2 Abb.

## Über den Nachweis von *Lepagia gaumensis* (Eucynodonta incertae sedis) aus dem Rhät (Trias) von Warburg-Bonenburg (Kr. Höxter)

Achim H. Schwermann<sup>1</sup>

#### Kurzfassung

Der präsentierte Zahn wurde aus einem rhätischen Bonebed in der Nähe von Bonenburg/NRW geborgen. Er wird mit den bekannten Eucynodontia-Taxa der mitteleuropäischen Obertrias verglichen und der auf Einzelzähnen basierenden *Lepagia gaumensis* Hahn, Wild & Wouters, 1987 zugeordnet. Dieser Fund ist bislang der einzige Nachweis eines Cynodontia dieser Fundstelle. Es wird weiter die Unterscheidung von isolierten Pterosauria- und Cynodontia-Zähnen diskutiert.

#### Abstract

The here reported tooth was recovered from a Rhaetian bonebed near Bonenburg. A comparison to the published eucynodont taxa of the Upper Triassic of Central Europe is given and the tooth is assigned to *Lepagia gaumensis* Hahn, Wild & Wouters, 1987, which is based only on isolated teeth. This finding is the first evidence to date of terrestrial input into this bonebed. Furthermore, the differentiation of isolated pterosaurian and cynodont teeth is discussed.

## **Einleitung**

Im Jahr 2015 führte das Steinmann-Institut der Universität Bonn eine paläontologische Grabung in den Rhät-Bonebeds bei Bonenburg (Abb. 1) durch (Sander et al., in Präp.). Dabei wurde ein mehrspitziger Zahn geborgen, dessen systematische Zuweisung sich zunächst als problematisch erwiesen hat. Der schmale, hohe Zahn zeigt sowohl Affinitäten zu triassischen Pterosauria, als auch zu basalen Cynodontia dieser Zeit und offenbart damit die Schwierigkeit diese Gruppen anhand von Einzelzähnen zu differenzieren.

Aus der späten Trias Mitteleuropas sind bereits einige Fundstellen dokumentiert, die Zähne des *Eudimorphodon*-ähnlichen Typs hervorgebracht haben (Peyer, 1956; Clemens, 1980; Hahn et al., 1984; Kindlimann, 1984; Hahn et al., 1987; Cuny, 2004; Dorka & Heinrich, 2006). Die Bezeichnung *Eudimorphodon*-ähnlich bezieht sich dabei auf die obertriassische Pterosauria-Gattung *Eudimorphodon* Zambelli, 1973. Die Zähne dieses Typs zeigen einen mehrspitzigen Aufbau, der in gewisser Weise der triconodonten Zahnform der Säugetiere ähnelt. Es besteht dabei eindeutig ein Haupthöcker, der entlang der Längsachse von niedrigeren Nebenhöckern gesäumt wird. Dieser Zahntyp wird in der Literatur sowohl mit Diapsiden (v.a. Pterosauria), als auch mit

Anschrift des Verfassers:

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Achim H. Schwermann, Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Nußallee 8, 53115 Bonn, achim.schwermann@uni-bonn.de



**Abb. 1:** Geographische Lage von Warburg-Bonenburg in NRW, Deutschland.

Synapsiden (insbesondere basale Cynodontia) in Verbindung gebracht (z.B. Clemens, 1980; Hahn et al., 1984; Sigogneau-Russel & Hahn, 1994).

Die obertriassischen Pterosauriaspezies Austriadactylus cristatus Dalla Vecchia et al., 2002, Peteinosaurus zambelli Wild, 1978 und Preondactylus buffarinii Wild, 1984, die durch mehrere Funde aus Mitteleuropa belegt sind, zeigen homodonte Gebisse mit spitzkonischen Zähnen, die durch einen einzigen Höcker gebildet werden. Serrationen sind teilweise ausgebildet, allerdings keine ausgeprägten Nebenhöcker. Daneben gibt es auch einige heterodonte Pterosauria-Spezies. Sie zeigen den *Eudimorphodon*-ähnlichen Zahntyp im distalen Gebiss. Dies sind die Pterosauria Carniadactylus rosenfeldi (Dalla Vecchia, 1995), Caviramus schesaplanensis Fröbisch & Fröbisch, 2006, C. filisurensis (Stecher, 2008)<sup>1</sup> und Eudimorphodon ranzii Zambelli, 1973. In diesen Fällen ist eine sichere Zuordnung der Eudimorphodon-ähnlichen Zähne zu den entsprechenden Pterosauria-Gattungen gesichert, da Zahnreihen in Verbindung mit cranialem und postcranialem Material gefunden wurden.

