der Familie Planocraniidae. Die rekonstruierten beiden Notosuchier **B** *Baurusuchus salgadoensis* aus der Familie Baurusuchidae und **C** *Sebecus* aus der Familie Sebecidae. (DagdaMor, CC BY-SA 4.0, Nobu Tamura (http://spinops.blogspot.com), CC BY 2.5; FunkMonk (Michael B. H.), CC BY-SA 3.0; je Wikimedia)

- „Die fünf Krokodilgruppen, die unabhängig voneinander in den marinen Bereich übergingen (Thalattosuchia [11], Dyrosauridae als Tethysuchia-Gruppe [11], Pholidosauridae [Abb. 3C] als Neosuchia-Gruppe [12], Gavialoidea [vgl. 14a] und Tomistominae [14a]), weisen ähnliche morphologische Anpassungen auf, die hauptsächlich mit der Form der Schnauze zusammenhängen (d. h. eine längliche, schlanke Schnauze)“ (WILBERG et al. 2019, 6f). Somit könnten konvergente morphologische Anpassungen – wie zum Beispiel an marine Lebensräume – „phylogenetische Signale verschleiern“ (WILBERG et al. 2019, 7).[6] Dies betrifft insbesondere die „phylogenetischen Kontroversen“ bezüglich der Beziehungen vom Echtem Gavial zum Sunda-Gavial [je 14a] und die von Thalattosuchia zu Tethysuchia [je 11] (ebd., 7).
- LAUTENSCHLAGER & BUTLER (2016, 2) schreiben ebenfalls, dass die Konvergenz der langschnäuzigen Schädelform „viele Male in der Evolution der Pseudosuchia-Archosaurier[gruppe]“ aufgetreten ist und wahrscheinlich Anpassungen an spezielle Lebensräume und Ernährungsgewohnheiten darstellte.
- Auch FELICE et al. (2021, 6) bestätigen, dass der Morphotyp der verlängerten Schnauze bei den Neosuchia „viele unabhängige Ursprünge“ aufweist – und zwar in mindestens drei Linien in Bezug auf die folgenden Gattungen: *Gavialis* [14a], *Tomistoma* [14a], *Mecistops* [14b], dem Neosuchier [12] *Pholidosaurus* (Abb. 7B), sowie den beiden Thalattosuchia [11] *Pelagosaurus* (Abb. 5 oben) und *Cricosaurus*. Diese Autoren kommen zu dem Schluss, dass auch die heutigen Krokodile [13] in Bezug auf die Schädelform ziemlich schnell evolvieren bzw. fluktuieren, obwohl ihr „Morphoraum“ im Vergleich zu ausgestorbenen Neosuchia [12] ziemlich begrenzt ist (S. 1+7).[7]
- GROH et al. (2020, 476) berichten ebenfalls von diesen Konvergenzen und warnen davor, dass „oberflächliche Ähnlichkeiten […] inkongruent mit dem stratigraphischen Fossilbericht sind“. MATSUMOTO et al. (2021, 894) ergänzen, dass zwischen dem Choristodera [7] namens *Champsosaurus* (Abb. 21) und dem Gavial [14a] Ähnlichkeiten in der Schnauzenmorphologie bestehen, die als Konvergenzen spezialisiertes Fressverhalten widerspiegeln könnten, obwohl es ansonsten zahlreiche Unterschiede zwischen den beiden Gattungen gibt – daher sollte man weiterhin anhand von Choristodera [7] und Krokodilen „morphologisch konvergente Evolution“ untersuchen.

Der Morphotyp der verlängerten Schnauze bei den Neosuchia weist „viele unabhängige Ursprünge“ auf.

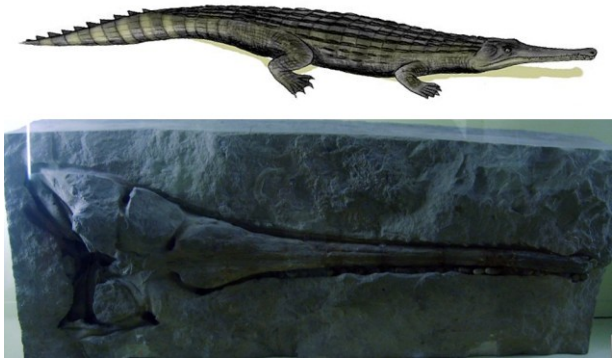


Abb. 7 **A** Der Tethysuchier *Dyrosaurus* aus der Familie Dyrosauridae (hier in Rekonstruktion) hat eine lange, dünne Schnauze ähnlich wie andere Gruppen – z. B. Gaviale. **B** Auch der Tethysuchier *Pholidosaurus meyeri* aus der Familie Pholidosauridae (hier der fossile Schädel) war langschnäuzig. (Nach Nobu Tamura (http://spinops.blogspot.com), CC BY 3.0; FunkMonk, CC BY-SA 3.0; je Wikimedia)

- GROH et al. (2020, 493) führen weiterhin aus, dass auch innerhalb der ansonsten kurzschnäuzigen Unterfamilie der Echten Krokodile namens Crocodylinae [14b] drei unabhängige Taxa eine lange Schnauze entwickelt haben, nämlich *Euthecodon arambourgi* (ein Crocodylide, dessen Unterfamilien-Zugehörigkeit kontrovers ist), *Mecistops cataphractus* und *Crocodylus johnstoni*. Auch BROCHU (2001, 577f) nennt diese letztgenannten Arten und ergänzt noch *Crocodylus intermedius* aus Südamerika, sodass diese lange Schnauzenform in den Crocodylinae mindestens drei bis vier Mal unabhängig seit dem Eozän entstanden sein muss.
- Noch drastischer wird dieses Problem der Konvergenz von langschnäuzigen Formen bei RAWSON et al. (2024, 2) entfaltet: Die langgestreckten Kiefer für kleine Beute seien „mindestens in elf Linien konvergent evolviert in Süß- und Salzwasser-angepassten Arten“. Alle diese Arten zeigen Anpassungen an aquatische bzw. semiaquatische Lebensräume und Fischfresserei (ebd., 8). Auch andere „ungewöhnliche Formen seien mehrfach evolviert“ wie z. B. das „Duck face“ (Entengesicht) bei den Stomatosuchidae (Neosuchia [12] aus der Kreide; Abb. 8 links) und *Mourasuchus* (ein Alligatoroide [vgl. 13c] aus dem Miozän; Abb. 8 rechts) mit einer langen breiten Schnauze (ebd., 2).

Die langgestreckten Kiefer für kleine Beute seien „mindestens in elf Linien konvergent evolviert in Süß- und Salzwasser-angepassten Arten“.



Abb. 8 Sowohl *Stomatosuchus inermis* (links; Rekonstruktion) aus der Familie Stomatosuchidae aus der Gruppe der Neosuchier als auch *Mourasuchus pattersoni* (rechts; Fossil), ein Kaiman aus der Familie der Alligatoren, besaßen lange breite Schnauzen („Duck face“). (Dmitry Bogdanov - dmitrchel@mail.ru, CC BY 3.0; Cidade et al., 2017 - Cidade, G.M. (2017). "A new Mourasuchus (Alligatoroidea, Caimaninae) from the late Miocene of Venezuela, the phylogeny of Caimaninae and considerations on the feeding habits of Mourasuchus". PeerJ 5: 1–37. Archived from the original on 2018-10-09. Retrieved on 2018-10-09., CC BY-SA 4.0, Wikimedia)

Diese Beispiele der konvergenten Merkmale von Schädeln zeigen, dass viele Ähnlichkeiten im Schädelbau und der Schädelform nicht unbedingt geeignet sind, um daraus Verwandtschaftsverhältnisse bei den Archosauriern abzuleiten.

3.4 Zähne

Innerhalb der zu den Crocodyliformes [11] gehörenden Gruppe der Notosuchia gibt es auch hinsichtlich der Zähne Konvergenzen zwischen verschiedenen Gruppen (Sebecosuchia und Baurusuchidae), was die Zähne im Oberkiefer angeht (vgl. SELLES et al. 2020, 6).[8] BROCHU (2001, 577f) schreibt: „Abgeflachte, gezackte [„serrated“] Zähne kommen unabhängig in verschiedenen Gruppen von Crocodyliformes [11] vor, darunter auch bei mehreren [Gruppen] außerhalb der Crocodylia [13] im Tertiär der Alten Welt“ (BROCHU 2001, 577f).

ROSSMANN (2000b) schreibt, dass globuläre Zahnformen unsystematisch im System der Krokodile verteilt sind; sie kommen neben den Echten Krokodilen (z. B. *Osteolaemus*) und v. a. bei Alligatoren (z. B. *Allognathosuchus*) vor. Übrigens kann man Echte Krokodile und Alligatoren anhand der Sichtbarkeit

der großen Unterkieferzähne bei geschlossenem Maul gut unterscheiden (Abb. 8).



Abb. 9 Links: Bei den Echten Krokodilen (hier Nilkrokodil) sind die großen Unterkieferzähne außerhalb der Zahnreihe des Oberkiefers sichtbar. Rechts: Bei den Echten Alligatoren (hier Mississippi-Alligator) sind die Unterkieferzähne innerhalb der Oberkieferzahnreihe verborgen. (Jeweils Leigh Bedford - https://www.flickr.com/photos/31447080@N04/3376075505/in/photolist-69kgCn-6cPp1J-71Erw1-71Ar5p-6cNS2C-6cJHPV-6cNRau-6cNRM1-bdFmf8-bdFmpB-66N41c-66N84R-ib7D2-7WNFHf, CC BY 2.0; Wikimedia)

ERICKSON et al. (2012, 6) wiederum kommentieren zur Beißkraft bei Krokodilen, dass hier Konvergenzen die stammesgeschichtliche Verwandtschaft überlagern: „Der Druck von Krokodilzähnen zeigt eine vernachlässigbare Korrelation mit der Phylogenie [Stammesgeschichte] [...]. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass konvergente Anpassung mehr Signal als phylogenetische Verwandtschaft liefert."

Beim Abschnitt „Schädel" wurde zudem bereits auf konvergente Zahlmerkmale wie komprimierte, gezackte Gebisse und vergrößerte Eckzähne zwischen Neosuchia [12] und Notosuchia [11] hingewiesen.

Außerdem wurde bereits andernorts nachgewiesen, wie unglaublich konvergent Zahnmerkmale bei ganz verschiedenen Gruppen von Wirbeltieren sein können (s. SCHOLL 2022). Daher können auch Zahnmerkmale nur bedingt zur Verwandtschaftsrekonstruktion herangezogen werden.

3.5 Nistverhalten

Der Schluss von Fossilfunden auf konkretes Nistverhalten ist nur in Ausnahmefällen möglich, wenn Nester in guter Qualität fossil erhalten geblieben sind. Daher bleibt unser Wissen über das Nistverhalten ausgestorbener Archosaurier äußerst fragmentarisch.

Doch selbst innerhalb der heutigen Krokodile [13] gibt es zahlreiche Konvergenzen bezüglich des Nistverhaltens.

So schreiben MURRAY et al. (2020, 131): „Der Nistmodus zeigte 4–5 Transformationen vom Hügel- zum Höhlennest, wobei die Konvergenz des Lebensraums ein treibender Faktor gewesen sein könnte."



Abb. 10 Ein weibliches Krokodil in Australien bewacht sein Nest. (Eliza68, CC BY-SA 4.0)

Es gibt weitere Verhaltensweisen im Nistverhalten der heutigen Krokodile, die zeigen, dass entsprechend der Systematik bei MURRAY et al. (2020) mehrfach Konvergenz oder Reversionen vorgekommen sein müssten:

- Das Brüllen als Mittel der Kommunikation tritt dreimal unabhängig auf (ebd., Fig. 1).
- Das Nistverhalten in Gemeinschaften tritt fünfmal unabhängig voneinander auf (Fig. 2b).
- Die Nestverteidigung müsste dreimal unabhängig verloren worden sein (Fig. 3b).
- Das Verhalten, von wo aus das Nest vom Elterntier bewacht wird („nest attendance lodging"), ist völlig unsystematisch verteilt (Fig. 3c+d).

Doch auch insgesamt halten MURRAY et al. (2020, 132) für die heutigen Krokodile fest: „Die evolutionären Beziehungen der Krokodile [13] wurden durch Unstimmigkeiten zwischen Studien erschwert".

„Die evolutionären Beziehungen der heutigen Krokodile wurden durch Unstimmigkeiten zwischen Studien erschwert".

Nicht einmal unter den heutigen, evolutionär gesehen relativ nahe verwandten Krokodilarten sind Nistverhaltensweisen eindeutige Hinweise auf gemeinsame Abstammung. Stattdessen scheint dieses Verhalten sehr flexibel zu sein.

