

2. Taxonomie und Phylogenie der Albanerpetontiden

2.1 Überblick über die Entwicklung der Taxonomie und Phylogenie der Albanerpetontiden.

Ursprünglich wurden Taxa, die heute in der Familie Albanerpetontidae FOX & NAYLOR 1982 zusammengefasst werden, von ESTES (1964, 1969) zu den Gattungen *Prodesmodon* ESTES 1964 und *Prosiren* GOIN & AUFFENBERG 1958 gestellt. Die Arten *Prosiren elinorae* GOIN & AUFFENBERG 1958 und *Prodesmodon copei* ESTES 1964 wurden in der Familie der unterkretazischen Prosirenidae ESTES 1969 aus Nordamerika vereint. Das Taxon *Prosiren* wurde anhand eines Rumpfwirbels aufgestellt und zunächst als der früheste Vertreter der Sirenidae GRAY 1825 betrachtet. Die Errichtung des Taxons *Prodesmodon copei* basierte ebenfalls auf einem Rumpfwirbel. Weitere Elemente umfassten einen Wirbel, Kieferelemente und ein Femur. 1969 stellte ESTES mehrere Wirbel, Kieferelemente und einen Humerus aufgrund einer fehlenden Alternative zur Art *Prosiren elinorae*. Im Jahr 1976 beschrieben ESTES & HOFFSTETTER die neue Gattung und Art *Albanerpeton inexpectatum* anhand zweier verschmolzener Wirbel (Axis und der dritte Wirbel) aus dem Unter- bis ?Mittel-Miozän von La Grive-Saint-Alban bei Lyon und ordneten sie in die Prosirenidae ein. Wirbel, Schädel-elemente und Extremitätenknochen bildeten das weitere Material.

Die Prosirenidae umfassten nach ESTES (1981) die Gattung *Prosiren* mit der Art *Prosiren elinorae*, die Gattung *Albanerpeton* mit den Arten *Albanerpeton inexpectatum*, *A. megacephalus* (COSTA 1864) und *A. nexuosus* ESTES 1981 und die Gattung *Ramonellus* NEVO & ESTES 1969 mit der Art *Ramonellus longispinus* NEVO & ESTES 1969 aus der Unter-Kreide von Israel. Die neue Art *Albanerpeton megacephalus* – ein unvollständiges, artikuliertes Skelett aus der Unter-Kreide von Italien (Pietrarroia) - war zuerst von COSTA (1864) als *Triton megacephalus* beschrieben und von D'ERASMO (1915) bestätigt worden. KUHN (1938, 1960) revidierte *Triton megacephalus* als *Heteroclitotriton megacephalus* KUHN 1938 und später als *Triturus megacephalus* KUHN 1960. BRAME (1973) erklärte die Bezeichnung *Triturus megacephalus* als ungültig. Die Errichtung der neuen Art *Albanerpeton nexuosus* basierte auf einem fast kompletten linken Dentale, das ursprünglich zur Art *Prodesmodon copei* gehörte. Zusätzlich wurden auch alle anderen Kieferelemente von *Prodesmodon copei* zur neuen Art *Albanerpeton nexuosus* gestellt. *Prodesmodon copei* selbst wurde anhand der verbleibenden Wirbel in die Familie der Batrachosauroididae AUFFENBERG 1958 eingeordnet. Die

Prosirenidae repräsentierten nach ESTES (1981) die einzige Familie der neuen Unterordnung Prosirenoidea ESTES 1981.

