

Speciation along rifting continental margins: a new Nothosaur from the Negev (Israël)

Spéciation le long des marges continentales : un nouveau Nothosaure dans le Néguev (Israël)

Olivier RIEPPEL¹, Jean-Michel MAZIN^{2*} and Eitan TCHERNOV³

¹ Dept. of Geology, The Field Museum, Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago, IL 60605-2496, USA;

² Laboratoire de géobiologie, Université de Poitiers, Faculté des sciences fondamentales et appliquées, 40, avenue du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers, France;

³ Department of Evolution, Systematics and Ecology, The Hebrew University, Berman-Lubin Buildings, Givat Ram, Jerusalem 91904, Israel

ABSTRACT

Middle Triassic Muschelkalk deposits in the Negev (Israel) yielded two endemic species of the sauropterygian reptile genus *Nothosaurus*, one of which is new. These two species of nothosaurs from the Nahal Ramon Basin provide evidence for cladogenesis in a newly opened habitat with resource partitioning between the daughter species. The two Nahal Ramon species are sister-taxa, and jointly they form the sister-clade of *Nothosaurus mirabilis* from the Germanic Muschelkalk. Cladistic analysis of nothosaur interrelationships supports the hypothesis of a Burgundy Gate, linking the Germanic Basin with the developing Neotethys during late Anisian and Ladinian times.

Keywords: Middle Triassic, Nothosaurs, Cladogenesis, Burgundy Gate

RÉSUMÉ

Le Muschelkalk du Néguev (Israël) a livré deux espèces endémiques du genre sauroptérygien Nothosaurus, dont l'une est nouvelle. Ces deux espèces, provenant du Bassin du Nahal Ramon, apportent des éléments en faveur d'une cladogenèse dans un habitat nouvellement ouvert, appuyée sur une partition des ressources alimentaires. Elles représentent deux taxons frères et constituent, ensemble, le clade-frère de Nothosaurus mirabilis du Muschelkalk germanique. Une analyse cladistique des relations au sein des nothosaures confirme l'hypothèse de la « Burgundy Gate » reliant le Bassin germanique à la Néotéthys en cours de développement, pendant l'Anisien terminal et le Ladinien.

Mots clés : Trias moyen, Nothosaures, Cladogenèse, Burgundy Gate

VERSION ABRÉGÉE

Les Eosauroptrygia se divisent en deux sous-clades majeurs, révélant des stratégies adaptatives différentes (Rieppel, 1997). Le premier clade (taxon non nommé), de diversité maximale pendant le Trias moyen, est restreint aux milieux littoraux, bassins de plates-formes internes et mers épicontinentales peu profondes. Il comprend les Pachypleurosaures, les Simosaures, les Nothosaures et les Lariosaures, et s'éteint lors des régressions du Trias supérieur (Hallam, 1981). Le second clade, celui

des Pistosauria, est peu diversifié dans les habitats littoraux et les mers épicontinentales du Trias moyen, mais envahit ensuite la mer ouverte avec les plésiosaures et pliosaures.

Pendant le Trias moyen (Anisien et Ladinien), la marge sud de la Téthys correspondait à une plate-forme épicontinentale peu profonde s'étendant du Levant aux régions ibérique, catalane, apulienne et sardo-provençale (Marcoux et al., 1993). Le Trias moyen marin du Nahal Ramon s'est déposé dans un

