

10. Modelle zur Paläobiogeographie der Albanerpetontiden

Albanerpetontiden sind mit Ausnahme einer Lokalität – Anoual in Marokko (BROCHINSKI & SIGOGNEAU-RUSSELL 1996, GARDNER 2002) – nur aus laurasischen Fundstellen bekannt: Europa, Asien und Nordamerika. Die ältesten Nachweise stammen aus dem Unter-Bathonium von Südfrankreich (SEIFFERT 1969, KRIWET et al. 1997) und aus dem Ober-Bathonium von England (Kirtlington-Taxon, MCGOWAN 1994, MCGOWAN 1996, GARDNER 2000a). Der älteste Fund aus Südfrankreich, ein Atlas (Gardies 66/67), ist allerdings in der Sammlung der Fachrichtung für Paläontologie der Freien Universität Berlin nicht mehr auffindbar.

Der jüngste Fund stammt aus den unter- bis ?mittel-miozänen Karstspaltenfüllungen von La Grive-Saint-Alban in Frankreich (ESTES & HOFFSTETTER 1976). Innerhalb dieses Zeitraumes von über 160 Millionen Jahren treten vier unterschiedlich lange Überlieferungslücken im Fossilbericht der europäischen Albanerpetontiden auf (siehe Abb. 10.5). So existieren keine Albanerpetontiden-Funde aus der Zeit des Callovium–Oxfordium, des Valanginium–Hauterivium, des Ober-Albium–Unter-Campanium und des Paläozän–Eozän. In Nordamerika sind die Albanerpetontiden vom Ober-Aptium bis in das Ober-Paläozän nachgewiesen. Lücken im nordamerikanischen Fossilbericht umfassen die Zeiträume des Mittel-Cenomanium–Mittel-Turonium und des Ober-Coniacium–Santonium. Zentralasiatische Funde werden mit Unter- bis Mittel-Cenomanium bzw. Coniacium datiert. Die marokkanischen Funde stammen aus dem Berriasium. Die jüngste europäische Überlieferungslücke (Paläozän–Eozän) ist auch gleichzeitig die längste, ein Zeitraum von ca. 25 Millionen Jahren. Die zweitlängste Unterbrechung betrifft ebenfalls den europäischen Fossilbericht. Sie umfasst ca. 20 Millionen Jahre (Ober-Albium–Unter-Campanium). Große geographische Lücken erschweren neben diesen beiden langen zeitlichen Unterbrechungen die Rekonstruktion der Paläobiogeographie der Albanerpetontiden. Ein weiteres Problem stellt das Auftreten von unbestimmten Albanerpetontiden in den zentralasiatischen Lokalitäten, in der marokkanischen Fundstelle und in der Ober-Kreide sowie im Oligozän von Europa dar.

Dementsprechend existieren mehrere paläobiogeographische Interpretationsmöglichkeiten für die Albanerpetontiden. GARDNER & AVERIANOV (1998) und GARDNER (1999a, b) lieferten bereits mehrere Verbreitungsmodelle für die Albanerpetontiden, die in meine eigenen Überlegungen einbezogen werden. Albanerpetontiden sind in Europa ab dem Unter-Bathonium bekannt (siehe Abb. 10.1A). Ab dem Barrémium sind die Gattungen *Albanerpeton*

und *Celtdens* in Europa nachgewiesen. Das erste Auftreten von Albanerpetontiden außerhalb Europas belegen die unbestimmten Funde aus dem Berriasium von Anoual in Marokko („Anoual species“, „Anoual albanerpetontid“ GARDNER 2002). Demnach müsste eine Migration von Albanerpetontiden nach Afrika im oder vor dem Berriasium stattgefunden haben (siehe Abb. 1B). Welches Taxon aus Europa nach Afrika gewandert ist, kann aufgrund der bislang unveröffentlichten Funde aus Anoual nicht belegt werden. GARDNER (2002) schloss jedoch aufgrund der Form der Frontalia und der Kieferelemente eine Zugehörigkeit der „Anoual species“ zu *Celtdens* oder *Albanerpeton* aus. Nach faunistischen Untersuchungen von LEOUEFF (1991, 1997) existierte trotz des zunehmenden Auseinanderdriftens von Pangäa (FUNNELL 1990, SMITH et al. 1994, DERCOURT et al. 1993) eine Verbindung zwischen Europa und Afrika bis in die obere Unter-Kreide.