Aus der Obertrias stammen auch einige Cynodontia-Gattungen, für die der *Eudimorphodon*-ähnliche Zahntyp sicher belegbar ist. Aus dem außereuropäischen Raum kennt man artikuliertes Zahn- und Knochenmaterial beispielsweise von *Chiniquodon* von Huene, 1936, *Charruodon* Abdala & Ribeiro, 2000, *Dromatherium* Emmons, 1857, *Microconodon* Osborn, 1886 und *Therioherpeton* Bonaparte & Barberena, 1975. Aus dem zentraleuropäischen Raum fehlen bislang Cynodontia-Funde, die systematisch verwertbares Knochenmaterial mit dem *Eudimorphodon*-ähnlichen Zahntyp zeigen. Dagegen gibt es eine Reihe von europäischen Cynodontia-Taxa der Obertrias, die allein auf Zahnfunden begründet sind: *Gaumia? incisa* Hahn et al., 1987, *Gaumia longiradiacata* Hahn et al., 1987, *"Hahnia"*<sup>2</sup> *oliqua* Godefroit & Battail, 1997, *Lepadia gaumensis* Hahn et al., 1987, *Meurthodon gallicus*, Sigogneau-Russell & Hahn, 1994, *Pseudotriconodon wildi* Hahn & Lepage, 1984 und drei Arten der Gattung *Tricuspis* von Huene, 1933. Diese Zähne haben dabei teilweise eine erstaunliche Ähnlichkeit mit den *Eudimorphodon*-ähnlichen Zähnen der Pterosauria.

# **Material und Methoden**

Im Mai 2015 wurden ungefähr 0,85 t Bonebed-Material aus der Tongrube der Firma Lücking bei Bonenburg, chemisch aufgeschlossen und geschlämmt. Das Bonebed-Material wurde zunächst an der Luft getrocknet bis äußerlich keine Feuchtigkeit mehr erkennbar war. Dann wurde es mit einer 5% igen Wasserstoffperoxidlösung ( $H_2O_2$ ) versetzt. Nach dem Abklingen der chemischen Reaktion, wurde das Material per Hand über Siebe der Maschenweiten 2, 1 und 0,5 mm geschlämmt und das Schlämmextrakt wiederum getrocknet. Es entstand so eine Menge von 275 kg Schlämmkonzentrat, das zur weiteren Bearbeitung nach Bonn gebracht wurde.

Am Steinmann-Institut wurde ein Teil des Materials ein weiteres Mal geschlämmt. Der hier vorgestellte Zahn gehört zu einer Probe, die nur im Gelände geschlämmt wurde. In Bonenburg wurden insgesamt vier Bonebeds identifiziert (vgl. Sander et al., in Präp.). Der Zahn stammt aus der Fundschicht BB2a und trägt die Grabungsnummer BB 2015/1004 und die Inventarnummer LWL MfN P 64 198.

<sup>1</sup> Nach den Arbeiten von Ősi (2011) und Dalla Vecchia (2009) ist die systematische Stellung von *Raeticodactylus filisurensis* fraglich. Sie sehen *Raeticodactylus* als Juniorsynoym von *Caviramus* an, während die Spezies weiter Bestand hat.

<sup>2</sup> Der Gattungsname *Hahnia* ist bei der Beschreibung des Cynodontia-Taxons bereits durch *Hahnia* Koch, 1841 (Arachnida, Hahniidae) präokkupiert gewesen. Eine Korrektur dieses Homonyms steht bislang aus.

Zur Untersuchung der inneren Struktur der Wurzel wurde eine Computertomographie durchgeführt. Dazu wurde das Gerät v□tome□x s (GE Sensing and Inspection Technologies Phoenix|x-ray) des Steinmann-Instituts verwendet (180 kV-Röhre, 80 kV, 80 mA, Belichtungszeit 400 ms, Voxelgröße 8,59 µm). Die Datennachbearbeitung erfolgte mit datos|x (ebenfalls Phoenix|x-ray) und VGStudio MAX 2.1 (Volume Graphics GmbH, Heidelberg). Mit Polyworks™IMEdit und Polyworks™IMInspect (InnovMetric Software Inc., Quebec City, Kanada; Polyworks 12) wurde das Oberflächenmodell, welches mit VGStudioMax im stl-Format erzeugt worden ist, eingefärbt und vermessen.

Die Lage der Messstrecken folgt den Beschreibungen von Hahn et al. (1987). Die vermessenen Strecken sind in Abb. 2. A dargestellt. Die Messungen wurden jeweils fünf Mal durchgeführt und anschließend ein Mittelwert gebildet.

Die Abkürzung MZA steht für das Museum zu Allerheiligen in Schaffhausen, IRSNB für das Institut royal des Sciences naturelles de Belgique in Brüssel und LWL MfN für das LWL Naturkundemuseum in Münster.