Note présentée par Yves Coppens

Note remise le 16 juin 1997, acceptée le 15 juillet 1997

* Correspondence and reprints. E-mail: jean-michel.mazin@cri.univ-poitiers.fr

bassin subsident (Freund et al., 1975), précédant le début d'ouverture de la branche sud de la Néotéthys, à l'Anisien supérieur (Garfunkel et Derin, 1984). Le Nahal Ramon a livré une faune riche provenant de deux niveaux stratigraphiques distincts, correspondant à deux épisodes transgressifs successifs. Le plus ancien niveau correspond au membre intermédiaire de la formation Gevanim (sommet de l'Anisien inférieur). Le niveau le plus récent représente le membre inférieur de la formation Saharonim (sommet de l'Anisien supérieur et Ladinien) (Druckman, 1974). Les sauroptérygiens de ce niveau incluent des placodontes cyamodontoïdes (Haas, 1975), de possibles restes de pachypleurosaur, un crâne incomplet et des restes post-crâniens de *Simosaurus* (Haas, 1981), des fragments de crâne et des restes post-crâniens de *Nothosaurus tchernovi* (Haas, 1980), le petit *Lariosaurus stenioei* (Haas, 1963) et un crâne d'une nouvelle espèce de nothosaure, décrit dans ce travail. Cette faune montre une remarquable affinité avec les sauroptérygiens du Trias moyen germanique (*Simosaurus*, *Nothosaurus* cf. *N. giganteus*) et alpin (*Lariosaurus*), suggérant l'existence d'une voie d'échanges, la « Burgundy Gate », entre le Bassin germanique et la plate-forme épicontinentale de la marge sud-téthysienne pendant l'Anisien supérieur et le Ladinien. Cette conception a été mise en doute par le concept de Domaine sépharade, qui rejette l'existence d'une telle communication, en s'appuyant sur le fait que les faunes d'invertébrés et de conodontes du Muschelkalk circumméditerranéen diffèrent radicalement de celles du Trias germanique (Hirsch, 1976, 1986). Notre récente révision des sauroptérygiens du Nahal Ramon, incluant la découverte d'une nouvelle espèce de *Nothosaurus* décrite dans le présent travail, complète les comparaisons fauniques par l'analyse des relations phylogénétiques. Cela conduit à admettre l'existence de la Burgundy Gate et indique une spéciation le long de la marge sud-téthysienne.

Sauropterygia Owen
Eosauropterygia Rieppel
Nothosauria Broili
Nothosauridae Baur

Nothosaurus baasi nov. sp.

Holotype : crâne presque complet, HJ-Pal.225, Hebrew University, Jérusalem.

Diagnose : Petite espèce (longueur condylobasale du crâne : 123,5 mm) avec un rostre relativement long et svelte ; narines relativement longues et étroites ; processus postérieur (nasal) du prémaxillaire rejoignant le frontal au niveau du bord antérieur de l'orbite ; court processus antérieur du nasal, ne bordant pas la totalité du bord médian de la narine ; processus postorbitaire antéro-ventral bordant le bord postéro-ventral de l'orbite ; préfrontal absent, ou bien fusionné au frontal ; jugal absent ; fosse temporale supérieure relativement réduite ; vomers fusionnés et s'étendant loin en avant dans la région rostrale ; dents maxillaires peu nombreuses (13).

Stratum typicum : Membre inférieur de la formation Saharonim, Anisien supérieur (Illyrien moyen et supérieur) ou Ladinien inférieur (Fassanien), Trias moyen.

Locus typicus : Nahal Ramon, Néguev, Israël.

Étymologie : espèce dédiée au professeur Georg Haas, qui initia l'étude des vertébrés fossiles du Trias moyen du Nahal Ramon.

Description morphologique

L'ossification complète de la région occipitale et du neurocrâne, la fusion partielle des vomers, ainsi que des préfrontaux et frontaux, confirment que ce spécimen est adulte, malgré sa petite taille (figure 1). Le rostre, relativement long et svelte, à bords latéraux presque parallèles, porte cinq paires de dents caniniformes prémaxillaires. D'autres caniniformes sont situées au niveau du bord postérieur des narines externes, par ailleurs relativement grandes. Les maxillaires portent 13 dents et s'étendent postérieurement jusqu'au tiers antérieur de la fosse temporale. Les prémaxillaires portent un long processus postérieur médian, qui rejoint le frontal au niveau du bord antérieur de l'orbite, séparant ainsi les longs et fins nasaux. La suture entre frontal et préfrontal est indistincte. Le postfrontal est triradié et constitue, avec le postorbitaire, l'étroite arcade postorbitaire. Le postorbitaire porte un processus antéroventral qui s'étend le long du bord ventral de l'orbite, jusqu'à son milieu. Le jugal est absent. Les fosses temporales supérieures sont relativement petites. L'arc supratemporal est formé du postorbitaire et du squamosal, ce dernier n'entrant pas en contact avec l'extrémité postérieure du maxillaire. Les vomers sont fusionnés antérieurement et s'étendent loin vers l'avant entre les prémaxillaires. Les palatins forment le bord postérieur de la narine interne. Il n'y a pas de gouttière choanale distincte sur les palatins. L'ectoptérygoïde est court et entre en contact avec le palatin par une large suture transversale très digitée. Le ptérygoïde porte un processus transverse faiblement développé qui, avec l'ectoptérygoïde, forme une aile (ecto-)ptérygoïde ventrale peu prononcée.

Les arcs neuraux rapportés à ce taxon (figure 2) sont caractéristiques des nothosaures, avec un zygosphène bipartite bien développé, mais présentent une neurépine relativement élevée.