Nach kladistischen Analysen von MCGOWAN & EVANS (1995), GARDNER (2001) und MCGOWAN (2002) repräsentieren die Albanerpetontiden die Schwestergruppe der Batrachia (siehe Kapitel 2.2.6 und 2.2.7). Der älteste Vertreter der Batrachia stammt aus der Unter-Trias von Madagaskar: *Triadobatrachus massinoti* (ESTES & REIG 1973, RAGE & ROECK 1989). Demzufolge läge der zeitliche Ursprung der Albanerpetontiden (bzw. ihrer Stammlinien-Vertreter) ca. 60 Millionen Jahre vor ihrem ersten fossilen Nachweis in der Unter-Trias und ca. das erste Drittel der Albanerpetontiden-Evolution bzw. der Paläobiogeographie dieser Gruppe „im Dunkeln“. Der angenommene laurasische Ursprung würde somit seine Gültigkeit verlieren. Demnach könnten die Albanerpetontiden auch auf dem afrikanischen Kontinent entstanden und dann nach Europa gewandert sein (siehe Abb. 10.1C).

Im Ober-Barrémium zeigen die Albanerpetontiden in Europa ihre größte Formenvielfalt. Zwei Gattungen sind mit jeweils einer Art für diesen Zeitraum nachgewiesen: *Albanerpeton krebsi* sp. nov. und *Celtdens ibericus*. Ab dem Ober-Aptium treten die ersten nordamerikanischen Albanerpetontiden mit ihrem „ursprünglichsten“ Vertreter *Albanerpeton arthridion* auf (siehe Abb. 10.2A). Zu dieser Zeit befand sich die Landverbindung zwischen Europa und Nordamerika bereits im Auseinanderbrechen, und Vergleiche zwischen der Fauna der beiden Kontinente zeigen deutliche Unterschiede in ihrer Zusammensetzung (FUNNELL 1990, WEISHAMPEL 1990, SMITH et al. 1994, DODSON 1997, LEOUEFF 1997). Eine Migrationsbewegung von Europa nach Nordamerika vor dem Ober-Aptium wäre dennoch denkbar (siehe Abb. 10.2B), denn Wanderrouen zwischen Europa und Nordamerika existierten noch bis in das Unter-Eozän (MCKENNA 1975, SAVAGE & RUSSELL 1983).

Albanerpetontiden-Funde, die die zeitliche bzw. geographische Lücke schließen könnten, sind aber nicht vorhanden. Eine Einwanderungsrouten über Asien wäre aufgrund der paläogeographischen Situation nach GARDNER & AVERIANOV (1998) erst ab dem Ober-Albium oder Unter-Cenomanium möglich gewesen (siehe Abb. 10.2C). Jedoch entstand die erste Verbindung zwischen Asien und Nordamerika über die Bering-Straße, die bis in das Maastrichtium hinein existierte, nach dem ersten Auftreten von nordamerikanischen Albanerpetontiden im Ober-Aptium. Aus dieser möglichen Wanderbewegung kann demnach nicht das älteste nordamerikanische Taxon *Albanerpeton arthridion* hervorgegangen sein. Nach RUSSELL (1993) entstand die nordamerikanisch-asiatische Verbindung bereits im Aptium–Albium. Folglich könnte der Ursprung des ältesten nordamerikanischen Albanerpetontiden dennoch in Asien liegen (siehe Abb. 10.2B). Aufgrund der unzureichenden Erhaltung der zentralasiatischen Albanerpetontiden kann diese Verbreitungsrouten aber nicht belegt werden.

Ab dem Unter-Cenomanium liegen erste Nachweise von unbestimmten Albanerpetontiden aus Zentralasien vor (siehe Abb. 10.3A). Diese könnten entweder vor der ersten Ausbildung des „Ural Seaway“ bzw. der „Turgai Strait“ ab dem oberen Mittel-Jura bis frühen Ober-Jura über eine kontinuierliche Landverbindung aus Europa nach Asien eingewandert sein (siehe Abb. 10.3B) oder danach über einen periodisch vorhandenen Landübergang (Aptium–Coniacium) Asien erreicht haben (siehe Abb. 10.3C, GRADSTEIN et al. 1995, GARDNER & AVERIANOV 1998). GARDNER & AVERIANOV (1998) merkten aber an, dass Beweise für einen eurasischen Faunenaustausch im Aptium–Coniacium, vermutlich aufgrund des schlechten Fossilberichtes aus diesem Zeitraum, fehlen. Die Einwanderung nordamerikanischer Formen ab dem Ober-Albium oder Unter-Cenomanium (GARDNER & AVERIANOV 1998) über die Bering-Brücke nach Asien wäre aufgrund der Gemeinsamkeiten beider Faunen ebenfalls denkbar (LELOEUFF 1991, RUSSELL 1993, DODSON 1997, LEOEUFF 1997). Nach RUSSELL (1993) wäre sie bereits ab dem Aptium möglich gewesen (siehe Abb. 10.3D). Die Besiedlungsgeschichte der Albanerpetontiden in Asien und ihre mögliche vikariante Entwicklung können aber erst genauer geklärt werden, wenn Funde mit einer gesicherten Gattungs- bzw. Artzugehörigkeit zur Verfügung stehen.