1982 errichteten FOX & NAYLOR die Familie der Albanerpetontidae mit der Typus-Gattung *Albanerpeton* ESTES & HOFFSTETTER 1976 und den neuen Arten *A. galaktion* FOX & NAYLOR 1982 und *A. arthridion* FOX & NAYLOR 1982. Beide Arten wurden anhand eines Prämaxillare begründet. Der Holotyp von *Albanerpeton arthridion* basierte auf einem rechten Prämaxillare, das ursprünglich *Prosiren elinorae* zugeschrieben wurde. Das assoziierte Material von *Albanerpeton arthridion* umfasste drei Dentalia, davon waren zwei Dentalia ebenfalls zuvor *Prosiren elinorae* zugeordnet worden. Der Holotyp von *Albanerpeton galaktion* und die assoziierten Elemente (Prämaxillaria, Maxillaria, Dentalia, Frontalia, Parietalia und Wirbel) stammten aus der Ober-Kreide von Nordamerika. Nach FOX & NAYLOR (1982) bestanden demnach die Prosirenidae nur noch aus den beiden Taxa *Prosiren elinorae* und *Ramonellus longispinus*. Das Taxon *Prosiren elinorae* basierte nur noch auf den Wirbeln, die bereits GOIN & AUFFENBERG (1958) und ESTES (1969) dieser Art zugeordnet hatten. FOX & NAYLOR (1982) vertraten die Auffassung – die von den meisten neueren Arbeiten unterstützt wird (MCGOWAN & EVANS 1995, EVANS & MILNER 1996, DUFFAUD & RAGE 1999, GARDNER 1999a-c, 2000a-c, 2001, MCGOWAN 2002) – dass die Albanerpetontidae nicht zu den Caudata OPPEL 1811 gehören, sondern innerhalb der Lissamphibia HAECKEL 1866 (sensu GADOW 1896) eine eigenständige Familie bilden. Darüber hinaus stellten die beiden Autoren die Albanerpetontidae als einzige Familie in die neue Ordnung Allocaudata FOX & NAYLOR 1982, die z.T. von späteren Bearbeitern übernommen wurde (SANCHÍZ 1998b, GARDNER 1999a-c, GRIGORESCU et al. 1999, GARDNER 2000a-b). Andere Autoren, darunter ESTES & SANCHÍZ (1982), DUELLMAN & TRUEB (1986), ASTIBIA et al. (1990), TRUEB & CLOUTHIER (1991), RO_ECK (1994) und MCCORD (1999) sahen die Albanerpetontiden indessen weiterhin als Caudata an oder ließen ihre Stellung offen (MILNER 1988, 1994, 1999).

Bereits 1981 hatte NESSOV die neue Gattung *Nukusurus* mit den beiden neuen Arten *N. insuetus* und *N. sodalis* aus der Ober-Kreide von Usbekistan beschrieben und stellte sie zur Familie der Albanerpetontidae FOX & NAYLOR 1982, obwohl deren Arbeit erst 1982 erschien. Beide Arten beruhten auf der Beschreibung von unvollständigen Unterkiefern. MCGOWAN & EVANS errichteten 1995 die neue Gattung *Celtedens* mit der Typus-Art *C. megacephalus* (COSTA 1864) und der Art *C. ibericus* MCGOWAN & EVANS 1995. Die Typus-Art entsprach dem von ESTES (1981) beschriebenen Taxon *Albanerpeton megacephalus*. Der Holotyp des

neuen Taxons *Celtedens ibericus* gründete sich auf einem artikulierten Skelett aus der Unterkreide von Ostspanien (Las Hoyas). Ein weiterer artikulierter Skelettfund aus der gleichnamigen Lokalität wurde ebenfalls zu dieser neuen Art gestellt. Reste von Albanerpetontiden aus dem Mittel-Jura und der Unter-Kreide von England (Kirtlington bzw. Purbeck) wurden in den folgenden Jahren als *Celtedens megacephalus*, *C. cf. megacephalus* und *C. ibericus* beschrieben (MCGOWAN 1996, MCGOWAN & ENSOM 1997, MCGOWAN 1998a). Hauptunterscheidungsmerkmal zur Gattung *Albanerpeton* war die Ausbildung der verschmolzenen Frontalia (siehe Kapitel 6.1). MCGOWAN & EVANS (1995) präsentierten ferner die Ergebnisse einer phylogenetischen Analyse, nach der die Albanerpetontiden innerhalb der Lissamphibia der Schwestergruppe der GRAVENHORST 1805 (Caudata und Salientia LAURENTI 1768) entsprachen. Im Jahr 1997 beschrieb NESSOV die neue Gattung und Art *Bishara backa* aus der Ober-Kreide von Zentralkasachstan anhand eines Atlas.

