

9. Ökologie der Albanerpetontiden

9.1 Lebensraum und Lebensweise

Nach FOX & NAYLOR (1982) deuten folgende Schädel- bzw. postcraniale Merkmale auf eine kopfgrabende Lebensweise der Albanerpetontiden hin, ähnlich der der rezenten Amphisbaenidae GRAY 1865:

- a) ein robuster Schädel (komplexe Suturen)
- b) Skulptierung bzw. Verstärkung der anterioren Schädelknochen (Prämaxillare, Maxillare, Dentale)
- c) verschmolzene Frontalia
- d) teilweise verschmolzene Prämaxillaria
- e) orbitaler Fortsatz am Parietale (Ansatz der Rumpf- und/oder Kiefermuskulatur)
- e) verschmolzenes Endocranium (eine Einheit)
- f) modifizierte anteriore Wirbel (Atlas-Axis-Komplex)
- g) im Vergleich zum Schädel grazile Rumpfwirbel

Der Schädel wurde nach FOX & NAYLOR (1982) vermutlich als Ramme oder Schaufel während des Grabens verwendet. Die Struktur der Hinterhauptscondyli, des Atlas und des Axis spricht für eine komplexe Bewegung des Kopfes und der Halsregion, die eine kopfgrabende Bewegung ermöglichen. Die grazilen Rumpfwirbel deuten wahrscheinlich auf eine kräftige und komplexe Ausbildung der Rumpfmuskulatur hin, wie sie bei den lebenden Gymnophiona ausgebildet ist (NAYLOR & NUSSBAUM 1980). Die Rumpfmuskulatur setzte am orbitalen Fortsatz des Parietale an und gewährleistete eine Bewegung des Schädels in horizontaler Richtung. Das verschmolzene Endocranium schützte das Gehirn beim Rammen mit dem Kopf.

Mit Ausnahme der Gymnophiona ist eine (kopf-)grabende Lebensweise innerhalb der Lissamphibia sehr selten. Viele Salamander und einige Frösche zeigen zwar eine subterrane Lebensweise, jedoch handelt es sich bei den meisten dieser Amphibien nicht um Gräber, sondern um Tiere, die bereits bestehende, von anderen Organismen angelegte unterirdische Gänge oder Bauten bewohnen (WAKE 1993). Grabende Salamander und Blindwühlen leben in

feuchten Lockerböden (u.a. BRANDON 1965, SEMLITSCH 1981, HIMSTEDT 1996, BEHLER 1997). GANS (1960, 1974) unterschied drei Phasen bzw. Arten beim Kopfgraben:

- a) Substrateintritt (durch das Rammen des Kopfes in das Substrat)
- b) Tunnelverlängerung
- c) Tunnelverbreiterung

Subterran lebende Tiere können alle drei, keine oder nur bestimmte Arten des Kopfgrabens ausführen. Beispielsweise können Salamander existierende Spalten oder Löcher im Boden als Eingang benutzen, bereits existierende Spalten, die zu klein sind, erweitern, d.h. verbreitern und verlängern oder einen neuen Tunnel anlegen. Die Begehung bereits existierender Spalten und Tunnel erfordert nach WAKE (1993) keine neuen morphologischen Anpassungen. SCHWENK & WAKE (1993) untersuchten Vertreter der Desmognathinae COPE 1855 (siehe Abb. 9.1.A, C, F) und erstellten eine Liste von Synapomorphien, die diese Gruppe lungenloser Salamander von ihrem Schwestertaxon der Plethodontinae GRAY 1850 (siehe Abb. 9.1.D, G) und anderen Urodela unterscheidet, bzw. die für eine kopfgrabende Lebensweise spricht. Die Desmognathinae sind u.a. durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

- a) deutlich ossifizierter und stark suturierter Schädel (siehe Abb. 9.1 A, C)
- b) modifizierter Atlas
- c) modifizierte vordere Rumpfwirbel
- d) stromlinienförmiges, keilförmiges Kopfprofil (siehe Abb. 9.1F)
- e) Hinterbeine länger als Vorderbeine

Stark ossifizierte Schädel- und Kieferknochen widerstehen den Kräften besser, die auf das Tier beim Rammen und Drücken einwirken. Ein deutlich ossifizierter und stark suturierter Schädel schützt die Weichteile des Kopfes beim Graben und tritt auch bei den einzelnen Taxa der Albanerpetontiden auf. So sind bei den Albanerpetontiden alle Schädelelemente gut verknöchert. Die Prämaxillaria sind im Bereich der labialen Pars dorsalis verschiedenartig skulptiert bzw. verstärkt. Die mediale Kante der Prämaxillaria zeigt bei adulten Tiere eine komplexe Artikulationsvorrichtung, und die Prämaxillaria sind bei einigen Taxa z.T. miteinander verschmolzen. Das Maxillare und das Dentale sind z.T. ebenfalls skulptiert bzw. verstärkt. Die Frontalia sind miteinander verschmolzen. Die paarigen Parietalia besitzen an ihrem anterioren Rand einen Fortsatz, der in die parietale Artikulationsgrube (PAG) der

verschmolzenen Frontalia passt. Diese Stift- und Grubenartikulation – wie sie auch zwischen dem Parietale und dem Squamosum bei den Desmognathinen auftritt – verstärkt deutlich den Zusammenhalt der betroffenen Schädeldachknochen.

