

Paläont. Z.	43	1/2	57—63	Stuttgart, April 1969
-------------	----	-----	-------	-----------------------

Nachweis eines rudimentären Coronoids im Unterkiefer der Pantotheria (Mammalia)

BERNARD KREBS, Berlin*

Mit Tafel 4 und 4 Text-Abbildungen

(Vorgetragen bei der Jahresversammlung der Paläont. Ges. in Würzburg 1968)

Zusammenfassung: Der Unterkiefer der Reptilien besteht aus sieben Elementen, jener der Säugetiere nur aus einem Knochen, dem Dentale. Bei den Dryolestidae und Paurodontidae (Pantotheria, Mammalia) aus dem Kimmeridgien der Braunkohlengrube Guimarota bei Leiria in Portugal kann jedoch am Dentale die Suturfläche für ein rudimentäres Coronoid nachgewiesen werden. In diesem Punkt entsprechen die im übrigen fortschrittlichen Pantotheria nicht der Definition der Säugetiere.

Summary: The lower jaw of reptiles consists of seven elements, while in mammals it is a single bone, the dentary. But in Dryolestidae and Paurodontidae (Pantotheria, Mammalia) of the Kimmeridgian from the lignite-mine Guimarota near Leiria in Portugal on the dentary a sutural surface for a rudimentary coronoid can be proved. In this point the otherwise progressive Pantotheria do not appropriate to the definition of the mammals.

Sommaire: La mâchoire inférieure des reptiles est composée de sept éléments, celle des mammifères seulement d'un os, le dentaire. Les Dryolestidae et Paurodontidae (Pantotheria, Mammalia) du Kimmeridgien de la mine de lignite Guimarota près de Leiria au Portugal présentent cependant sur le dentaire une surface suturale pour un coronoid rudimentaire. En ce point les Pantothériens par ailleurs progressifs ne correspondent pas à la définition des mammifères.

Seit 1959 werden unter der Leitung von Professor W. G. KÜHNE, Freie Universität Berlin, im Kimmeridgien der Braunkohlengrube Guimarota bei Leiria in Portugal Grabungen nach mesozoischen Säugetieren durchgeführt¹. Das neben einer vielfältigen Amphibien- und Reptilienfauna geborgene Säugetier-Material umfaßt bis heute weit über 1000 isolierte Zähne, 4 Schädel und 70 Kiefer-Fragmente. Die Hälfte der Kiefer, 35 Stück, stammen von Pantotheria, der häufigsten Säugetier-Gruppe dieser Fundstelle. Leider wollte es der Zufall, daß keiner der Schädel einem Pantotheren gehört. Die Pantotheria der Grube Guimarota werden zur Zeit in Berlin monographisch bearbeitet. Hier sei eine Beobachtung an diesem Material herausgegriffen. Für die Anregung zu dieser Arbeit möchte ich Professor Dr. W. G. KÜHNE herzlich danken.

Die Pantotheria oder Eupantotheria im Sinne von K. A. KERMACK & F. MUSSETT (1958) sind eine der sechs Gruppen mesozoischer Säugetiere, deren Beziehun-

* Anschrift des Verfassers: DR. BERNARD KREBS, Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität, 1 Berlin 33, Schwendenerstraße 8.

¹ Die Erforschung mesozoischer Säugetiere durch den Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität Berlin wird von der Deutschen Forschungsgemeinschaft in großzügiger Weise unterstützt, wofür ihr auch an dieser Stelle bestens gedankt sei.

gen untereinander immer noch hypothetisch sind. Die Pantotheria zeichnen sich durch Molaren aus, die im Oberkiefer fünf, im Unterkiefer nur drei im Dreieck angeordnete Spitzen und ein einspitziges Talon beziehungsweise Talonid aufweisen. Der älteste bekannte Vertreter der Pantotheria ist *Amphitherium* aus dem Bathonien von Stonesfield in England mit der Zahnformel $I_4 C_1 P_4 M_7$ oder 8 . Aus dieser Form entwickeln sich zwei divergierende Äste. Bei der einen Gruppe, den Dryolestidae, bleibt die Zahl der Zähne erhalten, während sich die Molaren stark verkürzen; bei der anderen Gruppe, den Paurodontidae, bleibt die Gestalt der Zähne gleich und die Zahl der Praemolaren und Molaren wird reduziert.

