

8. Kladistische Analyse der intra-familiären Beziehungen der Albanerpetontiden

8.1 Allgemeine Bemerkungen

Die Analyse stellt eine kladistische Untersuchung für die Klärung der intra-familiären Beziehungen der Albanerpetontiden dar. Sie basiert auf einer Datenmatrix von 28 informativen, ungeordneten Merkmalen, einer Außengruppe und 13 Innengruppen-Taxa. Die Synapomorphien der Albanerpetontidae und die Autapomorphien der einzelnen terminalen Innengruppen-Taxa entsprechen nicht-informativen Merkmalen und wurden demzufolge in der kladistischen Analyse nicht berücksichtigt. Als Außengruppe diente ein hypothetischer „all zero“-Vorfahr. Die folgenden 13 terminalen Innengruppen-Taxa wurden einbezogen:

- 1) *Albanerpeton inexpectatum* ESTES & HOFFSTETTER 1976
- 2) *Albanerpeton* sp. C GARDNER 1999b („Paskapoo species“ GARDNER 2002)
- 3) *Albanerpeton nexuosus* ESTES 1981
- 4) *Albanerpeton gracilis* GARDNER 2000b
- 5) *Albanerpeton galaktion* FOX & NAYLOR 1982
- 6) *Albanerpeton cifellii* GARDNER 1999c
- 7) *Albanerpeton arthridion* FOX & NAYLOR 1982
- 8) *Albanerpeton krebsi* sp. nov.
- 9) *Celtedens guimarotae* sp. nov.
- 10) *Celtedens ibericus* MCGOWAN & EVANS 1995
- 11) *Celtedens megacephalus* (COSTA 1864)
- 12) *Celtedens* sp. indet. GARDNER 2000a
- 13) Kirtlington-Taxon (= *Albanerpetontidae* gen. et sp. indet. GARDNER 2000a, „Kirtlington species“ GARDNER 2002)

Die Datenmatrix umfasst ausschließlich Merkmale der verschmolzenen Frontalia, des Prämaxillare und des Maxillare. Ausbildungen anderer cranialer und postcranialer Elemente können aufgrund ihrer Uniformität, ihrer zu großen Variationsbreite oder ihrer zu schlechten Überlieferung bisher als Merkmale für eine Analyse der intra-familiären Beziehungen der Albanerpetontiden nicht verwendet werden.

Die Kladogramme wurden mit Hilfe des „branch-and-bound“-Suchverfahrens ermittelt und auf ihre Robustheit untersucht. Die Programme PAUP 3.1.1 (SWOFFORD 1993) und MacClade 3.07 (MADDISON & MADDISON 1992, 1997) dienten der Erstellung der Kladogramme und ihrer Auswertung. Für die Kladogramme wurden die Schrittlänge, der Konsistenz-Index, der Retentions-Index, der berichtigte Konsistenz-Index und der Homoplasie-Index ermittelt. Die Schrittlänge (tree length = TL) gibt die absolute Anzahl der Transformationsschritte aller Merkmale in einem Kladogramm an. Der Konsistenz-Index (consistency index = CI) entspricht dem Verhältnis von der Zahl der Merkmale zur Zahl ihrer Transformationsschritte. Der berichtigte Konsistenz-Index (rescaled consistency-index = RC) ist das Produkt aus dem Konsistenz-Index und dem Retentions-Index (retention index = RI). Der Retentions-Index bildet das Verhältnis von scheinbarer zu tatsächlicher Synapomorphie ab. Die Berichtigung des Konsistenz-Indexes führt zu einer Reduzierung nicht-informativer Merkmale (Autapomorphien) und verbessert die Vergleichbarkeit unterschiedlicher phylogenetischer Analysen mit einer verschiedenen Anzahl von Merkmalen. Der Homoplasie-Index (HI = homoplasy index) gibt den Wert für das Verhältnis der Transformationsschritte aller Merkmale zur Anzahl der homoplastischen Merkmale an.

Für die Analyse der Merkmalevolution wurden die ACCTRAN- und die DELTRAN-Optimierungsverfahren angewendet (SWOFFORD & MADDISON 1987). Bei der ACCTRAN-Optimierung vollziehen sich die Merkmalstransformationen so nahe wie möglich an der Wurzel des Kladogrammes. Dementsprechend können bei dieser Optimierung Merkmalumkehrungen auf untergeordneten Hierarchiestufen häufiger auftreten (siehe Abb. 11.2). Die DELTRAN-Optimierung verlagert die Merkmalstransformationen so weit wie möglich von der Wurzel weg in die Krone des Kladogrammes. Bei diesem Verfahren vergrößern sich somit die Chancen für das Auftreten von Konvergenzen (siehe Abb. 11.3). Entsprechend der unterschiedlichen Optimierungsmethoden liefern die beiden Verfahren oft verschieden lange Merkmallisten für die jeweiligen Gabelpunkte eines Kladogramms. Merkmale, die sich unter Anwendung beider Optimierungsverfahren in Bezug auf einen bestimmten Gabelpunkt im Kladogramm gleich verhalten, liefern für die Diagnose des entsprechenden Taxons eine eindeutige Synapomorphie („unambiguous synapomorphy“). Merkmale, die nur bei einem der beiden Verfahren an einem bestimmten Gabelpunkt als Synapomorphie auftreten, sind zweideutig synapomorph („ambiguous synapomorphy“). Bei der Beschreibung der einzelnen Gabelpunkte des Kladogrammes wird die Anzahl der eindeutigen Synapomorphien in ein Verhältnis zur Gesamtzahl der Merkmale gesetzt (siehe

Abb. 11.1, GARDNER 2001). Merkmale, die auf einer untergeordneten Hierarchiestufe eine Reduktion erfahren, werden nicht zu den eindeutigen Synapomorphien gezählt. Das Verhältnis dient neben dem „bootstrapping“ (FELSENSTEIN 1985, SANDERSON 1989) und dem Verfalls-Index („Bremer support index“, BREMER 1988) in meiner Analyse der Beschreibung der Robustheit der einzelnen Gabelpunkte bzw. der monophyletischen Gruppen im Kladogramm (siehe Abb. 11.1).

Beim „bootstrapping“ wird nach dem Zufallsprinzip die ursprüngliche Datenmatrix in eine modifizierte Datenmatrix umgewandelt. In diesem Verfahren bleibt zwar die Gesamtzahl der Merkmale identisch, aber einige Merkmale werden rein zufällig verdoppelt oder weggelassen. Die modifizierte Datenmatrix wird einer Parsimonie-Analyse unterworfen und das neu erhaltene Kladogramm mit dem ursprünglichen Kladogramm verglichen. Bei der vorliegenden Analyse wurde die ursprüngliche Datenmatrix 2000 Mal verändert. Der „bootstrap“-Wert ist für den jeweiligen Gabelpunkt in Prozent angegeben (siehe Abb. 11.1). Der Verfalls-Index gibt Auskunft über die Anzahl der Schritte, um die das maximal sparsame Kladogramm verlängert werden muss, damit der jeweilige Gabelpunkt in eine Polytomie zerfällt.

8.2 Bemerkungen zur Merkmalsbewertung der terminalen Innengruppen-Taxa (siehe Merkmalliste Kapitel 8.7)

Das Taxon *Albanerpeton cifellii* ist die einzige Albanerpetontiden-Art, von der keine verschmolzenen Frontalia bekannt sind (GARDNER 1999c). Daher sind bei diesem Taxon die Merkmale 1 bis 16 nicht bewertbar. Außerdem können bei diesem Taxon die Merkmale 27 und 28 nicht berücksichtigt werden, da von *Albanerpeton cifellii* keine Maxillaria vorhanden sind. Von der Art *Albanerpeton gracilis* sind zwar Prämaxillaria überliefert, jedoch gehören diese Prämaxillaria nach meiner Auffassung aufgrund der deutlich unterschiedlichen Ausbildung und Lage der suprapalatalen Grube (Merkmal 17 und 20) und der verschiedenartigen Gestalt des Bereiches medial der suprapalatalen Grube (Merkmal 19) zu verschiedenen Taxa (GARDNER 2000b, Abb. 7 A, B, D, F-H und eigene Beobachtungen). Dementsprechend werden die Merkmale 17 bis 20 bei *Albanerpeton gracilis* als nicht belegbar gewertet. Eine Zuordnung der Maxillaria zu *Albanerpeton gracilis* ist daher auch nicht mehr sicher, und demzufolge können die Merkmale 27 und 28 für dieses Taxon ebenfalls nicht bewertet werden. Trotz der überwiegend artikulierten Überlieferung von

Celtedens ibericus und *C. megacephalus* (MCGOWAN & EVANS 1996, MCGOWAN 2002 und eigene Beobachtungen) sind aufgrund der unzureichenden Erhaltung jeweils die Merkmale 17 bis 28 nicht belegbar. Die Merkmale 9 und 14 können bei *Celtedens ibericus* nicht berücksichtigt werden. Beim Taxon *Celtedens* sp. indet (GARDNER 2000a) sind infolge der schlechten Erhaltung bzw. der unzureichenden Überlieferung die Merkmale 8, 13 bis 15, 22, 27 und 28 nicht bewertbar. Beim Kirtlington-Taxon sind aufgrund seiner schlechten Erhaltung die Merkmale 8, 15, 22 sowie infolge der fehlenden Überlieferung von Maxillaria die Merkmale 27 und 28 nicht belegbar (GARDNER 2000a).