Die Albanerpetontiden haben nach den Rekonstruktionen von ESTES & HOFFSTETTER (1976) und MCGOWAN (1994) wie die Desmognathinen ein keilförmiges Kopfprofil (siehe Abb. 9.2D, E). Nach GANS (1974) erfordert ein Substrateinstieg bzw. eine Tunnelerweiterung die Erzeugung einer Öffnung im Substrat. Bei den Amphisbaeniden und anderen Kopfgräbern wird die Öffnung durch ein Kopfframmen bewirkt. Dabei wird das Substrat an die Seiten gedrückt bzw. anterior kompaktiert. Eine anteriore Kompaktion des Substrats wäre jedoch für ein weiteres Graben von Nachteil. GANS (1974) gab als ideale Form für eine effiziente Substrat-Penetration einen langen, schmalen, spitzen Zapfen an, der aber einen deutlichen Stabilitätsverlust verursacht. Ein keilförmiges Kopfprofil dagegen gibt der Schnauze ausreichend Stabilität und behält den Vorteil eines Zapfens bei.

Die vorderen Wirbel der Albanerpetontiden sind wie bei den Desmognathinae modifiziert (SCHWENK & WAKE 1993), jedoch in einer anderen Art und Weise. Die Albanerpetontiden haben nach MCGOWAN (1998b) zwei besondere Gelenke in ihrem proximalen Wirbelsäulenabschnitt, ein atlanto-occipitales Gelenk, das dem der Salamander ähnelt und ein atlanto-axiales Gelenk, welches einer Synapomorphie entspricht (ESTES & HOFFSTETTER 1976, Abb. 1, siehe Tafel X Abb. 13-21, Tafel XI Abb. 1-8). Die anteriore Fläche des Atlas zeigt große Gemeinsamkeiten mit der der Salamander. Sie besitzt ein medianes Tuberculum interglenoideum und zwei laterale Cotylen, die Bewegungen – vermutlich in ähnlicher Weise wie bei den Salamandern – in der dorso-ventralen Ebene ermöglichen. Das mediane Tuberculum interglenoideum bildet mit dem Hinterhaupt ein Stift- und Gruben-Gelenk, welches Kompressions- und Zugkräfte gut widerstehen konnte. Eine ventro-mediale halbmond förmige Furche sorgte zusätzlich für einen größeren Bewegungsspielraum in der dorso-ventralen Ebene. Die lateralen Cotylen des Atlas verhinderten medio-laterale Bewegungen. Die anteriore Fläche des Axis besteht aus einer dorsalen und zwei ventro-lateralen halbmond förmigen, schwach konvexen Artikulationsfacetten. Die posteriore Fläche des Atlas besitzt drei korrespondierende, schwach konkave Facetten für die Artikulation mit dem Axis. Die konvexe dorsale Facette des Axis ermöglichte eine Bewegung in der medio-lateralen Ebene, und die beiden ventro-lateralen Facetten verhinderten eine Rotationsbewegung (MCGOWAN 1998b, Abb. 4, 5). Diese besondere Ausbildung der vorderen Wirbel ermöglichte

es den Albanerpetontiden wahrscheinlich, das Substrat beim Graben nach oben oder nach unten bzw. zur Seite zu drücken. Das keilförmige Kopfprofil deutet auf eine überwiegende Verdrängung des Substrats nach dorsal hin, wie bei einigen Amphisbaeniden.

Wie bei den Vertretern der Desmognathinen sind auch bei den Albanerpetontiden die Vordergliedmaßen kürzer als die Hintergliedmaßen. Nach MCGOWAN (2002) liegt bei *Celtesdens ibericus* der Wert für das Verhältnis von der Länge der Vorder- (Humerus + Ulna/Radius) zur Länge der Hinterextremität (Femur + Tibia/Ulna) zwischen 0,82 und 0,71. Die größeren Hintergliedmaßen erhöhen die Durchschlagskraft beim initialen Rammen, beim Einkeilen unter Steine und bei der Tunnelerweiterung. Gleichzeitig verringern die kleineren Vordergliedmaßen den vorderen Querschnitt des Tieres, wodurch der Kraftaufwand bei den genannten Aktivitäten reduziert wird (SCHWENK & WAKE 1993).

GARDNER (1999b) beschrieb die besonders bei *Albanerpeton inexpectatum* ausgeprägte Verstärkung des Schädels als eine spezielle Anpassung an eine kopfgrabende Lebensweise in steinigen Böden bzw. in den Spalten der miozänen Karstlandschaft von La Grive-Saint-Alban. Auch die Population von *Albanerpeton inexpectatum* aus Petersbuch 2, ebenfalls eine Spaltenfüllung-Lokalität, zeigt nach eigenen Beobachtungen eine Verstärkung der anterioren Schädelemente. Neben den Prämaxillaria von *Albanerpeton inexpectatum* weisen aber auch die Prämaxillaria von *A. nexuosus* und dem unbeschriebenen Taxon *A. sp. C* die folgenden vier Merkmale zur Verstärkung der Schnauzenregion auf (GARDNER 1999b, eigene Beobachtungen):