Nothosaurus baasi est une espèce hautement autapomorphe, différant de toutes les autres espèces du genre (Rieppel et Wild, 1996). L'analyse cladistique des relations au sein des huit espèces de *Nothosaurus* reconnues valides montre que *N. baasi* est le taxon frère de *N. tchernovi* Haas, 1980, provenant aussi du Nahal Ramon. Ces deux nothosaures représentent le clade frère de *N. mirabilis* du Muschelkalk supérieur et du Keuper inférieur du Trias germanique (figure 3). D'autre part, *N. giganteus* apparaît comme le taxon frère de ces trois espèces.

Cette analyse suggère que ces deux espèces sœurs, *N. tchernovi* et *N. baasi*, partagent un ancêtre commun hypothétique avec *N. mirabilis*. Cette spéciation a dû s'opérer sur la marge nord du Gondwana (figure 3), soumise aux transgressions-régressions liées au dépôt du Muschelkalk local (Hirsch, 1984). Des dépôts du Muschelkalk sont connus dans le Sinaï (Haas, 1959), dans le Djebel Rehach en Tunisie (Gorce, 1960) et dans le Taurus occidental en Turquie (Beltan et al., 1979), parmi lesquels seule la localité tunisienne a livré des restes fragmentaires de nothosaures, probablement attribuables à une espèce indépendante (non nommée).

L'un des clades (par exemple *N. mirabilis*) issus de cet ancêtre commun a dû pénétrer le Bassin germanique lors d'une phase transgressive, via la Burgundy Gate. Son clade frère atteignit probablement le bassin du Nahal Ramon à la même période, proche de la limite Anisien-Ladinien, où il subit à son

tour une cladogenèse, aboutissant aux deux espèces *N. tchernovi* et *N. haasi* (figure 3). *N. tchernovi* a une taille adulte similaire à celle de *N. mirabilis*, avec qui il partage le grand nombre de dents maxillaires (24 à 26) et les fosses temporales supérieures relativement longues, indiquant un système mus-

culaire adducteur adapté à la prédation en milieu marin (Rieppel, 1994). A l'opposé, *N. haasi* est de taille adulte nettement plus modeste, avec un nombre de dents maxillaires plus réduit (13) et des fosses temporales supérieures plus réduites.

Introduction

Sauropterygia is a clad of Mesozoic marine reptiles which includes the durophagous placodonts and the Eosauropterygia. The Eosauropterygia divide into two major subclads of different adaptational strategies (Rieppel, 1997). One clad (unnamed taxon) remains restricted to nearshore or intraplatform basin habitats and to shallow epicontinental seas, its diversity peaking during the Middle Triassic. The clad, which includes pachypleurosaur, simosaurus, nothosaurs and lariosaurs, went extinct during the late Triassic eustatic marine regression period (Hallam, 1981). The sister-clad (Pistosauria) remained of low diversity in the nearshore habitats and epicontinental seas of the Middle Triassic, but rapidly invaded the open sea and diversified into the obligatory aquatic plesio- and pliosaurs dominant in the Jurassic and Cretaceous.

During the Middle Triassic (Anisian, Ladinian), the southern Tethyan margin was differentiated as an epicontinental shallow platform extending from the Levant of the eastern Mediterranean to the Iberian, Catalanian, Apulian and Sardo-Provençal regions of the western Mediterranean (Marcoux et al., 1993). The marine Middle Triassic (Muschelkalk) of Nahal Ramon in the Negev was deposited in a Basin which formed by rapid subsidence of a previously continental area (Freund et al., 1975). Subsidence preceded the onset of rifting in late Anisian times, which extended along what was to become the North African coast, separating Apulia from the African-Arabian plate and thus initiating the opening of the southern branch of the Neotethys (Garfunkel and Derin, 1984). The Nahal Ramon locality has yielded a rich sauropterygian fauna from two different stratigraphic levels, corresponding to two successive episodes of marine transgression. The earlier level represents the Middle Member of the Gevanim Formation (of upper lower Anisian age), the younger level represents the Lower Member of the Saharonim Formation (of late upper Anisian and Ladinian age; Druckman, 1974). The Sauropterygia from the younger deposits include cyamodontoid placodonts (Haas, 1975), possible pachypleurosaur remains, a fragmentary skull and postcranial remains of *Simosaurus* (Haas, 1981), skull fragments and postcranial remains of *Nothosaurus giganteus* or a species closely related to it, skulls and postcranial remains of *Nothosaurus tchernovi* (Haas, 1980), a new small nothosaur species to be described below, and the small *Lariosaurus stensioei* (Haas, 1963). This faunal composition shows a remarkable affinity to the Sauropterygia of the Germanic (*Simosaurus*, *Nothosaurus* cf. *N. giganteus*) and Alpine (*Lariosaurus*) Triassic of equivalent age, and thus suggests the presence of an open gateway (Burgundy Gate) linking the Germanic Basin to the epicontinental shallow platform which formed the southern Tethyan margin during late Anisian and Ladinian times. The conventional view that Mediterranean (Peritethyan) Triassic faunas comprise a mix of Germanic and Alpine faunal components has been challenged by the concept of a Sephardic faunal realm, which rejects the presence of the Burgundy Gate based on the observation that (stenohaline components of) invertebrate and conodont faunas from circummediterranean Muschelkalk deposits differ radically from those of the Germanic Triassic (Hirsch, 1986). Whereas previous paleobiogeographical analyses have been based on a purely numerical assessment of faunal affinities (Hirsch, 1976), our recent revision of the sauropterygians from Nahal Ramon, including the discovery of a new species of *Nothosaurus*, allows faunal comparison to be based on cladistic analyses of phylogenetic interrelationships of faunal components. These provide independent evidence for the existence of the Burgundy Gate, and further indicate cladogenesis at species level in intraplatform basins along rifting continental margins with habitat partitioning between the descendant daughter species.