Die wenigen schlecht erhaltenen Prämaxillaria mit einer linguad geöffneten suprapalatalen Grube aus Uña werden dem Taxon *Albanerpeton krebsi* sp. nov. zugeordnet, da alle anderen Arten von *Albanerpeton* und das Kirtlington-Taxon ebenfalls eine linguad geöffnete suprapalatale Grube besitzen. Diese Ausbildung entspricht nach meiner Interpretation einem plesiomorphen Merkmal der Albanerpetontiden. Arten von *Celtedens*, sofern ausreichend überliefert, zeigen eine latero-linguad geöffnete suprapalatale Grube. Daher ist die Wahrscheinlichkeit sehr hoch, dass diese Prämaxillaria zu *Albanerpeton krebsi* sp. nov. gehören (siehe Kapitel 4.5.2). Dagegen können *Celtedens megacephalus* aus Uña keine Prämaxillaria zugeordnet werden. Bei diesem Taxon sind die Merkmale 17 bis 26 nicht bewertbar. Die Zuordnung von Maxillaria zu *Albanerpeton krebsi* sp. nov. ist nicht möglich; somit sind die Merkmale 27 und 28 bei dieser Art nicht belegbar. Bei *Albanerpeton species C* (GARDNER 1999b, 2000a) sind die verschmolzenen Frontalia und das Prämaxillare für eine Bewertung der Merkmale 8, 13 und 15 sowie 17 bis 19 nicht ausreichend überliefert bzw. abgebildet.

8.3 Ergebnisse der kladistischen Analyse

Die kladistische Analyse lieferte ein maximal sparsames Kladogramm mit einer Länge von 34 Schritten, einem Konsistenz-Index von 0,824, einem Retentions-Index von 0,920, einem berichtigten Konsistenz-Index von 0,758 und einem Homoplasie-Index von 0,176 (siehe Abb. 8.1). Die ACCTRAN- und die DELTRAN-Optimierung unterscheiden sich im Auftreten der Merkmale 13, 22, 23 und 27. Die beiden Gattungen *Albanerpeton* und *Celtedens* sind Schwestertaxa. Das Kirtlington-Taxon repräsentiert den „ursprünglichsten“ Vertreter der Albanerpetontiden und bildet das Schwestertaxon zu den Albanerpetontinae nov. (*Albanerpeton* + *Celtedens*). Die Art *Albanerpeton krebsi* sp. nov. repräsentiert den

„primitivsten“ Vertreter der Gattung *Albanerpeton* und belegt den europäischen Ursprung dieses Taxons.

8.4 Diskussion des maximal sparsamen Kladogramms (siehe Abb. 8.1 bis 8.3 und Kapitel 8.7)

Gabelpunkt A: Albanerpetontidae (Kirtlington-Taxon + (*Albanerpeton* + *Celtenham*))

Dieser Gabelpunkt besitzt aufgrund der Verwendung von ausschließlich informativen Merkmalen für die Klärung der intra-familiären Beziehungen der Albanerpetontiden keine Synapomorphien.

Gabelpunkt B: Albanerpetontinae nov. (*Albanerpeton* + *Celtenham*)

Zwei eindeutige Synapomorphien sind für den Gabelpunkt B charakteristisch: kurzer internasaler Fortsatz [1(1)] und antero-lateraler Fortsatz [9(1)]. Der Gabelpunkt B besitzt einen „bootstrap“-Wert von 87% und einen Verfalls-Index von 2.

Gabelpunkt C: *Albanerpeton* (*Albanerpeton krebsi* sp. nov. + (*Albanerpeton arthridion* + (*Albanerpeton cifellii* + (*Albanerpeton galaktion* + (*Albanerpeton gracilis* + (*Albanerpeton nexuosus* + (*Albanerpeton species C* + *Albanerpeton inexpectatum*))))))))))

Der Gabelpunkt C ist durch drei eindeutige Synapomorphien gekennzeichnet: kurzer, spitzer internasaler Fortsatz [2(1)], triangularer Umriss der verschmolzenen Frontalia [6(1)] und linguad geöffnete suprapalatale Grube [18(1)]. [10] ist bei *Albanerpeton gracilis* nicht vorhanden bzw. der orbitale Rand ist konkav ausgebildet. Der Gabelpunkt C zeigt mit 94% den dritthöchsten „bootstrap“-Wert an und hat mit 3 den zweithöchsten Verfalls-Index.

Gabelpunkt D: unbenanntes Taxon (*Albanerpeton arthridion* + (*Albanerpeton cifellii* + (*Albanerpeton galaktion* + (*Albanerpeton gracilis* + (*Albanerpeton nexuosus* + (*Albanerpeton species C* + *Albanerpeton inexpectatum*))))))))))

Zwei eindeutige Synapomorphien kennzeichnen den Gabelpunkt D: anteriores Ende des orbitalen Randes liegt annähernd auf einer Höhe mit dem antero-posterioren Mittelpunkt der Frontalia [8(1)] und ein breiter ventro-lateraler Wall [14(1)]. Merkmal 15 [Mittellinienlänge:posteriore Breite (ML:PB) <= 1.25] erscheint konvergent bei *Celtenham megacephalus*. Der Gabelpunkt D verfügt über einen „bootstrap“-Wert von 87% und besitzt einen Verfalls-Index von 2.

Gabelpunkt E: unbenanntes Taxon (*Albanerpeton cifellii* + (*Albanerpeton galaktion* + (*Albanerpeton gracilis* + (*Albanerpeton nexuosus* + (*Albanerpeton species C* + *Albanerpeton inexpectatum*))))))

Zwei eindeutige Synapomorphien zeichnen den Gabelpunkt E aus: große suprapalatale Grube [20(1)] und ausschließlich niedrig gelegene suprapalatale Grube [25(1)]. Bei *Albanerpeton cifellii* ist das Merkmal 13 [skulptierter posteriorer Rand] nicht überliefert. Dementsprechend tritt es nach der ACCTTRAN-Optimierung am Gabelpunkt E auf. Die DELTRAN-Optimierung lässt es erst am Gabelpunkt F erscheinen. [13] tritt bei *Celtesdens guimarotae* sp. nov. konvergent auf. Der Gabelpunkt E hat mit 85% den viertniedrigsten „bootstrap“-Wert und einen Verfalls-Index von 2.

Gabelpunkt F: unbenanntes Taxon (*Albanerpeton galaktion* + (*Albanerpeton gracilis* + (*Albanerpeton nexuosus* + (*Albanerpeton species C* + *Albanerpeton inexpectatum*))))))

Zwei eindeutige Synapomorphien charakterisieren den Gabelpunkt F: suprapalatale Grube im ventro-medialen Bereich [17(1)] und flach ausgebildeter Bereich medial der suprapalatalen Grube [19(1)]. Nach der DELTRAN-Optimierung tritt [13] am Gabelpunkt E auf. Der Gabelpunkt F zeigt mit 74 % den drittniedrigsten „bootstrap“-Wert an und verfügt über einen Verfalls-Index von 2.

Gabelpunkt G: unbenanntes Taxon (*Albanerpeton gracilis* + (*Albanerpeton nexuosus* + (*Albanerpeton species C* + *Albanerpeton inexpectatum*))))))

Eine eindeutige Synapomorphie ist für diesen Gabelpunkt G kennzeichnend: kurzer, schmaler, spitzer internasaler Fortsatz [3(1)]. Bei *Albanerpeton gracilis* ist das Merkmal 27 [kurzer lateraler prämaxillärer Fortsatz] nicht überliefert. Dementsprechend tritt es nach der ACCTTRAN-Optimierung am Gabelpunkt G auf. Der Gabelpunkt G besitzt mit 63% den niedrigsten „bootstrap“-Wert und hat mit dem Wert 1 den kleinsten Verfalls-Index.