- a) robuste Ausbildung
- b) z.T. miteinander verschmolzen
- c) niedrige Pars dorsalis
- d) starke Suture mit dem Nasale

Den verkürzten lateralen prämaxillaren Fortsatz (LPF) des Maxillare bei diesen Taxa interpretierte GARDNER (1999b) als bruchsicher bei einwirkendem mechanischen Stress. Die labiale Skulptierung bei *Albanerpeton inexpectatum* aus La Grive Saint-Alban und dem unbestimmten Taxon *Albanerpeton sp. C* ist so stark ausgebildet, dass die Stufe (S) nicht mehr erkennbar ist. *Albanerpeton inexpectatum* zeigt neben der starken pustelrtigen Skulptierung der Pars dorsalis des Prämaxillare eine labiale Skulptierung des Maxillare und

Dentale bei größeren Individuen (GARDNER, 1999b, eigene Beobachtungen). Die Albanerpetontiden aus der Grube Guimarota, Porto Dinheiro, Uña und Pio Pajarón besitzen zwar auch die charakteristischen verschmolzenen Frontalia, jedoch sind die Prämaxillaria, Maxillaria und Dentalia im Vergleich zu denen bei *Albanerpeton inexpectatum* deutlich schwächer skulptiert bzw. weniger robust. Es sind auch keine verschmolzenen Prämaxillaria überliefert.

Das Ökosystem Guimarota kann nach GLOY (2000) in einigen Bereichen mit den rezenten Mangrovensümpfen der Everglades verglichen werden, die gleiche Interpretation lieferte MCGOWAN (1996) für die Kirtlington-Lokalität in England (Bathonium). Die Albanerpetontiden im Guimarota-Ökosystem lebten vermutlich auf bzw. in einem weicherem Substrat, verglichen mit den Böden von Karstspalten, ohne Beimengung von Geröll (die überlieferten Sedimente zeigen einen sehr niedrigen klastischen Eintrag, siehe Kapitel 4.1.1) und waren somit auf kräftig skulptierte und robuste Schädeldach- und Kieferelemente nicht angewiesen. Gleiches gilt u.a. für die Albanerpetontiden von Kirtlington, Uña, Pio Pajarón, Porto Dinheiro und aus dem Purbeck, die alle deutlich weniger robuste anteriore Schädelelemente besitzen als *Albanerpeton inexpectatum*.

Die relativ niedrige Pars dorsalis und die breiten Frontalia von *Albanerpeton inexpectatum* implizieren nach GARDNER (1999b) einen flacheren, breiteren Schädel – vermutlich noch deutlicher als von ESTES & HOFFSTETTER (1976) rekonstruiert – als bei den anderen Arten. Die niedrigere Pars dorsalis impliziert aber nicht unbedingt einen insgesamt flacheren Schädel, sondern könnte auch nur eine steilere Ausrichtung der vorderen Schädeldachelemente nach antero-ventral und somit eine deutlichere Keilform der Schnauze hervorrufen. Damit wäre ein effizienteres Kopfgraben möglich gewesen. Eine deutliche Absenkung des Kopfes während des Grabens würde das keilförmige Profil der Schnauze noch unterstützen. Eine ausgeprägte quadrato-pectorale Muskulatur für das Senken des Schädels ist bei *Albanerpeton inexpectatum* bzw. bei den Albanerpetontiden nicht nachgewiesen. Desmognathinae sind mit Hilfe der gut ausgebildeten spinalen Rumpfmuskulatur und den quadrato-pectoralen Muskeln in der Lage ihren Kopf weit nach dorsal anzuheben bzw. nach ventral zu senken. Unterstützt wird diese Bewegung von den verlängerten Hinterhauptscondylen (SCHWENK & WAKE 1993). Eine kräftige Ausbildung der spinalen Rumpfmuskulatur für das Anheben des Schädel scheint jedoch nach FOX & NAYLOR (1982)

bei den Albanerpetontiden erwiesen zu sein. Die notwendige Bewegung in den vorderen Wirbeln ist ebenfalls gewährleistet.

Die breiteren Frontalia bei *Albanerpeton inexpectatum* (GARDNER 1999b) führen aber nicht zwangsläufig zu einer lateralen Expansion des Schädels. Vergleicht man die Schädelrekonstruktionen von *Albanerpeton inexpectatum* (siehe Abb. 9.2A) und *Celtdens ibericus* (siehe Abb. 9.2C) miteinander, so wird deutlich, dass nicht die größte Breite der verschmolzenen Frontalia die Schädelbreite beeinflusst, sondern die Breite auf Höhe der antero-lateralen Fortsätze. In beiden Schädelrekonstruktionen besitzen die verschmolzenen Frontalia ungefähr die gleiche Breite auf der Höhe der antero-lateralen Fortsätze und auch etwa die gleiche Schädelbreite. Bei der Schädelrekonstruktion von *Albanerpeton inexpectatum* ist zusätzlich Vorsicht geboten, weil die meisten Elemente von verschiedenen Individuen stammen, und es sich daher mit sehr großer Wahrscheinlichkeit nicht um die tatsächlichen Schädelmaße handelt. Das gleiche scheint aber auch bei der Rekonstruktion von *Celtdens ibericus* der Fall zu sein, denn eine neue Rekonstruktion (siehe Abb. 9.2B) zeigt einen schmaleren Schädel (MCGOWAN 2002), der den Abbildungen des Originalstückes bei MCGOWAN & EVANS (1995) besser entspricht. Die posteriore Breite, die GARDNER (1999b) vermutlich meinte, ist bei *Albanerpeton inexpectatum* jedoch deutlich expandiert, wodurch der Kontakt mit den paarigen Parietalia vergrößert wird. Diese größere Kontaktfläche verstärkt zwar die Stabilität des Schädels in diesem Bereich, bewirkt aber keine Verbreiterung des Schädels. Zusätzlich verkleinert eine größere posteriore Breite der Frontalia die Orbitalöffnung. Außerdem wäre eine breitere Schnauze im Zusammenhang mit einer kopfgrabenden Lebensweise auch nicht von Nutzen (GANS 1974).

