

6. Diskussion der Merkmale der Albanerpetontiden

6.1 Frontalia (siehe Tafel XIII)

Die Frontalia der Albanerpetontiden sind fest miteinander verschmolzen (z.T. ist ein ventraler Verschmelzungsglat oder eine Verschmelzungsfurche im zentralen Becken (ZB) erkennbar). Sie besitzen eine dorsale polygonale Skulptierung und einen charakteristischen anterioren internasalen Fortsatz (IF). An den lateralen Seiten des internasalen Fortsatzes befindet sich meistens ein nasaler Artikulationsschlitz (NAS). Zwischen dem bei fast allen Taxa vorhandenen antero-lateralen Fortsatz (ALF) und dem orbitalen Rand (OR) ist meistens ein präfrontaler Artikulationsschlitz (PAF) vorhanden (siehe Tafel XIII Abb. 1-3). Ursprünglich wurden alle Arten zur Gattung *Albanerpeton* gestellt (u.a. ESTES 1981). Anhand der Ausbildung des internasalen Fortsatzes und des Umrisses der verschmolzenen Frontalia lassen sich aber die Albanerpetontiden in die zwei Gattungen *Albanerpeton* und *Celtenham* unterteilen (MCGOWAN & EVANS 1995, MCGOWAN 1998a, GARDNER 2000a).

Die verschmolzenen Frontalia von *Albanerpeton* besitzen einen spitz zulaufenden internasalen Fortsatz und einen dreieckigen Umriss. *Celtenham* hat dagegen einen rundlichen internasalen Fortsatz und überwiegend einen glocken- oder sanduhrförmigen Umriss. Bei dieser Gattung zeigt der orbitale Rand meistens einen unterschiedlich starken konkaven Verlauf. *Celtenham* sp. indet. aus dem Purbeck (GARDNER 2000a) hat keinen konkaven orbitalen Rand und dementsprechend auch keinen glocken- oder sanduhrförmigen Umriss, gehört aber aufgrund des rundlichen internasalen Fortsatzes dennoch zu dieser Gattung (siehe Kapitel 8.3). Bei den meisten Arten von *Albanerpeton* verläuft der orbitale Rand annähernd geradlinig in unterschiedlich steilen Winkeln von antero-medial nach postero-lateral bzw. ist sehr schwach konkav (MCGOWAN 1998a, GARDNER 2000a, eigene Beobachtungen). Bei *Albanerpeton gracilis* nimmt der orbitale Rand einen deutlich konkaven Verlauf, aber der Gesamtumriss ist trotzdem triangular (GARDNER 2000b, eigene Beobachtungen). MCGOWAN (1998a) und GARDNER (2000a) gaben als Unterscheidungskriterium für die beiden Gattungen die Ausbildung bzw. die Existenz des nasalen und präfrontalen Artikulationsschlitzes an. *Albanerpeton* besitzt jeweils einen gut ausgebildeten nasalen und präfrontalen Artikulationsschlitz. *Celtenham* zeigt nach MCGOWAN & ENSOM (1997) und GARDNER (2000a) im Bereich der Artikulation mit dem Nasale anstelle des lateralen Schlitzes eine latero-ventrale Facette für die mediale Kante des Nasale. MCGOWAN (1998a) bildete zwar ein

linkes Frontalia-Bruchstück von *Celtenham ibericus* aus Kirtlington (Abb. 4) mit einem ausgebildeten nasalen und präfrontalen Artikulationsschlitz (= „lacrimal facet“) ab, aber er berücksichtigte diesen Umstand nicht bei der Definition der Gattung bzw. der Art. Nach GARDNER (2000a) gehören die Albanerpetontiden aus Kirtlington dagegen einem anderen unbestimmten Taxon an (Kirtlington-Taxon, siehe Kapitel 8.). Die Beschreibung des Materials aus der Grube Guimarota, aus Porto Dinheiro und Uña belegt jedoch, dass diese Unterteilung anhand der Ausbildung des nasalen und des präfrontalen Artikulationsschlitzes nicht mehr zutreffend ist, denn auch *Celtenham guimarotae* sp. nov. und *C. megacephalus* verfügen über einen nasalen Artikulationsschlitz. Bei *Celtenham guimarotae* sp. nov. ist außerdem ein präfrontaler Artikulationsschlitz ausgebildet. Eine Aussage über die Ausbildung des nasalen und präfrontalen Artikulationsschlitzes bei *Celtenham ibericus* und über den präfrontalen Artikulationsschlitz bei *C. megacephalus* ist aufgrund der schlechten Überlieferung bzw. der Einbettung der Exemplare im Sediment nicht möglich (siehe Kapitel 5.2). Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, dass auch bei diesen beiden Taxa ein präfrontaler bzw. nasaler Artikulationsschlitz ausgebildet ist. Die Ausbildung einer ventrolateralen Facette für den Kontakt mit dem Nasale und das Fehlen eines präfrontalen Artikulationsschlitzes bei *Celtenham* sp. indet. aus dem Purbeck interpretiere ich als abgeleitetes Merkmal (siehe GARDNER 2000a). Dementsprechend repräsentieren der nasale und präfrontale Artikulationsschlitz symplesiomorphe Merkmale der Albanerpetontiden.

Nach MCGOWAN (1998a) unterscheiden sich auch die beiden Gattungen in der Länge des orbitalen Randes im Verhältnis zur antero-posterioren Länge der Frontalia. Zusätzlich unterschied MCGOWAN (1998a) mit Hilfe der Ausbildung des internasalen Fortsatzes der verschmolzenen Frontalia, des Verlaufes des orbitalen Randes, der Ausbildung des präfrontalen Artikulationsschlitzes, der dorsalen Skulptierung und des Verhältnisses posteriore Breite:antero-posteriore Länge jeweils zwei Arten von *Albanerpeton* und von *Celtenham*:

- a) *Albanerpeton inexpectatum*: internasaler Fortsatz ist schmal und spitz, orbitale Randlänge entspricht ca. der Hälfte der antero-posterioren Länge der Frontalia, die Gruben der dorsalen Skulptierung sind anterior und lateral tiefer und weniger regelmäßig in ihrer Form, nach posterior und medial werden die Gruben flacher und regelmäßig polygonal, bei kleinen Exemplaren: posteriore Breite (PB) = antero-

posteriore Länge (L), bei größeren Exemplaren: posteriore Breite > antero-posteriore Länge (siehe Tafel XVII Abb. 4).