Der letzte sichere Vertreter der rein europäischen Gattung *Celtesdens* tritt im Unter-Albium auf. Aus dem Ober-Albium–Unter-Campanium sind keine europäischen Albanerpetontiden nachgewiesen. Erst im Ober-Campanium und im Maastrichtium sind Albanerpetontiden in

Europa wieder überliefert. Bei diesen Funden handelt es sich jedoch hauptsächlich um unbestimmte Taxa. Die Ausnahme bildet ein Fund aus dem Haeg-Becken in Rumänien, der wahrscheinlich der Gattung *Albanerpeton* zugeordnet werden kann (GRIGORESCU et al. 1999). Aufgrund der großen zeitlichen Lücke und der überwiegenden Unbestimmbarkeit des Materials sind drei Verbreitungsmodelle vorstellbar, die das Auftreten der ober-kretazischen Albanerpetontiden in Europa erklären können:

- a. Die ober-kretazischen europäischen Albanerpetontiden sind Nachfahren der unter-kretazischen Taxa aus Europa. Demnach würde der Zeitraum Ober-Albium–Unter-Campanium eine „echte“ Überlieferungslücke im europäischen Fossilbericht darstellen.
- b. Die Albanerpetontiden starben in Europa am Ende der Unter-Kreide aus. Die oberkretazischen Albanerpetontiden haben ihren Ursprung in Asien, und ihre Vorfahren wanderten im Mittel-Cenomanium–Coniacium über eine periodisch vorhandene Landverbindung nach Europa (siehe Abb. 10.4A). Dann würde der Zeitraum Ober-Albium–Unter-Campanium eine Kombination aus dem Fehlen dieser Gruppe in Europa und einer „echten“ Überlieferungslücke darstellen.
- c. Die Albanerpetontiden starben in Europa nach dem Albium aus. Die Vertreter der Familie aus der Ober-Kreide stammen von nordamerikanischen Taxa ab, die vor dem Campanium nach Europa eingewandert sind (siehe Abb 10.4 B).

Nach faunistischen Untersuchungen von RUSSELL (1993) existierte vom Bathonium bis in das Paläogen hinein keine Verbindung zwischen Europa und Asien. Der epikontinentale „Ural Seaway“ repräsentierte während dieses langen Zeitraumes eine offenbar unüberwindbare Barriere für Landwirbeltiere. Träfe diese Annahme zu, wären die Überlegungen zu einer Einwanderungsrouten von Europa nach Asien und weiter nach Nordamerika bzw. von Asien nach Europa während der Kreide nicht mehr relevant.

Das Auftreten der Albanerpetontiden im Oligozän–Mittel-Miozän von Europa kann ebenfalls unterschiedlich interpretiert werden. GARDNER (1999b) geht von einer Wiederbesiedelung des europäischen Kontinents durch nordamerikanische Albanerpetontiden im frühen oder mittleren Tertiär aus. Diese Annahme beruht auf der nahen Verwandtschaft von *Albanerpeton nexuosus* und *Albanerpeton* sp. C aus dem Campanium – Maastrichtium bzw. dem Paläozän

von Nordamerika zu *Albanerpeton inexpectatum* aus dem Miozän von Europa (GARDNER 1999b). Dementsprechend wären die Albanerpetontiden am Ende der Kreide in Europa ausgestorben und im Paläogen wieder neu eingewandert. Zwei Einwanderungsrouten sind nach GARDNER (1999b) möglich: Die eine führte über die DeGeer Landbrücke direkt nach Europa, die andere über die Bering-Brücke und Asien nach Europa (siehe Abb. 10.4C, WOODBURN & SWISHER 1995, BEARD 1998). Ein anderer Migrationsweg könnte ebenfalls unmittelbar von Nordamerika nach Europa über die Thule-Brücke geführt haben (MCKENNA 1975, SAVAGE & RUSSELL 1983). Fossile Belege eines hypothetischen Vorfahrs von *Albanerpeton inexpectatum*, die eine der drei möglichen Einwanderungsrouten bestätigen könnten, fehlen aber bisher. Die bislang nicht genauer bestimmten Funde aus dem Oligozän von Europa (Ehrenstein [MP22] und Herrlingen [MP28]) können auch nicht zur Lösung dieses Problems beitragen. Sie lassen jedoch die Möglichkeit offen, dass europäische Albanerpetontiden nicht in der Ober-Kreide ausgestorben sind, sondern bis in das Tertiär hinein existiert haben.