teus) and Alpine (*Lariosaurus*) Triassic of equivalent age, and thus suggests the presence of an open gateway (Burgundy Gate) linking the Germanic Basin to the epicontinental shallow platform which formed the southern Tethyan margin during late Anisian and Ladinian times. The conventional view that Mediterranean (Peritethyan) Triassic faunas comprise a mix of Germanic and Alpine faunal components has been challenged by the concept of a Sephardic faunal realm, which rejects the presence of the Burgundy Gate based on the observation that (stenohaline components of) invertebrate and conodont faunas from circummediterranean Muschelkalk deposits differ radically from those of the Germanic Triassic (Hirsch, 1986). Whereas previous paleobiogeographical analyses have been based on a purely numerical assessment of faunal affinities (Hirsch, 1976), our recent revision of the sauropterygians from Nahal Ramon, including the discovery of a new species of *Nothosaurus*, allows faunal comparison to be based on cladistic analyses of phylogenetic interrelationships of faunal components. These provide independent evidence for the existence of the Burgundy Gate, and further indicate cladogenesis at species level in intraplatform basins along rifting continental margins with habitat partitioning between the descendant daughter species.

Sauropterygia Owen
Eosauropterygia Rieppel
Nothosauria Broili
Nothosauridae Baur
Nothosaurus haasi nov. sp.

Holotype: Hebrew University, Jerusalem, HUI-Pal. 2250: almost complete skull.

Diagnosis: A small species of *Nothosaurus* (condylobasal length of skull 123.5) with a relatively long and slender rostrum; relatively long and slender external nares; posterior (nasal) process of premaxilla meeting frontal at level of anterior margin of orbit; nasal without anterior process lining the entire medial margin of external nares; postorbital with anteroventral process lining the posteroventral margin of the orbit; prefrontal absent or fused to frontal; jugal absent; upper temporal fossae relatively small; vomers fused and extending far anteriorly into rostrum; low maxillary tooth count (13).

Referred material: HUI-Pal. 3723: partial skull; HUI-Pal. 321, 1487, 3881: dorsal neural arches. Stratum and Locus Typicus: Lower Member of the Saharonim Formation of Upper Anisian (Middle and Upper Illyrian) or Lower Ladinian (Fassanian) age, Middle Triassic, Nahal Ramon, Negev, Israel.