Gabelpunkt H: Robust-Schnauzer (nach „robust-snouted clade“, GARDNER 1999b, GARDNER 2002): (*Albanerpeton nexuosus* + (*Albanerpeton species C* + *Albanerpeton inexpectatum*))

Der Gabelpunkt H zeichnet sich durch zwei eindeutige Synapomorphien aus: weit eingeschnittener präfrontaler Artikulationsschlitz [16(1)] und z.T. miteinander verschmolzene Prämaxillaria [21(1)]. Die Merkmale 22 [relativ kurze Pars dorsalis] und 23 [kräftige Ausbildung der dorsalen Kante der Pars dorsalis] treten konvergent bei *Celtesdens guimarotae* sp. nov. bzw. an den Gabelpunkten J und K auf. Nach der DELTRAN-Optimierung tritt [27]

am Gabelpunkt H auf. Mit 99% zeigt der Gabelpunkt H den höchsten „bootstrap“-Wert und zusätzlich mit 5 den höchsten Verfalls-Index an.

Gabelpunkt I: unbenanntes Taxon (*Albanerpeton* species C + *Albanerpeton inexpectatum*)

Der Gabelpunkt I wird von drei eindeutigen Synapomorphien charakterisiert: Skulptierung der gesamten labialen Fläche der Pars dorsalis [24(1)], einheitlicher dorso-labialer Bereich [26(1)] und anteriores Ende der maxillaren Zahnreihe liegt annähernd auf einer Höhe mit der anterioren Kante des nasalen Fortsatzes [28(1)]. Mit 96% verfügt der Gabelpunkt I über den zweithöchsten „bootstrap“-Wert und besitzt einen Verfalls-Index von 2.

Gabelpunkt J: *Celtedens* (*Celtedens* sp. indet. + (*Celtedens guimarotae* sp. nov. + (*Celtedens ibericus* + *Celtedens megacephalus*)))

Eine eindeutige Synapomorphie ist für diesen Gabelpunkt kennzeichnend: kurzer, rundlicher internasaler Fortsatz [4(1)]. Das Merkmal 22 [relativ kurze Pars dorsalis] ist bei *Celtedens ibericus*, *Celtedens megacephalus* und *Celtedens* sp. indet. nicht bewertbar. Demzufolge tritt es nach der ACTRAN-Optimierung ebenfalls an diesem Gabelpunkt auf. Der Gabelpunkt J zeigt mit 73% den zweitniedrigsten „bootstrap“-Wert an und hat einen Verfalls-Index von 2.

Gabelpunkt K: unbenanntes Taxon (*Celtedens guimarotae* sp. nov. + (*Celtedens ibericus* + *Celtedens megacephalus*)))

Eine eindeutige Synapomorphie kennzeichnet den Gabelpunkt K: glockenförmiger bis sanduhrförmiger Umriss [7(1)]. Das Merkmal 11 [konkaver orbitaler Rand] tritt bei *Albanerpeton gracilis* konvergent auf. Das Merkmal 23 [kräftige Ausbildung der dorsalen Kante der Pars dorsalis] ist bei *Celtedens ibericus*, *C. megacephalus* und *C.* sp. indet. nicht belegbar. Die DELTRAN-Optimierung lässt dementsprechend das Merkmal 23 an diesem Gabelpunkt auftreten. Der Gabelpunkt K besitzt mit 89% den vierthöchsten „bootstrap“-Wert und verfügt über einen Verfalls-Index von 2.

Gabelpunkt L: unbenanntes Taxon (*Celtedens ibericus* + *Celtedens megacephalus*)

Zwei eindeutige Synapomorphien charakterisieren diesen Gabelpunkt: kurzer, schmaler, rundlicher internasaler Fortsatz [5(1)] und deutlich konkaver Rand [12(1)]. Der Gabelpunkt L hat einen „bootstrap“-Wert von 86% und einen Verfalls-Index von 2.

8.5 Diskussion von Kladogrammen bis zu einer Schrittlänge von 36

8.5.1 Kladogramme mit einer Schrittlänge von 35

Fünf zusätzliche Kladogramme mit 35 Schritten hat die Auswertung der Datenmatrix ergeben. In vier Kladogrammen wird Monophylie der Gattungen *Albanerpeton* und *Celtenham* bzw. das Schwestergruppenverhältnis zwischen dem Kirtlington-Taxon und dem unbenannten Taxon B (*Albanerpeton* + *Celtenham*) bestätigt. Die Beziehungen innerhalb des Taxons *Celtenham* sind ebenfalls gleich. Die Kladogramme zeigen jedoch Unterschiede in den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Gattung *Albanerpeton* und können aufgrund der erhöhten Anzahl von Merkmalkonflikten nicht überzeugen. Ein Kladogramm hebt die Monophylie von *Celtenham* auf und kann ebenfalls aufgrund der erhöhten Anzahl der Merkmalkonflikte nicht überzeugen. Demnach wäre das Merkmal 4 [kurzer, rundlicher internasaler Fortsatz] zweimal unabhängig voneinander entstanden. Ich interpretiere die Ausbildung eines kurzen, rundlichen internasalen Fortsatzes jedoch als ein einmaliges Ereignis innerhalb der Albanerpetontiden bei *Celtenham*, entsprechend der einmaligen Ausbildung eines kurzen, spitzen internasalen Fortsatzes bei *Albanerpeton*. Beide Formen sind von einem langen internasalen Fortsatz abzuleiten, der das Kirtlington-Taxon charakterisiert.

8.5.2 Kladogramme mit einer Schrittlänge von 36

Die kladistische Analyse hat 18 weitere Kladogramme mit einer Länge von 36 Schritten ergeben. Zwei Kladogramme heben die Monophylie der Albanerpetontinae (*Albanerpeton* + *Celtenham*) bzw. das Schwestergruppenverhältnis dieses Taxons zum Kirtlington-Taxon auf. Demnach wären der kurze internasale Fortsatz [1] und der antero-laterale Fortsatz [9] zweimal unabhängig voneinander entstanden. Ich postuliere dagegen eine einmalige Ausbildung dieser beiden Merkmale, die charakteristisch für die Albanerpetontinae (*Albanerpeton* + *Celtenham*) sind und einen „fortschrittlichen“ Zustand innerhalb der Albanerpetontiden repräsentieren. Der lange internasale Fortsatz und der nicht ausgebildete antero-laterale Fortsatz beim Kirtlington-Taxon stellen den „primitiven“ Zustand dieser Merkmale innerhalb der Albanerpetontiden dar. Alle 18 Kladogramme belegen die Monophylie der Gattung *Albanerpeton*. 14 Kladogramme erhalten die Monophylie des Taxons *Celtenham*, vier heben sie auf. Kladogramme, die die Verwandtschaftsverhältnisse

innerhalb der Gattungen *Albanerpeton* und *Celtedens* verändern, können aufgrund der erhöhten Zahl von Merkmalkonflikten ebenfalls nicht überzeugen.