## Systematische Stellung

Therapsida Broom, 1905

Cynodontia Owen, 1861

Eucynodontia Kemp, 1982

incertae sedis

Lepagia gaumensis Hahn, Wild & Wouters, 1987 (Abb. 2)

Die systematische Stellung der Dromatheriidae Gill, 1872 wurde von Hahn et al. (1994) diskutiert. Sie sahen dieses Taxon zwischen den Cynodontia (gemeint sind offensichtlich die Nicht-Mammalia Cynodontia) und den Mammalia. Auch Godefroit & Battail (1997) und Datta et al. (2004) sahen die Dromatheriidae zugehörig zu den Cynodontia. Da die Spezies, die unter diesem Taxon zusammengefasst werden, größtenteils auf isolierten Zähnen beruhen, wurde von Sues (2001) und Clemens & Martin (2014) Abstand von der Formulierung der Familie der Dromatheriidae genommen. Stattdessen sahen sie die entsprechenden Spezies als fortschrittliche Cynodontia an und gruppierten sie daher unter dem Begriff der Eucynodontia incertae sedis.

Holotypus: IRSNB R.M.28

Paratypen: IRSNB R.M.29, IRSNB R.M.30

Weiteres Material: IRSNB R167, IRSNB 28114/051, ?IRSNB 28114/104, MZA Hallau 66 (Peyer, 1956; Taf. 5, Fig. 66), MZA Hallau 68 (Peyer, 1956; Taf. 5, Fig. 68), MZA L 66/5; (Kindlimann, 1984; Abb. 4), LWL MfN P 64 198.

Diagnose: Siehe Hahn et al. (1987) und Godefroit & Battail (1997).

#### Beschreibung

(K<sub>1</sub>: 2,25 mm; W<sub>1</sub>: 1,91 mm; K<sub>H</sub>: 1,69 mm; K<sub>R</sub>: 0,89 mm)

Der Zahn zeigt in der Aufsicht auf die Schmalseiten (Abb. 2.  $C_4$  und  $C_6$ ) eine leichte Asymmetrie. Der Terminologie von Hahn et al. (1984) folgend, ergibt sich daraus eine labiale (Abb. 2.  $C_3$ ) und eine linguale Seite (Abb. 2.  $C_5$ ). Nach den Kriterien von Hahn et al. (1984) und Hahn et al. (1987) lässt sich die Mesial-, bzw. Distalrichtung nicht bestimmen. Als Kriterium für die Zuweisung zu Ober- oder Unterkiefer wird die Abnutzung des Zahns beurteilt (vgl. Godefroit et al., 1998).



**Abb. 2:** A Terminologie und Messstrecken in okklusaler ( $A_1$ ) und labialer ( $A_2$ ) Ansicht. **B** Lichtmikroskopische Aufnahmen des unteren Zahns von *Lepagia gaumensis* (LWL MfN P 64 198) in okklusaler ( $B_1$ ), labialer ( $B_2$ ) und lingualer ( $B_3$ ) Ansicht. **C** 3D-Oberlfächenmodell, basierend auf  $\mu$ CT-Daten in okklusaler ( $C_1$ ), cervikaler ( $C_2$ ), labialer ( $C_3$ ), mesialer/ distaler ( $C_4$  und  $C_6$ ) und lingualer ( $C_5$ ) Ansicht. **D** Transparente Darstellung des 3D-Modells, mit Ansicht der Pulpahöhle. Die Lage der Querschnitte  $E_{1-3}$  sind markiert. **E** Digitale Querschnitte durch die Wurzel ( $E_1$  und  $E_2$ ), sowie die Zahnkrone. Mittig ist die Pulpahöhle zu erkennen (dunkelgrau), in der teilweise röntgendichte Mineralien (hellgrau; vermutlich Pyrit) ausgefällt sind.

Die Aufsicht zeigt einen länglich ovalen Außenumriss der Krone (Abb. 2.  $C_1$ ). Unterhalb der Zahnkrone verjüngt sich der Zahn im Wurzelbereich (Abb. 2.  $C_3$  und  $C_5$ ).

Die Lingualseite der Zahnkrone ist leicht konkav geformt (Abb. 2.  $C_4$  und  $C_6$ ). Der Übergang in die Zahnwurzel ist fließend. Die labiale Seite zeigt einen abrasiv überprägten Übergang von der Zahnkrone zur Wurzel. Im lingualen Bereich ist die Zahnkrone intakt, allerdings lässt sich keine Kronenbasis identifizieren. Entlang

der Längsachse des Zahns finden sich auf der einen Seite des Haupthöckers zwei, auf der anderen Seite drei Nebenhöcker. Diese haben nur eine geringe Höhe, so dass die Zahnkrone in der Seitenansicht eine dreieckige Form zeigt (Abb. 2.  $B_2$ ,  $B_3$ ,  $C_3$  und  $C_5$ ). Zwischen den Höckern sind deutliche Grate ausgeprägt (Abb. 2.  $B_1$ ,  $C_1$ ,  $C_4$  und  $C_5$ ). Sie verlaufen von den Höckerspitzen bis in die Zwickel zwischen den Höckern.