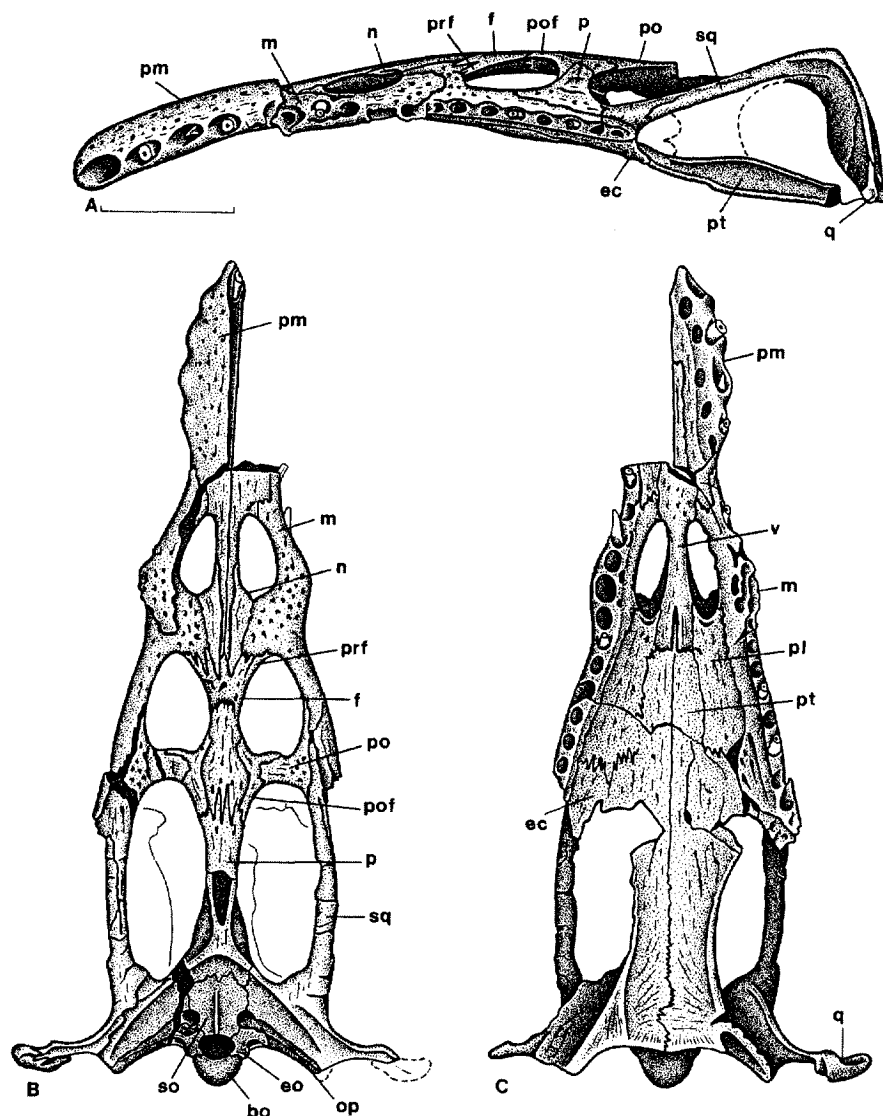


Figure 1. The skull of *Nothosaurus haasi* nov. sp. in left lateral (A), dorsal (B) and ventral (C) views. The scale bar equals 20 mm. Abbreviations: bo, basioccipital; eo, exoccipital; f, frontal; m, maxilla; n, nasal; op, opisthotic; p, parietal; pl, palatine; pm, premaxilla; po, postorbital; pof, postfrontal; prf, prefrontal; pt, pterygoid; q, quadrate; so, supraoccipital; sq, squamosal.

Le crâne de *Nothosaurus haasi* nov. sp. en vue latérale gauche (A), dorsale (B) et ventrale C. Échelle = 20 mm. bo, basioccipital; eo, exoccipital; f, frontal; m, maxillaire; n, nasal; op, opisthotique; p, pariétal; pl, palatin; pm, prémaxillaire; po, postorbitaire; pof, postfrontal; prf, préfrontal; pt, ptérygoïde; q, carré; so, supraoccipital; sq, squamosal.

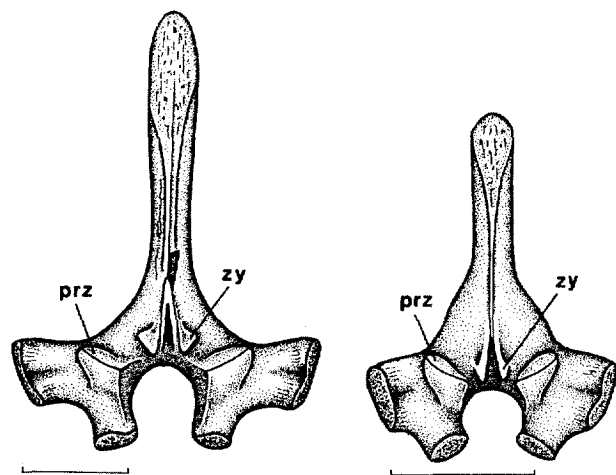


Figure 2. Dorsal neural arches referred to *Nothosaurus haasi* nov. sp., both in anterior view (the posterior view is not preserved). The scale bar equals 20 mm. Abbreviations: prz, prezygapophysis; zy, zygosphenes.

Arcs neuraux de la région dorsale rapportés à *Nothosaurus haasi* nov. sp., en vue antérieure (la vue postérieure n'est pas conservée). Échelle = 20 mm. Abréviations: prz, prézygapophyse; zy, zygosphène.