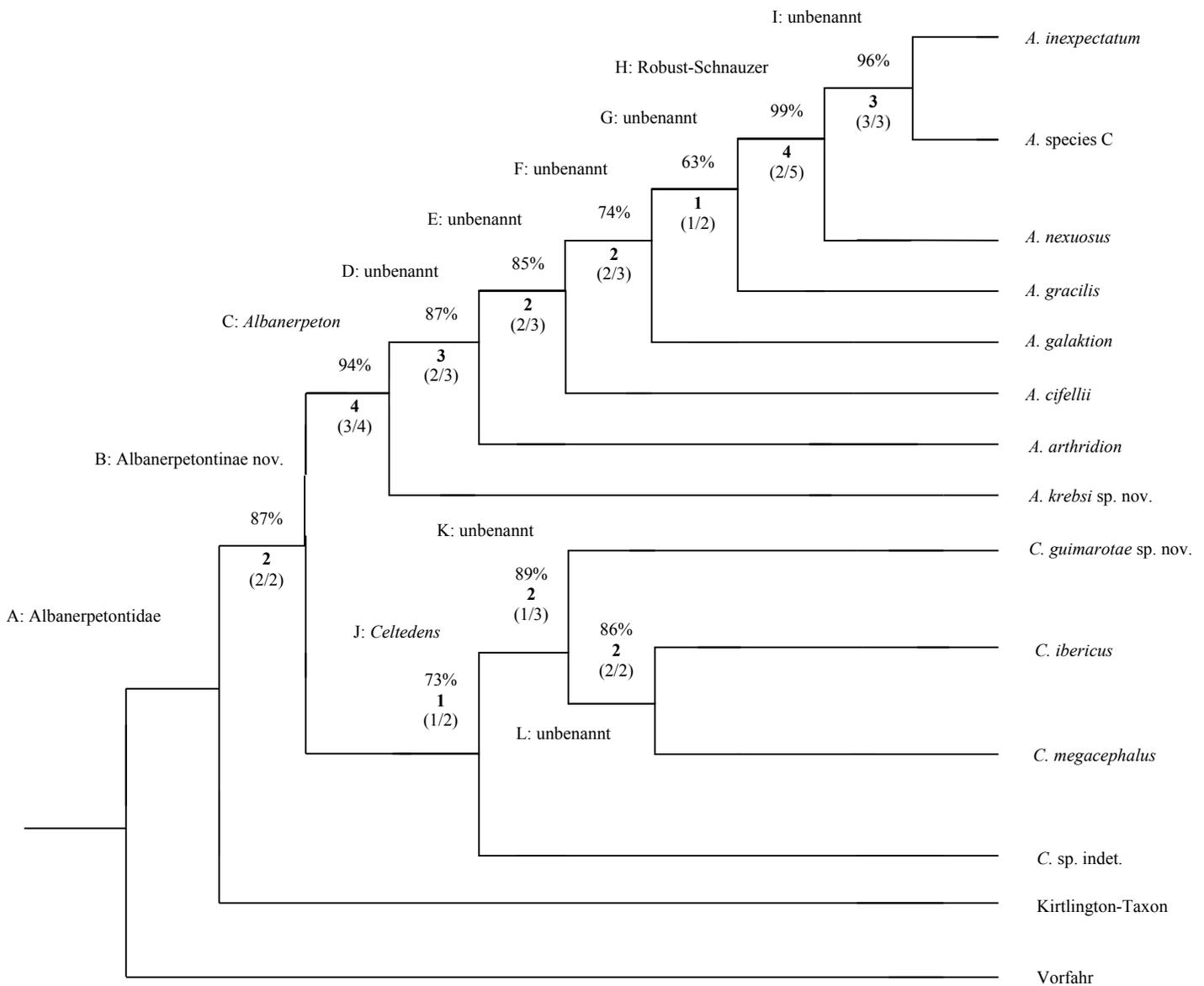


Abb. 8.1 Maximal sparsames Kladogramm der kladistischen Analyse der intra-familiären Beziehungen der Albanerpetontiden, basierend auf 28 ungeordneten, informativen Merkmalen, einer Außengruppe und 13 Innengruppen-Taxa. Die Großbuchstaben bezeichnen den jeweiligen Gabelpunkt. Die Gabelpunkte sind durch drei Indizes beschrieben. Die Prozentangaben entsprechen dem „bootstrap“-Wert. Die fettgedruckten Zahlen repräsentieren den Verfalls-Index. Die Zahlen in den Klammern bilden das Verhältnis zwischen den eindeutigen Synapomorphien und der Gesamtzahl der Merkmale ab. Das Kladogramm besitzt eine Länge von 34 Schritten, einen Konsistenz-Index von 0,824, einen Retentions-Index von 0,920, einen berichtigten Konsistenz-Index von 0,758 und einen Homoplasie-Index von 0,176.

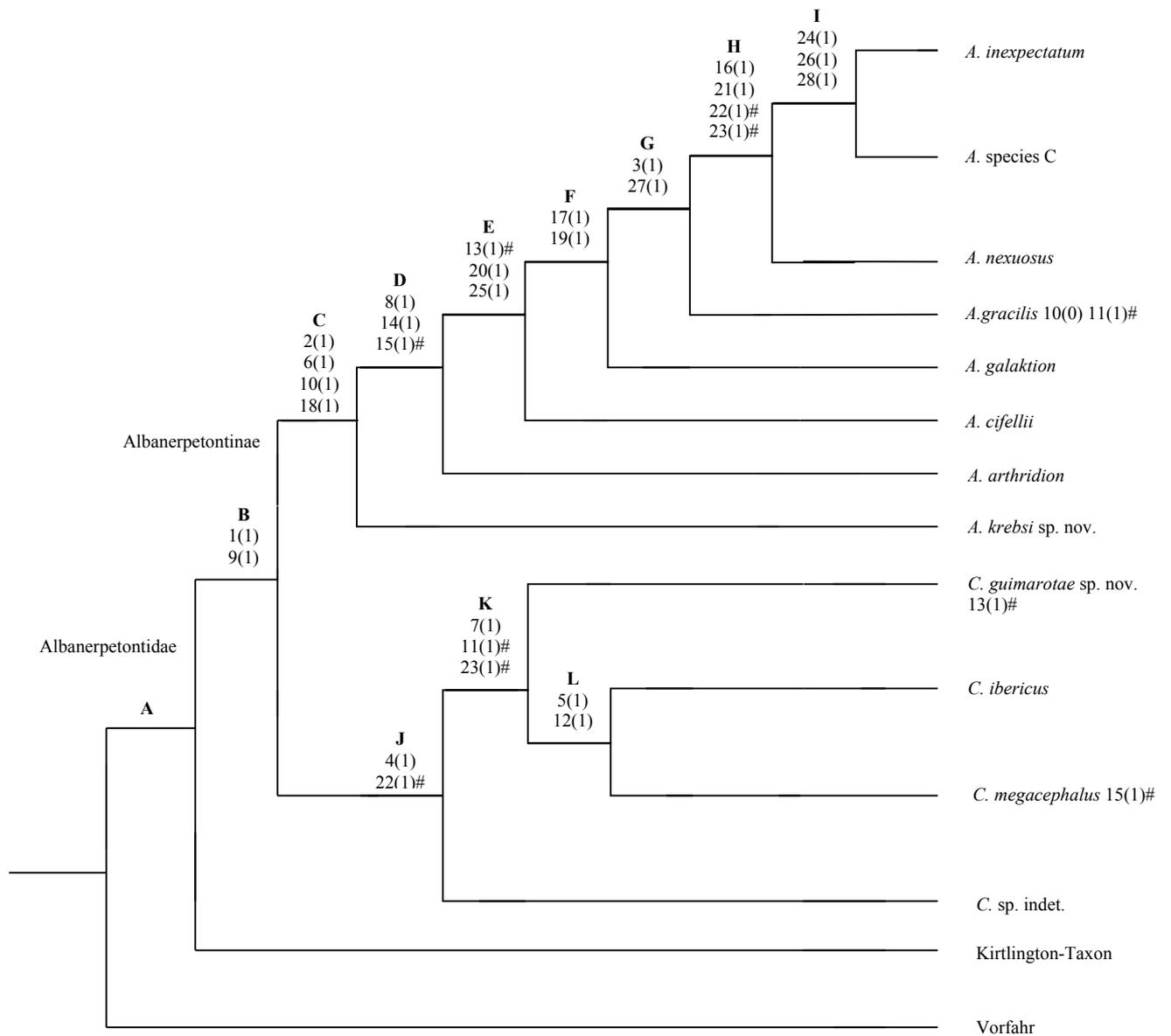


Abb. 8.2 ACCTRAN-Optimierung des maximal sparsamen Kladogramms der kladistischen Analyse der intrafamiliären Beziehungen der Albanerpetontiden. Die Großbuchstaben bezeichnen den jeweiligen Gabelpunkt. Die Zahlen 1 bis 28 repräsentieren die Merkmale. (1) entspricht einem auftretenden Merkmal, (0) entspricht einer Merkmalreduktion und # entspricht einer konvergenten Merkmalentwicklung.