Die Pantotheria gelten als vollwertige Säugetiere. Sie sollen in allen ihren bisher bekannten Merkmalen der Definition der Säugetiere entsprechen: Die Zähne sind scharf differenziert in Incisiven, einen Caninus, Praemolaren und Molaren; Praemolaren und Molaren sind zweiwurzelig. Die Bewegung zwischen Schädel und Unterkiefer geschieht ausschließlich in einem sekundären Kiefergelenk mit dem Gelenkkopf am Unterkiefer. Der Unterkiefer besteht nur aus einem einzigen Knochenelement, dem Dentale. Im folgenden wird jedoch gezeigt, daß die Pantotheria der Grube Guimarota die letzte Bedingung nicht erfüllen.

Der Fund »Guimarota 112« besteht aus einer linken Unterkiefer-Hälfte. Vorn reicht das Stück bis zur Alveole des letzten Incisivs, hinten etwa bis zur Mitte des Coronoid-Fortsatzes. Die Zähne fehlen bis auf drei Molaren, die erst bei der Präparation ausgefallen sind und nun isoliert vorliegen. Die Gestalt des Kiefers, die auf Grund der Alveolen festgestellte Zahnformel $C_1 P_4 M_8$ sowie die Ausbildung der Molaren beweisen, daß es sich um einen Vertreter der Dryolestidae handelt, so wie sie von G. G. SIMPSON (1928, 1929) definiert wurden.

Die Innenansicht des Unterkiefers (Abb. 1; Taf. 4 Fig. 1) zeigt unter dem Coronoid-Fortsatz eine gerundete Mulde, die Fossa pterygoidea. Sie wird vorn unten durch einen scharfen Rand begrenzt. Hier, an ihrem vordersten Punkt, öffnet sich das Foramen mandibulae. Auf seiner Höhe beginnt der Sulcus mylohyoideus, der über die Innenfläche des Kiefers bis zur Symphyse zieht. Zwischen der Fossa pterygoidea und dem Winkel, den der Alveolar-Rand mit dem Vorderrand des Coronoid-Fortsatzes bildet, befindet sich ein dreieckiges Feld, das sich deutlich von der übrigen Knochenoberfläche abhebt. Es ist scharf umrandet, als Ganzes leicht eingesenkt und geraut. Die vordere Spitze des Dreiecks liegt hinter der Alveole des letzten Molars, die untere Spitze nur wenig über dem Foramen mandibulae. Der hintere Rand des Feldes bildet den oberen Teil der vorderen Begrenzung der Fossa pterygoidea. Mit seiner leicht konkaven dorsalen Seite stößt das Dreieck an die Innenkante der schmalen Vorderfläche des Coronoid-Fortsatzes.

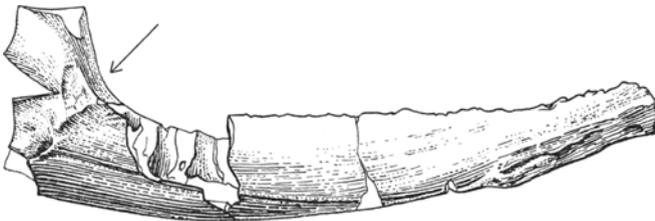


Abb. 1. »Guimarota 112« (Dryolestidae). Kimmeridgien, Grube Guimarota bei Leiria (Portugal). Innenansicht der linken Unterkiefer-Hälfte. Der Pfeil weist auf das dreieckige Feld. 5 × nat. Gr. P. BERNDT del.