3.6 Wellenbewegungen und flacher Schwanz

Die Fortbewegung im Wasser durch seitliches Hin- und Her-Bewegen des Körpers (Wellenbewegungen) ist ein grundlegender Mechanismus, den Reptilien zum Schwimmen nutzen (Li et al. 2006, 204). Allerdings gibt es bei verschiedenen Reptilien Unterschiede in der konkreten Rolle des Schwanzes, was daran liegt, dass dieser unterschiedlich flach, lang und muskulös ist und somit einen unterschiedlich guten Antrieb darstellt. Bei Krokodilen ist er besonders lang, flach und kräftig.

Doch auch alle bekannten frühen Vertreter der Meeresreptilien wie verschiedene Diapsida [6] (basale Ichthyosauria, Nothosauria, Pachypleurosauria und Mosasauria), Thalattosauria und einige marine Crocodyliformes [11] weisen Körperformen auf, die durch Seitwärtsbewegungen des Körpers vor allem mithilfe des Schwanzes angetrieben worden sind (ebd.). Dabei ist der Schwanz „dorsoventral durch hohe Dornfortsätze [‚neural spines'] verlängert", also schmal und hoch (ebd.).

Solche verlängerten Dornfortsätze finden sich zum Beispiel bei dem vollständig marinen und seitlich „zusammengedrückten" Reptil [4] *Hupehsuchus nanchangensis* aus der Gruppe der Hupehsuchia, der heutigen Meerechse auf den Galápagos-Inseln aus der Familie der Leguane [6], dem Pseudosuchier [9] *Qianosuchus mixtus* und dem heutigen Leistenkrokodil [14b] (ebd.).

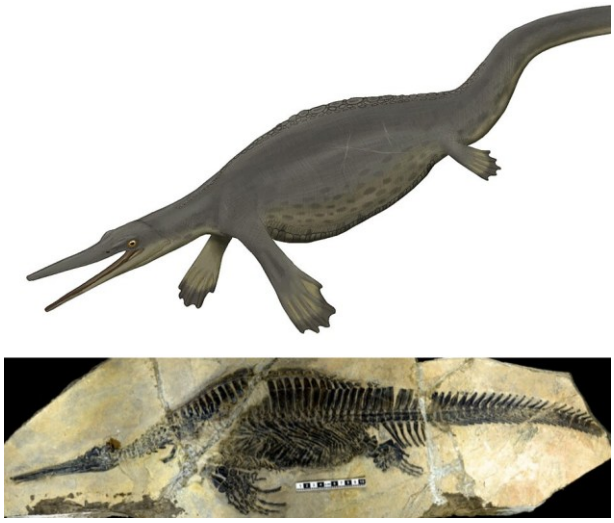


Abb. 11 Der Hupehsuchia *Hupehsuchus* oben in Rekonstruktion und unten als Fossil; man beachte unten den kräftigen Schwanz mit verlängerten Dornfortsätzen als Schwimmantrieb. (Smokeybjb, CC BY-SA 3.0; Xiao-hong Chen, Ryosuke Motani, Long Cheng, Dayong Jiang, Olivier Rieppel - http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0094396, CC BY 2.5)

Eine Anpassung an eine Vorwärtsbewegung im Wasser mittels eines flachen und durch Dornfortsätze verlängerten Schwanzes ist somit eine häufige Konvergenz, die nicht nur auf die Archosaurier begrenzt ist.

Die Anpassung an eine Vorwärtsbewegung im Wasser mittels eines flachen und durch Dornfortsätze verlängerten Schwanzes ist eine häufige Konvergenz.

3.7 Thalattosuchia im Besonderen

Über die Thalattosuchia [11] (Abb. 12), einer Gruppe von krokodilartigen Meeresreptilien, die man umgangssprachlich auch als „Meereskrokodile" bezeichnet, und ihre Konvergenzen mit heutigen Krokodilen und anderen krokodilartigen Archosauriern [8] wurde bereits einiges gesagt. Anhand der folgenden Zitate aus der Fachliteratur soll noch einmal betont werden, dass diese besonders überraschend ausgeprägt sind.

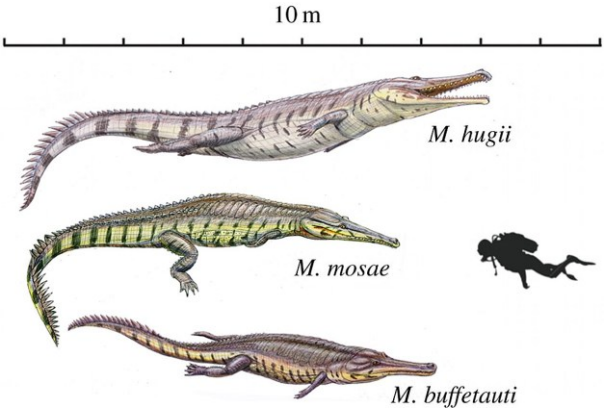


Abb. 12 Drei Thalattosuchier aus der Gattung *Machimosaurus* aus der Familie Teleosauridae. (Dmitry Bogdanov in M.T. Young et alii - http://rsos.royalsocietypublishing.org/content/1/2/140222, CC BY 4.0; Wikimedia)

Rawson et al. (2024, 10) sehen bei verschiedenen Thalattosuchia [11] Konvergenzen mit anderen Pseudosuchia [11] bzw. Crocodyliformes [9], aber auch gewisse Unterschiede: „Großprädatoren [Fleischfresser] besitzen alle einen stärkeren Kiefer als ihre generalistischen oder fischfressenden Verwandten, aber Meeresformen wie *Dakosaurus* und *Suchodus* [beides Thalattosuchia; s. Abb. 13 [11]] erreichen nie die gleiche Robustheit wie terrestrische Großprädatoren wie die größeren Rauisuchia [9]

und Baurusuchia [Notosuchia [11]] [...], obwohl sie morphologische Konvergenz mit diesen Taxa aufweisen".



Abb. 13 Die Thalattosuchier *Dakosaurus* (links) und *Suchodus* (rechts) stammen beide aus der Familie Metriorhynchidae. (Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0; Dmitry Bogdanov - dmitrchel@mail.ru, CC BY 3.0; jeweils Wikimedia)

GROH et al. (2020, 493) bezeichnen die phylogenetische Einordnung der Thalattosuchia generell als großes Problem, da „diese Gruppe beinahe überall im Stammbaum der Crocodylomorpha [10] eingeordnet worden ist". Die Thalattosuchia wurden sowohl außerhalb als auch innerhalb der Neosuchia [12] platziert, wobei GROH et al. eine Ordnung außerhalb unterstützen (ebd.).

MATSUMOTO et al. (2021, 894f) bezeichnen die Thalattosauria gar als Diapsiden [6] unbekannter Zuordnung.

Die rätselhaften Thalattosauria sind hinsichtlich ihrer systematischen Einordnung umstritten; der Grund dafür sind sicherlich vielfältige morphologische und verhaltensbiologische Konvergenzen (s. Abschnitt 3.1–3.3).

Die systematische Einordnung der rätselhaften Thalattosauria ist umstritten.

3.8 Poposauroidea im Besonderen

Poposauroiden sind eine Klade abgeleiteter („moderner") Pseudosuchia [9] aus der Trias. Auch der triassische *Qianosuchus mixtus* gehört zu den Poposauroidea[9] (LI et al. 2006, 200+204). *Qianosuchus* weist eine Reihe aquatischer Anpassungen auf, die er mit ganz verschiedenen anderen aquatischen Lebewesen teilt. Mit Crocodyliformes [11], wie mit der Thalattosuchia-Gruppe Metriorhynchidae aus dem Jura und mit dem heutigem Leistenkrokodil [14b], teilt er eine Reduktion des Dermalpanzers (ebd.); weitere Konvergenzen finden sich in der Fußnote.[10]

Sein Sprungbein und Fersenbein haben eine „krokodilartige" Konfiguration (S. 204).[11]



Abb. 14 Zwei Poposauriden: Links *Poposaurus gracilis* in Rekonstruktion und rechts *Qianosuchus mixtus* als Skizze. (Smokeybjb, CC BY-SA 3.0; Calamacow75 - https://www.deviantart.com/calamacow75/art/Qianosuchus-mixtus-skeletal-875665342 (Credit to Fanboyphilosopher (Neil Pezzoni) and Li et al. 2006), CC BY-SA 4.0; je Wikimedia)

LI und Kollegen (2006, 205) konstatieren: „Obwohl *Q. mixtus* nicht vollständig aquatisch war, war er zweifellos der erste bekannte Archosaurier, der eine Meeresumgebung in der Trias erforschte und sich an sie anpasste, die mehr als 40 Millionen Jahre später von jurassischen marinen Crocodyliformes [11] und den Salzwasserarten des heutigen *Crocodylus* [14b] unabhängig voneinander genutzt wurde. Seine mosaikartige Anatomie deutet auf eine kompliziertere Evolutionsgeschichte der Archosauria [8] hin als bisher angenommen."

***Qianosuchus mixtus* teilt Merkmale mit den Crocodyliformes; seine „mosaikartige Anatomie deutet auf eine kompliziertere Evolutionsgeschichte der Archosauria hin".**

3.9 Spinosaurier im Besonderen

Spinosaurier gehören zu den Theropoden (zweibeinige Raubsaurier) innerhalb der Dinosaurier, sind aber die einzigen semiaquatischen Vertreter aus dieser sonst landlebenden Gruppe. Gemeinsam mit den Krokodilen, Flugsauriern und anderen gehören die Dinosaurier zu der großen Gruppe der Archosaurier [8] – es besteht also keine nähere Verwandtschaft zwischen Spinosauriern und Krokodilen. Dennoch bestehen ganz erstaunliche Ähnlichkeiten zwischen den beiden Gruppen. So schreibt WALSH (2021) über den europäischen Spinosaurier *Baryonyx* (Abb. 15), dass dieser eine „krokodilähnliche Schnauze" besessen hat.



Abb. 15 Der europäische Spinosaurier *Baryonyx* beim Fischfang (Rekonstruktion). (Nobu Tamura, CC BY 2.5)

YUN (2024, 17) geht allerdings noch viel weiter und vergleicht Krokodile und Spinosaurier (Abb. 16) auch hinsichtlich kleiner Details von Schädel und Zähnen: „Tatsächlich weisen Krokodile und Spinosaurier eine Reihe gemeinsamer Merkmale auf, darunter konische Zähne mit geriffelter Oberfläche, sinusförmige Zahnreihen und eine erweiterte ‚Rosette' mit vergrößerten Zähnen an den vorderen Spitzen ihres Oberkieferknochens und Unterkieferknochens […], sodass es durchaus vernünftig ist, anzunehmen, dass diese Merkmale aufgrund ähnlicher ökologischer Zwänge in beiden Kladen konvergent erworben wurden" (YUN 2024, 17). „Vernünftig" ist eine solche Annahme allerdings nur, wenn man eine gemeinsame Abstammung der Lebewesen paradigmatisch voraussetzt; schließlich *verursachen* „ökologische Zwänge" bzw. Selektionsdrücke an sich keine morphologischen Änderungen bei Lebewesen, sie können höchstens begründen, warum entsprechende Merkmale *erhalten* bzw. programmierte Vielfalt abgerufen wird (zum Beispiel durch epigenetische Mechanismen).



Abb. 16 Der Spinosaurier *Spinosaurus* wurde bis zu ca. 15 m lang. Links als Fossil und rechts beim Schwimmen als Rekonstruktion. (Mike Bowler, CC BY 2.0; nach Gustavo Monroy-Becerril, CC BY-SA 4.0)

Die morphologischen Konvergenzen zwischen Spinosauriern und Krokodilen einerseits sowie von Phytosauriern (Infobox 1) andererseits sind frappierend. Sie sprengen jegliche Erwartungen, die man im Rahmen einer evolutionären Modellierung zum Auftreten von zufälligen Ähnlichkeiten bei so weit entfernten Tiergruppen haben sollte.

Die morphologischen Konvergenzen zwischen Spinosauriern und Krokodilen einerseits sowie von Phytosauriern andererseits sind frappierend.

3.10 Phytosauria im Besonderen

Es war im vorherigen Abschnitt bereits von der Ähnlichkeit von Spinosauriern und Phytosauriern die Rede. Doch was sind Phytosaurier eigentlich? Bei den Phytosauria [9] handelt es sich um große Fleischfresser der Trias, die als basale Archosauria [8] oder gar als Archosauriformes [7] betrachtet werden (YUN 2024, 17; HALLIDAY 2024, 216; LAUTENSCHLAGER & BUTLER 2016, 1). Ihre systematische Stellung ist also nicht abschließend geklärt.