GARDNER (1999b) beschrieb das keilförmige Schädelprofil der Albanerpetontiden (siehe Abb. 9.2D, E) als typisch für grabende terrestrische Salamander (z.B. einige Ambystomatiden) oder für in steinigen Spalten lebende Salamander (z.B. einige Plethodontiden). Untersuchungen zeigen aber, dass der direkte Nachweis eines Grabens im Substrat bei diesen Taxa nicht immer gegeben ist. Zwar beschrieben BISHOP (1943), HAMILTON (1946), GORDON (1968) und SEMLITSCH (1981) einzelne Arten von *Ambystoma* TSCHUDI 1838 als Gräber, jedoch basieren diese Annahmen nur auf den Funden dieser Taxa im Erdboden und nicht auf direkten Beobachtungen. GRUBERG & STIRLING (1972) konnten ein Graben bei *Ambystoma tigrinum* GREEN 1825 nachweisen. Nach HEATWOLE (1960) ist ein Kopfgraben (Erweiterung von

Spalten und Anlegung neuer Grabbauten) bei den Plethodontinae und Ambystomatidae vermutlich weit verbreitet.

SEMLITSCH (1983) führte mit fünf verschiedenen *Ambystoma*-Arten (*Ambystoma talpoideum* HOLBROOK 1838, *A. opacum* GRAVENHORST 1807, *A. maculatum* SHAW 1802, *A. tigrinum* und *A. annulatum* Cope 1886) Versuche durch, um ihr Grabpotenzial zu untersuchen. Die Versuchsterrarien waren mit feuchter, ungewaschener, feinsandiger Erde aus dem Originalhabitat in South Carolina gefüllt. Die Untersuchungen ergaben nur für zwei Arten ein „echtes“ Grabverhalten, d.h. nur diese beiden Salamander legten neue Gänge an: *Ambystoma tigrinum* zeigte durchgehend ein „echtes“ Grabverhalten. *Ambystoma talpoideum* zeigte teilweise ein „echtes“ Grabverhalten. Die anderen *Ambystoma*-Arten erweiterten nur bereits bestehende Gänge und Spalten mit Hilfe ihres Kopfes und ihrer Gliedmaßen. *Ambystoma tigrinum* initiierte seine Grabgänge z.T. mit der Schnauze. Eine Erweiterung des Ganges wurde mit den Vorder- und Hintergliedmaßen erzielt. *Ambystoma talpoideum* setzte dagegen die Schnauze beim „echten“ Graben deutlich stärker ein. Die Vordergliedmaßen unterstützten die Grabbewegung nur wenig. Beide Arten zeigen demnach ein Kopfgrabverhalten. Sie besitzen aber dennoch nicht alle Besonderheiten des Schädels der Desmognathinen, die nach SCHWENK & WAKE (1993) für eine kopfgrabende Lebensweise sprechen. So ist u.a. der Schädel schwächer ossifiziert und suturiert. Es existieren keine verschmolzenen Prämaxillaria. Das Kopfprofil ist nicht stromlinienförmig bzw. keilförmig ausgebildet (siehe Abb. 9.1B, E).

Bereits DUNN (1926) beschrieb Desmognathinae, die sich unter Steinen einkeilten. WORTHINGTON & WAKE (1972) berichteten von *Desmognathus* BAIRD 1850, dass dieses Taxon sich mit Hilfe des Kopfes unter Steine und in Grabgänge quetscht. Ein Graben wurde allerdings nicht dokumentiert. Im Jahr 1965 beschrieb BRANDON die Ökologie von *Phaeognathus hubrichti* HIGHTON 1961, einem ausschließlich terrestrischen Salamander, aus einer Lokalität in Alabama, USA. Mehrere Exemplare des Taxons wurden in unterirdischen Gängen gefunden, die anscheinend Wurzeln folgten, alte Spinnenbauten darstellten oder auf andere Invertebraten und kleine Säugetiere zurückzuführen waren. Der Boden war ein lockerer, feiner, sandiger Lehm. In einem Laborversuch wurde das Substrat in ein Terrarium geschüttet und im oberen Abschnitt etwas verdichtet, um die Grabungsaktivitäten von *Phaeognathus hubrichti* zu untersuchen. Einige Salamander drückten zwar ihre Schnauze gegen den im oberen Bereich etwas verdichteten Boden, konnten aber nicht eindringen. Dagegen wurden jedoch Gänge, die

mit dem Finger des Autors angelegt wurden, im Bereich der tieferen, losen Substratschicht durch eine Undulation der Körperwand verbreitert und erweitert. Nur in einem Fall legte ein Individuum von *Phaeognathus hubrichti* im Grenzbereich Substrat/Terrariumwand einen neuen Grabgang an, wobei aus der Beschreibung nicht hervorgeht, ob der Salamander diesen Grabgang mit Hilfe des Kopfes initiierte. Das Anlegen von neuen Grabgängen scheint nach BRANDON (1965) bei *Phaeognathus hubrichti* daher, wenn überhaupt, nur in einem lockeren Substrat möglich zu sein. WAKE (1993) interpretierte die Ergebnisse sogar soweit, dass diese Salamander nicht „echt“ graben, sondern nur bereits bestehende Grabbauten benutzen und erweitern.