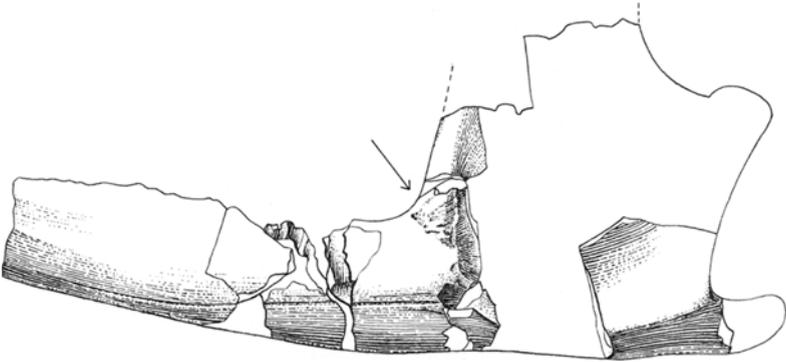


Abb. 2. »Guimarota 33« (Dryolestidae). Kimmeridgien, Grube Guimarota bei Leiria (Portugal). Innenansicht der rechten Unterkiefer-Hälfte. Der Pfeil weist auf das dreieckige Feld. $5 \times$ nat. Gr. P. BERNDT del.

Ein solches dreieckiges Feld ist auch bei anderen Pantotheria der Grube Guimarota deutlich zu erkennen. Die rechte Unterkiefer-Hälfte »Guimarota 33« (Abb. 2; Taf. 4 Fig. 2) ist bei der Bergung zerbrochen, doch gibt ein Ausguß der Hohlform im umschließenden Gestein ein getreues Bild der ursprünglichen Gestalt des Kiefers. Von den acht Molaren sind drei erhalten, die den Fund als Dryolestiden charakterisieren. Das allseitig um eine kleine Stufe eingesenkte rauhe Feld biegt sich hier etwas in die Fossa pterygoidea. Der zunächst in der Fossa verlaufende hintere Rand zieht nach einem Knick gerade nach oben und gibt der Fläche dadurch einen mehr trapezförmigen Umriss. Das dorsale Ende des Feldes ist nicht erhalten.

»Guimarota 18« (Abb. 3; Taf. 4 Fig. 3), Teil eines linken Unterkiefers, reicht vom letzten Praemolaren bis zur Fossa pterygoidea. Von acht sind ebenfalls nur drei Molaren erhalten, die zeigen, daß das Stück von einem Dryolestiden stammt. Der Coronoid-Fortsatz ist hier auf der Höhe des Alveolar-Randes weggebrochen, so daß vom rauhen Feld lediglich die untere Partie zu sehen ist. Es trifft hinten in einer scharfen Kante auf die einfallende Fläche der Fossa pterygoidea.

Nicht nur bei den Dryolestiden, sondern auch bei einem Vertreter der — in der Grube Guimarota selteneren — Paurodontidae kann ein derartiges Feld beobachtet werden. Es handelt sich um »Guimarota 38« (Taf. 4 Fig. 4), ein kleines

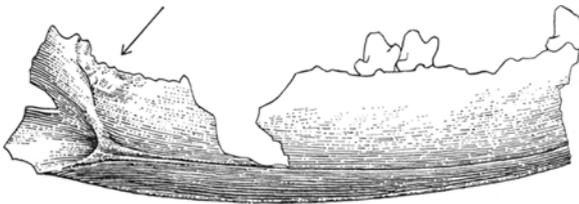


Abb. 3. »Guimarota 18« (Dryolestidae). Kimmeridgien, Grube Guimarota bei Leiria (Portugal). Innenansicht der linken Unterkiefer-Hälfte. Der Pfeil weist auf das dreieckige Feld. $5 \times$ nat. Gr. P. BERNDT del.

Fragment einer rechten Unterkiefer-Hälfte mit dem letzten, ziemlich uncharakteristischen Molar in situ. Das Foramen mandibulae (wegen der Sedimentfüllung der Fossa pterygoidea nicht sichtbar, doch durch die Lage des Sulcus mylohyoideus angezeigt) befindet sich bei diesem Exemplar nicht am vordersten Punkt der Fossa, welcher hier hoch, über der Mitte des Kieferkörpers liegt. Dies ist ein Merkmal der Paurodontiden. Zwischen der Fossa pterygoidea, dem letzten Molar und dem Vorderrand des Coronoid-Fortsatzes fällt das deutlich vertiefte rauhe Dreieck auf.