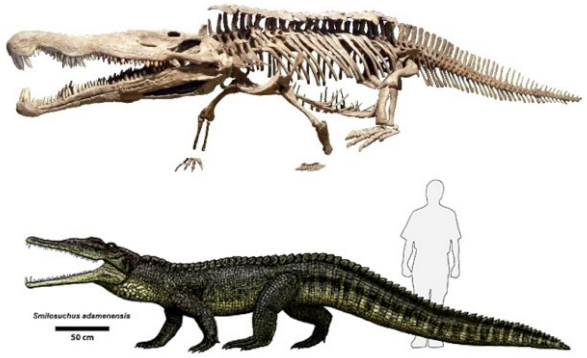


Abb. 18 Oben: Der Phytosaurier *Redondasaurus bermani* aus der Familie Parasuchidae als Fossil. Unten: Der Phytosaurier *Smilosuchus adamenensis* aus derselben Familie in Rekonstruktion. (Piotrus, CC BY-SA 3.0; Dr. Jeff Martz/NPS - https://www.flickr.com/people/73230544@N04, Public Domain; jeweils Wikimedia)

HALLIDAY (2024, 216) schreibt: „Phytosauria […] haben oberflächlich betrachtet eine so große Ähnlichkeit mit modernen Krokodilen, dass man die beiden Gruppen, wären da nicht die weit hinten auf der Schnauze liegenden Nasenlöcher, leicht verwechseln könnte".

YUN (2024, 17) wiederum hält fest, dass die Phytosaurier „Krokodile [13] insgesamt in der Morphologie widerspiegeln", weshalb auch ein ähnlicher Lebensstil angenommen worden ist. Allerdings teilen kurzschnäuzige Phytosaurier auch gemeinsame *craniodentale* (Schädel und Zähne betreffende) Merkmale mit den Spinosauriern (s. o.) – auch solche, die Krokodile nicht aufweisen, weshalb Phytosaurier und Spinosaurier sich untereinander eventuell mehr ähnelten als jeweils mit Krokodilen (s. Infobox 1).

1 | Konvergenzen zwischen Spinosauriern und Phytosauriern

Yun (2024, 17) betont, dass nicht nur Konvergenzen zwischen Krokodilen und Spinosauriern bestehen, sondern dass viele Konvergenzen auch zwischen Spinosauriern und Phytosauriern (s. den nächsten Abschnitt) auffallen: „Phytosaurier sind eine Gruppe fleischfressender Archosaurier, die in ihrer Gesamtmorphologie Krokodilen ähneln, weshalb man auch für sie eine ähnliche Lebensweise vermutet. Obwohl dies nur auf vorläufigen Beobachtungen basiert, lassen die gemeinsamen Schädel- und Zahnmerkmale von Spinosauriden und ‚brachyrostralen' [= kurzschnäuzigen] Phytosauriern, einschließlich derjenigen, die sie nicht mit Krokodilen teilen, die Möglichkeit zu, dass zumindest einige Aspekte der Lebensweise dieser ausgestorbenen archosauriformen Kladen zueinander ähnlicher waren als zu der Lebensweise von Krokodilen."

Zu diesen erstaunlichen konvergenten Schädel- und Zahnmerkmalen zwischen Spinosauriern einerseits und Phytosauriern mit kurzschnäuzigem (brachyrostralem) Schädel gehören (zitiert nach Yun 2024, 19):

- „1. Die vorderen Enden der Prämaxilla [= Zwischenkieferknochen] und des Dentale [= der zahntragende Knochen] sind abgerundet, seitlich und ventral erweitert und tragen vergrößerte Zähne (‚Rosetten')".
- „2. Eine Konkavität hinter der prämaxillären ‚Rosette', die kleinere Zähne trägt und die ‚Rosette' des Unterkiefers aufnimmt, wenn das Maul geschlossen ist, begleitet von einer medialen Verengung dieses Teils der Schnauze".
- „3. Ein ventral konvexer Rand des Oberkiefers hinter der Konkavität, der vergrößerte Zähne trägt".
- „4. Eine Abwärtskrümmung des Oberkiefers zu seiner Spitze hin, sodass der anteroventrale [= hinten, bauchseitig] Teil des nicht-zahnbeinhaltenden Bereichs der prämaxillären ‚Rosette' auf gleicher Höhe mit der Zahnreihe im weiter posterioren [= hinteren] Bereich liegt".
- „5. Seitlich abgeflachte Schnauze, die dorsoventral [von rückseitig zu bauchseitig] mäßig vertieft ist, im Gegensatz zum dorsoventral komprimierten Zustand bei Krokodilen".
- „6. Relativ geringe Größe der Antorbitalfenestra [auch Fenestra antorbitalis; Schädelöffnung zwischen Augenhöhle und Nasenöffnung]".
- „7. Ein knöcherner Gaumen, der durch mediale [mittige] Ausläufer benachbarter Knochen (z. B. Prämaxilla, Maxilla [= Oberkiefer]) gebildet wird".
- „8. Eine Konkavität im anterioren [= vorderen] Teil des Dentale, die eine ventrale [= bauchseitige] Ausdehnung des Oberkiefers aufnimmt".
- „9. Die unteren Zähne hinter der ‚Rosette' des Dentale sind deutlich kleiner als die der ‚Rosette'."

Yun (2024, 20) schlussfolgert: „Interessanterweise scheinen auch die allgemeinen evolutionären Trends der Schädelmorphologie, die bei Phytosauriern und Spinosauriern dokumentiert sind, weitgehend ähnlich zu sein." Es ist wirklich erstaunlich, wie viele Konvergenzen bis in kleine Details zwischen Spinosauriern und Phytosauriern auftreten.

Zur Untersuchung dieser Konvergenzen wurde Yun (2024, 25) auch dadurch inspiriert, dass Romain Vullo (2025) und Kollegen ihrerseits „überzeugend einen Fall der konvergenten Evolution der Kiefer" zwischen dem Hechtconger (*Muraenesox bagio*; Abb. 17), einem Fisch aus der Ordnung der Aalartigen, und den Spinosauriern dargelegt haben. Diese letztgenannte Konvergenz, die Vullo et al. (2016, 825) auf die Selektionsdrücke von Beißen und Ergreifen von schwer fassbarer Beute in dunkler Unterwasserumgebung zurückführen, sprengt den Rahmen der vorliegenden Arbeit. Dennoch zeigt sich hier einmal mehr exemplarisch, wie vielfältig Konvergenzen im evolutionären Stammbaum der Wirbeltiere sind.



Abb. 17 Der Hechtconger hat einen ähnlichen Kiefer wie die Spinosaurier. (James Lin - http://www.fishbase.us/photos/thumbnailssummary.php?ID=298, CC BY 3.0; Wikimedia)

RINEHART et al. (2023, 585) beziehen sich auf HUNT (1989), wenn sie schreiben, dass gleich drei Phytosaurier-Schädelformen eine Äquivalenz mit bestimmten heutigen Krokodilen aufweisen:

- *Pseudopalatus* (synonym *Machaeroprosopus*) *pristinus*, *Rutiodon zunii* und *Paleorhinus* haben alle lange, grazile und röhrenartige Schnauzen („tubular rostra“) und ähneln darin heutigen fischfangenden Gavialen (Abb. 19).
- *Belodon buceros*, *Rutiodon (Machaeroprosopus) adamanensis* und *Angistorhinus* weisen nur moderat robuste Schnauzen auf und ähneln darin dem generalistischen Mississippi-Alligator.
- *Rutiodon (Machaeroprosopus) gregorii* und *„Brachysuchus“* besitzen sehr robuste Schnauzen, mit einem Fortsatz in der Mitte der Schnauze („a mid-rostrum flange“, ausgestattet mit langen Zähnen; sie ähneln diesbezüglich großen, mehr terrestrisch fleischfressenden Nilkrokodilen.

LAUTENSCHLAGER & BUTLER (2016, 1) weisen in Bezug auf die Phytosaurier darauf hin, dass deren oberflächliche bzw. „grobe morphologische Ähnlichkeiten“ der Krokodil-Schnauze (wie z. B. bei Gavialen) in der Vergangenheit oft genutzt worden ist, um eine „ökologische und verhaltensbiologische Konvergenz zwischen beiden [Gruppen] zu vertreten“, obwohl beide diese nicht nur Gemeinsamkeiten, sondern auch viele Unterschiede mitbringen. Abgeleitete („fortschrittliche“) Phytosaurier haben auch einen verlängerten olfaktorischen Trakt und eine länglich organisierte Hirnstruktur ebenso wie Crocodyliformes [11] (LAUTENSCHLAGER & BUTLER 2016, 1). Daher sei es diesen Autoren zufolge möglich, dass die Ähnlichkeiten der schädelinneren Anatomie von Phytosauriern und langschnäuzigen Crocodyliformes auf gemeinsamen Mustern basieren, die dann konvergent modifiziert worden wären, weil jeweils ähnliche sensorische Anpassungen nötig waren (S. 16). Hierbei handelt es sich erst einmal um Spekulationen, solange keine entsprechenden genetischen Befunde vorliegen.

Abgeleitete Phytosaurier haben – ebenso wie Crocodyliformes – einen verlängerten olfaktorischen Trakt und eine länglich organisierte Hirnstruktur.

Auch LEMANIS et al. (2019, preprint) weisen auf die morphologischen Ähnlichkeiten zwischen Phytosauriern und heutigen Krokodilen hin, die häufig als Konvergenzen interpretiert worden sind, und betonen ebenfalls, dass es zahlreiche Schädelmerkmale gibt, die bei Phytosauriern anders als bei Krokodilen sind. Man könnte somit von einem ausgesprochenen Mosaik der Merkmale sprechen. Demzufolge sind auch entsprechende ökomorphologische Schlussfolgerungen kaum möglich, die man aus Gemeinsamkeiten ableiten will.

Dennoch schreiben die Autoren um LEMANIS (2019), dass sie eine „mechanische Konvergenz“ zwischen dem schlankschnäuzigen („slender-snouted“) Phytosaurier *Ebrachosuchus neukami* (Abb. 19 Mitte) zu heutigen Krokodilen mit entsprechender Schnauze sehen – dabei sei die Prämaxillarplatte von *Ebrachosuchus* funktional äquivalent zum sekundären Gaumen der Krokodile.



Abb. 19 Langschnäuzige Formen im Vergleich: Oben das Fossil des Phytosauriers *Rutiodon* (hier die Art *R. carolinensis*); in der Mitte fossiler Schädel des Phytosauriers *Ebrachosuchus neukami*; unten Skelett des heutigen Gangesgavials, der nicht nahe mit den Phytosauriern verwandt ist. (Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0; Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0; Sklmsta, CC0)

3.11 Doswelliidae im Besonderen

Doswellia gehört zu den Archosauriformes [7] bzw. Archosauria [8] aus der Proterochampsia-Gruppe der Doswelliidae – einer ausgestorbenen Reptiliengruppe aus der Trias, von der bisher fünf Taxa bekannt sind (vgl. SUES et al. 2013, 49, Fig. 7). *Doswellia kaltenbachi* (Abb. 20) ist an Rücken und Seite gepanzert, allerdings nicht am Bauch, und verfügt auch

über einige einzigartige Merkmale unter den Reptilien (Weems 1980, 3). Weiterhin besitzt *Doswellia* „zahlreiche Merkmale des Schädels, die den Spezialisierungen der Krokodile ähneln, sich jedoch offensichtlich unabhängig von dieser Gruppe entwickelt haben“ (ebd.).[12] Auch am Oberschenkelknochen gibt es Ähnlichkeiten: Dieser hat „eine sigmoidale Form und ähnelt in seiner groben Form stark“ demjenigen von Phytosaurieren (hier als Parasuchier bezeichnet) und Krokodilen (Weems 1980, 3).

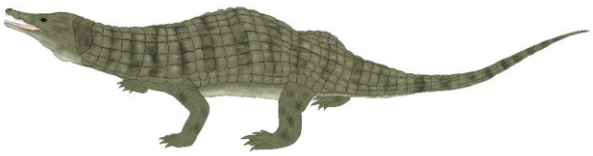


Abb. 20 Der Proterochampsier *Doswellia kaltenbachi* in Rekonstruktion. (Neil Pezzoni, CC BY 4.0)

Sues et al. (2013, 57f) bemerken zu den Ausführungen von Weems, dass sie aufgrund von Ähnlichkeiten von *Doswellia kaltenbachi* mit heutigen Krokodilen trotz der Unterschiede eher eine semiaquatische Lebensweise von *Doswellia* bevorzugen. „Im Vergleich zu heute lebenden Krokodilen deuten bestimmte Merkmale, wie der dorsoventral [= rück- zu bauchseitig] abgeflachte Schädel mit nach dorsal [= zum Rücken hin] gerichteten Augenhöhlen und einer offenbar schlanken Schnauze, auf eine zumindest semi-aquatische Lebensweise hin. Die Zähne von *Doswellia kaltenbachi* haben schlanke, konische und geriffelte Kronen, ähnlich denen, die häufig bei bestimmten aquatischen Krokodilformen und Sauropterygiern [= mesozoische Flossenechsen] zu finden sind, die als fischfressend gelten […]“ (ebd.).