Desmognathus marmoratus (MOORE 1899) ist eine rein aquatische Form, deren Grabaktivitäten sich nur auf ein Festkeilen unter Steine im Flußbett beschränken (SCHWENK & WAKE 1993). Weitere Arten von *Desmognathus* wurden ebenfalls oft als Einkeiler beschrieben (DUNN 1926, NOBLE 1927, WAKE 1966, WORTHINGTON & WAKE 1972), wobei das Einkeilen durch Körperundulation und vielleicht auch mit Hilfe der Extremitäten erreicht wurde (MARTOF 1962, VALENTINE 1963, WAKE 1966). Diese Beobachtungen zeigen, dass zwar die Schädel der Desmognathinae in einer bestimmten Art und Weise Rammkräften ausgesetzt sind, jedoch impliziert dieser Umstand nicht, dass die Taxa auch unbedingt Kopfgräber sind.

Zusammenfassend lässt sich aus diesen Beobachtungen schließen, dass es bisher nicht gelungen ist, charakteristische morphologische Merkmale für eine der drei oben genannten Kopfgrabungsarten bei plethodontiden und anderen Salamandern zu definieren. Bisher war es nicht möglich, überhaupt zu bestimmen, welche Schädelmerkmale vorhanden sein müssen, damit eine Kopfgrabungsaktivität bei Salamandern indirekt nachweisbar ist. Nur eine direkte Beobachtung darf daher als Beleg gelten. Diese Feststellungen wirken sich natürlich auch auf die Interpretation der Lebensweise von Albanerpetontiden aus. Demnach könnten die Albanerpetontiden mit ihrem Kopf neue Grabgänge angelegt oder nur bereits existierende Bauten erweitert oder sich lediglich unter Steinen eingekieilt oder alle drei Möglichkeiten ausgeführt haben. Es kann auch nicht genau geklärt werden, ob die Albanerpetontiden überhaupt Kopfgräber waren oder vielleicht auch nur mit Hilfe der Extremitäten und einer Körperundulation gegraben haben. Auf jeden Fall repräsentieren der deutlich ossifizierte und suturierte Schädel, die verstärkte Schnauzenregion, die verschmolzenen Frontalia, das keilförmige Kopfprofil, die modifizierten ersten drei Wirbel, die verstärkte Rumpfmuskulatur

und die längeren Hintergliedmaßen Merkmale, die bei einer kopfgrabenden Lebensweise von großem Nutzen gewesen wären. Demzufolge nehme ich eine subterrane und höchstwahrscheinlich kopfgrabende Lebensweise der Albanerpetontiden an.

Charakteristisch für die kopfgrabenden Gymnophiona ist eine starke Verwachsung der Haut mit dem Schädel im Bereich von der Schnauze bis zum parietalen Grat bzw. bis zum Unterkiefer (WAKE 1993). Eine stärkere Verwachsung zwischen Haut und Schädel verringert während des Kopfgrabens die Reibungskräfte in diesem Bereich und reduziert somit auch die Verletzungsgefahr für die Haut. In diesem Zusammenhang stellt die polygonale Skulptierung der dorsalen Schädelelemente bei den Albanerpetontiden und die besonders starke Skulptierung der Schnauzenregion bei *Albanerpeton inexpectatum* eine potenzielle Vergrößerung der Verwachsungsfläche zwischen Haut und Schädel dar. Bei einer kopfgrabenden Lebensweise der Albanerpetontiden wäre diese Ausbildung verständlich, vor allem bei *Albanerpeton inexpectatum*.

MCGOWAN & EVANS (1995) und MCGOWAN (2002) beschrieben bei *Celtesdens ibericus* ein dermales Schuppenkleid. Diese dermale Bedeckung besteht aus polygonalen bzw. hexagonalen Schuppen, die in ihrem Umriss u.a. der Skulptierung auf den Frontalia und Parietalia entspricht. Die dermalen Schuppen befinden sich bei *Celtesdens ibericus* im Kopf- und im Körperbereich sowie zumindest im proximalen Abschnitt der Extremitäten und an der Schwanzbasis. Außerdem existieren dermale Schuppen im Bereich der Orbitae, die nach MCGOWAN & EVANS (1995) und MCGOWAN (2002) für das Vorhandensein von Augenlidern sprechen und dementsprechend auf eine rein terrestrische Lebensweise hindeuten. Das dermale Schuppenkleid würde bei einer kopfgrabenden Fortbewegungsweise den Schutz des Tieres, besonders im Schädelbereich, verstärken. Zusätzlich wären die Augen durch die indirekt nachgewiesenen, mit dermalen Schuppen durchsetzten Lider geschützt. Vielleicht dienten die dermalen Schuppen der Albanerpetontiden der Anheftung von Bindegewebe und verstärkten somit den Halt der Haut am Schädel während des Kopfgrabens. Auch bei einer subterranean Lebensweise ohne ein Graben hätten die dermalen Schuppen einen sinnvollen Schutz dargestellt. Innerhalb der rezenten Lissamphibia sind nur bei verschiedenen Arten der Gymnophiona dermale Schuppen bekannt (ZYLBERBERG et al. 1980). Nach DUELLMANN & TRUEB (1986) besitzen die dermalen Schuppen bei den Gymnophiona nicht nur eine Schutzfunktion, sondern stehen auch im Zusammenhang mit der Fortbewegung.