GARDNER & AVERIANOV (1998) veröffentlichten eine Überarbeitung der zentralasiatischen Albanerpetontiden und belegten, dass das vorliegende Material der Gattung *Nukusurus* mit ihren beiden Arten *N. insuetus* und *N. sodalis* für eine Einordnung über das Familienniveau hinaus nicht ausreicht. Sie erklärten die Gattung und die beiden Arten zu nomina dubia. Die beiden Autoren revidierten zusätzlich den Holotyp von *Bishara backa* und beschrieben ihn als einen Salamander-Atlas. Dementsprechend handelt sich bei dieser Gattung und ihrer einzigen Art ebenfalls um ein nomen dubium. Ein Jahr später veröffentlichte GARDNER (1999b) eine Revision der Art *Albanerpeton inexpectatum* und wies auf das Taxon *Albanerpeton* sp. C aus dem Ober-Paläozän von Kanada hin. Im selben Jahr errichtete er die neue Art *Albanerpeton cifellii* aus der Ober-Kreide von Utah (GARDNER 1999c). Der Holotyp dieser Art wird von einem unvollständigen rechten Prämaxillare repräsentiert.

Aufgrund seiner kladistischen Analyse plädierte MCCORD (1999) für einen Verbleib der beiden Gattungen *Albanerpeton* und *Celtedens* innerhalb der Caudata und ordnete sie wieder den Prosirenidae zu. GARDNER (2000b) beschrieb die neue Art *Albanerpeton gracilis* anhand eines fast kompletten linken Prämaxillare aus der Ober-Kreide von Alberta. Weiteres zu dieser Art gestelltes Material (Kieferelemente, Frontalia und ein inkomplettes Präfrontale) kommt aus der Ober-Kreide von Alberta, Utah und Texas. Im selben Jahr veröffentlichte GARDNER (2000a) eine überarbeitete Taxonomie der Albanerpetontiden mit einer neuen Diagnose für die Familie und die beiden Gattungen *Albanerpeton* und *Celtedens*. In dieser Arbeit definierte GARDNER die Albanerpetontiden-Funde aus dem Mittel-Jura von Kirtlington

als eine unbestimmte Gattung bzw. Art. In der vorliegenden Arbeit werden diese Funde als Kirtlington-Taxon bezeichnet. Neues Material aus der Fundstelle ließ eine Zuordnung zur Gattung *Celtdens* nicht mehr zu. Die Funde aus dem Purbeck beschrieb GARDNER aufgrund der Unterschiede bei den verschmolzenen Frontalia als *Celtdens* sp. indet.

Eine umfassende Untersuchung der Monophylie und der verwandtschaftlichen Beziehungen der Albanerpetontiden innerhalb der Temnospondyli ZITTEL 1888 (sensu MILNER & SEQUEIRA 1994) bzw. Lissamphibia präsentierte GARDNER (2001) und bekräftigte in dieser Arbeit das Schwestergruppenverhältnis der Albanerpetontiden zu den Batrachia innerhalb der Lissamphibia. In einer erneuten kladistischen Analyse bestätigte MCGOWAN (2002) das Ergebnis von MCGOWAN & EVANS (1995) und von GARDNER (2001). GARDNER (2002) veröffentlichte eine erste kladistische Untersuchung der Verhältnisse innerhalb der Gattung *Albanerpeton* und belegte die Monophylie dieses Taxons.

2.2 Stellung der Albanerpetontiden innerhalb der Lissamphibia

In den folgenden Kapiteln wird ein Überblick über die unterschiedliche Einordnung der Albanerpetontiden innerhalb der Lissamphibia in den letzten 20 Jahren anhand von Merkmallisten und phylogenetischen Analysen gegeben.

2.2.1 Merkmale der Albanerpetontiden nach FOX & NAYLOR (1982)

Die folgenden Merkmale sprechen nach FOX & NAYLOR (1982) für eine Stellung der Albanerpetontiden außerhalb der Caudata.