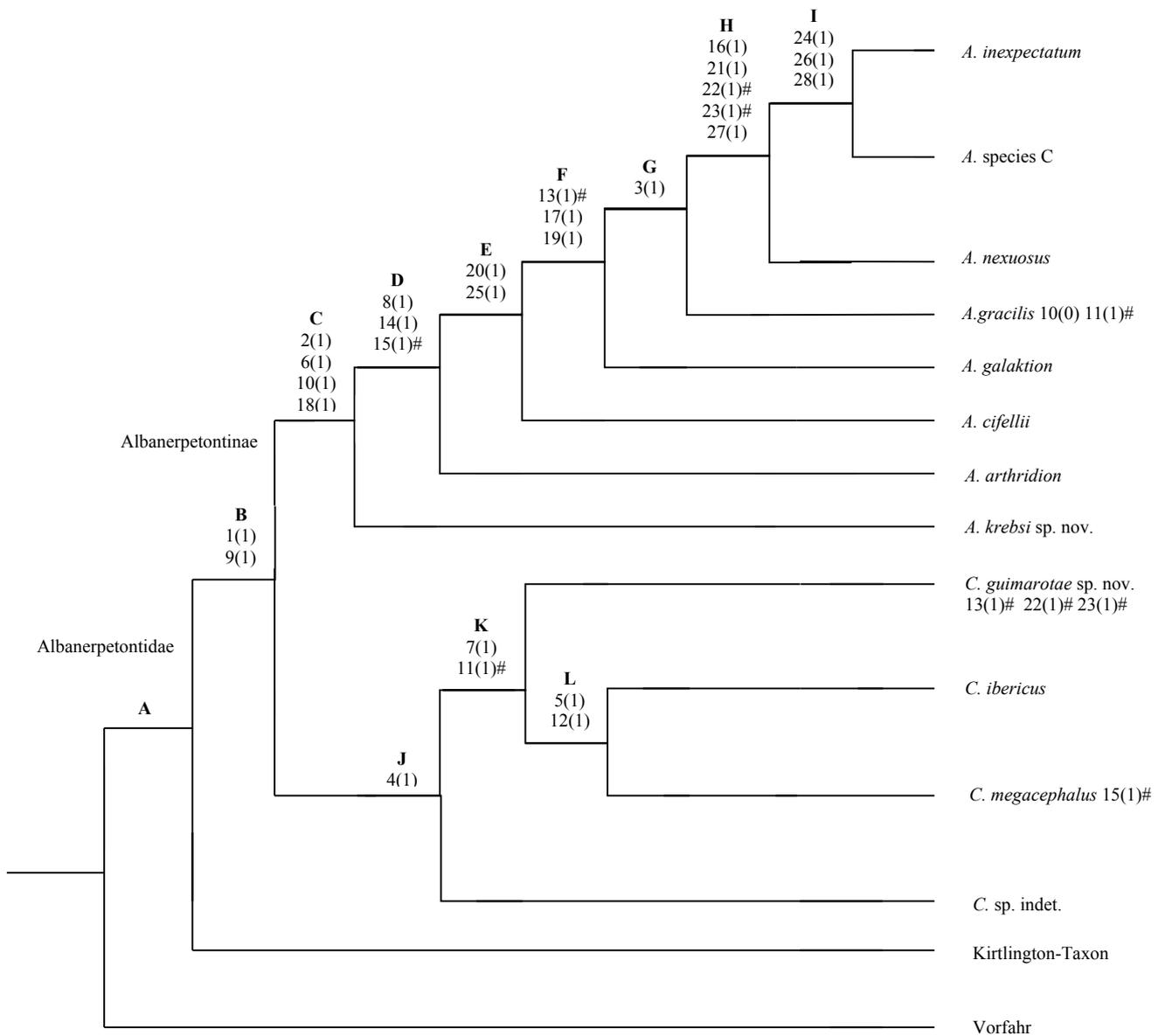


Abb. 8.3 DELTRAN-Optimierung des maximal sparsamen Kladogramms der kladistischen Analyse der intrafamiliären Beziehungen der Albanerpetontiden. Die Großbuchstaben bezeichnen den jeweiligen Gabelpunkt. Die Zahlen 1 bis 28 repräsentieren die Merkmale. (1) entspricht einem auftretenden Merkmal, (0) entspricht einer Merkmalreduktion und # entspricht einer konvergenten Merkmalentwicklung.

8.6 Vergleich des maximal sparsamen Kladogramms mit dem zeitlichen Auftreten der terminalen Innengruppen-Taxa (siehe Abb. 8.4)

Die Ergebnisse der kladistischen Analyse entsprechen überwiegend dem zeitlichen Auftreten der einzelnen Albanerpetontiden-Arten bzw. -Taxa. Der älteste Vertreter in der Analyse, das Kirtlington-Taxon aus dem Bathonium, stellt auch den „ursprünglichsten“ Vertreter der Albanerpetontiden bzw. die Schwestergruppe zu den „fortschrittlicheren“ Albanerpetontinae (*Albanerpeton* + *Celtedens*) dar. Die „primitivste“ Art von *Celtedens*, *C. sp. indet.*, ist jedoch der zweitälteste Vertreter der Gattung. Der älteste Vertreter, *Celtedens guimarotae* sp. nov. aus dem Kimmeridgium, bildet das Schwesertaxon zur monophyletischen Gruppe der unterkretazischen Arten (*Celtedens ibericus* und *C. megacephalus*). *Albanerpeton krebsi* sp. nov. ist die älteste Art der Gattung *Albanerpeton* und repräsentiert auch den „ursprünglichsten“ Vertreter dieses Taxons. Die älteste nordamerikanische Art *Albanerpeton arthridion* aus dem Ober-Albium–Mittel-Aptium stellt auch das „primitivste“ Taxon aller Albanerpetontiden von diesem Kontinent dar.

Die im aufsteigenden Kladogramm nacheinander folgenden Arten *Albanerpeton cifellii* (Ober-Turonium), *A. galaktion* (Unter-Campanium–Maastrichtium) und *A. gracilis* (Mittel-Campanium) entsprechen in ihrem ersten Auftreten der jeweiligen höheren Entwicklungsstufe innerhalb der Gattung *Albanerpeton*. Die Zeit des ersten Auftretens von *Albanerpeton nexuosus* wird mit Campanium angegeben. Diese Datierung lässt ein früheres Auftreten des Taxons als *Albanerpeton galaktion* und *A. gracilis* zu. Demzufolge würde aber die höhere Entwicklungsstufe von *Albanerpeton nexuosus* nicht mehr mit dem zeitlichen Auftreten vereinbar sein, es sei denn, die Arten *Albanerpeton cifellii* und *A. galaktion* besitzen ein früheres, im Fossilbericht nicht dokumentiertes Auftreten in der Erdgeschichte. Eine genauere zeitliche Einstufung von *Albanerpeton nexuosus* in das Ober-Campanium würde das „Zeitproblem“ ebenfalls lösen. Die beiden „fortschrittlichsten“ Schwester-Arten *Albanerpeton species C* (Paläozän) und *A. inexpectatum* (Unter- bis ?Mittel-Miozän) repräsentieren auch die jüngsten Vertreter der Gattung bzw. der Familie.