Diese vermutete semiaquatische Lebensweise der Doswelliidae-Familie wird außerdem auch für den „stark gepanzerten Archosauriformes“ [7] *Vancleavea campi* und für die „oberflächlich krokodilähnlichen Proterochampsidae“ angenommen (ebd.). Die Proterochampsidae sind eine andere ausgestorbene Reptiliengruppe, die man gemeinsam mit den Doswelliidae in die Proterochampsia stellt.

Es bestehen auch konkrete Schädelkonvergenzen zwischen Krokodilen und Reptilien, bei denen nicht einmal klar ist, ob sie überhaupt Archosaurier sind.

Das bedeutet: Es bestehen auch konkrete Schädelkonvergenzen zwischen Krokodilen und Reptilien, bei denen nicht einmal klar ist, ob sie überhaupt Archosaurier sind.

3.12 Zwischenfazit

Die Anzahl an Archosauriern, die man als Krokodil-Ökotyp bezeichnen könnte, und die zum Teil detaillierte Konvergenzen in Anatomie – bzw. davon abgeleitet in der Lebensweise – hatten, ist immens. Der hier gegebene Einblick hat aufgezeigt, dass „krokodilhafte“ Ähnlichkeiten häufig auch von Evolutionsbiologen nicht als Hinweise auf eine gemeinsame Abstammung gedeutet werden.

Doch wie sieht es bei Gruppen aus, die aus evolutionärer Perspektive noch weiter entfernt von Krokodilen eingeordnet werden? Darum geht es im nächsten Abschnitt.

4. Konvergenzen außerhalb der Archosaurier

Auch außerhalb der Archosaurier trat das typische „Krokodil-Merkmal“ eines flachen Schädels mit einer verlängerten Schnauze (*Platyrostrie*) laut Evolutionsbiologen mehrfach unabhängig auf. Zusätzlich zu den oben genannten Formen bei den Archosauriern führen Matsumoto et al. (2021, 894f) noch die Pleurosauriden (aus Sphenodontia bzw. Rhynchocephalia [6]; s. Abb. 21), die Mesosauria (Parareptilien [5])) und sogar einige Amnioten [3] (wie die Lonchorhynchinae aus der Gruppe der Temnospondyli; s. Abschnitt 4.4) auf, die einen krokodilähnlichen flachen Schädel mit verlängerter Schnauze besaßen.



Abb. 21 Der Pleurosauride *Pleurosaurus* (hier als Fossil) aus derselben Unterordnung Sphenodontia wie die heutige Brückenechse besaß ebenfalls einen krokodilähnlichen Schädel. (Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0)

4.1 Choristodera

Choristodera sind diapside Reptilien [6] aus Jura bis Miozän, die auf den ersten Blick ziemlich krokodilähnlich aussehen können. Allerdings ist ihre Zuordnung unsicher, wie JIANG et al. (2023, 1132) schreiben: „Die stammesgeschichtliche phylogenetische Position der Choristodera innerhalb der Amniota [3] bleibt umstritten, da sie entweder als basale Klade der Archosauromorphen [7], als Schwestergruppe der Archosauromorphen oder als basal zu Archosauromorphen und Lepidosauromorphen eingeordnet wurde“.

KEQIN et al. (2000, 420) wiederum meinen, dass Choristodera „erstaunlicherweise evolutionär unabhängig eine Reihe von Ökomorphotypen entwickelt haben, die mit denen von anderen aquatischen Gruppen überlappen – und zwar sind dies Krokodile und Gaviale [je 14] über Nothosaurier (Flossenechsen [6]) bis hin zu amphibischen Echsen. Sichtbar wird die Ähnlichkeit von Choristodera zu Krokodilen in Abb. 22.

Choristodera haben „erstaunlicherweise evolutionär unabhängig eine Reihe von Ökomorphotypen entwickelt“, die mit anderen aquatischen Räubern wie Krokodilen überlappen.

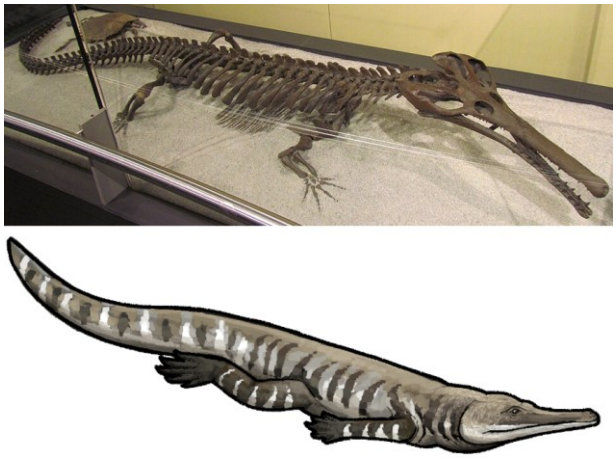


Abb. 22 Der Choristodera *Champsosaurus* als Fossil (oben; *C. natator*) und in der Rekonstruktion (unten; *C. laramiensis*). (D. Gordon E. Robertson, CC BY-SA 3.0; SeismicShrimp, CC BY 4.0)

4.2 Mesosauria

Diese kleinen, aus evolutionärer Sicht sekundär aquatischen bzw. semiaquatischen krokodilartigen Tiere lebten im Perm (KARL et al. 2007, 63; NUÑEZ DEMARCO et al. 2018, 1).

Sie werden als basale Parareptilien bzw. als basale Sauropsiden [5] eingeordnet (NUÑEZ DEMARCO et al. 2018, 1). Besonders sticht hier *Mesosaurus* heraus, der ca. 1 Meter lang wurde und dessen „Fossilien […] in den Augen von Studenten genauso aussehen wie die Knochen eines Alligators oder Krokodils“.[13]



Abb. 23 *Mesosaurus* in Rekonstruktion. (Nobu Tamura (http://spinops.blogspot.com), CC BY 2.5)

4.3 Chroniosuchia

Der Name der Chroniosuchia bedeutet so viel wie „Zeit-Krokodile“ (HALLIDAY 2024, 216). Es handelt sich hierbei wahrscheinlich um eine Gruppe der Reptiliomorpha [2] aus Perm und Trias. BUCHWITZ et al. (2012, 623) beschreiben sie einfach als „krokodilähnliche basale Tetrapoden“ [1]. Weiterhin konstatieren sie: „Seit der Erstbeschreibung von *Chroniosuchus* […] wurde häufig auf die Ähnlichkeit von Chroniosuchia mit Krokodilen hingewiesen; insbesondere ihr halbaquatischer, fleischfressender Lebensstil und die Morphologie und Funktion ihrer Osteoderme [= Hautknochenplatten] wurden als ähnlich zu den Crocodylia […] angesehen“ (S. 636).

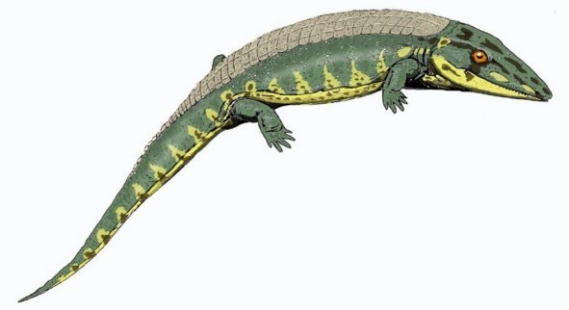


Abb. 24 Der Chronosuchier *Chroniosaurus dongusensis* in Rekonstruktion. (Dmitry Bogdanov - dmitrchel@mail.ru, CC BY-SA 3.0)

Der Rücken der Tiere aus der Familie Chroniosuchidae aus Asien war durch ineinandergreifende Platten gepanzert (HALLIDAY 2024, 216).

BUCHWITZ et al. (2012, 623+628) schreiben in Bezug auf die steigende Flexibilität der Panzerung bei späteren Chronosuchia, dass es auch hier interessante Ähnlichkeiten zu Crocodylomorpha gibt[14]: „Die Zunahme der Flexibilität geht mit der Entwicklung der Crocodylomorpha einher, deren heutige Mitglieder nicht über so stark ineinandergreifende Osteoderme verfügen wie einige ihrer mesozoischen Verwandten."

Ein Beispiel für einen krokodilartigen Lebensstil unter den Chroniosuchia ist *Madygenerpeton*, der sehr aquatisch lebte (HALLIDAY 2024, 216). Er besaß einen flexibel verschränkten Plattenpanzer. „Von seinem zusätzlichen Panzer niedergedrückt kann er so im flachen Wasser liegen, dass sein alligatorförmiger Körper kaum aus dem Wasser ragt", zudem besitzt er leicht erhöhte Augen und Nasenlöcher (ebd.).

BUCHWITZ et al. (2012, 637) kommentieren die Merkmale dieser Gattung: „Mit der Entdeckung von *Madygenerpeton* wurde eine weitere Parallele in der Evolution der Chroniosuchia und Krokodilverwandten deutlich: Während basale Crocodylomorpha [10] durch tiefe, bewegliche und stark mit Fenstern versehene Schädel gekennzeichnet sind, entstehen in der späteren Evolution hin zu modernen Crocodylia [13] flache Schädel („Platyrostren"), die unbeweglich sind und verringerte präorbitale und temporale Öffnungen aufweisen […] Eine ähnliche Tendenz zeigt sich beim Schädel von *Madygenerpeton*, der sich von denen der Perm-Chroniosuchia […] durch das Fehlen kinetischer Linien und durch seine flache, breite und kompakte Schnauze mit kleinen Nasenlöchern und fehlenden Fontanella praemaxillaris unterscheidet […]. Wir gehen davon aus, dass ähnliche Arten der Nahrungssuche zu Modifikationen des Schädels der Chroniosuchia führten, die denen ihrer Crocodylomorpha-Analoga [10] ähneln."

MARJANOVIĆ & LAURIN (2019, 54) wiederum schreiben über *Madygenerpeton*: Seine „dorsalen [rückseitigen] Ränder der Augenhöhlen sind hoch über den Schädelknochen angehoben, was auf einen krokodilartigen Prädator hindeutet, der eher nach Beute an Land als unter Wasser suchte – eine Interpretation, die durch die Nasenlöcher, die sich offenbar über dem Dach der Schnauze befinden, weiter bestätigt wird."

Chroniosuchia weisen parallele Entwicklungen hinsichtlich Panzerung und Schädeldetails mit Krokodilen auf.



Abb. 25 Der Chroniosuchier *Madygenerpeton pustulatus* in Rekonstruktion. (DiBgd, CC BY-SA 4.0)

HALLIDAY (2024, 216) weist allgemein daraufhin, dass diese krokodilartige Lebensweise generell sehr erfolgreich war – unbesetzte ökologische Nischen wurden immer wieder von anderen Tiergruppen dominiert: „Die Lebensweise des Krokodils ist jedoch erfolgreich, und dort wo die Chroniosuchiden sie aufgegeben, wird sie von riesigen Amphibien wie *Mastodonsaurus* [s. nächster Abschnitt] wieder aufgenommen."

4.4 Temnospondyli

Die Temnospondyli (Abb. 26) werden häufig als Amphibien bezeichnet, aber das ist nicht endgültig gesichert – man kann sie nur pauschal als basale Gruppe der Tetrapoda („Vierbeiner" bzw. Landwirbeltiere) [1] einordnen (vgl. BENTON 2024, 144; Mauro 2010; Kligman et al. 2023, 102+106). ROSS (2014, 338) kommentiert die Temnospondyli: „Oberflächlich betrachtet ähnelten viele entweder Krokodilen oder großen Salamandern."

Oberflächlich betrachtet ähnelten viele Temnospondyli entweder Krokodilen oder großen Salamandern.



Abb. 26 Der Temnospondilier *Eryops megacephalus* aus der Familie Eryopidae als Fossil (links) und Rekonstruktion (rechts). (Daderot, Public Domain; James St. John - Diorama of a Permian forest floor - Eryops & vegetation 1, CC BY 2.0; Wikimedia)

MATSUMOTO et al. (2021, 894f) schreiben, dass auch die Temnospondyli verschiedene ähnliche

Entwicklungen durchlaufen haben, wie viele bereits genannte andere Gruppen auch: „Im Laufe der Evolutionsgeschichte entwickelten verschiedene aquatische Reptilienstämme unabhängig voneinander einen abgeflachten Schädel mit einer verlängerten Schnauze (Platyrostrie), darunter Mesosaurier (Parareptilien [5]), Pleurosaurier (Rhynchocephala [6]), Thalattosaurier (indet. Diapsiden [6]) und Crocodylomorpha [10] (Archosauria). Eine ähnliche Anpassung wurde bei einigen Anamnia [Fische+Amphibien als Nicht-Amniota] beobachtet (z. B. bei Temnospondyli aus der Gruppe der Lonchorhynchinae)."