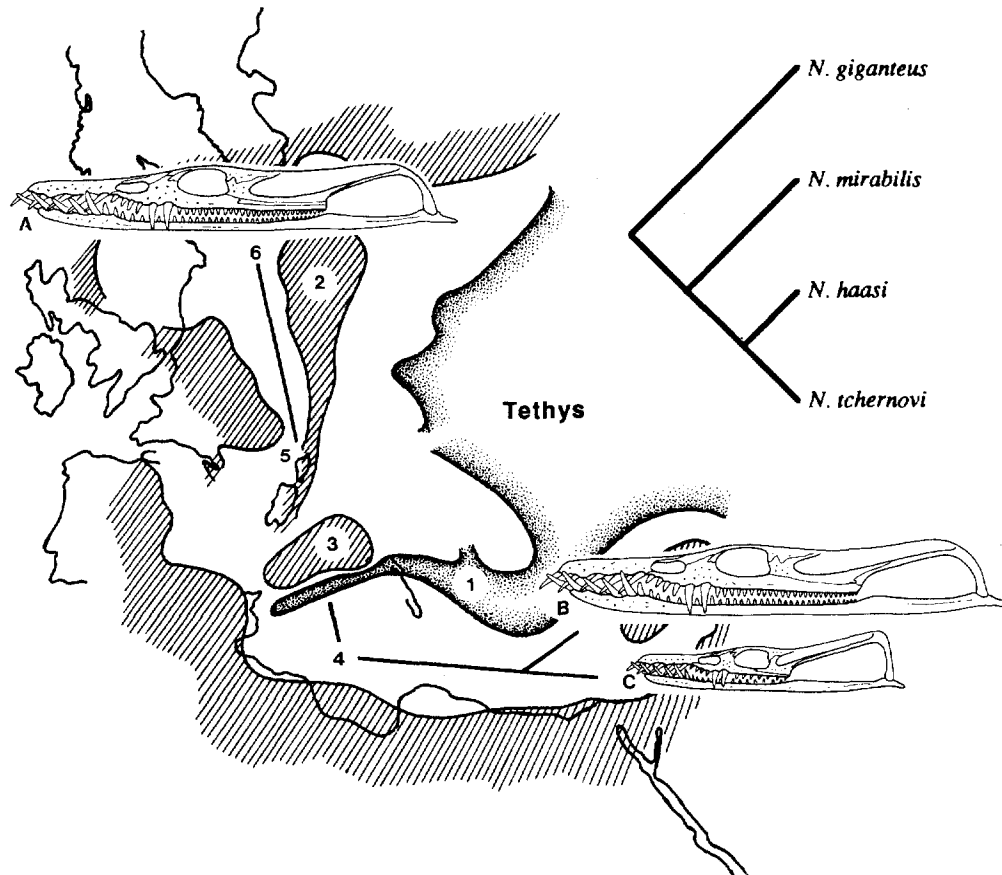


Figure 3. Phylogenetic relationships and late Anisian paleobiogeography (Marcoux et al., 1993) of the nothosaurs from the Muschelkalk of Nahal Ramon, Negev, Israel. A, *Nothosaurus mirabilis*; B, *Nothosaurus tchernovi*; C, *Nothosaurus haasi* n. sp. Stippled: deep ocean basins; hatched, exposed land surface; 1, southern branch of Neotethys; 2, Bohemian-Vindelician Massif; 3, Apennine carbonate platform; 4, Northern Gondwanan shelf (shallow platform); 5, Burgundy gate; 6, Germanic basin.

Relations phylogénétiques et paléobiogéographique de l'Anisien supérieur (Marcoux et al., 1993) des nothosaures du Muschelkalk du Nahal Ramon, Néguev, Israël. A, *Nothosaurus mirabilis*; B, *Nothosaurus tchernovi*; C, *Nothosaurus haasi* n. sp. En pointillés : bassins océaniques ; hachuré, terres émergées ; 1, branche sud de la Néotéthys ; 2, Massif bohémien ; 3, Plate-forme apennine ; 4, marge nord-gondwanienne (plate-forme peu profonde) ; 5, Burgundy Gate ; 6, Bassin germanique.

Etymology: Named after the late Prof. Georg Haas, who initiated the study of vertebrate fossils from the Muschelkalk of Nahal Ramon.