Der dünne Zahnschmelz ist an mehreren Stellen durchbrochen (Abb. 2. C). Einerseits ist dies an den Höckerspitzen der Fall. Hier ist der apikale Schmelz verschwunden und das darunter liegende Dentin ist freigelegt. Das Dentin zeigt dabei keine Anzeichen für eine Auskolkung, sondern ist an einigen Stellen sogar etwas über den verbliebenen Zahnschmelz erhaben. Die apikalen Dentinfelder der äußeren Nebenhöcker gehen fließend in ein Areal freigelegten Dentins auf der labialen Kronenflanke über. Dieses zweite Areal mit durchbrochenem Zahnschmelz umfasst die ganze Breite der labialen Kronenbasis und leitet in die Zahnwurzel über. Die ursprüngliche Kronenbasis ist damit also abgetragen. Es gibt keine Anzeichen dafür, dass hier bedeutende Strukturen, wie beispielsweise ein Cingulum, verloren gegangen sind. Dies bestätigt auch die Form der Pulpahöhle (Abb. 2. D). Die Abnutzung der Höckerspitzen (*apical wear*) geht auf eine biologische Ursache zurück, die nach Crompton & Hiiemäe (1970) in der Fixierung und Bearbeitung von Nahrung zu suchen ist. Da die Dentinfelder der Nebenhöcker fließend in den Bereich des labial abgetragenen Schmelzes übergehen, kann davon ausgegangen werden, dass es sich hier zumindest teilweise ebenfalls um solche Abnutzungserscheinungen handelt. Da Usuren an unteren Zähnen an der Labial-, auf oberen an der Lingualflanke entstehen, liegt hier die Vermutung nahe, dass es sich um einen unteren Zahn handelt (vgl. Crompton, 1971; Crompton, 1972; Godefroit & Battail, 1997).

Der distale Teil der Wurzel ist abgebrochen. Querschnitte durch die Wurzel zeigen durchgehend ovale Umrisse der Pulpahöhle (Abb. 2. E). Anzeichen einer Wurzelbifurkation fehlen in dem erhaltenen Teil gänzlich.

## Diskussion

Höhere systematische Zuordnung: Nach Hahn et al. (1984) gibt es vier obertriassiche Tetrapodentaxa, die mehrspitzige Zähne entwickelt haben. Dies sind die Tanystropheidae, Pterosauria, Nicht-Mammalia Cynodontia und Mammalia. Sowohl die Gruppe der Prolacertilia als auch die der Mammalia können im Fall des Einzelzahns aus Bonenburg ausgeschlossen werden. Die mehrspitzigen Zähne der Tanystropheidae, wie sie bei *Langobardisaurus* Renesto, 1994, *Macrocnemus* Nopcsa, 1930 und *Tanystropheus* von Meyer, 1852 auftreten, sind stets tricuspid (Wild, 1974; Wild, 1980; Hahn et al., 1984; Renesto & Dalla Vecchia, 2000; Nosotti, 2007). Höhere Anzahlen von Höckern sind bislang nicht bekannt und unterscheiden damit die bekannten, mehrhöckerigen Tanystropheidae-Zähne von denen der anderen drei Gruppen. Die Zähne der basalen Mammalia lassen sich dadurch von denen der restlichen Cynodontia abgrenzen, dass sie an der Kronenbasis Cingula zeigen (Hahn et al., 1984; Kielan-Jaworowska et al., 2004).

Aufgrund der sehr ähnlichen Zahnformen multicuspider Pterosauria- und Cynodontia-Zähne ist deren Differenzierung problematisch, wenn es sich um Einzelzähne handelt. Hahn et al. (1984) haben sich mit dieser Problematik beschäftigt und neun Merkmale beschrieben, die in ihrer Summe eine Differenzierung von *Eudimorphodon*- und *Pseudotriconodon*-Zähnen zulassen. Diese Merkmale und ihre jeweiligen Zustände lauten wie folgt:

- 1. Die Zahnkronen von *Eudimorphodon* zeigen mehr oder weniger deutliche Rippenstrukturen, die bei *Pseudotriconodon* gänzlich fehlen. Zähne juveniler *Eudimorphodon* sind allerdings wenig bis gar nicht gerippt.
- 2. Der Kronenumriss der *Eudimorphodon-Z*ähne ist elliptisch mit einer breiten Basis unterhalb des Haupthöckers. Die Zähne von *Pseudotriconodon* sind dagegen so schmal, dass die labiale und linguale Flanke nahezu parallel verlaufen. Auch hier gilt jedoch, dass der schmale Zustand auch bei juvenilen *Eudimorphodon*-Exemplaren auftritt.
- 3. Generell hat *Eudimorphodon* einen relativ kurzen und hohen Haupthöcker und deutlich tiefer ansitzende Nebenhöcker. Bei *Pseudotriconodon* sitzen die Nebenhöcker höher am relativ längeren Haupthöcker an. Überschneidungen der beiden Taxa in der Merkmalsausprägung sind gegeben.
- 4. Die Höcker von *Pseudotriconodon* sind mit scharfen Graten entlang der Längsachse besetzt. Bei *Eudimorphodon* sind diese höchstens angedeutet. Hier zeigen juvenile *Eudimorphodon*-Exemplare allerdings wiederum eine größere Ähnlichkeit mit *Pseudotriconodon*-Zähnen.