Schließlich können bei einigen weiteren, im hier interessierenden Gebiet stärker beschädigten Pantotheria-Unterkiefern der Grube Guimarota kleinere Partien der gerauhten Fläche gerade noch erkannt werden.

Maße (in mm):

	"Guimarota 112"	"Guimarota 33"	"Guimarota 18"	"Guimarota 38"
Höhe des Unterkiefers hinter dem letzten Molar	2,7	3,4	3,5	2,3
Höhe des dreieckigen Feldes, senkrecht zum Ventralrand des Kiefers	1,5	—	—	1,1
Länge des dreieckigen Feldes, parallel zum Ventralrand des Kiefers	1,1	1,3	1,8	0,7

Dieses dreieckige Feld kann nicht auf eine Zufälligkeit der Erhaltung zurückgeführt werden, da es bei allen Pantotheria der Grube Guimarota zu sehen ist, bei denen auf der Innenseite des Unterkiefers das Gebiet zwischen Fossa pterygoidea, Alveolar-Rand und Coronoid-Fortsatz vorliegt. Eine Verletzung der Knochenoberfläche würde zudem eine muschelige Bruchstelle hinterlassen. Ein Muskelansatz ist in diesem Bereich des Unterkiefers nicht zu erwarten. Ein solcher hätte auch eine vergleichsweise feinkörnigere Oberfläche und wäre, wenn überhaupt vertieft, als Mulde ausgebildet, nicht stufenartig eingesenkt.

Wie kann diese Beobachtung gedeutet werden? Bei modernen Säugetieren läßt sich keine entsprechende Struktur finden. Daher soll zum Vergleich der Unterkiefer reptilischer Ahnen betrachtet werden.

Der Unterkiefer ursprünglicher Reptilien besteht aus mindestens sieben Elementen: Dentale, Angulare, Surangulare, Spleniale, Coronoid, Praearticulare und Articulare. Im hinteren Abschnitt der Kiefer-Innenseite öffnet sich die Adduktoren-Grube, die wohl mit der Fossa pterygoidea mesozoischer Säugetiere homolog ist. Vorn-oben wird die Adduktoren-Grube durch das Coronoid begrenzt. Dieser Knochen sitzt dem Dentale hinter der marginalen Zahnreihe auf und bildet den nur wenig vorstehenden Coronoid-Fortsatz. Im Laufe der Entwicklung, die zu den Säugetieren führt, erfährt der Unterkiefer eine Umwandlung. Das Dentale wird bedeutend größer; es verlängert sich nach hinten, wächst lateral am Coronoid vorbei nach oben und bildet einen viel kräftigeren Coronoid-Fortsatz, der nun eigentlich seinen Namen zu unrecht trägt. Das Coronoid selbst verharrt dabei in seiner ursprünglichen Lage. Die übrigen Unterkiefer-Elemente werden reduziert.

Bei Formen aus dem Grenzbereich zwischen Reptilien und Säugetieren, wie zum Beispiel *Diarthrognathus* aus der Oberen Trias Südafrikas (A. W. CROMPTON 1963), besteht bereits ein sekundäres Kiefergelenk zwischen Dentale und Schädel,

während das primäre Gelenk, dessen Elemente bei den Säugern dem Ohr einverleibt werden, noch funktioniert. Das Coronoid bleibt auch hier am Dentale haften, über dem Foramen mandibulae, hinter der Zahnreihe, am Fuße des Coronoid-Fortsatzes (Abb. 4).

Dies ist genau der Ort, wo bei den Pantotheria der Grube Guimarota das dreieckige Feld beobachtet wurde. Es drängt sich der Schluß auf, daß diese Pantotheria noch ein Coronoid besessen haben. Das Coronoid bestand hier nur mehr aus einer dünnen Knochenschuppe. Es war in das vertiefte Feld des Dentale eingelassen und wohl bündig mit der Innenfläche des Kiefers. Nach der postmortalen Auflösung der Bindegewebe fiel dieser leichte Knochenspan aus seiner Fassung und ging verloren. Am fossilen Unterkiefer ist lediglich die Suturfläche für das Coronoid zu beobachten.