Für eine Entschlüsselung der Paläobiogeographie der Albanerpetontiden, nicht nur in der Ober-Kreide und im Tertiär, sondern während ihres gesamten zeitlichen Auftretens, sind taxonomisch besser verwertbare Funde unabdingbar. Der Fossilbericht der Batrachia zeigt, dass ihre Vertreter bereits in der Trias – aufgrund der nur wenigen geographischen Barrieren (SMITH et al. 1994, DODSON 1997, COLBERT 1985) - weit verbreitet waren (ESTES & REIG 1973, IVAKHNENKO 1978, RAGE, J.C. & ROECK, Z. 1989, MILNER 1994, EVANS & BORSUK-BIALYNICKA 1998). Dementsprechend wäre auch eine größere Verbreitung der Stammgruppen-Vertreter der Albanerpetontiden bzw. dieser Gruppe selbst bereits zu dieser Zeit möglich, und die beschriebenen paläobiogeographischen Modelle wären zu überdenken (siehe Abb. 10.4D).

10.1 Erklärungen zu den paläobiogeographischen Modellen (siehe Abb. 10.1 bis 10.4)

- _ = unbestimmte Albanerpetontiden
- _ = Kirtlington-Taxon (Albanerpetontidae indet. GARDNER 2000a, „Kirtlington species“ GARDNER 2002)
- _ = *Celtedens*
- _ = *Albanerpeton*
- _? = vermutetes Auftreten von Albanerpetontiden entsprechend der rekonstruierten Verbreitungswege
- = periodisch vorhandene Landverbindung
-  = Migrationsrichtung
- _ 1 = Unter-Bathonium, Frankreich (SEIFFERT 1969, KRIWET et al. 1997)
- _ 2 = Ober-Bathonium, England (MCGOWAN 1994, MCGOWAN 1996, GARDNER 2000a)
- _ 3 = Berriasium, Marokko (BROSCHINSKI & SIGOGNEAU-RUSSELL 1996, „Anoual species“ GARDNER 2002)
- _ 4 = Ober-Aptium–Mittel-Albium, USA, *A. arthridion* (GARDNER 1999a)
- _ 5 = Kimmeridgium–Tithonium, Portugal, *C. guimarotae* sp. nov.
- _ 6 = Berriasium, England, *C. sp. indet.* (GARDNER 2000a)
- _ 7 = Unter-Barrêmium, Spanien (ESTES & SANCHÍZ 1982)
- _ 8 = Ober-Barrêmium, Spanien, *C. megacephalus*
- _ 9 = Ober-Barrêmium, Spanien, *C. ibericus* (MCGOWAN & EVANS 1995)
- _ 10 = Ober-Barrêmium, Spanien, *A. krebsi* sp. nov.
- _ 11 = Unter-Cenomanium, Usbekistan (GARDNER & AVERIANOV 1998)
- _ 12 = Coniacium, Usbekistan (GARDNER & AVERIANOV 1998)
- _ 13 = Ober-Albium–Unter-Cenomanium, USA, *A. sp. cf. A. nexuosus* (GARDNER 1999c)
- _ 14 = Ober-Turonium, USA, *A. cifellii* (GARDNER 1999c)
- _ 15 = Unter- bis ?Mittel-Coniacium, USA (GARDNER 1999c)
- _ 16 = Unter-Campanium–Maastrichtium, USA, Kanada, *A. galaktion* (GARDNER 2000b)
- _ 17 = Mittel-Campanium, USA, *A. gracilis* (GARDNER 2000b)
- _ 18 = Campanium–Maastrichtium, USA, Kanada (GARDNER 2000b)
- _ 19 = Unter-Albium, Italien, *C. megacephalus* (MCGOWAN & EVANS 1995)
- _ 20 = Paläozän, Kanada, *A. species C* (GARDNER 1999b, „Paskapoo species“ GARDNER 2002)
- _ 21 = Oligozän, Deutschland (persönliche Beobachtungen)
- _ 24 = Unter- bis Mittel-Miozän, Frankreich, Deutschland, Österreich, *A. inexpectatum* (ESTES & HOFFSTETTER 1976, BÖTTCHER 1998, SANCHÍZ 1998)
- M. = Madagaskar
- N-Am. = Nordamerika