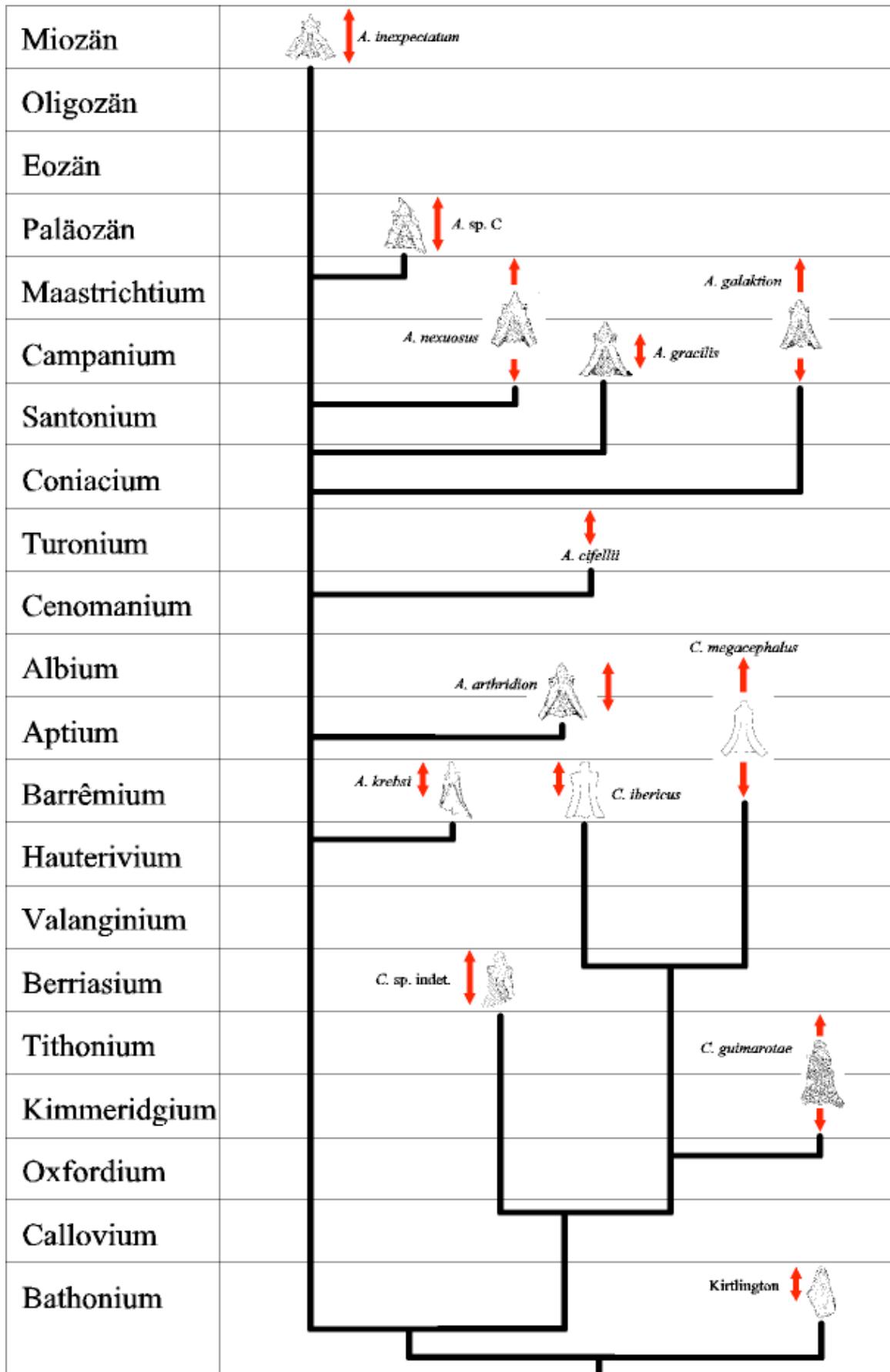


Abb. 8.4 Maximal sparsames Kladogramm der Albanerpetontiden und das zeitliche Auftreten der terminalen Innengruppen-Taxa.

8.7. Merkmalliste der kladistischen Analyse

Merkmal 1: Frontalia

kurzer internasaler Fortsatz (Länge des internasalen Fortsatzes: Abstand zwischen den antero-lateralen Fortsätzen $< 0,85$), (1) vorhanden, (0) langer internasaler Fortsatz

Das Kirtlington-Taxon besitzt als Autapomorphie einen langen, dreieckigen, rundlich zulaufenden internasalen Fortsatz.

Merkmal 2: Frontalia

kurzer, spitzer internasaler Fortsatz, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Merkmal 3: Frontalia

kurzer, schmaler, spitzer internasaler Fortsatz, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Merkmal 4: Frontalia

kurzer, rundlicher internasaler Fortsatz, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Merkmal 5: Frontalia

kurzer, schmaler, rundlicher internasaler Fortsatz, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Die Arten *Celtedens guimarotae* sp. nov. und *C. sp. indet.* besitzen einen breiten rundlichen internasalen Fortsatz.

Merkmal 6: Frontalia (MCGOWAN 1998, GARDNER 1999b)

triangulärer Umriss der verschmolzenen Frontalia, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Merkmal 7: Frontalia (GARDNER 2000a)

glockenförmiger bis sanduhrförmiger Umriss der verschmolzenen Frontalia, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Anmerkung zu Merkmal 6 bis 7:

Das Kirtlington-Taxon und *Celtedens sp. indet.* besitzen aufgrund einer sehr steilen Ausbildung des orbitalen Randes und eines nur schwach nach postero-lateral ausgezogenen orbitalen Randes weder einen glocken- bzw. sanduhrförmigen noch einen triangulären Umriss ihrer verschmolzenen Frontalia.

Merkmal 8: Frontalia (McGowan 1998a)

anteriores Ende des orbitalen Randes liegt. annähernd auf einer Höhe mit dem antero-posterioren Mittelpunkt der Frontalia, (1) vorhanden, (0) anteriores Ende des orbitalen Randes liegt deutlich vor dem antero-posterioren Mittelpunkt der Frontalia

Merkmal 9: Frontalia (GARDNER 2000a)

antero-lateraler Fortsatz, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Merkmal 10: Frontalia (MCGOWAN 1998)

schräg geradliniger bis schwach konkaver orbitaler Rand, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Merkmal 11: Frontalia (MCGOWAN & EVANS 1995)

konkaver orbitaler Rand, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Merkmal 12: Frontalia

deutlich konkaver orbitaler Rand, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Anmerkung zu Merkmal 10 bis 12:

Das Kirtlington-Taxon und *Celtedens* sp. indet. besitzen eine sehr steile Ausbildung des orbitalen Randes und einen nur schwach nach postero-lateral ausgezogenen orbitalen Rand. Ihr orbitaler Rand ist daher weder konkav noch schräg geradlinig ausgebildet.

Merkmal 13: Frontalia

skulptierter posteriorer Rand, (1) vorhanden, (0) nicht vorhanden

Der posteriore Rand ist bei *Albanerpeton arthridion*, *A. krebsi* sp. nov., *Celtedens ibericus*, *C. megacephalus* und dem Kirtlington-Taxon unskulptiert. Er verläuft entweder annähernd geradlinig horizontal oder bildet in der Mitte eine posteriad gerichtete Spitze aus. Im letzteren Fall sind die Abschnitte des posterioren Randes jeweils lateral der Spitze unterschiedlich stark konkav ausgebildet.

Merkmal 14: Frontalia (GARDNER 1999a)

breiter ventro-lateraler Wall ($BVLW:IPB \geq 4,0$), (1) vorhanden, (0) schmaler ventro-lateraler Wall

Merkmal 15: Frontalia (GARDNER 1999a)

Mittellinienlänge:posteriore Breite (ML:PB), (1) $ML:PB \leq 1,25$, (0) $ML:PB > 1,25$

Merkmal 16: Frontalia

weit eingeschnittener präfrontaler Artikulationsschlitz, (1) vorhanden, (0) schwach oder nicht eingeschnittener präfrontaler Artikulationsschlitz

Merkmal 17: Prämaxillare (GARDNER 2000a)

suprapalatale Grube im ventro-medialen Bereich, (1) vorhanden, (0) suprapalatale Grube im ventro-lateralen bis ventro-zentralen Bereich

Merkmal 18: Prämaxillare (GARDNER 2000a)

lingual geöffnete suprapalatale Grube, (1) vorhanden, (0) linguo-lateral geöffnete suprapalatale Grube

Merkmal 19: Prämaxillare

flach ausgebildeter Bereich medial der suprapalatalen Grube, (1) vorhanden, (0) Bereich medial der suprapalatalen Grube entspricht einer unterschiedlich stark ausgebildeten Depression

Merkmal 20: Prämaxillare (GARDNER 2000b)

große suprapalatale Grube, (1) vorhanden, (0) kleine suprapalatale Grube

Bei *Albanerpeton gracilis*, *A. galaktion* und *A. cifellii* tritt zusätzlich eine dreieckige Ausbildung der suprapalatalen Grube auf. GARDNER (2002) fasste aufgrund dieses Merkmals die drei genannten Arten zur „gracile-snoutde clade“ zusammen (siehe Kapitel 6.2 und 8.8). Dieses Merkmal stellt jedoch nach der Auswertung meiner kladistischen Analyse ein uninformatives Merkmal dar und wurde daher aus der Datenmatrix entfernt. Das Merkmal kann bei *Albanerpeton gracilis* nicht gewertet werden (siehe Kapitel 8.2).