Ein rudimentäres Coronoid wurde vor kurzem bei einem Säugetier aus dem Rhät von Süd-Wales, dem Symmetrodonten *Kuehneotherium praecursoris*, aufgezeigt (D. M. KERMACK, K. A. KERMACK & F. MUSSETT 1968). Nach der Abbildung eines Unterkiefers von *Morganucodon* (K. A. KERMACK & F. MUSSETT 1959, Fig. 7) scheint auch bei diesem rhätischen Säuger eine Suturfläche für das Coronoid ausgebildet zu sein. Bei diesen primitiven Formen sind jedoch auch andere reptilische Unterkiefer-Elemente noch vorhanden. Bemerkenswert ist nun, daß sich das Coronoid bei den im übrigen fortschrittlichen Pantotheria bis in den Oberen Jura gehalten hat.

Seit der Coronoid-Fortsatz vom Dentale gebildet wird, liegt das Coronoid selbst in einem indifferenten Gebiet des Unterkiefers. Es war nicht mehr Ansatzstelle für einen Muskel oder ein Ligament, somit wohl funktionslos und kaum einem Selektionsdruck ausgesetzt. So ließe sich erklären, daß das Coronoid als

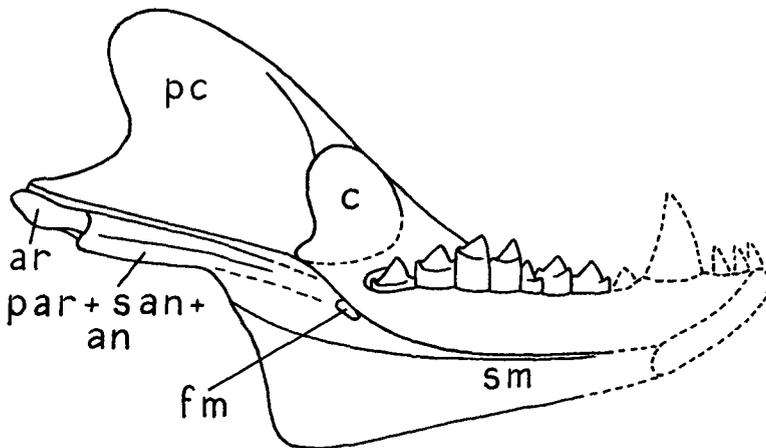


Abb. 4. *Diarthrognathus broomi* CROMPTON. Obere Trias, Südafrika. Innenansicht der linken Unterkiefer-Hälfte. an Angulare, ar Articulare, c Coronoid, fm Foramen mandibulae, par Praearticulare, pc Coronoid-Fortsatz (Processus coronoideus), san Surangulare, sm Sulcus mylohyoideus. 2 × nat. Gr. Umgezeichnet nach A. W. CROMPTON 1963.