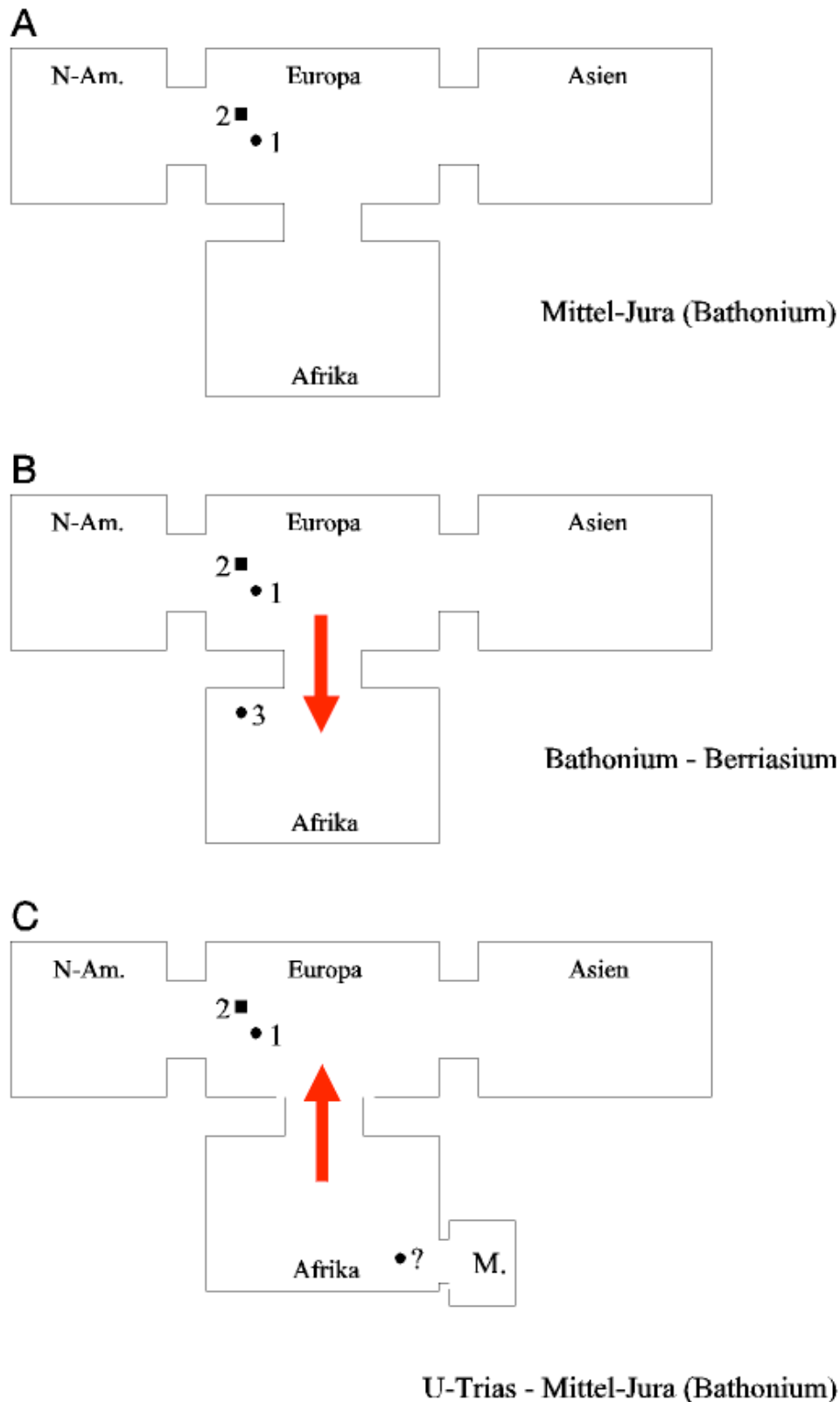


Abb.10.1. Paläobiogeographische Modelle zum Ursprung afrikanischer Albanerpetontiden.
 A) Kontinentale Verbindungen und Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa im Mittel-Jura (Bathonium).
 B) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa und Afrika sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Europa und Afrika im Zeitraum Bathonium–Berriasium.
 C) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa und Afrika sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Europa und Afrika im Zeitraum Unter-Trias bis Bathonium.