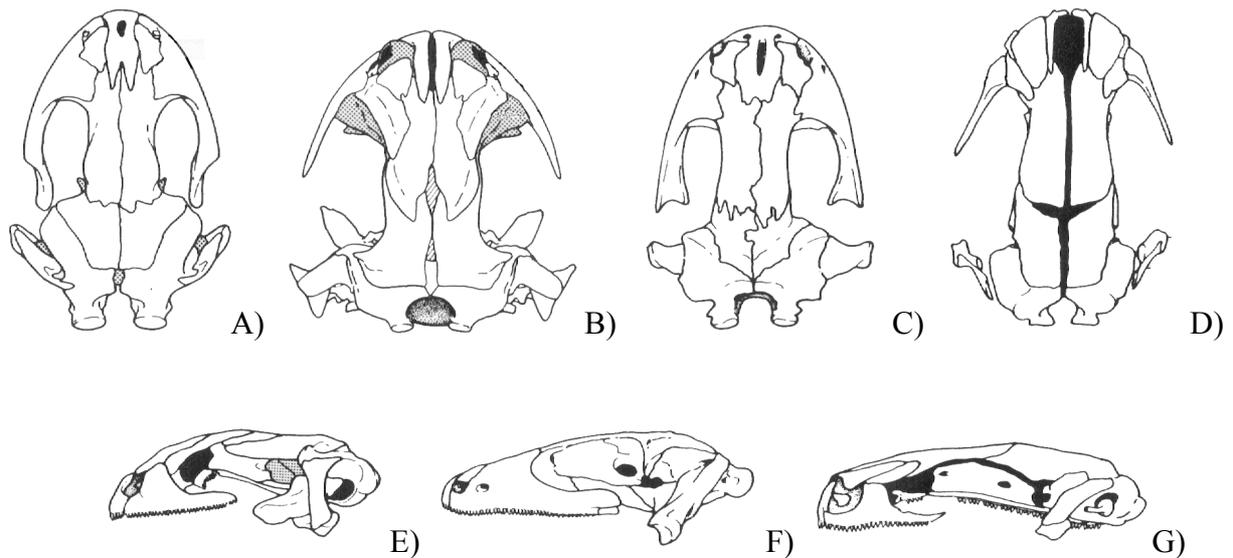


Abb. 9.1 Schädel von Salamandern in Dorsal- (obere Reihe) und Lateralansicht (untere Reihe). A) *Phaeognathus hubrichti* (DUELLMAN & TRUEB 1986, Schädel­länge (SL) 14,5 mm), B) *Ambystoma maculatum* (DUELLMAN & TRUEB 1986 SL 12 mm), C) und F) *Desmognathus quadramaculatus* (TRUEB 1993, SL 20 mm), D) und G) *Plethodon cinereus* (TRUEB 1993, SL 19 mm), E) *Ambystoma maculatum* (CARROLL & HOLMES 1980).

ESTES & HOFFSTETTER (1976) rekonstruierten aufgrund der großen Orbitae große Augen für die Albanerpetontiden. FOX & NAYLOR (1982) stellten dies jedoch in Frage, da in der Regel bei lebenden Salamandern und Fröschen kleine Augen in großen Orbitae liegen. Bei einer grabenden bzw. subterranean Lebensweise wären große Augen unwahrscheinlich, wie Vergleiche mit Gymnophiona, Desmognathinae und Amphisbaenidae zeigen.

Aufgrund des beschriebenen Lebensraumes von *Desmognathus marmoratus* ist nicht auszuschließen, dass einzelne Arten der Albanerpetontiden als Einkeiler voll-aquatisch gelebt haben. Bei einer semi-aquatischen (amphibischen) Lebensweise könnten sich die Albanerpetontiden in der Nähe von Süßgewässern – u.a. im Ökosystem Guimarota - aufgehalten haben, die sie dann während der Laichzeit aufsuchten, falls sie in ihrer Entwicklung ein aquatisches Larvenstadium überhaupt durchlebt haben. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, dass die Albanerpetontiden z.T. auch in brackischen Bereichen (u.a. Grube Guimarota und Kirtlington) gelebt haben, wie z.B. der rezente Salamander *Ambystoma taylori* BRANDON, MARUSKA & RUMPH 1981. Dieser Vertreter der Ambystomatiden lebt in der Laguna Alchichica, einem salzwasserführenden Kratersee im Bundesstaat Puebla in Mexiko. Der Salzgehalt dieses Sees liegt bei 8,2 ‰. Tiere in Gefangenschaft vertragen sogar einen Salzgehalt von mehr als 10 ‰ (HERRMANN 1994).