- 1) ineinandergreifendes Symphysengelenk zwischen den Dentalia
- 2) vor allem dorsolateral gut entwickelte intermandibulare Muskulatur
- 3) pleurodonte, meißelartige, schwach dreispitzige, nicht-pedizellate Zähne ohne Zahn-basisforamen
- 4) Dentalia und Maxillaria mit in einer Linie angeordneten externen Foramina (ähnlich wie bei Eidechsen)
- 5) großes Lacrimale, das von der Orbita bis zur externen Nasenöffnung reicht
- 6) vermutete Ectopterygoid- oder Jugal-Artikulation mit dem Maxillare
- 7) schmales, spitzes mediales „Parasphenoid“

- 8) stark konvexes Quadratum artikuliert mit einem stark konkaven Articulare
- 9) labyrinthodontartige Skulptierung von Teilen der Prämaxillaria, Lacrimalia und Parietalia sowie von der kompletten dorsalen Oberfläche der Frontalia und Präfrontalia
- 10) verschmolzene Frontalia
- 11) Parietalia bilden einen postorbitalen Fortsatz
- 12) einzigartige Ausbildung der ersten drei Wirbel: das Atlas-Centrum ähnelt dem Axis der Säugetiere und artikuliert mit dem zweiten Centrum (ohne Neuralbogen), welches wiederum mit dem dritten Centrum verschmolzen ist
- 13) Rumpfwirbel mit einköpfigen Rippen

MILNER (1988) diskutierte die Merkmalliste von FOX & NAYLOR (1982) und befand die Merkmale 1, 4, 8, 10, 11 und 12 als Autapomorphien der Gruppe. Nur das Merkmal 13 unterstützt eine Verwandtschaft mit den Caudata. Zwei Merkmale (2 und 9) sind von unklarer Polarität und das Merkmal 6 ist nach MILNERS Analyse nicht belegbar. Die Merkmale 3, 5 und 7 sprechen für eine Stellung außerhalb der Batrachia BRONGNIART 1799.

2.2.2 Merkmale der Albanerpetontiden nach ESTES & SANCHÍZ (1982)

Die folgenden Merkmale sprechen nach ESTES & SANCHÍZ (1982) für eine Stellung der Albanerpetontiden innerhalb der Caudata.

- 1) anteriore Wirbel mit zweiköpfigen Rippen
- 2) Wirbel mit Basapophysen
- 3) Atlas mit einem Foramen für den Spinalnerv
- 4) bewegliches Quadratum
- 5) vergrößerter Adductor mandibulae internus superficialis im posterioren Schädelbereich

ESTES & SANCHÍZ (1982) führten die genannten fünf Merkmale der Albanerpetontiden für eine Stellung innerhalb der Caudata an, aber diskutierten sie nicht. MILNER (1988) führte an, dass auch der Atlas der Gymnophiona ein Foramen für den Spinalnerv besitzt. Aus der Diskussion der Arbeiten von FOX & NAYLOR (1982) und ESTES & SANCHÍZ (1982) folgte MILNER (1988) ein unbestimmtes Verwandtschaftsverhältnis der Albanerpetontiden innerhalb der Lissamphibia.

2.2.3 Phylogenetische Analyse der Albanerpetontiden nach TRUEB & CLOUTHIER (1991)

Das Ziel der Arbeit von TRUEB & CLOUTHIER (1991) war eine Untersuchung der inter- und intra-verwandtschaftlichen Beziehungen der Lissamphibia. Ihre dritte Analyse basierte auf 22 Taxa und 58 osteologischen Merkmalen (Datenmatrix II). Als erste Außengruppe dienten vier ursprüngliche Temnospondyli-Gattungen (*Dendrerpeton*, *Edops*, *Eryops* und *Trimerorhachis*). Die zweite Außengruppe waren die Loxommatoidea WATSON 1917 (= Baphetidae COPE sensu MILNER 1993). Die terminalen Innengruppen bildeten 12 Taxa der Dissorophoiden (*Actiobates*, *Amphibamus*, *Apateon*, *Branchiosaurus*, *Broiliellus*, *Dissorophus*, *Doleserpeton*, *Leptorophus*, *Micromelerpeton*, *Schoenfelderpeton*, *Tersomius* und *Trematops*) und sechs Taxa der Lissamphibia (*Albanerpeton*, Anura, Apoda HAWORTH 1809, Caudata, *Karaurus* und *Triadobatrachus*).