Morphological description

With a condylobasal skull length of 123.5 mm, *N. haasi* (figure 1) is notable for its small size. The complete ossification of the occiput and lateral braincase walls, as well as the partial fusion of prefrontal and frontal, and of the vomers, indicate adult status. The rostrum is relatively long, slender, with almost parallel lateral edges carrying five premaxillary fangs on either side. The rostral constriction is distinct. Paired maxillary fangs are located at the level of the posterior margin of the relatively large external nares. The maxilla reaches back to about the anterior third of the longitudinal diameter of the upper temporal fossa, and carries a total of 13 teeth. The premaxillae carry long posterior processes which meet the frontal at the level of the anterior margin of the orbit, thus separating the elon-

gated and slender nasals from each other. The sutural separation between frontal and prefrontal is indistinct. The postfrontal is an essentially triradiate bone, forming the relatively slender postorbital arch together with the postorbital. The postorbital carries an anteroventral process which extends along the ventral margin of the orbit to about its midpoint. The jugal is absent. The upper temporal fenestrae are relatively small. The upper temporal arch is formed by the postorbital and squamosal; the squamosal remains separate from the posterior end of the maxilla.

The vomers are fused anteriorly and extend far into the premaxillary rostrum. The palatine forms the posterior margin of the internal naris. There is no distinct choanal groove on the palatine. The ectopterygoid is a relatively short element, which meets the palatine in a broad, transversely oriented and deeply interdigitating suture. The pterygoid shows a weakly developed transverse process which, together with the ectopterygoid, forms a weakly pronounced ventral (ecto-)pterygoid flange. The pterygoid itself corresponds to the characteristic sauropterygian pattern.

The neural arches referred to that taxon (figure 2) are characteristically nothosaurian, with a well developed bipartite zygosphen fitting into the internally subdivided zygantrum of the preceding vertebra. The neural arches are noteworthy for their relatively high neural spine.

Nothosaurus haasi is a highly autapomorphic species, differing from all other species of its genus (Rieppel and Wild, 1996) by the characters enumerated in the diagnosis above. Cladistic analysis of interrelationships among the eight currently diagnosable species of *Nothosaurus* showed *N. haasi* to be the sister-taxon of the second, distinctly larger nothosaur from Nahal Ramon, *N. tchernovi* (Haas, 1980). Shared synapomorphies are the absence of a jugal, and of the absence of a depression on the anterior process of the maxilla lateral to the external naris with a foramen at its bottom for the exit of a lateral branch of the superior alveolar nerve, a character which is distinct in other species of *Nothosaurus*. The two nothosaurs from Nahal Ramon jointly represent the sister-clade to *Nothosaurus mirabilis*, known from the upper Muschelkalk and lower Keuper (upper Anisian and Ladinian) of the Germanic Triassic (figure 3). The three species share the relatively elongate, slender, and parallel edged rostrum, and tall neural spines within the dorsal region of the vertebral column. *N. giganteus* finally is the sister taxon to the latter three species, based on the relatively long and slender nasals, postfrontal broad posteriorly and interdigitating with the parietal in a transversely oriented suture, and the condylobasal skull length being 2.3–2.5 times the longitudinal diameter of the upper temporal fossa (reversed in *N. haasi*).

Cladistic relationships of *N. tchernovi* and *N. haasi* from Nahal Ramon (figure 3) suggest that these two sister-species must have shared a hypothetical common ancestor with *N. mirabilis* which underwent cladogenesis along the northern Gondwanan shelf (figure 3), subject to fluc-

tuations of marine transgression and regression which resulted in local formations of Muschelkalk deposits (Hirsch, 1984). Muschelkalk deposits are known from the Sinai (Haas, 1959), Djebel Rehach in Tunisia (Gorce, 1960), and in the western Taurus (Turkey) (Beltan et al., 1979). Of these deposits, only the Tunisian locality has yielded fragmentary *Nothosaurus* remains of a separate (unnamed) species with an autapomorphic rib structure, and with neural spines on the dorsal vertebrae of intermediate height.

One of the descendent clades (i.e., *N. mirabilis*) entered the Germanic Basin in the wake of a marine transgression which reached the Germanic Basin through the Burgundy Gate, and which put an end to the salinity crisis dominating the upper middle Muschelkalk. The sister-clade of *N. mirabilis* reached the Nahal Ramon Basin at an equivalent time, around the Anisian–Ladinian boundary. Within this basin, the clade again underwent cladogenesis, giving rise to two sister-species which differ structurally from one another in a way that suggests habitat partitioning (figure 3). *N. tchernovi* (condylobasal skull length 310 mm) is of similar adult size or slightly larger than *N. mirabilis*, and shares with the latter species the high number of maxillary teeth (24 to 26), and the relatively long supratemporal fossa indicative of a highly differentiated dual jaw adductor system adapted for aquatic feeding (Rieppel, 1994). By contrast, *N. haasi* is of much smaller adult size (condylobasal skull length 123.5 mm), with a distinctly lower maxillary tooth count (13, resulting in more widely spaced maxillary teeth), and with a relatively much shorter upper temporal fenestra indicative of a less differentiated dual jaw adductor system. Collectively, these differences of skull structure suggest habitat partitioning with respect to natural resources, in particular size and kind of food items.