- b) *Albanerpeton galaktion*: internasaler Fortsatz ist kürzer und breiter, orbitaler Rand ist geradlinig und verläuft in einem spitzeren Winkel als bei *Albanerpeton inexpectatum*, Verhältnis Länge des orbitalen Randes (LOR):antero-posteriore Länge < als bei *Albanerpeton inexpectatum*, präfrontaler Artikulationsschlitz (= „lacrimal facet“) ist weniger ausgehöhlt als bei *Albanerpeton inexpectatum* (siehe Tafel XVII Abb. 4).
- c) *Celtedens megacephalus*: orbitaler Rand ist stark konkav, d.h. der Umriss der verschmolzenen Frontalia ist glockenförmig, Verhältnis anteriore „inter-lacrimale“ Breite (Abstand zwischen den präfrontalen Artikulationsschlitz):Breite der parietalen Basis (posteriore Breite) < als bei *Celtedens ibericus*. (siehe Tafel XVII Abb. 4).
- d) *Celtedens ibericus*: orbitaler Rand ist anterior stärker gekrümmt und posterior weniger gekrümmt im Vergleich zu *C. megacephalus*, d.h. der Umriss der verschmolzenen Frontalia ist sanduhrförmig, Verhältnis anteriore „inter-lacrimale“ Breite:Breite der parietalen Basis (posteriore Breite) > als bei *Celtedens megacephalus* (siehe Tafel XVII Abb. 4).

GARDNER (2000a) merkte an, dass die Interpretation des internasalen Fortsatzes bei *Albanerpeton galaktion* nach MCGOWAN (1998a) unzureichend war, denn dieser ist abgebrochen (MCGOWAN & EVANS 1995, Abb. 3b, MCGOWAN 1998a, Abb. 1B). Eine korrekte Darstellung zeigt u.a. die Abbildung 1E bei GARDNER (2000a), die auf besser erhaltenen Exemplaren der Art beruht, aber dennoch einen deutlichen Unterschied in der Form des internasalen Fortsatzes wiedergibt. GARDNER (2000a) veröffentlichte eine Zusammenfassung der Frontalia-Merkmale bei Albanerpetontiden basierend auf mehreren Quellen (¹MCGOWAN & EVANS (1995), ²MCGOWAN (1998a), ³GARDNER (1999a), ⁴persönliche Mitteilung nach S. E. EVANS):

- 1) dorsaler oder ventraler Umriss der Frontalia^{1,2,3}
- 2) ML:PB (Verhältnis zwischen der Mittellinienlänge der verschmolzenen Frontalia und der Breite der posterioren Kante)³
- 3) dorsaler oder ventraler Umriss des internasalen Fortsatzes^{1,2,3}

- 4) Verhältnis zwischen der Länge des internasalen Fortsatzes und der Breite der Basis des internasalen Fortsatzes² (LIN:BIN, siehe Tafel VXII)
- 5) Ausbildung des Kontaktes zwischen dem internasalen Fortsatz und den paarigen Nasalia³
- 6) Form des antero-lateralen Fortsatzes⁴
- 7) Ausbildung des posterioren Präfrontalschlitzes²
- 8) Verhältnis zwischen der Breite der verschmolzenen Frontalia zwischen den präfrontalen Artikulationsschlitzten und der Breite der posterioren Kante²
- 9) Winkel zwischen dem lateralen Wall, der nach postero-lateral verläuft, und der Mittellinie der Frontalia²
- 10) Lage des anterioren Endes des orbitalen Randes zur Mittellinienlänge der Frontalia²
- 11) dorsaler oder ventraler Umriss des orbitalen Randes²
- 12) Form des ventro-lateralen Walls³
- 13) Muster der dorsalen Skulptierung²

Anhand der Merkmale 1-3, 5-7, 10 und 11 unterschied GARDNER (2000a) die Gattungen *Albanerpeton* und *Celtdens*. Nach GARDNER (2000a, b) ist bei *Albanerpeton* das Verhältnis ML:PB kleiner bzw. gleich 1,25, bei *Celtdens* dagegen größer als 1,25. Nach eigenen Untersuchungen liegt das Verhältnis ML:PB bei *Celtdens megacephalus* ebenfalls unter 1,25. Das Verhältnis ML:PB bei *Albanerpeton krebsi* sp. nov. besitzt einen Wert von über 1,3. Ein weiteres wichtiges Unterscheidungsmerkmal zwischen *Albanerpeton* und *Celtdens* ist nach GARDNER (2000a) auch die Gestalt des antero-lateralen Fortsatzes (Merkmal 6). Arten von *Albanerpeton* besitzen demnach einen spitz zulaufenden antero-lateralen Fortsatz. Arten von *Celtdens* zeigen dagegen nur einen schwach entwickelten, rundlichen antero-lateralen Fortsatz. Die Beschreibung des Materials aus der Grube Guimarota, aus Porto Dinheiro und Uña zeigt jedoch, dass diese Unterteilung nicht mehr zutreffend ist (siehe Kapitel 4.3.5, 4.5.6.1, 4.5.6.2 und 5.1 bis 5.3). *Celtdens guimarotae* sp. nov. und *C. megacephalus* besitzen auch spitz zulaufende antero-laterale Fortsätze. Die Ausbildung bei *Celtdens ibericus* ist anhand der schlechten Erhaltung nicht bestimmbar. Ich halte aber die Existenz von spitz zulaufenden antero-lateralen Fortsätzen aufgrund der Ausbildung dieses Merkmals bei anderen Arten von *Celtdens* für sehr wahrscheinlich. Die Interpretation bei *Celtdens* sp. indet. aus dem Purbeck – schlecht ausgebildete antero-laterale Fortsätze (GARDNER 2000b) – ist aufgrund der unzureichenden Erhaltung des Fundstückes fraglich. Zwar konnte ich dieses Fundstück nicht persönlich untersuchen, doch anhand der Zeichnungen von MCGOWAN &