Tafelklärung

Tafel 4

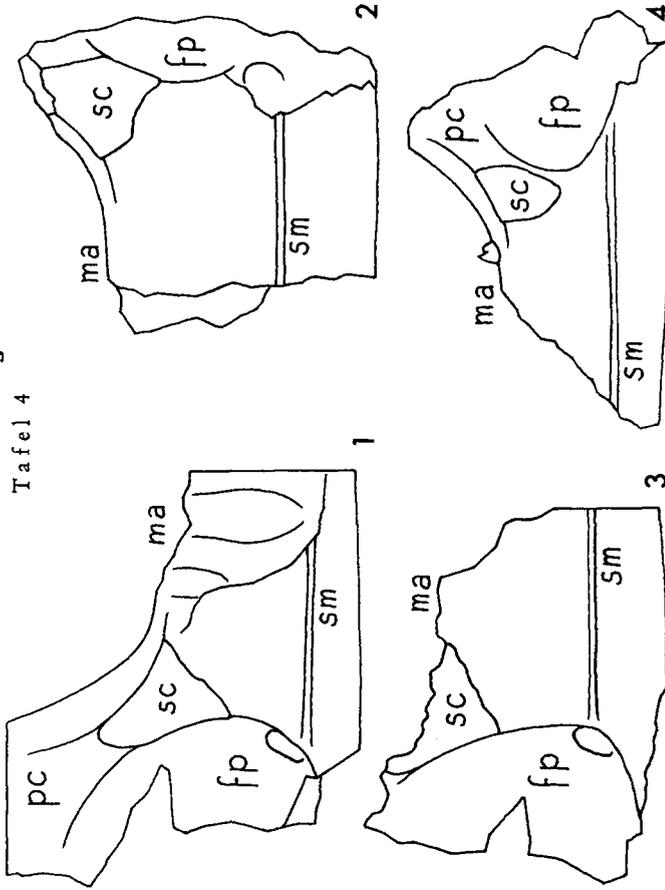


Fig. 1. »Guimarota 112* (Dryolestidae). Innenansicht der linken Unterkiefer-Hälfte, Ausschnitt.

Fig. 2. »Guimarota 33* (Dryolestidae). Innenansicht eines Bruchstückes der rechten Unterkiefer-Hälfte.

Fig. 3. »Guimarota 18* (Dryolestidae). Innenansicht der linken Unterkiefer-Hälfte, Ausschnitt.

Fig. 4. »Guimarota 38* (Paurodontidae). Innenansicht des Bruchstückes einer rechten Unterkiefer-Hälfte.

Kimmeridgien, Grube Guimarota bei Leiria (Portugal).

fp Fossa pterygoidea, ma Alveolar-Rand (Margo alveolaris), pc Coronoid-Fortsatz (Processus coronoides), sc Sururfäche für das Coronoid, sm Sulcus mylohyoideus.

15 X nat. Gr. (Schemas 10 X nat. Gr.). Aufnahmen Dr. H. IBBEKEN.

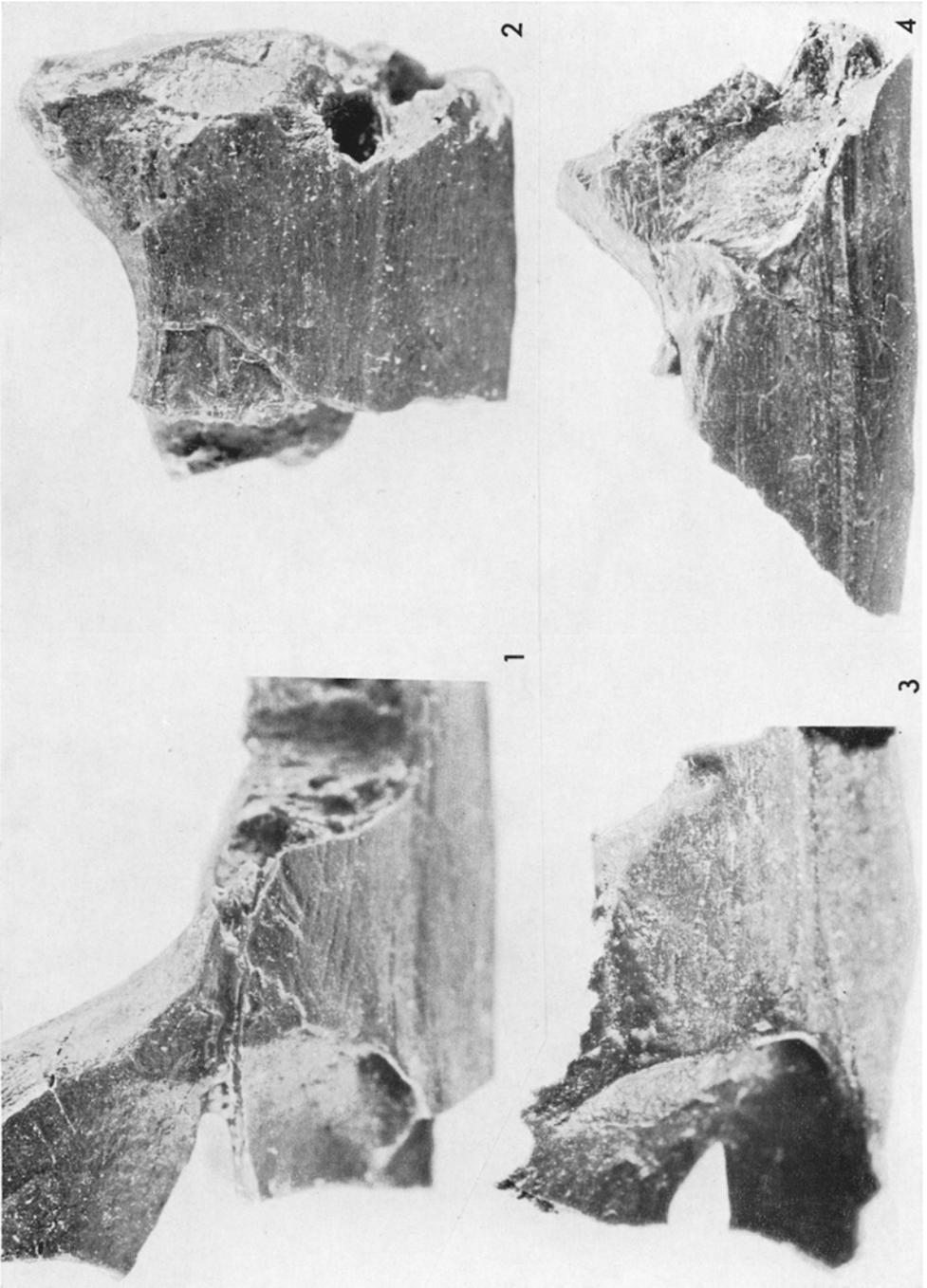
letztes reptilisches Unterkiefer-Element erhalten blieb. Für die rudimentäre Natur dieses Knochens spricht seine im einzelnen unterschiedliche Ausdehnung. Das Coronoid greift zum Beispiel bei einem Stück in die Mulde der Fossa pterygoidea, während es bei anderen deren Begrenzung bildet.