Die phylogenetische Analyse lieferte 12 maximal sparsame Kladogramme, jedes mit einer Länge von 104 Schritten und einem Konsistenz-Index von 0,615. Der berichtete Konsistenz-Index betrug 0,583. Das aus diesen 12 ermittelten Kladogrammen erstellte „adam-consensus“-Kladogramm zeigte eine identische Topologie und besaß einen Konsistenz-Index von 0,645. Die Stellung von *Albanerpeton* konnte jedoch nicht geklärt werden, da die Gattung mit *Karaurus* und den Caudata (= Urodela DUMÉRIL 1806 sensu MILNER 1988) eine Trichotomie innerhalb der monophyletischen Lissamphibia bildete. In sechs der 12 gleichwertigen parsimonischen Bäume bildete *Albanerpeton* das Schwester-Taxon der Caudata, in der anderen Hälfte bildete die Gattung das Schwester-Taxon von *Karaurus* (TRUEB & CLOUTHIER 1991, Abb. 4, 6 und 7).

2.2.4 Phylogenetische Analyse der Albanerpetontiden nach MCGOWAN & EVANS (1995)

MCGOWAN & EVANS (1995) führten anhand einer Datenmatrix von 30 osteologischen Merkmalen eine kladistische Analyse der terminalen Innengruppen-Taxa Gymnophiona, Albanerpetontidae Salientia und Caudata durch. Als Außengruppen dienten die beiden basalen Temnospondyli-Gattungen *Branchiosaurus* und *Doleserpeton*. Die Analyse der Datenmatrix ergab ein maximal sparsames Kladogramm mit einer Länge von 44 Schritten und mit einem Konsistenz-Index von 0,72. Die Albanerpetontidae sind die Schwestergruppe der Batrachia innerhalb der Lissamphibia (MCGOWAN & EVANS 1995, Abb. 4).

2.2.5 Phylogenetische Analyse der Albanerpetontiden nach MCCORD (1999)

MCCORDS (1999) Analyse der verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Lissamphibia stützte sich auf eine Datenmatrix von 68 osteologischen Merkmalen. Die Lissamphibia umfassten sieben terminale Taxa: „albanerpetontines“, Anura, Caudata, *Eocaecilia*, Gymnophiona, *Karaurus* und *Triadobatrachus*. Die Außengruppen bildeten die Gattungen *Branchiosaurus* und *Doleserpeton*. Die Analyse ergab ein maximal sparsames Kladogramm mit einer Schrittlänge von 108 und einem Konsistenz-Index von 0,75, das die „albanerpetontines“ als Schwestergruppe der rezenten Caudata beschrieb (MCCORD 1999, Abb. 1).

2.2.6 Phylogenetische Analyse der Albanerpetontiden nach GARDNER (2001)

Die Untersuchung der Monophylie der Albanerpetontiden und ihren verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Lissamphibia von GARDNER (2001) beruhte auf 59 informativen Merkmalen, darunter drei „multistate“-Merkmale. Die beiden Gattungen *Balanerpeton* und *Dendrerpeton* bildeten die Außengruppen. Die Innengruppen repräsentierten folgende 10 terminale Taxa: *Albanerpeton*, Anura, *Apateon*, Apoda, *Celtedens*, *Doleserpeton*, *Eocaecilia*, Karauridae, *Triadobatrachus* und Urodela. GARDNERS Untersuchung ergab ein maximal sparsames Kladogramm mit einer Länge von 96 Schritten und einem Konsistenz-Index von 0,792. Der Retentions-Index lag bei 0,845 und der Homoplasie-Index bei 0,208. *Albanerpeton* und *Celtedens* wurden in dieser Analyse als Schwester-Taxa und die daraus resultierenden monophyletischen Albanerpetontiden als Schwestergruppe der Batrachia innerhalb der Lissamphibia bestätigt (GARDNER 2001, Abb. 8).

2.2.7 Phylogenetische Analyse der Albanerpetontiden nach MCGOWAN (2002)

Die kladistische Untersuchung beruhte auf einer Datenmatrix von 41 ungeordneten Merkmalen und ihrer Ausbildung bei 20 terminalen Taxa, darunter acht dissorophoide Temnospondyli-Taxa (*Amphibamus*, *Apateon*, *Branchiosaurus*, *Doleserpeton*, *Micromelerpeton*, *Platyrhinops*, *Schoenfelderpeton* und *Tersomius*), sieben Microsauria-Taxa (Brachystelechidae, Gymnarthridae, Hapsidopareiontidae, Microbrachidae, Pantylidae, *Rhynchonkos* und Tuditanidae) und vier Lissamphibia-Taxa (Albanerpetontidae, Caudata, Gymnophiona

und Salientia). Die Analyse lieferte zwei maximal sparsame Kladogramme mit einer Schrittlänge von 95 und einem Konsistenz-Index von 0,495, die das von GARDNER (2001) und MCGOWAN & EVANS (1995) aufgestellte Schwestergruppen-Verhältnis der Albanerpetontidae zu den Batrachia bestätigten (MCGOWAN 2002, Abb. 15.).