ENSOM (1997, Abb. 2a) und GARDNER (2000b, Abb. 2a) interpretiere ich den Bereich der antero-lateralen Fortsätze als beschädigt bzw. abgebrochen. Dementsprechend ist eine Aussage über die ursprüngliche Form der antero-lateralen Fortsätze bei *Celtedens* sp. indet nicht möglich. Anzumerken ist, dass die Überlieferung der Frontalia von *Albanerpeton arthridion*, *A. galaktion* und *A. gracilis* auch nicht eindeutig die Form der antero-lateralen Fortsätze belegt. Eine spitz zulaufende Ausbildung der Fortsätze, wie bereits von GARDNER (1999a, Abb. 4A, B, 2000b, Abb. 6F-H, 8A-C) interpretiert, ist aber sehr wahrscheinlich. Als einziger Vertreter der Albanerpetontiden ohne einen antero-lateralen Fortsatz kann nur das Kirtlington-Taxon (MCGOWAN 1998a, Abb. 4, GARDNER 2000b, Abb. 4b, c) gelten, das demzufolge und aufgrund eines langen internasalen Fortsatzes die „ursprünglichste“ Form der Familie repräsentiert (siehe Kapitel 8.3).

Vergleiche mit anderen Temnospondyli-Außengruppen zeigten nach GARDNER (2000a), dass die triangulare Form der verschmolzenen Frontalia und der spitz zulaufende internasale Fortsatz bei *Albanerpeton* den „ursprünglichen“ Zustand darstellen und der glocken- bzw. sanduhrförmige Umriss und der rundliche internasale Fortsatz bei *Celtedens* einen abgeleiteten Status repräsentieren. Ich interpretiere, basierend auf meiner intra-familiären Analyse der Albanerpetontiden (siehe Kapitel 8.3), die Ausbildung des internasalen Fortsatzes und den Umriss der verschmolzenen Frontalia bei *Albanerpeton* und *Celtedens* entsprechend ihrem Schwestergruppenverhältnis jeweils als abgeleitetes Merkmal. Der „ursprüngliche“ Zustand der Merkmale ist beim Kirtlington-Taxon vorhanden: ein langer internasaler Fortsatz und ein von antero-medial nach postero-lateral sehr steil verlaufender orbitaler Rand. Wie MCGOWAN & EVANS (1995) und MCGOWAN (1998a) verwendete auch GARDNER (2000a) das Merkmal 1 für die Unterscheidung von Arten innerhalb einer Gattung. Er bezeichnete den Umriss der verschmolzenen Frontalia von *Albanerpeton inexpectatum* als ein gleichseitiges Dreieck, den Umriss anderer *Albanerpeton*-Arten als gleichschenkeliges Dreieck. Dieser Unterschied steht im Zusammenhang mit den Merkmalen 2 ($ML:PB = 0,9-1,0$ bei *Albanerpeton inexpectatum*, 1,2 bei den anderen Arten) und 9 (30° bei *Albanerpeton inexpectatum* und $< 25^\circ$ bei den anderen Arten). Aufgrund der großen Variationsbreite der Merkmale 2 und 9 definierte GARDNER (2000a) nur das Merkmal 1 als Unterscheidungskriterium.

Die Unterschiede in der Form der Frontalia der Arten von *Celtedens* beruhen auf Variationen der Merkmale 8 und 11. Die sanduhrförmigen Frontalia von *Celtedens ibericus* weisen

zwischen den präfrontalen Artikulationsschlitzten eine Breite von ca. $\frac{2}{3}$ (ca. 67%) der posterioren Breite auf. Der orbitale Rand verläuft gleichmäßig konkav (MCGOWAN 1998a, Abb. 1H, Tabelle 1). Bei den glockenförmigen Frontalia von *Celtenham megacephalus* aus Pietraroia ist der Bereich zwischen den präfrontalen Artikulationsschlitzten deutlich kürzer und beträgt ca. 44% der posterioren Breite. Die orbitalen Ränder verlaufen, ausgehend vom anterioren Ende, annähernd parallel bis zur Hälfte bzw. bis zu $\frac{2}{3}$ der Gesamtlänge der Frontalia (MCGOWAN 1998a, Abb. 1C, Tabelle 1). Bei *Celtenham megacephalus* aus Uña entspricht der Abstand zwischen den präfrontalen Artikulationsschlitzten ca. 33% der posterioren Breite, bei *Celtenham guimarotae* sp. nov. ca. 62%.

Für eine Unterscheidung von Arten bei *Albanerpeton* gab GARDNER (2000a) noch die Merkmale 3, 4 und 12 an, wobei die Merkmale 3 und 4 im Zusammenhang stehen: Bei den Arten von *Albanerpeton* ist der internasale Fortsatz entweder relativ spitz und schmal oder relativ stumpf und breit (GARDNER 2000a, Abb. 1A-F). So können anhand des Merkmals 4 zwei Gruppen innerhalb des Taxons *Albanerpeton* unterschieden werden: Die eine Gruppe umfasst die Arten *Albanerpeton inexpectatum*, *A. sp. C*, *A. nexuosus* und *A. gracilis* und ist durch einen schmalen spitz zulaufenden internasalen Fortsatz charakterisiert. Die zweite Gruppe beinhaltet die Arten *Albanerpeton galaktion*, *A. arthridion* und *A. krebsi* sp. nov. Der relativ stumpfe und breite internasale Fortsatz dieser Taxa entspricht nach meiner phylogenetischen Analyse dem „ursprünglichen“ Zustand innerhalb der Art *Albanerpeton* (siehe Kapitel 8.3). Die Form des internasalen Fortsatzes von *Albanerpeton gracilis* wurde bei GARDNER (2000a) als relativ stumpf und breit beschrieben. Diese Interpretation hängt vermutlich mit der vorgetäuschten Breite in ventraler Ansicht durch die nach lateral breiter werdende Kante der nasalen Artikulationsschlitzte zusammen (GARDNER 2000a, Abb. 1F, GARDNER 2000b, Abb. 8B-C, eigene Beobachtungen). In dorsaler Ansicht ist aber die eigentlich schmale spitze Ausbildung des internasalen Fortsatzes erkennbar (GARDNER 2000b, Abb. 8A).