Die Pantotheria der Grube Guimarota entsprechen also in einem Punkt nicht der Definition der Säugetiere, da ihr Unterkiefer aus zwei Knochenelementen besteht, dem Dentale und dem Coronoid. Einmal mehr wird bestätigt, daß die Säugetier-Stufe nur ganz allmählich erreicht wurde.

Ob die jüngeren Pantotheria aus dem Purbeck von Swanage in Süd-England und aus der Morrison-Formation von Wyoming noch ein Coronoid besaßen, ist nicht bekannt, da die Funde bisher nicht auf dieses Merkmal geprüft wurden. Zwei Dryolestiden-Unterkiefer aus der Unteren Kreide von Uña (Provinz Cuenca, Spanien), die im Frühjahr 1968 durch eine Grabung des Lehrstuhles für Paläontologie der Freien Universität Berlin geborgen wurden, zeigen keine Suturfläche für das Coronoid. Diese Unterkreide-Pantotheria haben nun den Säuger-Status voll erworben. Bei einer buchstäblichen Anwendung der Definition müßte die Grenze zwischen Reptilien und Säugetieren mitten durch die Familie der Dryolestidae gezogen werden — was ad absurdum führen würde.

Zitierte Literatur

- CROMPTON, A. W.: On the lower Jaw of *Diarthrognathus* and the Origin of the Mammalian lower Jaw. — Proc. zool. Soc. London, **140**, 4, 697—753, 2 Taf., 18 Abb., London 1963.
- KERMACK, D. M., KERMACK, K. A. & MUSSETT, F.: The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. — J. Linnean Soc. (Zool.), **47**, 312, 407—423, 3 Taf., 11 Abb., London 1968.
- KERMACK, K. A. & MUSSETT, F.: The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic mammals. — Proc. roy. Soc. (B), **148**, 204—215, Taf. 5—6, 1 Abb., London 1958.
- The first Mammals. — Discovery (n. s.), **20**, 144—151, 11 Abb., London 1959.
- SIMPSON, G. G.: A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. — X, 215 S., 12 Taf., 56 Abb., London (British Mus. Natural History) 1928.
- American Mesozoic Mammalia. — Mem. Peabody Mus. Yale Univ., **3**, 1, XV, 235 S., 32 Taf., 62 Abb., New Haven 1929.



B. K r e b s : Coronoid im Pantotheria-Unterkiefer.