Zu weiteren Diskussionen und einer ausführlichen Fehleranalyse der hier vorgestellten phylogenetischen Untersuchungen siehe GARDNER (2001).

2.2.8. Allgemeine Bemerkungen zu den vorliegenden phylogenetischen Analysen der verwandtschaftlichen Verhältnisse der Albanerpetontiden

Der Begriff Lissamphibia lässt sich auf HAECKEL (1866) zurückführen (Lissamphibia = Urodela + Anura RAFINESQUE 1815). Die Wurzeln der heutigen Verwendung dieses Taxons – Lissamphibia = Gymnophiona RAFINESQUE 1814 + Caudata + Salientia (+ Albanerpetontidae) (u.a. CANNATELLA & HILLIS 1993, TRUEB 1993, HAY et al. 1995, SANCHÍZ 1998a, GARDNER 2001, MCGOWAN 2002) – liegen in den Arbeiten von GADOW (1896, 1901), PARKER (1956) und PARSONS & WILLIAMS (1962, 1963). Die Monophylie der Lissamphibia gilt weithin als allgemeiner Konsens.

Vier der fünf vorgestellten phylogenetischen Analysen beruhten auf der Festlegung des Ursprungs der Lissamphibia innerhalb der Temnospondyli und verwendeten daher keine Vertreter der Lepospondyli ZITTEL 1888. MCGOWAN (2002) war der einzige, der in seiner Untersuchung Taxa der Lepospondyli (mehrere Microsauria-Taxa) mit einbezog. GARDNER (2001) folgte in seiner Analyse BOLT (1977, 1979, 1991), MCGOWAN & EVANS (1995), MILNER (1988, 1990, 1993, 1997), RAGE & JANVIER (1982) und TRUEB & CLOUTHIER (1991), die die Lissamphibia als Kronengruppe innerhalb der Temnospondyli ZITTEL 1888 (sensu MILNER & SEQUEIRA 1994) betrachteten. PANCHEN & SMITHSON (1988) stellten die Lissamphibia ebenfalls innerhalb der Temnospondyli.

MILNER (1993) war einer der ersten, der bei seiner Untersuchung nach dem Ursprung der Lissamphibia neben den Temnospondyli auch die Lepospondyli berücksichtigte. GARDNER (2001) berief sich im besonderen auf die Arbeit von MILNER (1988), in der dieser die progressive, einzigartige Entwicklung mehrerer Merkmale, ausgehend von basaleren Temnospondyli, in Richtung der Lissamphibia hervorhob. Die progressive Entwicklung zeigt

sich besonders bei Merkmalen des Gaumendaches, der Bezahnung, des Ohrs, des Schultergürtels und des Humerus. Nach umfangreichen kladistischen Analysen von LAURIN (1998a, b) und LAURIN & REISZ (1997, 1999) liegt jedoch der Ursprung der Lissamphibia innerhalb der Lepospondyli. Es gilt allerdings anzumerken, dass diese Untersuchungen nur eine bestimmte Auswahl von Vertretern der Gymnophiona, Caudata und Salientia umfassten.

Aufgrund der unterschiedlichen Ergebnisse ist der Ursprung der Lissamphibia bisher nicht eindeutig geklärt. Erst die Kenntnisse des jeweiligen plesiomorphen Schwester-Taxons der Gymnophiona, Caudata, Salientia (CARROLL 1999) und der Albanerpetontidae - sprich neuer fossiler Funde - bzw. eine noch umfangreichere phylogenetische Analyse, inklusive einer großen Anzahl von Vertretern der Temnospondyli und Lepospondyli, könnten zur Lösung dieses Problems beitragen. Ein „mammoth undertaking“, wie GARDNER (2001, S. 315) treffend bemerkte.