Das transversale Profil und die relative Breite des ventro-lateralen Walls (Merkmal 12) können ebenfalls für die Unterscheidung der Arten von *Albanerpeton* herangezogen werden (GARDNER 2000a, Abb. 1 A-F, siehe Tafel XVII Abb. 3). Im transversalen Profil erscheint der Wall entweder ventral konkav oder ähnelt einem rechtwinkligen Dreieck mit einer steilen medialen und einer flachen lateralen Kante (triangulares transversales Profil). Es ist aber anzumerken, dass das Verhältnis der Breite des ventro-lateralen Walls direkt hinter dem

präfrontalen Artikulationsschlitz zur posterioren Breite zwischen den medialen Kanten des ventro-lateralen Walls (BVLW:IPB [innere posteriore Breite]) bisher nur als diagnostisches Merkmal zur Unterscheidung von *Albanerpeton inexpectatum* und den anderen Arten verwendet werden konnte. Das Verhältnis BVLW:IPB erreicht ausschließlich bei *Albanerpeton inexpectatum* einen diagnostischen Wert von $> 0,60$ (0,27-0,66) (GARDNER 1999b, eigene Beobachtungen). Bei den anderen Arten der Gattung schwankt der Wert zwischen 0,25 und 0,40 und ist daher nicht aussagekräftig (GARDNER 1999a, c, 2000b). Bei *Albanerpeton krebsi* sp. nov. liegt der Wert allerdings bei 0,19 und ist damit erheblich kleiner als bei allen anderen Arten der Gattung. Bei *Celtedens guimarotae* sp. nov. liegt der Wert zwischen 0,3 und 0,37. Allerdings nimmt bei diesem Taxon der Wert bei größeren Exemplaren ab. *Celtedens megacephalus* weist einen maximalen Wert von 0,23 auf. Aufgrund der schlechten Erhaltung ist bei diesem Taxon eine genauere Angabe nicht möglich. Der Wert liegt vermutlich unter 0,2. Die Ausbildung des ventro-lateralen Walls ist nur geeignet, um das Taxon *Albanerpeton inexpectatum* von den restlichen Arten der Gattung abzugrenzen. *Albanerpeton inexpectatum* besitzt einen ventro-lateralen Wall mit einer deutlich konkaven ventralen Fläche, bei jüngeren Tieren zeigt der ventro-laterale Wall ein triangulares transversales Profil (GARDNER 1999b, eigene Beobachtungen). Andere *Albanerpeton*-Arten besitzen, im Gegensatz zu GARDNERS Interpretation (1999a, 2000b), ein unterschiedlich starkes triangulares transversales Profil (*Albanerpeton nexuosus* und *A. galaktion* [GARDNER 2000b, Abb. 6B, D, E, G, J, K, eigene Beobachtungen], *A. arthridion* [GARDNER 1999a, Abb. 4B] und *A. gracilis* [GARDNER 2000b, Abb. 8B, C, E, eigene Beobachtungen]). Das transversale Profil von *Albanerpeton krebsi* sp. nov. ist ebenfalls triangular. Weitere Abgrenzungen anhand des transversalen Profils sind aufgrund der genannten Gemeinsamkeiten nicht möglich, daher finden sie auch bei der Diagnose dieser Arten keine Verwendung (GARDNER 1999a, c, 2000b). Bei *Celtedens guimarotae* sp. nov. zeigen die jüngeren Individuen ein triangulares transversales Profil. Die älteren Tiere besitzen einen ventro-lateralen Wall mit einer annähernd ebenen ventralen Oberfläche. *Celtedens megacephalus* hat ebenfalls ein triangulares transversales Profil.

MCGOWANS (1998a) Annahme, dass das Verhältnis von orbitaler Länge zu antero-posteriorer Gesamtlänge für *Albanerpeton galaktion* diagnostisch ist, beruht auf seiner bereits erwähnten Fehlinterpretation des Exemplars (GARDNER 2000a). Bei *Albanerpeton krebsi* sp. nov. ist der orbitale Rand länger ausgebildet als der Abschnitt zwischen der Spitze des internasalen Fortsatzes und dem posterioren Ende des präfrontalen Artikulationsschlitzes. Dieses Merkmal

unterscheidet *Albanerpeton krebsi* sp. nov. von allen anderen Arten der Gattung. Vertreter von *Celtenham*, die ausreichend gut erhalten sind, zeigen ebenfalls dieses Merkmal (siehe Kapitel 8.3). Die Unterscheidung von Arten anhand des Musters der dorsalen Skulptierung und des Grades der Aushöhlung des präfrontalen Artikulationsschlitzes kann ebenfalls nicht getroffen werden (GARDNER 2000a, eigene Beobachtungen). Unterschiede in der dorsalen Skulptierung entsprechen bei *Celtenham guimarotae* sp. nov. ontogenetischen Stadien: bei größeren Exemplaren sind die polygonalen Gruben tiefer und häufig wabenartig bzw. sechseckig ausgebildet (siehe Kapitel 4.3.5). Bei *Albanerpeton*, vor allem bei *Albanerpeton inexpectatum* (GARDNER 1999b, 2000a) tritt die dorsale Skulptierung mit zunehmendem Alter der Tiere auch stärker in Erscheinung, wobei die Wabenstruktur bei *Albanerpeton* nicht so deutlich ausgebildet ist wie bei *Celtenham*. Der nasale und präfrontale Artikulationsschlitz ist bei größeren Individuen von *Albanerpeton*, besonders von *Albanerpeton inexpectatum* (GARDNER 2000a, eigene Beobachtungen) und von *Celtenham guimarotae* sp. nov. (eigene Beobachtungen, siehe Kapitel 4.3.5), tiefer. Die kladistische Analyse der intra-familiären Beziehungen der Albanerpetontiden im Kapitel 8. wird zeigen, dass es möglich ist, die „fortschrittlichere“ Unterfamilie Albanerpetontinae nov. vom „ursprünglichen“ Kirtlington-Taxon anhand der Ausbildung des antero-lateralen Fortsatzes und der Länge des internasalen Fortsatzes zu unterscheiden.