- 5. Die Krone ist bei *Eudimorphodon*-Zähnen deutlich von der Wurzel abgesetzt, während bei *Pseudotriconodon* ein fließender Übergang besteht.
- 6. Das Verhältnis von Wurzelhöhe zur Zahnlänge beträgt bei *Pseudotriconodon* etwa 1,25, bei *Eudimorphodon* liegt es dagegen bei 0,94.
- 7. Einige *Pseudotriconodon*-Exemplare zeigen eine Zweiteilung der terminalen Wurzel. Für *Eudimorphodon* wurde dies nie beobachtet.
- 8. Das Verhältnis von tricuspiden zu pentacuspiden Zähnen beträgt bei *Eudimorphodon* 1:1, bei *Pseudotriconodon* 1:4. Auch tetracuspide Zähne treten bei *Pseudotriconodon* häufiger auf, als bei *Eudimorphdon*.
- 9. Die Zähne von *Eudimorphodon* sind mit durchschnittlich 2 mm (1 mm bei juvenilen Exemplaren) länger als die von *Pseudotriconodon* (1,0 bis 1,5 mm).

Diese Differenzierung von Cynodontia- und Pterosauria-Zähnen durch Hahn et al. (1984) basiert auf den Prämissen, dass es sich bei Pseudotriconodon tatsächlich um einen Vertreter der Cynodontia handelt und das Eudimorphodon repräsentativ für alle multicuspiden Pterosauria ist. Der erweiterte Fossilbericht macht es nötig, die neun Merkmale nach heutigem Stand zu bewerten. (zu 1.) Tatsächlich bestätigen neuere Funde, dass die mehrspitzigen Zähne juveniler Eudimorphodon glatte Schmelzoberflächen haben, ihnen also die Berippung fehlt (Wellnhofer, 2003). Die Holotypen der Pterosauria Caviramus schesaplanensis und C. filisurensis zeigen ebenfalls Zähne mit glatten Schmelzoberflächen (Fröbisch & Fröbisch, 2006; Stecher, schrift. Mitt., 2016) und widerlegen damit die Annahme von Hahn et al. (1984). Auch haben Hahn et al. (1987) Gaumia? incisa zu den Cynodontia gestellt, obwohl Schmelzrippen im apikalen Bereich vorhanden sind. (zu 2.) Eine Differenzierung anhand des Kronenumrisses ist zweifelhaft. Zwar haben weitere Funde Bestätigungen dieser Regel erbracht: Nach Hahn et al. (1987; Abb. 3-5) zeigen Zähne der Cynodontia-Taxa Lepagia gaumensis, Gaumia londiradicata und G.? incisa längliche Umrisslinien, wogegen die von G. longiradicata relativ bauchig ist. Eine weitere Bestätigung für die Cynondontier-Form findet sich für Meurthodon gallicus bei Sigogneau-Russel & Hahn (1994; Fig. 10.11). Darstellungen der Aufsicht auf obertriassische Pterosauria-Zähne sind in der Literatur kaum vertreten. Stecher (schriftl. Mitt., 2016) und Fröbisch & Fröbisch (2006) haben die Zähne von Caviramus schesaplanensis und C. filisurensis als eher bauchig im Querschnitt beschrieben, was also auch die Annahme von Hahn et al. (1984) zu diesem Merkmal stützt. Dem gegenüber stehen allerdings die Zähne von Microconodon tenuirostris, einem Cynodontia, die nach Sues (2001) elliptische Querschnitte haben (vgl. hierzu Sues et al., 1994; Fig. 8.4). Und auch der von Cuny (2004) dokumentierte Zahn eines Pseudotriconodon wildi zeigt einen wesentlich bauchigeren Querschnitt, als die abgebildeten Exemplare der gleichen Spezies bei Hahn et al. (1984) und Hahn et al. (1987). (zu 3.) Das Längen/Höhen-Verhältnis des Haupthöckers als Unterscheidungsmerkmal ist nicht ideal. Dass geht bereits aus der Beschreibung von Hahn et al. (1984) hervor, wonach es Überschneidungen zwischen den Zähnen von Eudimorphodon und Pseudotriconodon gibt. Und auch die Zähne von Gaumia? incisa zeigen relativ hohe Mittelhöcker. Die Differenzierung nach diesem Merkmal ist daher als stark subjektiv zu beurteilen und kaum auf andere Taxa übertragbar. (zu 4.) Scharfe Grate zwischen den Höckern sind nicht nur für Pseudotriconodon dokumentiert, sondern auf für Lepagia und auch Microconodon (Hahn et al., 