Acknowledgements: The authors wish to thank Dr. H. Hagdorn (Ingelfingen) and Dr. F. Hirsch (Jerusalem), who freely shared their expertise in Triassic stratigraphy and paleobiogeography. This study was supported by NSF-grant DEB-9419675 (to O.R.) and by the CNRS (J.-M.M.).

REFERENCES

- Beltan L., Janvier P., Monod O. and Westphal F. 1979. A new marine fish and placodont reptile fauna of Ladinian age from southwestern Turkey, *Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Monatsh.*, 257–267.
- Druckman Y. 1974. The stratigraphy of the Triassic Sequence in southern Israel, *Geol. Surv. Isr. Bull.*, 64, 1–93.
- Freund R., Goldberg M., Weissbrod T., Druckman Y. and Derin B. 1975. The Triassic–Jurassic structure of Israel and its relation to the origin of the eastern Mediterranean, *Geol. Surv. Isr. Bull.*, 65, 2–26.
- Garfunkel Z. and Derin B. 1984. Permian–Early Mesozoic tectonism and continental margin formation in Israel and its implications for the history of the Eastern Mediterranean, in: Dixon J.E. and Robertson A.H.F. (eds), *The geological evolution of the Eastern Mediterranean*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 187–201.
- Gorce F. 1960. Étude de quelques vertébrés du Muschelkalk du Djebel Rehach (Sud tunisien), *Mém. Soc. géol. France*, N.S. 88B, 1–33.
- Haas G. 1959. On some fragments of the dermal skeleton of Placodontia from the Trias of Araif en Naqa, Sinai Peninsula, *Kunglia Svenska vetenskapsakademiens Handlingar*, (4), 7, 1–19.
- Haas G. 1963. *Micronothosaurus stensiöi*, ein neuer Nothosauride aus dem oberen Muschelkalk des Wadi Ramon, Israel, *Paläontol. Z.*, 37, 161–178.
- Haas G. 1975. On the placodonts of the Wadi Ramon area Muschelkalk, *Coll. intern. CNRS Paris*, 218, 451–456.
- Haas G. 1980. Ein Nothosaurier-Schädel aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon (Negev, Israel), *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 83, 119–125.
- Haas G. 1981. A fragmentary skull of *Simosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of the Makhtesh Ramon, Israel, *Isr. J. Zool.*, 30, 30–34.
- Hallam A. 1981. The end-Triassic bivalve extinction event, *Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol.*, 35, 1–44.

- Hirsch F. 1976. Sur l'origine des particularismes de la faune du Trias et du Jurassique de la plate-forme africano-arabe, *Bull. Soc. géol. France*, (7), 18, 543-552
- Hirsch F. 1984. The Arabian sub-plate during the Mesozoic, *In*: Dixon J.E. and Robertson A.H.F. (eds), *The geological evolution of the Eastern Mediterranean*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 217-223
- Hirsch F. 1986. The Gondwanian Triassic and Jurassic Tethys shelf: Sephardic and Ethiopian faunal realms, *In*: McKenzie K.G. (ed), *International Symposium on Shallow Tethys*, Balkema, Rotterdam, 215-232
- Marcoux J., Baud A., Ricoul L.M., Gaetani M., Krystyn L., Bellion Y., Guiraud R., Moreau C., Besse J., Gallet Y. and Theveniaut H. 1993. Late Anisian (237-234 Ma), *In*: Dercourt J., Ricou L.E. and Vrielynck B. (eds), *Atlas Tethys Paleoenvironmental Maps*, Gauthier-Villars, Paris, 21-33
- Rieppel O. 1994. Osteology of *Simosaurus* and the interrelationships of stem-group Sauropterygia (Reptilia, Diapsida). *Feldiana (Geol.)*, n.s., 28, 1-85
- Rieppel O. 1997. Revision of the sauropterygian reptile genus *Cymatosaurus* Fritsch, 1894, and the relationships of *Germanosaurus* Nopcsa, from the Middle Triassic of Europe, *Feldiana (Geol.)*, n.s.
- Rieppel O. and Wild R. 1996. A revision of the genus *Nothosaurus* (Reptilia, Sauropterygia) from the Germanic Triassic, with comments of the status of *Conchiosaurus clavatus*, *Feldiana (Geol.)*, n.s., 34, 1-82