Capitosauria. FORTUNY et al. (2012, 1134f) schreiben über die Gruppe der Capitosauria: „Capitosauria könnten als Krokodilanaloga betrachtet werden, da sie in fluvialen [fließenden] und brackigen Ökosystemen der Trias zu den Spitzenprädatoren gehörten. […] Für Temnospondyli wurden verschiedene Arten der fleischfressenden Ernährung postuliert […], wobei einige Mitglieder, wie z. B. die Capitosaurier, als ‚Crocodilomorpha'-Analoga […] beschrieben wurden".

MARSICANO et al. (2014, 9) drücken es ähnlich aus: „Capitosaurida sind krokodilähnliche, aquatische Temnospondyli, zu denen Formen wie *Mastodonsaurus* gehören, der mutmaßliche Verursacher der Capitosauroida-Spuren aus Deutschland." Der angesprochene *Mastodonsaurus*[15] (Abb. 27) aus der Familie Mastodonsauridae aus der Trias hatte, wie oben beschrieben, eine krokodilähnliche Lebensweise. Bei diesem Tier handelt es sich um ein bis zu sechs Meter langes „Amphib", das einen fast vollkommen dreieckigen und extrem flachen Kopf hatte; zwei besonders große untere Zähne ragen durch spezielle Löcher im oberen Schnauzenteil heraus (HALLIDAY 2024, 216). Somit wurde *Mastodonsaurus* so groß wie heutige Nilkrokodile.



Abb. 27 Der Capitosaurier *Mastodonsaurus* als Fossil (links; *M. giganteus*) und als Rekonstruktion (rechts). (Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0; ДиБгд, Public Domain)

Trematosauria. ROSS (2014, 44) schreibt über Trematosauridae wie *Trematosaurus* (Abb. 28): „Einige dieser vollständig im Meer lebenden Amphibien hatten extrem lange, schlanke Schnauzen mit Nasenlöchern in der Mitte der Schnauze und nach hinten versetzten Augen. Ihre Körper waren krokodilartig und ausgewachsene Tiere waren 3–4 m […] lang."



Abb. 28 Der Trematosaurier *Trematosaurus braini* als Rekonstruktion. (Dmitry Bogdanov - dmitrchel@mail.ru, CC BY 3.0)

Cochleosauridae. Auch *Nigerpeton* aus der Familie Cochleosauridae aus dem Perm war mit grob 2,4 Metern Länge immer noch 60 cm größer als die größten heutigen Amphibien – die Chinesischen Riesensalamander (ROSS 2014, 44).

STEYER et al. (2006, 18+23) hatten dieses Tier generell als „krokodilähnlich" beschrieben und dabei betont, dass der Schädel von der Seite und von schräg vorne „ein krokodilartiges Aussehen" besitzt.



Abb. 29 Der Cochleosauride *Nigerpeton ricqlesi* als Rekonstruktion. (Smokeybjb, CC BY-SA 3.0)

Archegosauridae. Ein weiteres Beispiel des „Krokodilökotypen“ der Temnospondyli ist *Prionosuchus* aus der Familie Archegosauridae: „*Prionosuchus* war eine Gattung krokodilähnlicher Tetrapoda der primitiven Amphibien, die im frühen Perm lebte“ (MANS et al. 2020, 3). Mit einer gewaltigen Größe von 9 Metern Länge gilt dieses Tier als das größte bekannte „Amphib“ (ROSS 2014, 341); die größten heutigen Krokodile werden ca. 7 Meter lang. Weitere Gattungen derselben Familie, die ein krokodilähnliches Aussehen erkennen lassen, sind Gattungen aus der Familie *Archegosaurus*, *Collidosuchus* und *Platyposaurus* (vgl. ROSS 2014, 341).

***Prionosuchus* war ein krokodilähnliches „Amphib“, das bis zu 9 Meter lang wurde – größer als heutige Krokodile.**

Tetrapoda der primitiven Amphibien, die im frühen Perm lebte“ (MANS et al. 2020, 3). Mit einer gewaltigen Größe von 9 Metern Länge gilt dieses Tier als das größte bekannte „Amphib“.



Abb. 30 Der Archegosauride *Archegosaurus decheni* als Fossil (links) und als Rekonstruktion (rechts). (Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0; ДиБгд, Public Domain)

Melosauridae. ROSS (2014, 342) schreibt auch über die Familie Melosauridae, die z. T. auch als Unterfamilie Melosaurinae innerhalb der Archegosauridae geführt wird, Folgendes: „Melosauridae waren große (2–3 m […]) aquatische Temnospondyli mit länglichen, alligatorähnlichen Schädeln.“

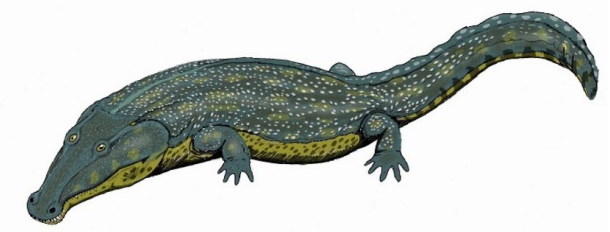


Abb. 31 Der Melosauride *Melosaurus platyrhinus* als Rekonstruktion. (Dmitry Bogdanov - dmitrchel@mail.ru, CC BY-SA 3.0)

Baphetoidea/Loxommatoidea. MILNER (1987, 498) kommentiert zu den Baphetoidea bzw. Loxommatoidea: „Die westfälischen Loxommatoiden umfassen drei Gattungen (*Baphetes*, *Loxomma*, *Megalocephalus*), die alle zur Familie der Loxommatidae gehören. Sie sind größtenteils durch Schädel und Schädelfragmente von 20 bis 40 cm Länge bekannt, und ihre oberflächlich krokodilähnlichen Schädel sind durch große antorbitale Hohlräume gekennzeichnet, die möglicherweise Platz für einige der Kiefermuskeln boten […]. Sie scheinen amphibische oder aquatische Fischfresser mit einer Länge von 2 bis 3 m gewesen zu sein“.

Metoposauridae. RINEHART et al. (2023, 585) kommentieren: „Obwohl die Metoposaurier-ähnlichen Amphibien oft in eine Alligator-ähnliche Fressnische oder als Saugfresser eingestuft wurden, zeigt unsere Analyse, dass sich ihre Schädelmorphologie und vermutlich auch ihre Fressweise deutlich von denen der Alligatoridae unterscheiden und dass sie auch morphologisch weit von den Saugfressern und anderen räuberischen Temnospondylen entfernt sind.“ Trotzdem ist eine gewisse Krokodilähnlichkeit in Abb. 32 durchaus erkennbar.



Abb. 32 Der Metoposauride *Metoposaurus krasiejowensis* in Rekonstruktion. (Szymon Górnicki, CC BY-SA 4.0)

Kurzum: Es gibt mannigfaltige und auch gigantisch große krokodilartige Formen unter den amphibienartigen Temnospondyli.

4.5 Tetrapodomorpha

Die Tetrapodomorpha [0] werden von Evolutionsbiologen als mutmaßliche Übergangsformen von Fischen zu Tetrapoden betrachtet.

BEZNOSOV et al. (2019) schreiben über *Parmastega*, einem Stegocephalier aus dem Oberdevon: „Erhöht liegende Augenhöhlen und das Fehlen von Seitenlinienkanälen auf der Schädeldecke von *Parmastega* [...] deuten auf eine an der Oberfläche schwimmende Position im Wasser hin, mit auftauchenden Augen, ähnlich wie bei Krokodilen.“ Erstaunliche Ähnlichkeiten im Schädelbau von *Parmastega* mit heutigen Kaimanen werden in Abb. 33 deutlich.

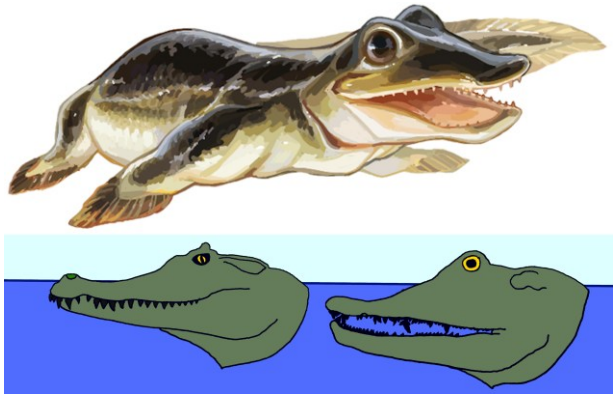


Abb. 33 Oben: Der Tetrapodomorphe *Parmastega aelidae* in Rekonstruktion (Entelognathus, CC BY-SA 4.0). Unten: BEZNOSOV et al. (2019, Extended Data Fig. 8) schreiben zu dieser Skizze: „Vergleich in der linken Seitenansicht eines Brillenkaimans (*Caiman crocodilus*) auf der linken Seite und eines *Parmastega* auf der rechten Seite, gezeichnet in gleicher Größe, die die vermutete ähnliche Schwimmhaltung an der Oberfläche zeigt." (Nach BEZNOSOV et al. 2019, Extended Data Fig. 8)

Es gibt erstaunliche Ähnlichkeiten im Schädelbau von *Parmastega* mit heutigen Kaimanen.

4.6 Embolomeri

Embolomeri sind eine basale Gruppe von Reptiliomorpha [2], deren exakte systematische Einordnung nicht endgültig geklärt ist (vgl. BENTON 2024, 144) – und zwar „große krokodilartige, semiaquatische Prädatoren" aus dem Karbon und Unterperm (CHEN & LIU 2020, 205). Sie werden aber auch als Elpistostegalia (s. u.) geführt. CHEN & LIU (2020, 205) beschreiben sie als eine Gruppe „großer krokodilähnlicher, semiaquatischer Raubtiere"; siehe Abb. 34.



Abb. 34 Der Embolomere *Proterogyrinus* in Rekonstruktion. (DiBgd, CC BY 2.5)

4.7 Elpistostegalia

AHLBECK & CLACK (2006, 747) schreiben über *Tiktaalik roseae* aus dem Oberdevon, einem Fossil aus der Gruppe der zu den Fleischflossern gerechneten Elpistostegalia, die ebenfalls mutmaßlich als eine Art frühe Übergangsform zu Tetrapoda gilt (Abb. 35): „Sie zeigen ein abgeflachtes, oberflächlich krokodilähnliches Tier mit einem Schädel von etwa 20 Zentimetern Länge", der krokodilförmig sei. Über *Panderichthys*, aus derselben Gruppe mit demselben Alter, wiederum schreiben sie: Er „hat eine vage Krokodilform" (ebd.). Aufgrund des Baus kann man vermuten, dass sie in Flachwasser bzw. Sumpfbereichen auf Beutejagd gingen.



Abb. 35 Die Elpistostegalier *Tiktaalik roseae* (links) und *Panderichthys* (rechts) in Rekonstruktion. (Zina Deretsky, National Science Foundation - National Science Foundation Multimedia Gallery, Gemeinfrei; Tyler Rhodes, CC BY-SA 3.0)

4.8 Säugetiere

Evolutionär besonders weit entfernt sind Krokodile von Säugetieren. Dennoch ist die Konvergenz der langen Schnauze zwischen langschnäuzigen Krokodilen und ausschließlich im Süßwasser lebenden Flussdelfinen, die mit der Ernährung als Fischjäger zusammenhängen, sehr frappierend (BALLELL et al. 2019, 868; vgl. SCHOLL 2024b). Diese Konvergenzen zwischen Delfinen bzw. Flussdelfinen mit Krokodilen (Abb. 36) gehen über die relativ allgemeine Parallelentwicklung der stromlinienförmigen Körperform hinaus, welche ja zudem noch Haie, Thunfische, Schwertfische, Pinguine und verschiedene Formen ausgestorbener Meeressaurier betrifft (SCHOLL 2024b). „So ähnelt der Schädel von Delfinen wie dem Großen Schwertwal dem robusten Schädel des Stumpfkrokodils erstaunlich stark […]. Noch gravierender ist aber die Konvergenz der langen Schnauzen von Gavialen (z. B. dem Gangesgavial) und dem Flussdelfin La-Plata-Delfin" (SCHOLL 2024b[16]).