1984; Hahn et al., 1987; Sues, 2001). Bei letzterem sind sie allerdings lediglich an dem Haupthöcker vorhanden, nicht an allen Höckern, wie es Hahn et al. (1984) beschrieben haben. Gerundete Grate, wie sie für Eudimorphodon typisch sind, sind auch bei beiden Caviramus-Spezies ausgeprägt (Fröbisch & Fröbisch, 2006; Stecker, schrift. Mitt., 2016). (zu 5.) Auch die deutliche Abgrenzung der Zahnkrone zur Wurzel hat sich für beide Arten der Gattung Caviramus bestätigt (Fröbisch & Fröbisch, 2006; Stecker, schrift. Mitt., 2016). Allerdings berichten Hahn et al. (1987) für Lepagia und Gaumia von einer Einschnürung unterhalb der Krone, die diese von der Wurzel trennt. Und auch die Krone von Meurothodon gallicus ist klar von der Wurzel abgesetzt (Godefroit & Battail, 1997). Pterosauria- und Cynodontia-Zähne können demnach nicht eindeutig anhand dieses Kriteriums getrennt werden. (zu 6.) Das Merkmal der Wurzelhöhe ist als Differenzierung ungeeignet. Dies zeigt allein der Fund von Caviramus filisurensis. Zwei isolierte Zähne haben Wurzelhöhen, die deutlich größer sind, als die jeweiligen Zahnkronenlängen (Stecher, 2008; Fig. 9). Außerdem liegt das Verhältnis von Wurzelhöhe zu -länge bei L. gaumensis ungefähr bei 1 (Hahn et al., 1987). (zu 7.) Die Teilung der Wurzel kann mit bloßem Auge nur beobachtet werden, wenn es sich um komplette Exemplare isolierter Zähne handelt. Hahn et al. (1984; Taf. 2, Abb. 6) dokumentieren Pseudotriconodon-Exemplare, die eine Teilung der Wurzel im terminalen Teil zeigen. Sie reicht dabei nicht tief in die Wurzel hinein. Geteilte Wurzeln sind auch für Microconodon dokumentiert (Sues, 2001). Die Teilung der Wurzel ist dabei kein zwingend vorhandenes Merkmal der Cynodontia-Zähne. So haben Hahn et al. (1987) sogar das Merkmal einer ungeteilten Wurzel in die Gattungsdiagnosen von Gaumia und Lepagia aufgenommen. Funde von Pterosauria, die dieses Merkmal widerlegen könnten, also ebenfalls Wurzelteilungen zeigen, sind bislang nicht bekannt. (zu 8.) Über die Verteilung von Zahntypen können nur Aussagen getroffen werden, wenn größere Stückzahlen vorliegen. (zu 9.) Die alleinige Größe der Zähne scheint ein wenig geeignetes Merkmal, da es zu Überschneidungen kommt. Die Arbeit von Hahn et al. (1987) zeigt zwar tatsächlich nur Cynodontia-Zähne, deren Länge nur knapp über oder unter 1,5 mm liegen. Godefroit

& Battail (1997) dokumentierten jedoch *P. wildi*-Zähne, die deutlich länger als 2 mm sind. Ein weiterer Zahn dieser Spezies wurde von Cuny (2004) vorgestellt. Er hat eine Kronenlänge von 2 mm. Die Größenvariabilität der Zähne von *P. wildi* überschneidet sich also deutlich mit der von *Eudimorphodon*-Zähnen.

Es muss also festgestellt werden, dass die Merkmale 1, 2, 6 und 9 nach neuerer Literatur nicht haltbar sind. Merkmal 3, das die Höhe des Haupthöckers beschreibt, scheint zu subjektiv zu sein, um als Unterscheidungsmerkmal brauchbar zu sein. Das achte Merkmal, die relative Häufigkeit von tri- zu pentacuspiden Zähnen ist für Einzelfunde nicht von Nutzen. Als beständig, bzw. eingeschränkt aussagekräftig haben sich die Merkmale 4, 5 und 7 gezeigt. Die Präsenz von scharfen Graten zwischen den Höckern spricht für die Zuordnung zu den Cynodontia. Ebenso das Fehlen einer klaren Trennung von Krone und Wurzel. Das Vorhandensein von einer gespaltenen Wurzel zeigt ebenso die Zugehörigkeit zu den Cynodontia an. Allerdings schließt eine vorhandene Absetzung der Krone zur Wurzel oder auch das Fehlen einer gespaltenen Wurzel fragliche Zähne nicht automatisch aus der Gruppe der Cynodontia aus.