6.2 Prämaxillare (siehe Tafel XIV Abb. 1-5)

Die Ausbildung des Prämaxillare diente bisher nur der Unterscheidung von Arten der Gattung *Albanerpeton* (ESTES 1981, FOX & NAYLOR 1982, GARDNER 1999a-c, GARDNER 2000a, b). Die Beschreibung und Diskussion der Funde aus der Grube Guimarota und aus Porto Dinheiro belegt, dass es aber auch innerhalb der Gattung *Celtenham* möglich ist, wie von GARDNER (2000a) bereits vermutet, Arten anhand der Ausbildung des Prämaxillare zu unterscheiden (siehe Kapitel 5.1 und 3). Nach GARDNER (2000a) dient die Ausbildung des Prämaxillare als wichtigstes taxonomisches Unterscheidungsmerkmal auf der Artenebene innerhalb der Albanerpetontiden. Diagnostische Merkmale des Prämaxillare nach GARDNER (2000a, 2000b) sind:

- 1) Bau des Prämaxillare (robust oder zierlich)
- 2) mediale Fusion der Prämaxillaria
- 3) Proportionen der Pars dorsalis (PDO)

- 4) Muster des dorsalen Kontaktes mit dem Nasale
- 5) Existenz, Muster und relative Größe der dorso-labialen Skulptierung (DLS)
- 6) Existenz und relative Größe der dorso-labialen Stufe (S)
- 7) Ausdehnung und Muster der labialen Skulptierung
- 8) Position, Form und relative Größe der suprapalatalen Grube (SPG)
- 9) Anzahl und Form der internen Grate der suprapalatalen Grube
- 10) Form des palatalen Fortsatzes (PLF)
- 11) Form des dorsalen Randes an der lingualen Kante des maxillaren Fortsatzes (MF)
- 12) relative Größe des palatalen Foramen (PF)
- 13) Existenz einer dorso-medialen Facette oberhalb der suprapalatalen Grube

Es treten nicht alle Merkmale als Autapomorphien auf, sondern z.T. nur in diagnostischer Kombination (GARDNER 2000b). Die folgenden Merkmale können bei einzelnen Arten Autapomorphien darstellen: 5, 7, 8, 9, 10, 11 und 13. Andere Merkmale dienen der Zusammenfassung von Arten zu einer Untergattung. GARDNER (1999b) fasste *Albanerpeton inexpectatum*, *A. nexuosus* und *A. sp. C*, die alle eine robuste Schnauze aufweisen (Merkmale 1 bis 4), zum „robust-snouted clade“ zusammen (siehe Kapitel 8.3), wobei sich das Merkmal 1 aus den Merkmalen 2 bis 4 ergibt. Die anderen Arten von *Albanerpeton* und die Gattung *Celtedens*, soweit belegbar, besitzen dagegen eine grazil geformte Schnauze (GARDNER 1999a, b, 2000b, eigene Beobachtungen).

Innerhalb des „robust-snouted clade“ lassen sich *Albanerpeton inexpectatum* und *A. sp. C* aufgrund der Ausbildung der Merkmale 5 und 6 zusammenfassen (siehe Kapitel 8.3). Im Vergleich zu *Albanerpeton arthridion* liegt nach GARDNER (2000a) bei allen anderen Arten dieser Gattung die suprapalatale Grube im untersten Bereich der Pars dorsalis, knapp oberhalb der Pars palatina, und ist relativ groß ausgebildet (Merkmal 8). *Albanerpeton krebsi* sp. nov. besitzt ebenfalls eine kleine, hochgelegene suprapalatale Grube. Bei den Vertretern der Gattung *Celtedens*, soweit belegbar, ist die suprapalatale Grube ebenfalls relativ klein und liegt deutlich oder nur etwas oberhalb der Pars palatina (GARDNER 1999a, b, 2000b, eigene Beobachtungen). Anhand der dreieckigen Form der suprapalatalen Grube stellte GARDNER (1999c, 2000b, 2002) *Albanerpeton cifellii*, *A. gracilis* und *A. galaktion* in die gemeinsame Untergattung „robust-snouted clade“. Gleichzeitig interpretierte er die ovale Ausbildung bei allen anderen *Albanerpeton*-Arten, beim Kirtlington-Taxon und bei *Celtedens* sp. indet. aus dem Purbeck als „ursprünglichen“ Zustand innerhalb der Familie. Die phylogenetische

Analyse der intra-familiären Beziehungen der Albanerpetontiden (siehe Kapitel 8) zeigt hingegen, dass eine triangulare Ausbildung der suprapalatalen Grube in den drei Taxa unabhängig voneinander entstanden ist. Zusätzlich kann aufgrund der Zugehörigkeit der von GARDNER (2000b) beschriebenen Prämaxillaria von *Albanerpeton gracilis* zu verschiedenen Taxa die Ausbildung der suprapalatalen Grube bei dieser Art nicht bewertet werden (siehe Kapitel 8.2). Nur ein einziges Prämaxillare-Unterscheidungskriterium für Gattungen existiert bisher: die Öffnungsrichtung der suprapalatalen Grube. Bei den Arten von *Albanerpeton* ist die suprapalatale Grube nach lingual geöffnet. Die Arten von *Celtesdens* und das Kirtlington-Taxon haben eine linguo-laterad geöffnete suprapalatale Grube (siehe Kapitel 8.3).

6.3 Maxillare, Dentale, Zahnform, Schnauzen-Becken-Länge (SBL) (siehe Tafel XIV Abb. 6-8, Tafel XV Abb. 1, 3, 5)

Die Verwendung von Merkmalen des Dentale, des Maxillare und der Zähne zur Unterscheidung der beiden Gattungen *Albanerpeton* und *Celtesdens* ist nicht möglich. Für die Taxonomie auf Artenebene bei *Albanerpeton* und zur Bildung von einem Sub-Gattungstaxon sind folgende Merkmale des Maxillare, des Dentale und der Zähne sowie die Schnauzen-Becken-Länge (SBL, siehe Kapitel 5.1) von Nutzen (GARDNER 2000a):

- 1) labiale Skulptierung am U- und O-Kiefer in größeren Exemplaren
- 2) Existenz eines dorsalen Fortsatzes direkt hinter der Zahnreihe beim Dentale
- 3) labialer Verlauf des dentalen Schelfs (DS) beim Dentale
- 4) Ausbildung (Heterodontie) der Zähne im ersten Drittel der Zahnreihe vom Maxillare und Dentale
- 5) labialer Verlauf der ventralen Kante der Pars dentalis (PDE) beim Maxillare
- 6) Proportionen und Umriss des lateralen prämaxillaren Fortsatz (LPF) beim Maxillare
- 7) Lage des anterioren Endes der Zahnreihe im Verhältnis zur anterioren Kante des nasalen Fortsatzes (NF) beim Maxillare
- 8) Schnauzen-Becken-Länge (SBL)