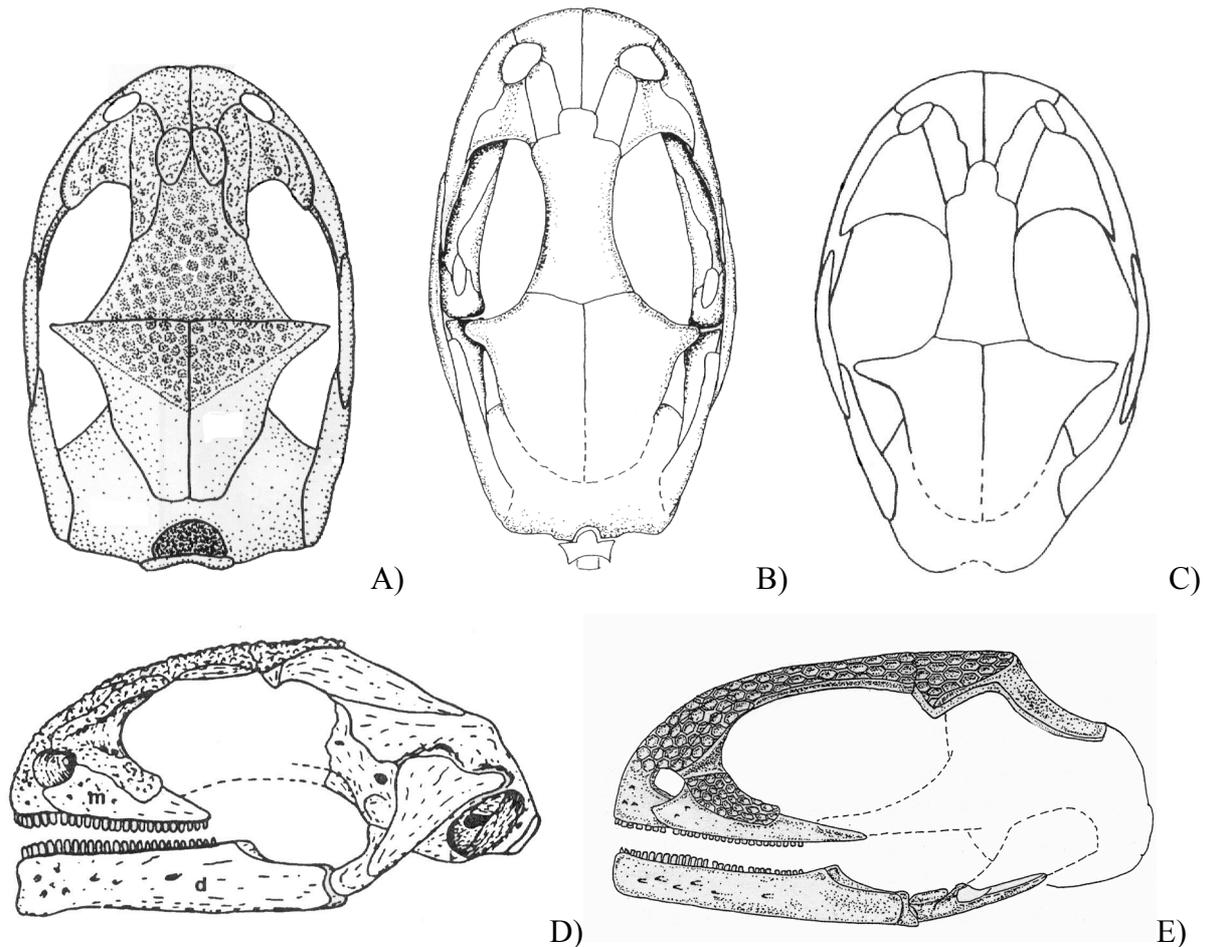


Abb. 9.2 Schädel von Albanerpetontiden in Dorsal- (obere Reihe) und Lateralansicht (untere Reihe). A) *Albanerpeton inexpectatum* (verändert nach ESTES & HOFFSTETTER 1976 und GARDNER 1999b, Schädel­länge (SL) 10,2 mm), B) *Cel­tedens ibericus* (verändert nach MCGOWAN 2002, SL 12,5 mm), C) *Cel­tedens ibericus* (verändert nach MCGOWAN 1998a und GARDNER 1999b, SL 12,5 mm), D) *Albanerpeton inexpectatum* (verändert nach ESTES & HOFFSTETTER 1976 und MILLNER 1999, SL 10,2 mm), E) *Cel­tedens ibericus* (verändert nach MCGOWAN 1994, SL 12,5 mm).