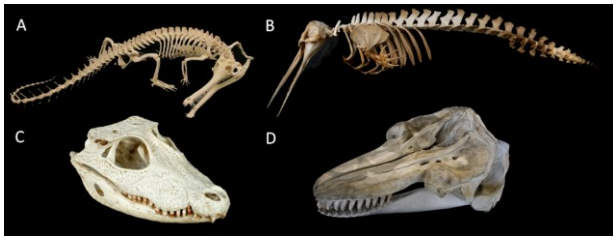


Abb. 36 Der Schädelbau von grazilen bzw. robusten Krokodilen und Zahnwalen weist konvergente Merkmale auf (die in Aufsicht und seitlicher Ansicht noch deutlicher erkennbar sind, s. PARK et al. 2019, Fig. 1). Oben: **A** Gangesgavial und **B** La-Plata-Delfin. Unten: **C** Stumpfkrokodil und **D** Schwertwal. (Nach Wikimedia: Museum of Veterinary Anatomy FMVZ USP, CC BY-SA 4.0; Sklmsta, CC0; Zachi Evenor, CC BY 2.0; The Children's Museum of Indianapolis, CC BY-SA 3.0)

Auch *Ambulocetus* (Abb. 37) aus der Plazentasäuger-Gruppe Protocetidae (mutmaßliche Walverwandte bzw. -vorfahren) weist gewisse Ähnlichkeiten zum Krokodiltyp auf: „Im Jagdverhalten könnte *Ambulocetus* einem modernen Krokodil ähnlich gewesen sein, und äußerlich könnte *Ambulocetus* wie ein Krokodil ausgesehen haben" (THEWISSEN et al. 2009, 279).

THEWISSEN & BAJPAI (2001, 1038) konkretisieren: „In seiner Gesamtkörperform ähnelte *Ambulocetus* etwas einem Krokodil, obwohl seine Hintergliedmaßen und Füße erheblich länger waren. Es könnte als Raubtier gelebt haben, das in seichten Gewässern auf Fischjagd ging. Ambulocetiden lebten vor etwa 49 Millionen Jahren […] in Küstengebieten wie Buchten und Flussmündungen und sind nur aus Indien und Pakistan bekannt."

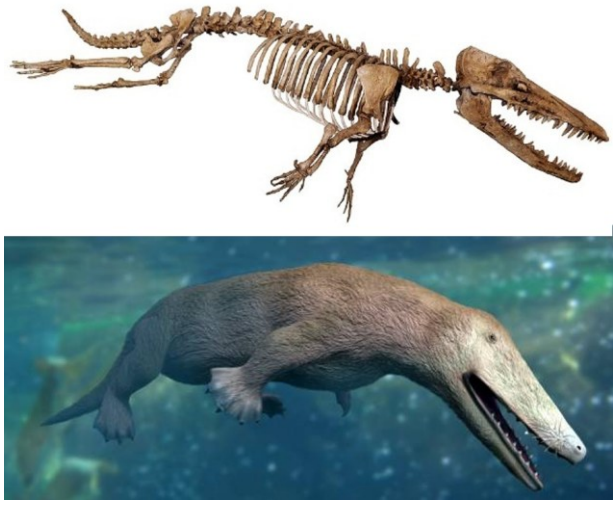


Abb. 37 Der Säuger *Ambulocetus natans* als Fossil (oben) und als Rekonstruktion (unten). (Notafly, CC BY-SA 3.0; Nobu Tamura email:nobu.tamura@yahoo.com http://spinops.blogspot.com/, CC BY-SA 4.0)

4.9 Zwischenfazit

Selbst außerhalb der sehr weitläufigen Verwandtschaft der Archosaurier gab es immer wieder Lebensformen, die eine krokodilartige Lebensweise hatten und daher sicher mit heutigen Krokodilen in gewisser Form konkurriert hätten. Solche Ähnlichkeiten treten vom oberen Erdaltertum mit dem Beginn der ersten Tetrapoda bis hin zur Erdneuzeit auf.

5. Schlussfolgerungen

Die hier präsentierten Beispiele für Konvergenzen bzw. Parallelentwicklungen innerhalb und außerhalb der Archosaurier zeigen, dass Ähnlichkeiten häufig nicht als Argument für gemeinsame Abstammungen gedeutet werden können. Die enorme Häufigkeit solcher Parallelentwicklungen ist aus evolutionärer Perspektive auf der Basis von zukunftsblinden Mutations- und Selektionsprozessen unerwartet. Daher weichen Evolutionsbiologen oft mit dem Hinweis auf spezifizierte „ökologische Notwendigkeiten", Entwicklungszwänge oder gar zufällige Prozesse aus, wenn es um die Vielfalt an Konvergenzen zu Krokodilen geht. Dabei gilt es aber zu bedenken: Selektionsdrücke (d. h. notwendige Überlebensvorteile) wie in Bezug auf hydrodynamische Körperformen, gewisse Zahnformen und Schnauzenformen, hohe Beißkraft, Hautpanzerung etc. an sich erzeugen noch keine neuen Strukturen; sie helfen lediglich dabei sie zu erhalten und ggf. anzupassen.

Hier wäre eine umfassendere Zusammenschau dieser Konvergenzen aus Evolutionsperspektive wünschenswert, da solche Konvergenzen von Evolutionsbiologen in vielen Fällen eher wie Anomalien behandelt werden, obwohl sie ein *systematischer* Befund der Erdgeschichte sind. Konvergenzen begleiten Evolutionsbiologen auf Schritt und Tritt – dies trifft nicht nur auf Konvergenzen des Krokodil-Ökotyps auf, sondern überhaupt auf die mutmaßliche Evolutionsgeschichte der Wirbeltiere insgesamt (vgl. BENTON 2024).[17]

Um zu belegen, dass es einen Stammbaum der Lebewesen tatsächlich gab, müssten Evolutionsbiologen in Zukunft konkrete evolutionäre Zwischenschritte und Selektionsdrücke nachweisen oder wenigstens plausibel machen – doch davon ist man in der Evolutionsbiologie in Bezug auf krokodilartige Archosaurier derzeit weit entfernt.

Nicht selten verweist man diesbezüglich auf den „lückenhaften Fossilbericht", der die notwendigen Übergangsformen nicht oder noch nicht freigegeben habe. Allerdings ist die Fossilüberlieferung aus evolutionärer Perspektive ohnehin zu einem gewaltigen Umfang (99 bis 99,997 %) „lückenhaft" und dass auch aufgrund der Forschungsgeschichte nicht damit zu rechnen ist, dass sich das noch deutlich ändert (siehe dazu SCHOLL 2024a; 2025).

Die hier angesprochenen Probleme der Evolutionsmodelle sind systematischer Natur. Man könnte sie auch alternativ so deuten, dass zwischen verschiedenen systematischen Gruppen auf mittlerer Ebene (gemeint sind damit in der Regel Familien bzw. Ordnungen) gar keine tatsächlichen Abstammungsverhältnisse bestehen. Diese Einheiten wie Familien könnte man demnach als getrennt geschaffene Schöpfungseinheiten (Grundtypen) deuten. Diese waren mit vielfältigen genetischen Anpassungsmechanismen ausgestattet und passten sich je nach Umweltbedingungen durch Rekombination, Selektion, Epigenetik und auch Mutation an. Wenn es die globalen Umweltbedingungen zuließen, konnten aus Schöpfungsperspektive einige Gruppen sich so vermehren und so ausbreiten, dass sie eine ausreichende Chance hatten, auch fossil überliefert zu werden (vgl. STEPHAN 2002; 2015). Dafür mussten sie sich insbesondere in Regionen (wie z. B. Küstenregionen und Tieflandgebieten) aufhalten, in denen geologische Bedingungen eine Fossilisierung und eine Erhaltung (vs. Erosion) ermöglichten.

Geht man davon aus, dass die Fossilüberlieferung im wesentlichen ökologische Ausbreitungsstadien (sogenannte Megasukzessionen) widerspiegelt (Übersicht bei SCHOLL 2026, preprint), dann kann man sich das in Bezug auf den Krokodilökotyp so vorstellen: Die ökologische Nische für lauernde Flachwasserräuber mit großem, flachem Maul und vielen Zähnen (und weiteren parallelen Anpassungen) war demzufolge in der Erdgeschichte so vielversprechend (vgl. HALLIDAY 2024, 216), dass immer wieder neue Tiergruppen diese in großen Regionen dominierten. Starb eine dieser Gruppen aus bzw. änderten sich die Umweltbedingungen, konnten andere Gruppen sich ausbreiten und diese Nischenräume besetzen. Die Fossilüberlieferung zeigt uns in dieser Deutung immer nur die jeweils in den fossil überlieferten Lebensräumen dominanten Gruppen. Die anderen Grundtypen lebten in anderen, fossil nicht überlieferten Lebensräumen – solange, bis sie größere Nischenräume erfolgreich besetzen konnten (vgl. STEPHAN 2002).

Tab. 1 Zusammenfassung der Gruppen einiger krokodilartiger Ökotypen im Verlauf der Erdgeschichte (ungefähre Angaben) in alphabetischer Auflistung. Die Nennung einer Gruppe bedeutet nicht zwangsläufig, dass diese zwingend im Flachwasser als Lauerjäger jagte, sondern nur, dass sie gewisse dafür taugliche Anpassungen aufwies bzw. Ähnlichkeiten mit heutigen Krokodilen im Körperbau besaß. Die Taxa umschließen zudem nicht alle im evolutionären System eingegliederten Untergruppen. Die eckigen Klammern geben die systematische Ähnlichkeit zu heutigen Krokodilen (fett) wider.

Geologisches System	Gruppen mit krokodilartigen Ökotypen
Quartär 0–2,59 MrJ	**Heutige Krokodile [13]**, Flussdelfine [3]
Neogen 2,59–23,03 MrJ	Choristodera [7], **Heutige Krokodile [13]**, Flussdelfine [3]
Paläogen 23,03–66 MrJ	Choristodera [7], **Heutige Krokodile [13]**, sonstige Neosuchia [12], Notosuchia [11], Tethysuchia [11?]
Kreide 66–145 MrJ	Choristodera [7], Neosuchia [12], Notosuchia [11], Spinosauridae [8], Temnospondyli [1?], Thalattosuchia [11?], Tethysuchia [11?]
Jura 145–201 MrJ	Choristodera [7], Neosuchia [12], Notosuchia [11], Pleurosauridae [6], Temnospondyli [1?], Thalattosuchia [11?], Tethysuchia [11?]
Trias 201–252 MrJ	Chroniosuchia [2?], Hupehsuchia [4], Phytosauria [9], Poposauroidea [9], Proterochampsia [7], „Rauisuchia"[9], Temnospondyli [1?]
Perm 252–299 MrJ	Chroniosuchia [2?], Embolomeri [2?], Mesosauria [4], Temnospondyli [1?]
Karbon 299–359 MrJ	Embolomeri [2?], Stegocephali [0], Temnospondyli [1?]
Devon 359–419 MrJ	Elpistostegalia [0], Embolomeri [2], Stegocephali [0]
Silur 419–443 MrJ	Unteres Erdaltertum: Quasi nur marine Fossilien mit Ausnahme von einigen kleinen mutmaßlich landlebend Pflanzen und landlebender Gliederfüßer in Küstengebieten; keine Tetrapoda fossil bekannt (vgl. SCHOLL 2026, preprint)
Ordovizium 443–485 MrJ	
Kambrium 485–541 MrJ	

Ein Blick auf die Erdgeschichte (Tab. 1) zeigt, dass es quasi seit Beginn der fossilen Überlieferung der Tetrapoden immer Krokodilökotypen in der einen oder anderen Form gab. Da evolutionäre Modelle auf der Basis experimentell belegbarer Evolutionsmechanismen für diesen Befund bisher scheitern, lässt sich daraus ein bisher wenig beachtetes Schöpfungsindiz ableiten, das man als die *ökologische Redundanz von Grundtypen* bezeichnen könnte.

Bekannter ist die *Funktionale Redundanz in der Genetik* – damit bezeichnet man das häufig auftretende Phänomen, dass für den Funktionsausfall eines Gens dadurch vorgesorgt ist, dass andere Gene einspringen und die Funktion (wenigstens einigermaßen) ersetzen können. Bezieht man dieses Prinzip auf die Krokodilökotypen in der Erdgeschichte so könnte man ökologische Redundanz analog verstehen: Es gibt geschaffene Grundtypen, die eine genetisch entsprechende Programmierung aufweisen, um die ökologische Nische der Flachwasserräuber in Ökosystemen zu übernehmen (siehe hierzu Abschnitt 1), wenn diese von den vorher dominierenden Grundtypen nicht mehr ausgefüllt werden können. Die gerade nicht vorherrschenden Grundtypen lebten bis zu diesem Zeitpunkt zurückgezogen in fossil nicht überlieferten Lebensräumen bzw. Refugien.

Man könnte sogar spekulieren, dass sie gewisse durch Epigenetik bzw. „springende Gene“ (*Transposons*) verursachte genetische Module besaßen, die erst „angeschaltet“ wurden, als die Umweltbedingungen entsprechend passend wurden.