Die Merkmale 1-5 treten bei Arten von *Albanerpeton* als Autapomorphien auf. Die Merkmale 6 (kurzer lateraler prämaxillarer Fortsatz) und 7 (vorderes Ende der maxillaren Zahnreihe liegt annähernd auf der Höhe der anterioren Kante des nasalen Fortsatzes) charakterisieren die zwei Arten *Albanerpeton inexpectatum* und *Albanerpeton* sp. C (GARDNER 1999b). Bei allen anderen Vertretern von *Albanerpeton* und bei *Celtesdens guimarotae* sp. nov., soweit überliefert, ist der laterale prämaxillare Fortsatz am Maxillare lang ausgebildet, und das

anteriore Ende der maxillaren Zahnreihe liegt vor der anterioren Kante des nasalen Fortsatzes. Bei *Albanerpeton krebsi* sp. nov., *Celtdens* sp. indet. aus dem Purbeck, *C. ibericus*, *C. megacephalus* und beim Kirtlington-Taxon ist aufgrund der unzureichenden Erhaltung eine Aussage über diese Merkmale nicht möglich. Die Diskussion (siehe Kapitel 8.2) der Prämaxillaria von *Albanerpeton gracilis* zeigt, dass sie zu verschiedenen Taxa gehören. Dementsprechend ist eine sichere Zuordnung der Maxillaria zu *Albanerpeton gracilis* nicht mehr gegeben und die Merkmale 6 und 7 können für diese Art ebenfalls nicht gewertet werden. Die Beschreibung und Diskussion des Materials aus der Grube Guimarota und aus Porto Dinheiro zeigt, dass es anhand der Zahnzahl in den einzelnen Kieferelementen möglich ist, *Celtdens guimarotae* sp. nov. von allen anderen Albanerpetontiden-Arten abzugrenzen.

GARDNER (2000b) beschrieb die Schnauzen-Becken-Länge (SBL) als Unterscheidungsmerkmal auf Artenebene innerhalb *Albanerpeton*. *Albanerpeton nexuosus* und *A. galaktion* repräsentieren große Formen (GARDNER 2000b, SBL ca. 70 mm). *Albanerpeton arthridion* und *Albanerpeton* sp. C sind kleine Taxa (GARDNER 1999a, SBL ca. 30 mm). *Albanerpeton inexpectatum* und *A. gracilis* (GARDNER 1999b, GARDNER 2000b, SBL ca. 40 mm) werden als mittelgroße Formen beschrieben. *Albanerpeton krebsi* sp. nov. stellt mit einer SBL von ca. 50 mm ebenfalls eine mittelgroße Form dar. Als autapomorphes Merkmal kann die SBL bei diesen Arten demzufolge nicht verwendet werden. Die SBL von *Celtdens guimarotae* sp. nov. (ca. 89 mm) stellt dagegen ein autapomorphes Merkmal dar (siehe Kapitel 5.1 und 3.).

6.4 Unterschiede in der Schädelmorphologie von *Albanerpeton inexpectatum* und *Celtdens ibericus* (siehe Abb. 6.1)

ESTES & HOFFSTETTER (1976) rekonstruierten anhand von überwiegend isolierten Schädel-elementen von *Albanerpeton inexpectatum* aus La Grive-Saint-Alban den Kontakt zwischen den verschmolzenen Frontalia, Nasalia, Präfrontalia, Prämaxillaria und Lacrimalia für dieses Taxon. Demnach trennt der internasale Fortsatz der verschmolzenen Frontalia die ovalen kleinen Nasalia in ihrem postero-medialen Bereich voneinander (siehe Abb. 6.1D). Das posteriore Ende der Nasalia sitzt jeweils in dem fast hülsenartig ausgebildeten nasalen Artikulationsschlitz der Frontalia. Nasalia von *Albanerpeton inexpectatum* oder von anderen Albanerpetontiden-Taxa sind nicht überliefert (u.a. ESTES & HOFFSTETTER 1976, GARDNER 1999b, MCGOWAN 2002). Das anteriore Ende des Nasale steht im Kontakt mit dem dorsalen Rand des Prämaxillare. Nur ein einziges rechtes Präfrontale von *Albanerpeton inexpectatum* ist überliefert (ESTES & HOFFSTETTER 1976, Tafel VII Abb. 1, 2, GARDNER 2000c, Abb. 4, 5).

Es ist fest verschmolzen mit dem Lacrimale, das seinerseits mit dem Maxillare artikuliert. Nach ESTES & HOFFSTETTER (1976), ESTES (1981) und GARDNER (2000c) passt das posteriore bzw. postero-mediale Ende des Präfrontale in den präfrontalen Artikulationsschlitz der verschmolzenen Frontalia. MCGOWAN (1998a, Abb. 2, 2002, Abb. 5B) veröffentlichte für den Schädel von *Celtesdens ibericus* eine differenzierte Anordnung der verschmolzenen Frontalia, Nasalia, Präfrontalia, Maxillaria und Lacrimalia (siehe Abb. 6.1B). Nach seiner Rekonstruktion trennt der internasale Fortsatz der verschmolzenen Frontalia die Nasalia komplett voneinander. Die dorsalen Ränder der Prämaxillaria stehen im Kontakt mit der rundlichen Spitze des internasalen Fortsatzes. Die Nasalia passen jeweils in den nasalen Artikulationsschlitz und artikulieren mit dem latero-dorsalen Bereich der Prämaxillaria. Der präfrontale Artikulationsschlitz nimmt allerdings nicht das Präfrontale, sondern das Lacrimale auf. Er wird daher bei MCGOWAN (1998a, 2002) als „lacrimal facet“ bezeichnet. Ein Präfrontale existiert nach MCGOWANS Untersuchung nicht.