Merkmal 21: Prämaxillare (GARDNER 1999b)

z.T. miteinander verschmolzene Prämaxillaria, (1) vorhanden, (0) nicht miteinander verschmolzen

Merkmal 22: Prämaxillare (GARDNER 1999b)

relativ kurze Pars dorsalis, (1) HPDO:BPDO < 1,5, (0) HPDO:BPDO > 1,5

Merkmal 23: Prämaxillare (GARDNER 1999b)

kräftige Ausbildung der dorsalen Kante der Pars dorsalis, (1) vorhanden, (0) schwache Ausbildung der dorsalen Kante der Pars dorsalis

Merkmal 24: Prämaxillare (GARDNER 1999b)

Skulptierung auf der gesamten labialen Fläche der Pars dorsalis (bei großen Individuen), (1) vorhanden, (0) Skulptierung überwiegend im dorso-labialen Bereich

Merkmal 25: Prämaxillare (GARDNER 2000b, eigene Beobachtungen)

ausschließlich niedrig gelegene suprapalatale Grube, (1) vorhanden, (0) hoch oder niedrig gelegene suprapalatale Grube

Merkmal 26: Prämaxillare (GARDNER 1999b)

einheitlicher dorso-labialer Bereich, (1) vorhanden, (0) Stufe im dorso-labialen Bereich

Merkmal 27: Maxillare (GARDNER 1999b)

kurzer lateraler prämaxillarer Fortsatz (antero-posteriore Länge entspricht annähernd der Höhe an der Basis), (1) vorhanden, (0) langer prämaxillarer Fortsatz (antero-posteriore Länge größer als die Höhe an der Basis)

Merkmal 28: Maxillare (GARDNER 2000b)

anteriores Ende der maxillaren Zahnreihe liegt annähernd auf einer Höhe mit der anterioren Kante des nasalen Fortsatzes, (1) vorhanden, (0) anteriores Ende der maxillaren Zahnreihe liegt vor der anterioren Kante des nasalen Fortsatzes

Taxon / Merkmal	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>A. inexpectatum</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>A. sp. C</i>	1	1	1	0	0	1	0	?	1	1	0	0	?	1	?	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>A. nexuosus</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>A. gracilis</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0	?
<i>A. galaktion</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>A. cifellii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	?	?
<i>A. arthridion</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. krebsi</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
<i>C. guimarotae</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	?	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>C. ibericus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1	1	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. megacephalus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	2	2	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. sp. indet.</i>	1	0	0	1	0	0	0	?	1	0	0	0	?	?	?	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?
Kirtlington-Taxon	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?
Vorfahr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tab.8.1 Merkmalmatrix der 28 informativen ungeordneten Merkmale für eine Außengruppe (Batrachia) und 13 Innengruppen-Taxa der kladistischen Analyse. 1: Merkmal ist vorhanden; 0: Merkmal ist nicht vorhanden; ?: Merkmalausbildung ist nicht bewertbar.

8.8 Diskussion der kladistischen Analyse von GARDNER (2002) (siehe Abb. 8.5, 8.6)

Die kladistische Untersuchung der Monophylie von *Albanerpeton* und den Beziehungen innerhalb dieser Gattung von GARDNER (2002) basierte auf 16 informativen Merkmalen. Zwei der vier „multistate“-Merkmale waren geordnet. Die Datenmatrix setzte sich aus Merkmalen der verschmolzenen Frontalia, des Prämaxillare und des Maxillare zusammen. Das Kirtlington-Taxon („Kirtlington species“), die „Anoual species“ („Anoual albanerpetontid“) und *Celtedens* bildeten die Außengruppen. Als Innengruppen-Taxa dienten *Albanerpeton arthridion*, *A. gracilis*, *A. galaktion*, *A. cifellii*, *A. nexuosus*, *A. inexpectatum* und das Paskapoo-Taxon (*A. sp. C* GARDNER 1999b). Das „branch-and-bound“-Suchverfahren lieferte sechs maximal sparsame Kladogramme mit einer Schrittlänge von 26, einem Konsistenz-Index von 0,769, einem Retentions-Index von 0,818 und einem Homoplasie-Index von 0,231. Jedes der sechs maximal sparsamen Kladogramme belegt die Monophylie von *Albanerpeton*. In drei maximal sparsamen Kladogrammen entspricht *Celtedens* der Schwestergruppe von *Albanerpeton*. Drei weitere Kladogramme können die Schwestergruppe von *Albanerpeton* aufgrund einer Polytomie nicht eindeutig bestimmen.

A. arthridion ist die Schwestergruppe des „post-middle Albian clade“ (*A. cifellii*, *A. galaktion*, *A. gracilis*, *A. nexuosus*, „Paskapoo species“ (Paskapoo sp.) und *A. inexpectatum*. Innerhalb dieses Taxons bildet das „gracile snouted clade“ die Schwestergruppe des „robust-snouted-

clade“. Die verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen *Albanerpeton cifellii*, *A. galaktion* und *A. gracilis* können aber nicht eindeutig geklärt werden. Die drei Taxa der „gracile-snouted clade“ bilden demzufolge im „strict consensus“-Kladogramm eine Polytomie. Innerhalb des „robust-snouted-clade“ gehören die „Paskapoo species“ und *Albanerpeton inexpectatum* zur „Tertiary clade“ und bilden das Schwester-Taxon von *Albanerpeton nexuosus* (siehe Abb. 8.5).

Die Monophylie von *Albanerpeton* beruht bei GARDNER (2002) auf zwei eindeutigen Synapomorphien: triangulärer Umriss der verschmolzenen Frontalia [6(1) = Merkmal meiner Analyse] und Mittellinienlänge:posteriore Breite zwischen 1,2 und 1,1 [15(1)]. Aufgrund der Einbeziehung von *Albanerpeton krebsi* sp. nov. entspricht das Merkmal [15] keiner Synapomorphie der Albanerpetontiden in meiner Analyse, sondern unterstützt die Abgrenzung der restlichen *Albanerpeton*-Arten von *Albanerpeton krebsi* (Gabelpunkt D). Das Merkmal [6] stellt auch in meiner Analyse eine eindeutige Synapomorphie der Albanerpetontiden dar. Das „post-middle Albian clade“ wird durch zwei eindeutige Synapomorphien charakterisiert: mittel-große suprapalatale Grube [20(1)] und niedrige Lage der suprapalatalen Grube im Bereich der Pars dorsalis [25(1)]. In meiner Analyse treten diese beiden eindeutigen Synapomorphien am „gleichen“ Gabelpunkt (E) auf. Bei GARDNER's Analyse wird das „gracile-snouted clade“ durch eine eindeutige Synapomorphie gekennzeichnet: triangulare bis schlitzartige suprapalatale Grube. Nach meiner Analyse ist das „gracile-snouted clade“ paraphyletisch (siehe Abb. 8.1). Zudem kann das Merkmal [triangulare bis schlitzartige suprapalatale Grube] bei *Albanerpeton gracilis* nicht bewertet werden (siehe Kapitel 8.2) bzw. stellt nach der Auswertung der kladistischen Untersuchung ein uninformatives Merkmal dar und wurde daher aus der Datenmatrix entfernt (siehe Kapitel 8.7).

Vier eindeutige Synapomorphien und zwei Homoplasien charakterisieren nach GARDNER das „robust-snouted clade“: robustes Prämaxillare, verschmolzene Prämaxillaria [21(1)], Höhe der Pars dorsalis < 1,5 [22(1)], Pars dorsalis überlappt minimal das anteriore Ende des Nasale und ist mit diesem stark suturiert [23(1)], kurzer lateraler prämaxillärer Fortsatz am Maxillare [27(1)] und schmaler internasaler Fortsatz. In meiner Analyse entspricht nur das Merkmal [21(1)] einer eindeutigen Synapomorphie der Robust-Schnauzer (= „robust-snouted clade“). Die Merkmale [21(1)], [22(1)] und [27(1)] stehen im Zusammenhang mit der Ausbildung eines robusten Prämaxillare bei den Albanerpetontiden. Dementsprechend habe ich das

Merkmal [robustes Prämaxillare] nicht in meine Merkmalliste aufgenommen. Die Merkmale [22(1)] und spitzer internasaler Fortsatz entsprechen bei GARDNERS Untersuchung Homoplasien, die bei „non-*Albanerpeton* albanerpetontids“ (bei der „Anoual species“ bzw. beim Kirtlington-Taxon) auftreten. Nach meinen Untersuchungen treten die Merkmale [22(1)] und [23(1)] konvergent auf. In meiner Analyse wird zwischen einem kurzen, schmalen, spitzen [3(1)] und einem kurzen, schmalen, rundlichen internasalen Fortsatz [5(1)] unterschieden. Daher findet das Merkmal [spitzer internasaler Fortsatz] bei mir keine Verwendung. Das Merkmal [27(1)] charakterisiert in meiner kladistischen Analyse nur nach der DELTRAN-Methode die Robust-Schnauzer.