Eine solche ökologische Redundanz von verschiedenen Ökotypen wie den Krokodilökotypen über die Erdgeschichte ist insbesondere daher von Bedeutung, da die geologische Säule eine Tatsache mit großer Gewissheit offenbart: Es gab gewaltige, geologische, klimatische und ökologische Änderungen im Verlauf der Erdgeschichte – und doch sollte die Erde von der Schöpfung an und auch nach Sündenfall und Sintflut bis zum Endgericht immer von funktionierenden Ökosystemen samt Tieren und Menschen bevölkert werden (siehe Genesis 1, 22+28; 8,17; 9,1+7; vgl. SCHOLL 2026, preprint).

6. Literatur

AHLBECK PE & CLACK JA (2006) A firm step from water to land. Nature *440*, 747–749.

BALLELL A et al. (2019) Convergence and functional evolution of longirostry in Crocodylomorphs. Palaeontology *62*, 867–887.

BENTON MJ (2024) Vertebrate Palaeontology. Fifth Edition. Wiley. Ebook.

BEZNOSOV PA et al. (2019) Morphology of the earliest reconstructable tetrapod *Parmastega aelidae*. Nature *574*, 527–531, hier in folgender Version: https://typeset.io/pdf/morphology-of-the-earliest-reconstructable-tetrapod-p9k5fvaeb9.pdf.

BRAZAITIS P, REBELO G & YAMASHITA C (1998) Distribution of *Caiman crocodilus crocodilus* and *Caiman yacare* populations in Brazil. Amphibia-Reptilia *19*, 193–201.

BROCHU C (2001) Crocodylian Snouts in Space and Time: Phylogenetic Approaches Toward Adaptive Radiation. Amer. Zool. *41*, 564–585, https://www.researchgate.net/publication/31503559.

BRUSATTE S (2019) The Rise and Fall of the Dinosaurs. A New History of a Lost World. E-Book Picador.

BUCHWITZ M, FOTH C, KOGAN I & VOIGT S (2012) On The Use Of Osteoderm Features In A Phylogenetic Approach On The Internal Relationships Of The Chroniosuchia (Tetrapoda: Reptiliomorpha). Palaeontology *55*, 623–640.

Campbell MA et al. (2025) Quantifying the ecological role of crocodiles: A 50-year review of metabolic requirements and nutrient contributions in northern Australia. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 292(2042), 1–12.

CHEN J & LIU J (2020) The youngest occurrence of embolomeres (Tetrapoda: Anthracosauria) from the Sunjiagou Formation (Lopingian, Permian) of North China. Foss. Rec. *23*, 205–213, https://doi.org/10.5194/fr-23-205-2020.

CICADE GM (2019) Phylogenetic review of Alligatoridea (Crocodylia) and taxonomic review of the species of the Caimaninae clade. Doctoral Thesis. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, https://doi.org/10.11606/T.59.2020.tde-11122019-124833.

DELFINO et al. (2020) Old African fossils provide new evidence for the origin of the American crocodiles. Sci. Rep. *10*, 11127.

ERICKSON GM et al. (2012) Insights into the Ecology and Evolutionary Success of Crocodylians Revealed through Bite-Force and Tooth-Pressure Experimentation. PLoS ONE 7(3): e31781.

FELICE RN, POL D & GOSWAMI A (2021) Complex macroevolutionary dynamics underly the evolution of the crocodyliform skull. Proc. R. Soc. B *288*, 20210919.

FITZSIMMONS NN et al. (2002) Identification of purebred *Crocodylus siamensis* for reintroduction in Vietnam. Journal of Experimental Zoology *294*, 373–381.

FORTUNY J, MARCÉ-NOGUÉ J, GIL L & GALOBART À (2012) Skull Mechanics and the Evolutionary Patterns of the Otic Notch Closure in Capitosaurs (Amphibia: Temnospondyli). The Anatomical Record *295*, 1134–1146.

IERE: Institute for Environmental Research and Education (2025) How do crocodiles benefit the environment?, vom 03.06.2025, https://iere.org/how-do-crocodiles-benefit-the-environment/.

JIANG B et al. (2023) Extended embryo retention and viviparity in the first amniotes, Nat. Ecol. Evol. *7*, 1131–1140.

GROH SS, UPCHURCH P, BARRETT PM & DAY JJ (2020) The phylogenetic relationships of neosuchian crocodiles and their implications for the convergent evolution of the longirostrine condition. Zool. J. Linn. Soc. *188*, 473–506.

HALLIDAY T (2024) Urwelten. Eine Reise durch die ausgestorbenen Ökosysteme der Erdgeschichte. Ullstein Taschenbuch. ISBN: 9783446272682.

HENNIGAN T (2014) An initial estimate toward identifying and numbering the Ark Turtle and Crocodile Kinds. Answers Research Journal *7*, 1–10.

KARL HV, GRÖNING E & BRAUCKMANN C (2007) The Mesosauria in the collections of Göttingen and Clausthal: Implications for a modified classification. Clausthaler Geowissenschaften 6, 63–78. Clausthal-Zellerfeld, https://www.researchgate.net/publication/286871120.

KEQIN G et al. (2000) Exceptional fossil material of a semiaquatic reptile from China: The resolution of an enigma. Journal of Vertebrate Paleontology *20*, 417–421.

KLIGMAN BT et al. (2023) Triassic stem caecilian supports dissorophoid origin of living amphibians. Nature *614*, 102–107.

LAUTENSCHLAGER S & BUTLER RJ (2016) Neural and endocranial anatomy of Triassic phytosaurian reptiles and convergence with fossil and modern crocodylians. PeerJ *4*, e2251.

LEMANIS R et al. (2019) Comparative biomechanical analysis demonstrates functional convergence between slender-snouted Crocodylians and phytosaurs. PeerJ Preprints, https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27476v1.

LI C et al. (2006) An unusual archosaurian from the marine Triassic of China. Naturwissenschaften *93*, 200–206.

LI Y et al. (2007) The Complete Mitochondrial Genome of Salt-water Crocodile (*Crocodylus porosus*) and Phylogeny of Crocodylians. JGG *34*, 119–128, doi: 10.1016/S1673-8527(07)60013-7.

MAURO DS (2010) A multilocus timescale for the origin of extant amphibians. Mol. Phyl. Evol. *56*, 554–561.

MAN Y, YISHU W, PENG Y & WU X (2011) Crocodylian phylogeny inferred from twelve mitochondrial protein-coding genes, with new complete mitochondrial genomic sequences for *Crocodylus acutus* and *Crocodylus novaeguineae*. Mol. Phyl. Evol. *60*, 62–67.

MANS DRA et al. (2020) Exploring the global animal biodiversity in the search for new drugs -Amphibians. J. Transl. Sci. *7*, 1–17.

MARJANOVIĆ D & LAURIN M (2019) Phylogeny of Paleozoic limbed vertebrates reassessed through revision and expansion of the largest published relevant data Matrix. PeerJ *6*, e5565.

MARSICANO CA, WILSON JA & SMITH RMH (2014) A Temnospondyl Trackway from the Early Mesozoic of Western Gondwana and Its Implications for Basal Tetrapod Locomotion. PLoS ONE 9(8): e103255.

MATSUMOTO R, FUJIWARA S & EVANS SE (2021) Feeding behaviour and functional morphology of the neck in the long-snouted aquatic fossil reptile *Champsosaurus* (Reptilia: Diapsida) in comparison with the modern Crocodylian *Gavialis gangeticus*. J. Anat. *240*, 893–913.

MCALILEY LR et al. (2006) Are crocodiles really monophyletic?—Evidence for subdivisions from sequence and morphological data. Mol. Phyl. Evol. *39*, 16–32.

MILNER AR (1987) The Westphalian tetrapod fauna; some aspects of its geography and ecology. Journal of the Geological Society *144*, 495–506.

MOSER M & SCHOCH R (2007) Revision of the type material and nomenclature of Mastodonsaurus giganteus (Jaeger) (Temnospondyli) from the Middle Triassic of Germany. Palaeontology *50*, 1245–1266.

MURRAY CM, CROTHER BI & DOODY JS (2020) The evolution of Crocodylian nesting ecology and behavior Ecology and Evolution *10*, 131–149.

MÜLLER RT et al. (2025) Osteology, taxonomy and phylogenetic affinities of a new pseudosuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Brazil. Journal of Systematic Palaeontology *23*, 1.

NESBITT S & NORELL MA (2006) Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). Proc. R. Soc. B *273*, 1045–1048.

NOVAS FE et al. (2025) A new large hypercarnivorous crocodyliform from the Maastrichtian of Southern Patagonia, Argentina. PLoS One 20(8): e0328561.

NUÑEZ DEMARCO P, MENEGHEL M, LAURIN M & PIÑEIRO G (2018) Was *Mesosaurus* a Fully Aquatic Reptile? Front. Ecol. Evol. *6*, 109.

PACHECO-SIERRA G & AMAVET PS (2021) Hybridization and Speciation Among New-World Crocodylian Species. In: ZUCOLOTO RB, AMAVET PS, VERDADE LM & FARIAS IP (eds.) Conservation Genetics of New World Crocodylians, 171–183. Springer, Cham, https://doi.org/10.1007/978-3-030-56383-7_7.

PACHECO-SIERRA G et al. (2018) Ancestral Hybridization Yields Evolutionary Distinct Hybrids Lineages and Species Boundaries in Crocodiles, Posing Unique Conservation Conundrums. Front. Ecol. Evol. *6*, 138.

PARK T et al. (2019) Convergent evolution in toothed whale cochleae. BMC Evolutionary Biology *19*, 195.

RAWSON JRG et al. (2024) Widespread convergence towards functional optimization in the lower jaws of crocodile-line archosaurs. Proc. R. Soc. B *291*, 20240720.

ROSS MR (2014) Fossil Baramins on Noah's Ark: The "Amphibians". Answers Research Journal *7*, 331–355, www.answersingenesis.org/contents/379/arj/v7/fossil_baramins_Noah's Ark_amphibians.pdf.

ROSSMANN T (2000a) Ungewöhnliche Krokodilkonstruktionen der Vorzeit: 1. Säugetierähnliche Krokodile. Stud. Integr. J. *7*, 34–36.

ROSSMANN T (2000b) Ungewöhnliche Krokodilkonstruktionen der Vorzeit: 2. Krokodile mit Knackzähnen. Stud. Integr. J. *7*, 82–84.

RINEHART LF et al. (2023) Skull and jaw shape as indicators of trophic guild association in temnospondyl amphibians and other aquatic predators. In: LUCAS et al. (2023) Fossil Record 9. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 94.

SACHßE H & JAHN T (1999) Krokodile. Lexikon der Biologie. Spektrum, https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/krokodile/37428.

SCHOLL B (2022) Widersprüchliche Zahnevolution. Ausgestorbene Reptilien und Säugetiere widersetzen sich Stammbaumrekonstruktionen. Stud. Integr. J. *29*, 72–79.

SCHOLL B (2024a) Die ältesten fossilen Fische: Große Vielfalt seit Beginn der fossilen Überlieferung. W+W-Onlineartikel Stand 08.08.2024, https://www.wort-und-wissen.org/artikel/die-aeltesten-fossilen-fische/.

SCHOLL (2024b) Umfassende Konvergenzen bei Delfinen. Stud. Integr. J. *31*, 63f.

SCHOLL B (2025) Lückenhafte Fossilüberlieferung. Genesisnet-Artikel vom 17.03.2025, https://genesis-net.de/x/1-7/lueckenhafte-fossilueberlieferung/.

SCHOLL B (2026) Sintflut und Ökologie. Teil 1: Grundsätzliche ökologische Überlegungen zu Fossilabfolge und Sintflutmodellen. W+W Diskussionsbeitrag, preprint.

SELLÉS AG et al. (2020) A small cretaceous crocodyliform in a dinosaur nesting ground and the origin of sebecids. Sci. Rep. *10*, 15293.

SRIKULNATH K, THAPANA W & MUANGMAI N (2015) Role of Chromosome Changes in *Crocodylus* Evolution and Diversity. Genomics Inform. *13*, 102–111.

STEPHAN M (2002) Der Mensch und die geologische Zeittafel. Warum kommen Menschenfossilien nur in den obersten geologischen Schichten vor? SCM Hänssler.

STEPHAN M (Hrsg.) (2015) Sintflut und Geologie. Schritte zu einer biblisch-urgeschichtlichen Geologie. 4. Aufl. SCM Hänssler.

STEYER JS et al. (2006) The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. IV. *Nigerpeton ricqlesi* (Temnospondyli: Cochleosauridae), and the Edopoid Colonization of Gondwana. J. Vertebr. Paleontol. *26*, 18–28.