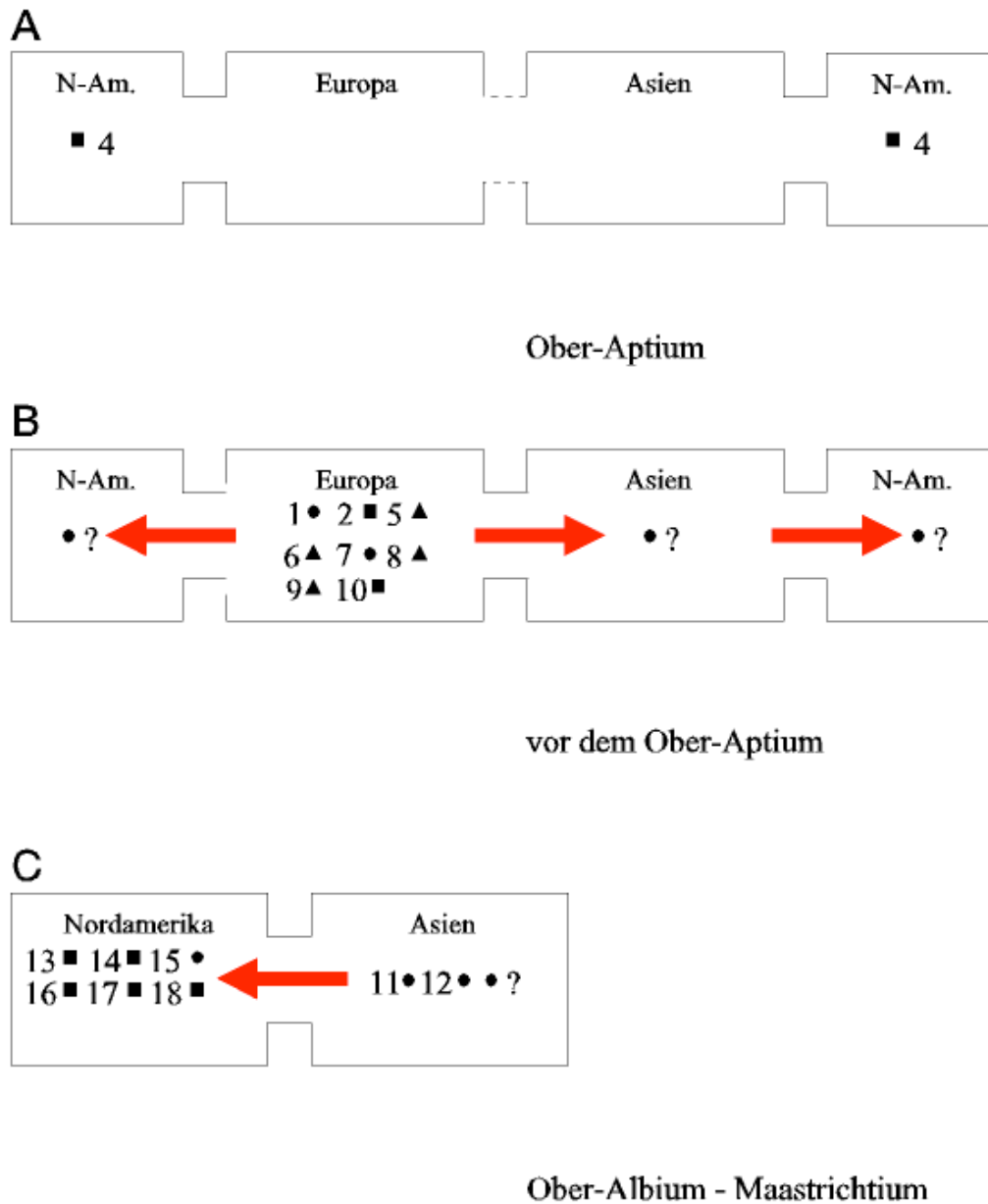


Abb. 10.2. Paläobiogeographische Modelle zum Ursprung nordamerikanischer Albanerpetontiden.
 A) Kontinentale Verbindungen und Albanerpetontiden-Fundstellen in Nordamerika im Ober-Aptium.
 B) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Nordamerika, Europa, Asien und Afrika sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Europa, Asien und Nordamerika vor dem Ober-Aptium.
 C) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Nordamerika und Asien sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen diesen beiden Kontinenten im Zeitraum Ober-Albium–Maastrichtium.