GARDNER (2000c) zweifelte jedoch die Schädelknochen-Artikulation für *Celtesdens ibericus* an. Nach seiner Interpretation, die allerdings nur auf Fotografien und Zeichnungen von MCGOWAN & EVANS (1995) und MCGOWAN (1998a) beruht, liegt zwischen dem dorsalen Rand der Prämaxillaria und dem rundlichen internasalen Fortsatz der verschmolzenen Frontalia ein unbestimmbarer Knochenbereich (siehe Abb. 1A). GARDNER (2000c) bezeichnete ihn als die paarigen Nasalia. Aufgrund von Vergleichen mit *Albanerpeton inexpectatum* bezeichnete GARDNER (2000c) MCGOWANS (1998a) Lacrimalia als Präfrontalia. Nach seinen Untersuchungen stellen das Fehlen der Präfrontalia und eine gleichzeitige Existenz der Lacrimalia, die dabei ihrerseits mit den Frontalia artikulieren, eine ungewöhnliche Ausbildung innerhalb der Temnospondylen dar. Wenn einer dieser Knochen reduziert ist, handelt es sich dabei nämlich immer um das Lacrimale und nicht um das Präfrontale. Weiterhin trennt das Präfrontale im „primitiven“ Zustand das Lacrimale normalerweise vom Frontale. Wenn das Lacrimale aber im Kontakt mit dem Präfrontale steht, ist dieser Kontakt minimal. GARDNER (2000c) verwies in diesem Zusammenhang auf die Hynobiiden (CARROLL & HOLMES 1980, Abb. 4C). Als wichtigstes Argument gegen die Präfrontal-Lacrimal-Darstellung von MCGOWAN (1998a) wertete GARDNER (2000c) den Zustand bei *Albanerpeton inexpectatum*. MCGOWAN (2002) griff die Kritik von GARDNER (2000c) auf und erklärte, dass der Erhaltungszustand zu schlecht sei, um festzustellen, ob das Lacrimale oder das Präfrontale mit dem präfrontalen Artikulationsschlitz in Verbindung stehe. Seine Interpretation des Nasalia-Frontalia-Kontaktes stützte sich u.a. auf folgende Punkte:

- 1) Die kleinen ovalen Nasalia bei *Albanerpeton inexpectatum* sind nicht direkt nachgewiesen. Außerdem sind aus anderen Lokalitäten ebenfalls keine kleinen ovalen Nasalia bekannt.
- 2) Die Nasalia berühren bei *Celtdens ibericus* die externen Nasenlöcher, aber erreichen nicht den orbitalen Rand, wie es für einen Knochen der orbitalen Serie üblich wäre. Bei *Hynobius naevius* TEMMINCK & SCHLEGEL 1838 wird allerdings das Präfrontale durch das Lacrimale vom orbitalen Rand getrennt (CAROLL & HOLMES 1980, Abb. 4C).
- 3) Bei rezenten Amphibien werden die Präfrontalia früher als die Nasalia in ihrer Größe deutlich reduziert oder gehen ganz verloren. Dementsprechend repräsentieren die Knochen zwischen den Frontalia, Prämaxillaria und Lacrimalia die Nasalia und nicht die Präfrontalia. MCGOWAN spricht in diesem Zusammenhang wiederum von Lacrimalia. Er selbst bezeichnet aber an anderer Stelle die Erhaltung des Schädels antero-lateral der verschmolzenen Frontalia als zu schlecht, um eine genaue Aussage über die Existenz eines Präfrontale bzw. Lacrimale zu treffen.
- 4) Der Schädel von Albanerpetontiden ist stark ossifiziert und zeigt eine generelle Reduktion der Elemente. Er ist durch die Fusion einzelner Knochen charakterisiert. Zwei kleine Nasalia würden diese Konstruktion nur schwächen. Die dorsalen Ränder der Prämaxillaria berühren den anterioren Rand des rundlichen internasalen Fortsatzes. Durch das disartikulierte rechte Prämaxillare wird dem Betrachter nur suggeriert, dass zwischen den Prämaxillaria und dem anterioren Ende des internasalen Fortsatzes ein Abstand besteht. Zusätzlich wird dieser scheinbare Bereich von Teilen des Palatinum bedeckt, die GARDNER (2000c) als Nasalia interpretierte.

Ich schließe mich der Schädelrekonstruktion von ESTES & HOFFSTETTER (1976) und GARDNER (2000c) für *Albanerpeton inexpectatum* an. Das Fundstück des mit dem Lacrimale verschmolzenen Präfrontale (MNH.N.LGA 1226) in rekonstruierter Artikulation mit einem Frontale deutet mit sehr großer Wahrscheinlichkeit auf die Existenz kleiner ovaler Nasalia in