SUES HD, DESOJO JB & EZCURRA MD (2013) Doswelliidae: a clade of unusual armoured archosauriforms from the Middle and Late Triassic. In: NESBITT SJ, DESOJO JB & IRMIS RB (eds.) Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin. Geological Society, London, Special Publications *379*, 49–58, https://doi.org/10.1144/SP379.13.

TABORA JAG et al. (2012) Detection of *Crocodylus mindorensis* x *Crocodylus porosus* (Crocodylidae) hybrids in a Philippine crocodile systematics Analysis. Zootaxa 3560(3560):1–31, doi: 10.11646/zootaxa.3560.1.1.

THEWISSEN JGM, COOPER LN, GOERGE JC & BAJPAI S (2009) From Land to Water: the Origin of Whales, Dolphins, and Porpoises. Evo. Edu. Outreach *2*, 272–288.

THEWISSEN JGM & BAJPAI S (2001) Whale origins as a poster child for macroevolution. BioScience *51*, 1037–1049, https://www.researchgate.net/publication/232682716.

VULLO R, ALLAIN R & CAVON L (2016) Convergent evolution of jaws between spinosaurid dinosaurs and pike conger eels. Acta Palaeontol. Pol. *61*, 825–828.

WALSH S (2021) Angela Milner (1947–2021). Nat. Ecol. Evol. *5*, 1561–1562.

WEAVER JP et al. (2008) Genetic characterization of captive Cuban crocodiles (*Crocodylus rhombifer*) and evidence of hybridization with the American crocodile (*Crocodylus acutus*). J. Exp. Zool. A Ecol. Genet. Physiol. 309, 649–660.

WEEMS RE (1980) An Unusual Newly Discovered Archosaur from the Upper Triassic of Virginia, U. S. A. Transactions of the American Philosophical Society *70*, 7, 1–53, https://www.researchgate.net/publication/270069424.

WEI W et al. (2022) The Reproductive Characteristics of the First-generation Hybrid Derived from Three Introduced Purebred Crocodile Species. Current Herpetology *41*, 101–113.

WILBERG EW, TURNER AH & BROCHU CA (2019) Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. Sci. Rep. *9*, 51.

YUN C (2024) Spinosaurs as Phytosaur mimics: A case of convergent evolution between two extinct archosauriform clades. Acta Palaeontologica Romaniae *20*, 17–29.

Danksagung

Ich danke Christopher SCHOLL für den ursprünglichen Impuls für diesen Artikel. Außerdem danke ich Dr. Reinhard Junker und Ao. Univ. Prof. Dr. Rupert Palme für die Durchsicht. Alle möglichen Fehler verantwortet natürlich der Autor selbst.

Anmerkungen

[1] Vgl. https://enviroliteracy.org/animals/which-crocodile-ate-300-people/.

[2] Für den ganzen Abschnitt: HENNIGAN 2014; SACHßE & JAHN 1999.

[3] Auch von NOVAS et al. (2025, 23) wird auf Konvergenzen innerhalb der Notosuchia bzw. Crocodyliformes Bezug genommen: „Die Entdeckung des Notosuchier *Kostensuchus* gen. nov., dessen postkraniale Merkmale auf eine abgespreizte Haltung der Gliedmaßen hindeuten, zusammen mit den zuvor für andere Peirosaurier-Linien (d. h. Mahajangasuchidae, Itasuchidae […]) beschriebenen aquatischen Anpassungen, deutet darauf hin, dass sich Anpassungen an eine eher aquatische Lebensweise innerhalb der Peirosaurier möglicherweise mehr als einmal und konvergent mit den Eusuchiern entwickelt haben. […] Die neuen anatomischen Informationen, die durch *Kostensuchus* gen. nov. bereitgestellt werden, geben Aufschluss sowohl über die Ähnlichkeiten als auch über die Unterschiede zwischen den breitschnäuzigen Peirosauriden und den Baurusuchiden, der anderen Klade von Crocodyliformes, die sich während der Kreide in Gondwana unabhängig zu Spitzenprädatoren entwickelt hat." In einer zweiteiligen Serie hat sich auch Torsten ROSSMANN (2000a; b) im Jahr 2000 im *Studium Integrale Journal* mit der Vielzahl an ungewöhnlichen Krokodilkonstruktionen aus der Vorzeit beschäftigt. Er weist darauf hin, dass die Notosuchier [11] *Malawisuchus* und *Chimaerasuchus* aus der Unterkreide säugetierähnliche mehrhöckrige Backenzähne in der hinteren Kieferregion besitzen (ROSSMANN 2000a). *Malawisuchus* wiederum weist „einige oberflächliche Gemeinsamkeiten, wie z.B. die Gebißspezialisierung, die geringe Körpergröße und die kurze Schnauze" auf mit dem Therapsiden (säugetierähnlichen Reptil) *Thrinaxodon* (ROSSMANN 2000a). Dementsprechend ergeben verschiedene phylogenetische Analysen bei *Malawisuchus* und ähnlichen „Krokodilen" (heute Crocodylomorpha) keine eindeutige Abstammungsgeschichte (vgl. ebd., Abb. 3).

[4] Darüber hinaus weisen die Notosuchia noch in eine ganz andere Richtung unerwartete Konvergenzen auf: „Die Notosuchia-Krokodile umfassten viele Formen mit bemerkenswerten Konvergenzen zu säugetierähnlichen Strukturen und Lebensweisen. Eine der seltsamsten ist *Simosuchus* aus der späten Kreidezeit Madagaskars" (Benton 2024, 358).

[5] BENTON (2024, 216f) schreibt über den Ornithosuchiden *Ornithosuchus* (Abb. 3A) „Er hat einen schlanken Körperbau und lange Hinterbeine, die wahrscheinlich sowohl für die Fortbewegung auf allen Vieren als auch auf zwei Beinen geeignet waren. Oberflächlich betrachtet sieht *Ornithosuchus* wie ein Dinosaurier aus, aber viele Pseudosuchia entwickelten in der späten Trias ähnliche Merkmale wie Dinosaurier." Die Tatsache, dass Konvergenzen hier häufig auftraten, ist aber noch keine evolutionäre Ursachenklärung.

[6] So schreiben auch SELLES et al. (2020, 6), dass die konvergente Evolution unter Crocodyliformes weit bekannt ist und dass viele Belege zeigen, dass ökomorphologische Anpassungen wie die gleiche Ernährungsnische relevanter sein können als phylogenetische Signale.

[7] „Although extant crocodyliforms indeed exhibit much less phenotypic variation than their extinct relatives, […]. Indeed, modern crocodiles are among the fastest evolving species in the clade" (FELICE et al. 2021, 7).

[8] „*Ogresuchus* [*Sebecosuchia*] convergently shares with *Baurusuchus* [Baurusuchidae] and *Campinasuchus* [Baurusuchidae] the conditions of five maxillary teeth and aligned large neurovascular foramina on lateral maxillary surface, respectively" (SELLES et al. 2020, 6).

[9] Nicht nur zu Krokodilen, sondern auch zu Dinosauriern weisen die Poposauroidea laut MÜLLER et al. (2025, 1f) zahlreiche Konvergenzen auf: „Viele Merkmale der Poposauroiden, wie die aufrechte Körperhaltung, die Fortbewegung auf zwei Beinen und die schnabelartigen Kiefer, entwickelten sich konvergent mit denen der Dinosaurier (und umgekehrt) und spiegeln ähnliche ökologische Anpassungen wider". Übrigens gibt es auch eine „extreme Konvergenz in verschiedenen Skelettregionen" bzw. im Körperbauplan von dem Poposauroidea *Effigia okeeffeae* und den Ornithomimidae aus der Gruppe der Theropoden-Dinosaurier (Raubsaurier), die aber nichts mit dem Krokodil-Typ zu tun hat (NESBITT & NORELL 2006, 1045). Die dortige Liste der Konvergenzen von *Effigia* ist beachtlich – nämlich Konvergenzen mit (S. 1047): „(i) Dinosauria. Reduction of arm/leg ration, postfrontal absent, 'offset femoral head', elongated parabasisphenoid. (ii) Neotheropoda. Enlargement of the preacetabular process of the ilium, incorporation of additional sacral vertebrae, hollow limbs, 'antitrochanter', present on the ilium, fusion of sacral vertebrae into rigid rod, fusion of the sacral neural arches, left and right oppression of the ischium, cervical vertebra pleurocoels. (iii) Coelurosauria. Increased pubic boot size, elongated prezygapophyses in distal caudal vertebrae, preacetabular fossa. (iv) Ornithomimosauria. Enlargement of the orbit, posteroventral rotation of the squamosal, anteroventrally angled quadrate, lacrimal–frontal contact absent. (v) Clade within Ornithomimosauria. Posterior directed process on each diapophysis of the posterior cervical vertebrae, edentulous jaws."

[10] „Other potentially aquatic modifications of *Q. mixtus* include (1) a thinned platelike scapula and coracoid, (2) an elongate neck (the nine cervical vertebrae reaching 75% of the trunk length and, together with the skull, over 120% of the latter) with long and slender cervical ribs, and (3) small-sized dorsal osteoderms in the neck and trunk regions but absent in the tail region. Feature 1 is very common in marine reptiles, such as sauropterygians [...], ichthyosaurs [...], and mosasaurs [...]. Feature 2 is only seen in marine protorosaurs such as *Tanystropheus* [...] and *Dinocephalosaurus* [...] among the Triassic reptiles. Feature 3, a reduction of dermal armor, is often seen in marine crocodyliforms, such as Jurassic metriorhychids that lacked osteoderms and in extant *C. porosus* in which dorsal osteoderms are reduced in size while postoccipital and ventral osteoderms are lost. In contrast, all known Triassic terrestrial archosaurians had a well-developed scapula with a high dorsal blade and a thick coracoid with an irregular shape, a short neck with short and stout cervical ribs, and one or two pairs of large dorsal osteoderms corresponding to each vertebra in all regions" (LI et al. 2006, 204f).

[11] „The astragalus and calcaneum are crocodile-like, with a hemicylindrical calcaneal condyle, broad calcaneal tuber shaft, and convex astragalar tibial facet" (LI et al. 2006, 204).

[12] WEEMS (1980, 35) zählt zahlreiche Unterschiede auf, betont aber auch folgende Gemeinsamkeiten von *Doswellia* mit

Krokodilen: „Crocodilians are similar to *Doswellia* in such skull characters as the lack of postfrontals, presence of squamosal 'horns', pterygoids which wholly or nearly obliterate the interpterygoid vacuity and are wrapped firmly around the braincase, well developed pterygoid processes on the quadrates and sculptured surfaces."

[13] SCHPAKOW (2020), https://www.nsta.org/science-scope/science-scope-january-2020/synthesizing-geologic-data-argument-plate-tectonic-theory, aufgerufen am 02.02.2025.

[14] BUCHWITZ et al. (2012, 637) führen detaillierter aus: „Comparing the evolutionary histories of chroniosuchians and crocodylomorphs, several similarities are noteworthy: basal chroniosuchians and many basal crocodylomorphs share craniocaudal series of interlocking dorsal osteoderms (paired in crocodylomorphs) in alignment with associated vertebrae […]. Osteoderm systems of this kind convergently arose in the context of a terrestrial lifestyle as they supported the trunk-carrying system in the course of raised gait on land […]. During the later course of evolution within both groups, more flexible osteoderm shields emerged through the stepwise loss of overlap and articulation features and the adaptation to a more aquatic habit was a driving factor behind this flexibility increase which facilitated swimming by means of lateral undulations of the trunk and tail."

[15] MOSER & SCHOCH (2007, 1247) führen übrigens noch weitere Konvergenzen über Labyrinthodontia (veraltetes Sammeltaxon) wie *Mastodonsaurus* auf, die allerdings nicht mit dem Krokodiltyp zusammenhängen: „Es stellte sich bald heraus, dass das namensgebende Merkmal, die labyrinthartige Zahnstruktur, auch bei den Rhipidistia-Fischen [Gruppe der Fleischflosser], ihren Vorfahren, und in gewissem Maße konvergent bei den Ichthyosauriern, *Lepisosteus* [Knochenhechten] und einigen Varaniden [Waranen] vorkommt".

[16] Dort finden sich weitere Konvergenzen in Bezug auf Delfine, die aber die Krokodile nicht betreffen.

[17] Vgl. hierzu Dutzende Beispiele aus BENTONs (2024) Standardwerk über Wirbeltier-Paläontologie auf folgenden Seiten: 67, 78f, 86, 134, 150, 164, 203, 211f, 253, 272f, 304, 309, 313, 315, 318, 331, 349, 355, 358, 413, 425, 434, 438, 442, 463, 465, 479, 484, 487, 494, 497, 502, 540, 543-545, 549, 551f, 557, 564 und 603.