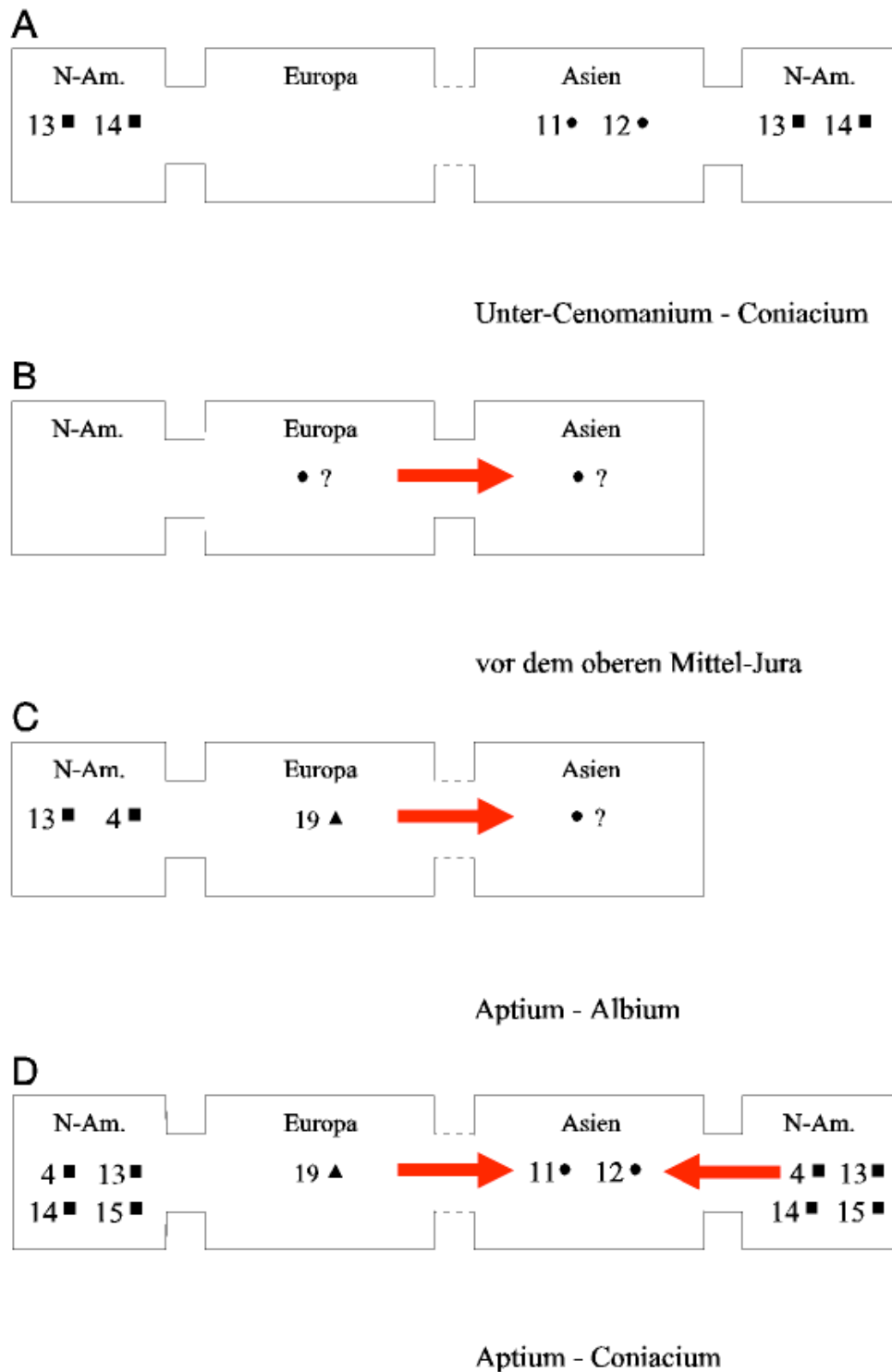


Abb. 10.3. Paläobiogeographische Modelle zum Ursprung asiatischer Albanerpetontiden.
 A) Kontinentale Verbindungen und Albanerpetontiden-Fundstellen in Asien und Nordamerika im Zeitraum Unter-Cenomanium–Coniacium.
 B) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa und Asien sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Europa und Asien vor dem oberen Mittel-Jura.
 C) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa, Asien und Nordamerika sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Europa und Asien im Zeitraum Aptium–Albium.
 D) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa, Asien und Nordamerika sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Europa und Asien bzw. Nordamerika und Asien im Zeitraum Aptium–Coniacium.