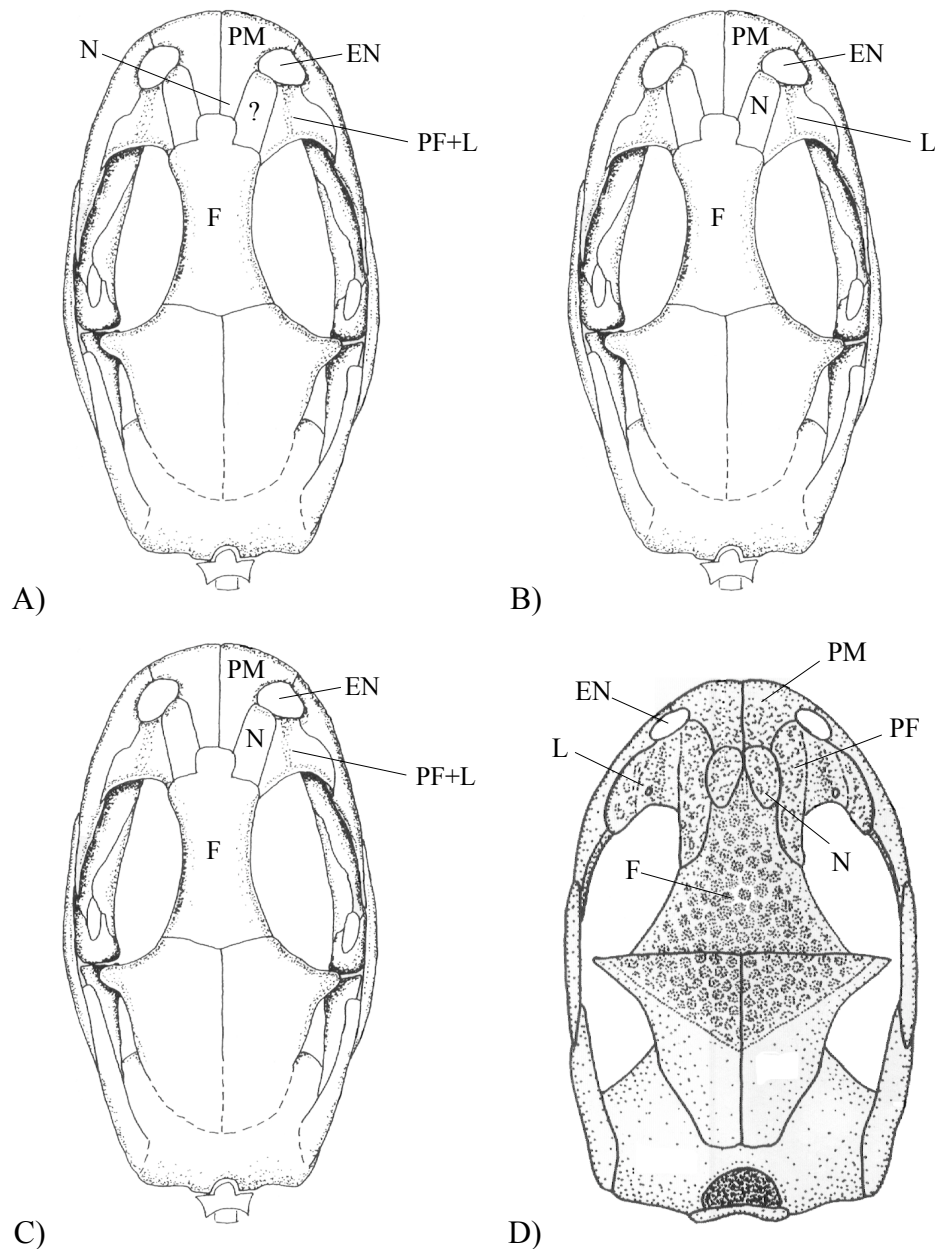


Abb. 6.1 Unterschiede in der Schädelmorphologie von *Albanerpeton inexpectatum* und *Celteledens ibericus*. A-C Rekonstruktion der Schädelmorphologie von *Celteledens ibericus*, Schädelgröße (SL) 12,5 mm; A) nach GARDNER (2000c); B) nach MCGOWAN (2002); C) eigene Rekonstruktion; D) Rekonstruktion der Schädelmorphologie von *Albanerpeton inexpectatum* nach ESTES & HOFFSTETTER (1976) und GARDNER (2000c), SL 10,2 mm. A-C basieren auf einer Zeichnung von McGowan (2002, Abb. 5B). D basiert auf einer Zeichnung von GARDNER (2000c, Abb. 2A). EN (externe Nasenöffnung), F (verschmolzene Frontalia), L (Lacrimal), N (Nasale), PF (Präfrontale), PM (Prämaxillare).

diesem Taxon hin. Das Nasale steht über den nasalen Artikulationsschlitz mit den verschmolzenen Frontalia in Kontakt. Die Artikulation des Präfrontale mit dem präfrontalen Artikulationsschlitz ist in dieser Rekonstruktion ebenfalls überzeugend. Bei *Celteledens ibericus* stimme ich z.T. der Schädelrekonstruktion von MCGOWAN (1999a, 2002) zu (siehe Abb. 6.1C). Ich interpretiere den vom internasalen Fortsatz antero-lateral gelegenen

länglichen Knochen als Nasale. Die Situation des rechten Prämaxillare betrachte ich als disartikuliert. Es liegt kein Abstand zwischen dem dorsalen Ende des Prämaxillare und dem anterioren Ende des rundlichen internasalen Fortsatzes. Ich postuliere die Ausbildung des antero-lateralen Fortsatzes als anterior spitz zulaufend (MCGOWAN 2002, Abb. 4, eigene Beobachtungen).

Bei GARDNERS (2000c) Darstellung wäre auch das Problem zu lösen, welchem Knochen das von MCGOWAN (1998a, 2002) und mir als Nasale interpretierte Element entspräche. Demzufolge würde auch ein anderer Knochen im Bereich des möglicherweise ausgebildeten nasalen Artikulationsschlitzes mit den verschmolzenen Frontalia in Kontakt stehen. Auf diese Problematik geht GARDNER (2000c) in seiner Diskussion nicht weiter ein. Allerdings schließe ich mich bei der Interpretation des Präfrontale bzw. Lacrimale aufgrund des vorhandenen Präfrontale und seines Kontaktes mit den verschmolzenen Frontalia bei *Albanerpeton inexpectatum* vorläufig GARDNER (2000c) an. Darüber hinaus ist nach meinen Untersuchungen die Kontaktfläche zwischen dem Präfrontale bzw. Lacrimale und den verschmolzenen Frontalia deutlich länger ausgebildet als sie von MCGOWAN (1998a, Abb. 2, 2002, Abb. 5B) rekonstruiert wurde. Dieser Zustand entspräche auch GARDNERS (2002) Argumentation für ein vorhandenes Präfrontale, das mit den verschmolzenen Frontalia artikuliert. Allerdings konnte ich auch bei meinen Untersuchungen nicht erkennen, ob bei *Celtedens ibericus* ein nasaler und ein präfrontaler Artikulationsschlitz ausgebildet sind. Nur besser erhaltene Funde von *Celtedens ibericus* können diese Problematik endgültig klären.

Die geführte Diskussion hat gezeigt, dass die Schädelknochen-Kontakte der beiden Arten *Albanerpeton inexpectatum* und *Celtedens ibericus* unterschiedlich sind. Ob diese Merkmale aber auch auf die anderen Arten der jeweiligen Gattung zu übertragen sind bzw. ob diese Merkmale gattungsspezifisch sind, können wiederum erst neue und besser überlieferte Funde zeigen. Die unterschiedliche Ausbildung der Schädelelement-Kontakte bei *Celtedens ibericus* hat Auswirkungen auf die osteologischen Bezeichnungen beim Prämaxillare. Bei diesem Taxon müsste dementsprechend vom nasalen Einschnitt gesprochen werden und nicht vom präfrontalen Einschnitt (siehe Tafel XIV Abb. 2).