9.2 Nahrungserwerb

Das komplexe ineinandergreifende Symphysengelenk, die kräftigen, nicht-pedizellaten, meißelartigen, dreispitzigen Zähne, die expandierte intermandibuläre Muskulatur und die robusten Kieferknochen (stark suturierte und z.T. verschmolzene Prämaxillaria) deuteten FOX & NAYLOR (1982) als Merkmale für eine besondere Ernährungsweise. Die Nahrung bestand wahrscheinlich überwiegend aus agilen Arthropoden mit einem harten, widerstandsfähigen chitinenen Panzer. Eine durophage Ernährungsweise schlossen die beiden Autoren aufgrund der meißelartigen Zähne aus. Arthropoda, vor allem Insekten, bilden die Hauptnahrungsquelle von rezenten terrestrischen Salamandern (SITES 1978, KEEN 1979, LYNCH 1985, KUZMIN 1991). Aber auch Annelida, Isopoda und sogar Anura, Lacertilia und Serpentes zählen zum

Beutespektrum heutiger terrestrischer Salamander (BURY 1972, HAIRSTON 1987, ROTH 1987, WAKE & DEBAN 2000). Direkte Beweise, die eine bestimmte Ernährungsweise der Albanerpetontiden eindeutig bestätigen könnten, z.B. Mageninhalte, sind bei den wenigen artikulierten Albanerpetontiden-Skeletten nicht überliefert.

GARDNER (1999b) nahm an, dass die robuste Ausbildung der Prämaxillaria, ihre starke Sutura mit den Nasalia, ihre niedrige Pars dorsalis und ihre teilweise Verschmelzung bei *Albanerpeton inexpectatum* aus La Grive-Saint-Alban nicht nur den Schädel beim Grabvorgang verstärkten, sondern auch dem Kiefer eine größere Stabilität beim Fressen verliehen. Das Fressen festerer Nahrung wäre somit möglich gewesen. Dieselben Schnauzenmerkmale treten ebenfalls bei *Albanerpeton nexuosus* und *A. species C* auf (GARDNER 2000a, b). Nach GARDNER (1999b) besaß *Albanerpeton inexpectatum* aufgrund der breiteren Frontalia und dem daraus resultierenden breiteren Schädel die Möglichkeit, größere Beute zu erlegen. Die vorherige Diskussion (siehe Kapitel 9.1) hat jedoch bereits gezeigt, dass breitere verschmolzene Frontalia nicht einen breiteren Schädel implizieren und somit auch *Albanerpeton inexpectatum* kein breiteres Maul besaß. Dagegen deutet die vergrößerte Adduktoren-Muskulatur bei *Albanerpeton inexpectatum* auf eine erhöhte Beißkraft hin, und damit auch auf die Möglichkeit, größere und agilere Beute zu ergreifen, bzw. resistenterer Nahrung zu fressen. Eine vergrößerte Adduktoren-Muskulatur kann nach GARDNER (1999b) einerseits anhand der breiteren und tieferen ventralen Fläche des ventro-lateralen Walles belegt werden, die als Ansatzstelle für die Adduktoren-Muskulatur dient. Andererseits ist ein unbenannter dorsaler Fortsatz am Dentale vorhanden, der eine zusätzliche Insertionsstelle für die Adduktoren-Muskulatur darstellt. Eine labiale Rauigkeit im posterioren Abschnitt bildet bei einigen großen Dentalia die Ansatzstelle für eine vergrößerte Adduktoren-Muskulatur. Die gleichen Ausbildungen finden sich teilweise bei großen Exemplaren von *Albanerpeton inexpectatum* aus dem Randecker Maar und von Petersbuch 2. Am lateralen orbitalen Fortsatz des Parietale hatte die vergrößerte Kiefern-muskulatur vermutlich ihre dorsale Insertion (FOX & NAYLOR 1982).

Die vergrößerte Adduktoren-Muskulatur führte aber nicht nur zu einer Erhöhung der Beißkraft, sondern stand wahrscheinlich auch im Zusammenhang mit einer Verbesserung der Grabeigenschaften bei *Albanerpeton inexpectatum*. Aufgrund der stärkeren Adduktoren-Muskulatur konnte der Unterkiefer stärker an den Schädel heran-gezogen werden und somit eine mögliche Maulöffnung während der Grabungsbewegung infolge der einwirkenden

Substratreibungskräfte minimiert werden. Mit Hilfe des Zusammenspiels des Symphysengelenkes und des eigentlichen Kiefergelenkes, der Artikulation zwischen dem Articulare und dem Quadratum, waren die Albanerpetontiden in der Lage, die Unterkiefer gegeneinander bzw. unabhängig voneinander zu bewegen, wodurch eine bessere Manipulation der Beute möglich war (MCGOWAN 1994). Das Stift- und Grubengelenk (siehe Tafel IX Abb. 1, 3) ermöglichte eine Bewegung der beiden Unterkiefer-hälften an der Schnauzenspitze in dorso-ventraler und linguo-labialer Richtung. Das posteriore Ende des Articulare besitzt in lateraler bzw. medialer Ansicht eine konkave Ausbildung und zeigt in dorsaler bzw. ventraler Ansicht einen konvexen Verlauf (siehe Tafel X Abb. 3-6, Tafel XVI Abb. 1). Das anteriore Ende des Quadratum erscheint in lateraler bzw. medialer Ansicht konvex und in dorsaler bzw. ventraler Ansicht konkav (siehe Tafel X Abb. 7-12, Tafel XVI Abb. 2). Die Gelenkoberfläche des Articulare ist konkav und die des Quadratum konvex. Aufgrund dessen war im Bereich des Kiefergelenkes ebenfalls eine Bewegung in dorso-ventraler und linguo-labialer Richtung möglich.