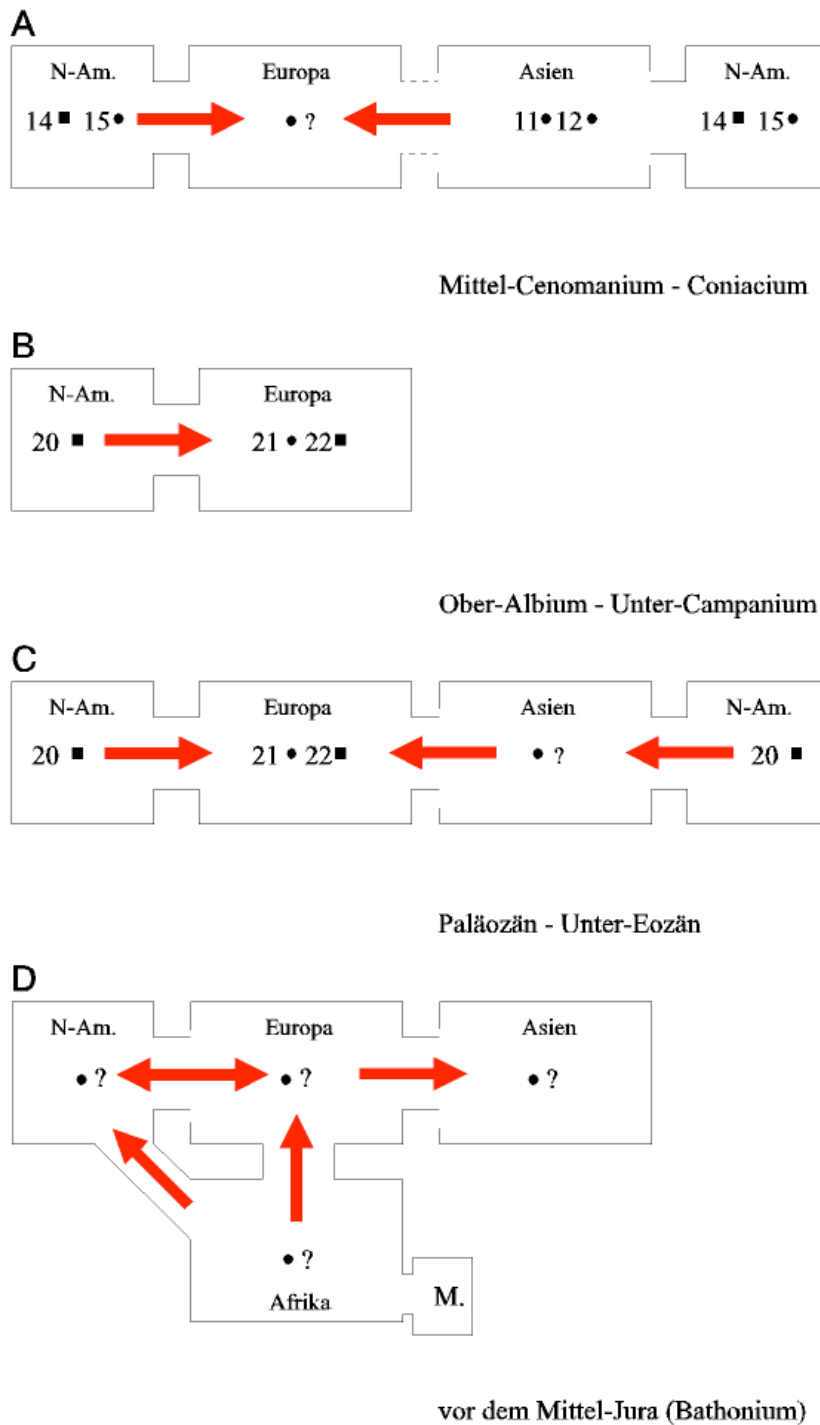


Abb. 10.4. Paläobiogeographische Modelle zum Ursprung europäischer Albanerpetontiden und zur möglichen Verbreitung der Albanerpetontiden vor dem Mittel-Jura.

A) Kontinentale Verbindungen und Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa, Asien und Nordamerika sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Asien und Europa im Zeitraum Mittel-Cenomanium–Coniacium.

B) Kontinentale Verbindungen und Albanerpetontiden-Fundstellen in Europa und Nordamerika sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Asien und Europa im Zeitraum Ober-Albium–Unter-Campanium.

C) Kontinentale Verbindungen, Albanerpetontiden-Fundstellen in Nordamerika, Europa und Asien sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen Nordamerika und Europa sowie zwischen Asien und Europa im Zeitraum Paläozän–Unter-Eozän.

D) Kontinentale Verbindungen, mögliche weltweite Albanerpetontiden-Fundstellen sowie mögliche Migrationsbewegungen zwischen einzelnen Kontinenten vor dem Mittel-Jura (Bathonium).

	Europa	N-Amerika	Z-Asien	N-Afrika
Miozän	<i>A. inexpectatum</i> ↓↑			
Oligozän	? ↓↑			
Eozän				
Paläozän		<i>A. sp. C</i> ↓↑		
Maastrichtium	<i>A. sp. ?</i> ↓↑	<i>A. nexuosus</i> ↓↑ <i>A. galaktion</i> ↓↑		
Campanium	? ↓↑	<i>A. gracilis</i> ↓↑		
Santonium				
Coniacium		? ↓↑	? ↓↑	
Turonium		<i>A. cifellii</i> ↓↑		
Cenomanium		<i>A. sp. cf. A. nexuosus</i> ↓↑	? ↓↑	
Albium	<i>C. megacephalus</i> ↓↑	<i>A. arthridion</i> ↓↑		
Aptium				
Barrêmium	<i>A. krehsi</i> , <i>C. ibericus</i> ↓↑ ? ↓↑			
Hauterivium				
Valanginium				
Berriasium	<i>C. sp. indet.</i> ↓↑			Anoual sp. ? ↓↑
Tithonium				
Kimmeridgium	<i>C. guimarotae</i> ↓↑			
Oxfordium				
Callovium				
Bathonium	Kirtlington-Taxon ↓↑ ? ↓↑			

Abb. 10.5. Fossilbericht der Albanerpetontiden in Laurasia und Nordafrika

Für Zeiträume, in denen bestimmte Taxa nachgewiesen sind, wurden unbestimmte Albanerpetontiden-Funde vernachlässigt. ↓↑ = bestimmte Taxa, ? ↓↑ = unbestimmte Taxa bzw. fragliche Zuordnung.