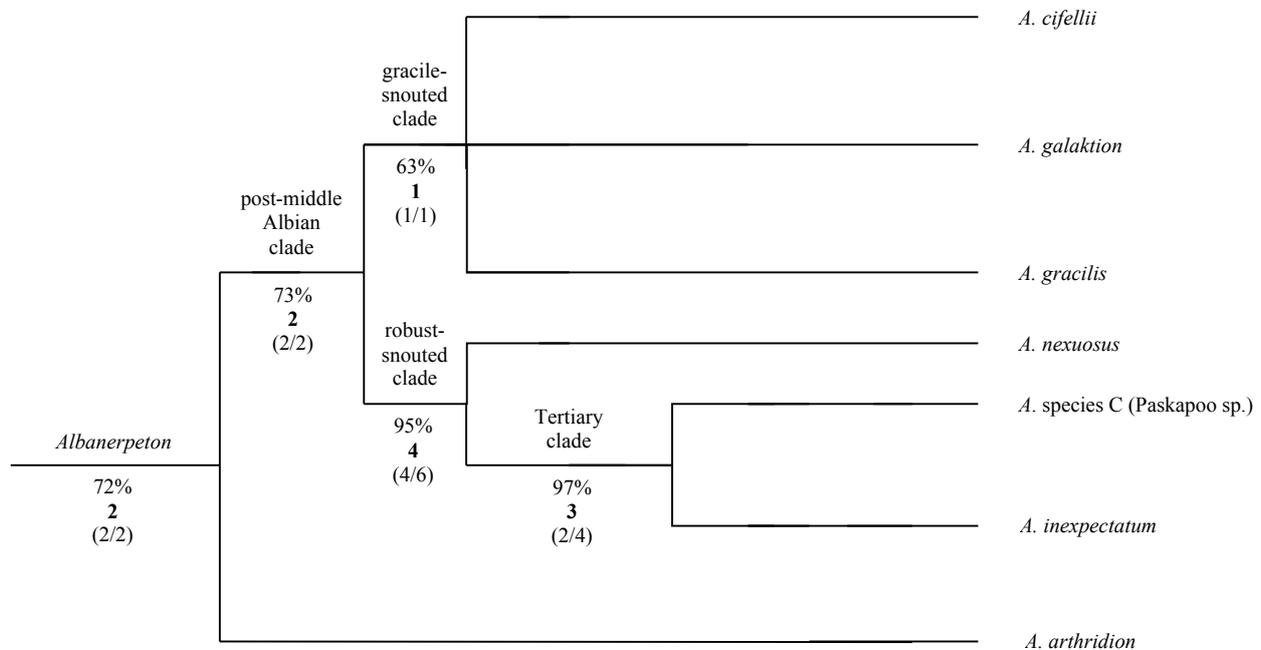


Abb. 8.5 Strikter Konsensus-Kladogramm der kladistischen Analyse von GARDNER (2002), basierend auf 16 informativen Merkmalen (14 ungeordnete Merkmale und zwei geordnete „multistate“-Merkmale) ohne Außengruppen. Die Gabelpunkte sind durch drei Indizes beschrieben. Die Prozentangaben entsprechen dem „bootstrap“-Wert (für 2000 Replikate). Die fettgedruckten Zahlen repräsentieren den Verfalls-Index. Die Zahlen in den Klammern bilden das Verhältnis zwischen den eindeutigen Synapomorphien und der Gesamtzahl der Merkmale ab. Das Kladogramm besitzt eine Länge von 26 Schritten, einen Konsistenz-Index von 0,818, einen Retentions-Index von 0,920 und einen Homoplasie-Index von 0,231 (verändert nach GARDNER 2002).

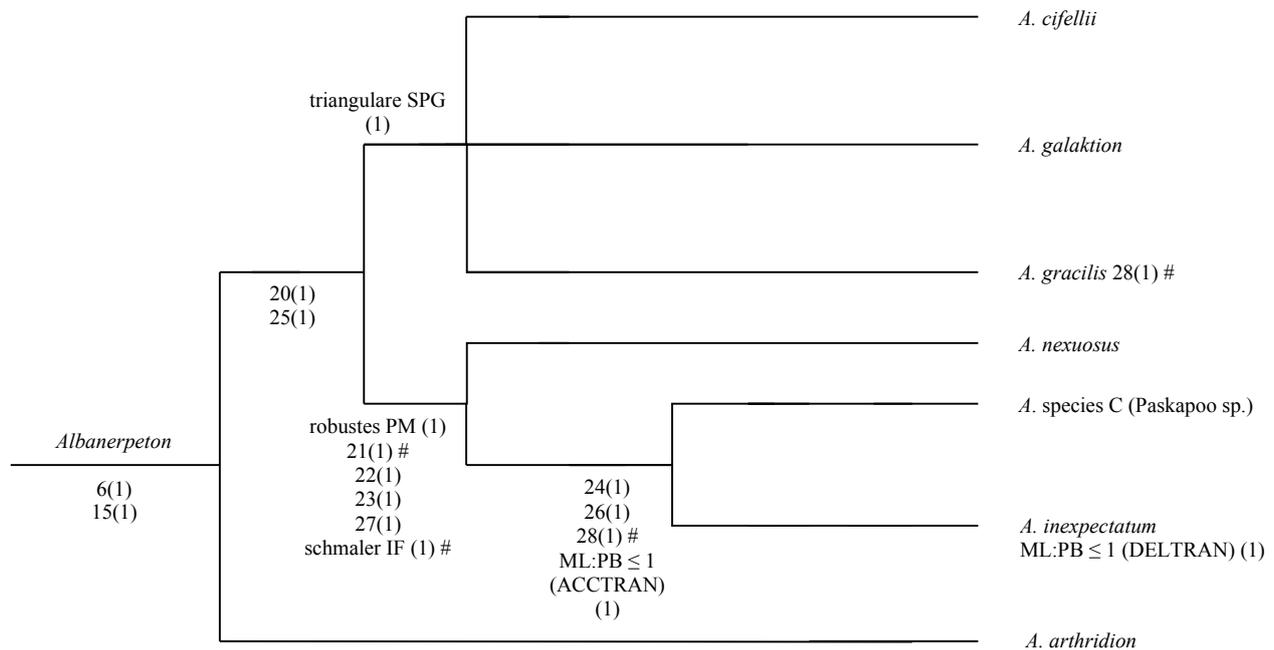


Abb. 8.6 Strikter Konsensus-Kladogramm der kladistischen Analyse von GARDNER (2002) ohne Außengruppen. Die Merkmale der einzelnen Gabelpunkte, die in GARDNERS und meiner Analyse auftreten, sind für eine bessere Vergleichbarkeit mit der Merkmalnummer meiner Analyse gekennzeichnet. Die Merkmale der Gabelpunkte, die nur von GARDNER verwendet wurden, sind ohne Nummer angegeben. (1) entspricht einem auftretenden Merkmal und # entspricht einer konvergenten Merkmalentwicklung. Das Merkmal [ML:PB \leq 1] tritt nach der ACCTRAN-Optimierung am Gabelpunkt „Tertiary clade“ (siehe Abb. 8.5) auf. Die DELTRAN-Optimierung lässt dieses Merkmal erst bei *Albanerpeton inexpectatum* erscheinen. IF (internasaler Fortsatz), ML (Mittellinienlänge), PB (posteriore Breite), PM (Prämaxillare), SPG (suprapalatale Grube) (verändert nach GARDNER 2002).

Zwei eindeutige Synapomorphien definieren nach GARDNER das „Tertiary clade“ (Paskapoo Taxon und *Albanerpeton inexpectatum*): Skulptierung auf der gesamten Fläche der Pars dorsalis des Prämaxillare [24(1)] und keine Stufe im dorso-labialen Bereich des Prämaxillare [26(1)]. Das Merkmal 28 [anteriores Ende der maxillaren Zahnreihe liegt annähernd auf einer Höhe mit der anterioren Kante des nasalen Fortsatzes] tritt konvergent bei *Albanerpeton gracilis* auf. Alle drei Merkmale entsprechen nach meiner Untersuchung Synapomorphien des „Tertiary clade“, da dieses Merkmal bei *Albanerpeton gracilis* nicht bewertet werden kann (siehe Kapitel 8.2). Nach der ACCTRAN-Methode charakterisiert zusätzlich ein weiteres Merkmal [Mittellinienlänge:posteriore Breite \leq 1] das „Tertiary clade“. Dieses Merkmal ist bei der „Paskapoo species“ nicht bewertbar. Dementsprechend lässt die DELTRAN-Methode das Merkmal erst bei *Albanerpeton inexpectatum* auftreten.

Nach GARDNERS (2002) und meiner Analyse ist die Gattung *Albanerpeton* monophyletisch. Das strikte Konsensus-Kladogramm von GARDNER und das maximal sparsame Kladogramm meiner Analyse zeigen aber Unterschiede in der Topologie des Taxons *Albanerpeton*. Nach meiner kladistischen Analyse ist das „gracile-snouted clade“ paraphyletisch und bildet nicht die Schwestergruppe des „robust-snouted clade“ (Robustschnauzer). Der „ursprünglichste“ Vertreter des Taxons *Albanerpeton* ist nach meiner Untersuchung *A. krebsi* sp. nov. und nicht *A. arthridion* (siehe Kapitel 8.4, Abb. 8.1 bis 8.3).