Stellung innerhalb der Cynodontia: Aus der Obertrias Europas sind mehrere Cynodontia bekannt, die längliche, mehrhöckerige Zähne ausgebildet haben. Die Unterschiede des Zahns aus Bonenburg zu diesen Taxa sind wie folgt:

- Die Zähne von Gaumia longiradiacata zeigen stumpfe Grate zwischen den Höckern. Der Haupthöcker nimmt nahezu die gesamte Länge der Krone ein und ist nicht nach lingual gebogen. Seine mesiale und distale Kante sind leicht konkav geschwungen. Die Nebenhöcker sitzen sehr tief am Haupthöcker an, sind relativ stumpf und kaum vom Haupthöcker differenziert (Hahn et al., 1987; Godefroit & Battail, 1997).
- Die als *Gaumia*? *incisa* klassifizierten Zähne zeigen mehrere Schmelzrippen auf der lingualen Flanke des Haupthöckers. Es gibt insgesamt drei sehr tief ansitzende Nebenhöcker (Hahn et al., 1987).
- "Hahnia" obliqua ist durch mehrere Zähne bekannt, die alle tricuspid sind. Die beiden Nebenhöcker sind sehr stumpf und nur wenig vom Haupthöcker differenziert. Der Haupthöcker ist leicht nach distal gebogen (Godefroit & Battail, 1997).
- Die Z\u00e4hne von Meurthodon gallicus zeigen mesiodistal sehr asymmetrische Kronen, wobei der Haupth\u00f6cker deutlich in der mesialen H\u00e4lfte der H\u00f6ckerreihe liegt. Die Krone ist klar von der Wurzel getrennt. Letztere ist zweigeteilt (Hahn et al., 1994; Sigogneau-Russel & Hahn, 1994; Godefroit & Battail, 1997).
- Die Zahnkrone von Pseudotriconodon wildi geht mesial und distal flach in den Wurzelbereich über, ohne dass die Nebenhöcker die Wurzel überragen. Die maximale Länge der Krone entspricht daher der maximalen Länge der Wurzel. Der Haupthöcker ist nicht nach lingual geneigt (Hahn et al., 1984; Godefroit & Battail, 1997; Cuny, 2004).
- Tricuspes ist bislang durch die Arten T. tuebingensis von Huene, 1933, T. sigogneauae Hahn, Hahn & Godefroit, 1994 und T. tapeinodon Godefroit & Battail, 1997 bekannt. Diese Zahnkronen zeigen in der Aufsicht, dass die Höcker nicht in einer Reihe stehen, sondern ein flachwinkeliges Dreieck bilden. Die Nebenhöcker sind deutlich vom Haupthöcker differenziert und haben eigene Basisansätze. Die Wurzel ist über die ganze Länge zweigeteilt (Hahn et al., 1994; Godefroit & Battail, 1997; Sues, 2001; Clemens & Martin, 2014).

Übereinstimmungen in sämtlichen Merkmalen (leicht asymmetrische Seitenansicht der Krone, glatte Schmelzoberfläche, mittige Position des Haupthöckers, leicht nach lingual gebogener Haupthöcker, hohe Anzahl von Nebenhöckern, scharfe Schmelzgrate zwischen den Höckern, bauchig ovaler Querschnitt der Krone, keine markante Trennlinie zwischen Krone und Wurzel, ungeteilte Wurzel) ergeben sich nur mit *Lepagia gaumensis*. Ein Unterschied zu den publizierten Exemplaren von Godefroit & Battail (1997), Hahn et al. (1987), Kindlimann (1984) und Peyer (1956) findet sich in der Anzahl der Nebenhöcker. Die bereits publizierten Stücke zeigen meist zwei mesiale und zwei distale Nebenhöcker. Abweichungen durch niedrigere Anzahlen sind vermutlich auf die Erhaltungsqualität zurückzuführen. An dem hier präsentierten Exemplar finden sich zwei Nebenhöcker ist sehr klein und wäre bei fortgeschrittener Abnutzung von dem nächsten Nebenhöcker kaum zu differenzieren. Das Auftreten dieses kleinen, zusätzlichen Nebenhöckers wird hier als innerartliche Variabilität angesehen, wie sie auch innerhalb der Zahnreihen eines Individuums zu vermuten ist.

# Schlussfolgerungen

Sigogneau-Russel & Hahn (1994) weisen darauf hin, dass die Zähne der Cynodontia nicht im gleichen Maße analysiert werden, wie die der Mammalia. Der Grund hierfür liegt darin, dass ihnen nur ein geringer systematischer Wert zugesprochen wird. Dies führt dazu, dass isoliert gefundene Zähne nicht mit absoluter Sicherheit der Großgruppe Cynodontia zugeordnet werden können. Besonders die Abgrenzung zu Diapsiden, insbesondere Pterosauria, ist schwierig und nicht eindeutig (Hahn et al., 1984). Diesbezüglich muss Abhilfe dadurch geschaffen werden, dass die Zähne umfangreicherer Funde von Cynodontia, bei denen Gebisse und Zähne zweifelsfrei über die Artikulation mit cranialem und postcranialem Material zugeordnet werden können, im Detail untersucht werden. Die Schließung dieser Lücke, die Untersuchung von Zahnkronenformen und -dimensionen, von Schmelz- und Wurzelstrukturen, wäre eine wertvolle Hilfe, um Klarheit über die Identität der mittlerweile mehrfach dokumentierten Funde von Einzelzähnen zu schaffen. Einen Ansatz hierzu haben Hahn et al. (1984) gemacht. Der erweiterte Fossilbericht macht eine Überarbeitung und Erweiterung dieser Arbeit unabdingbar. Röntgenaufnahmen und detaillierte Zahnbeschreibungen vollständigerer Pterosaurier-Exemplare sind nötig, um die angenommenen Differenzierungsmerkmale zu verifizieren.

Der Fossilbericht der rhätischen Bonebeds von Bonenburg zeigt hauptsächlich marine, daneben auch limnische Taxa (Sander et al., in Präp.). Die Zuordnung des vorliegenden Zahns aus Bonenburg zu den Cynodontia ist bislang der einzige Beleg dieser Art und einer der seltenen Nachweise für terrestrischen Eintrag in das Sedimentationsgebiet.

## Danksagung

Herzlicher Dank geht an das LWL Naturkundemuseum Münster, insbesondere an die Herrn Dr. Alfred Hendricks und Dr. Detlef Grzegorczyk, für die Unterstützung der Grabung Bonenburg im April und Mai 2015. Der Firma Lücking sei für den freundlich erteilten Zugang zu der Tongrube gedankt. Weiterhin sei allen Grabungsteilnehmern gedankt. Dies sind, nach alphabetischer Reihenfolge, Olaf Dülfer, Dr. Carol Gee, Michael Mertens, Thorsten Plogschties, Prof. Dr. Martin Sander, Klaus Schwermann, Hermann Winkelhorst und Tanja Wintrich. Auch den studentischen Hilfskräften, die am Steinmann-Institut die Mikrofossilproben auslesen ist zu danken. Dies sind Mirjam Cahnbley, Jessica Landgraf, Moritz Mallott und Samantha Moody. Vieler Dank geht an Herrn Rico Stecher, für die wertvolle Diskussion, Herrn Georg Oleschinski für die lichtmikroskopischen Aufnahmen, René Kindlimann für die aufschlussreichen Gespräche, Torsten Scheyer für Abgüsse des *Caviramus*-Holotyps und Dr. Hans-Dieter Sues, sowie Dr. Leonie Schwermann für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

## Literaturverzeichnis

- Abdala, F., & Giannini, N. P. (2000): Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. Journal of Vertebrate Paleontology **20**: 501-506.
- Bonaparte, J. F., & Barberena, M. C. (1975): A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). Journal of Paleontology **49**: 931-936.
- Broom, R. (1905): On the use of the term Anomodontia. Records of the Albany Museum 1: 266-269.
- Clemens, W. A. (1980): Rhaeto-Liassic mammals from Switzerland and West Germany. Zitteliana 5: 51-92.

Clemens, W. A., & Martin, T. (2014): Review of the non-tritylodontid synapsids from bone beds in the Rhaetic Sandstone, southern Germany. - Paläontologische Zeitschrift **88**: 461-479.

- Crompton, A. W. (1971): The origin of the tribosphenic molar. in: Kermack, D. M. & Kermack, K. A. (eds.): Early mammals. 65-87, London (University Press).
- Crompton, A. W. (1972): Postcanine Occlusion in cynodonts and tritylodontids. Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology **21**: 29-71.

Crompton, A. W., & Hiiemäe, K. (1970): Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. - Zoological Journal of the Linnean Society **49**: 21-47.

Cuny, G. (2004): A Late Triassic cynodont from Holwell Quarries (Somerset, England). - Oryctos 5: 69-73.

Dalla Vecchia, F. M. (1994): A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Norian (Late Triassic) of Friuli (Northeastern Italy), preliminary note. - Gortania **16**: 59-66.

- Dalla Vecchia, F. M., Wild, R., Hopf, H., & Reitner, J. (2002): A crested rhamphorhynchoid pterosaur from the Late Triassic of Austria. Journal of Vertebrate Paleontology **22**: 196-199.
- Datta, P. M., Das, D. P., & Luo, Z. X. (2004): A Late Triassic dromatheriid (Synapsida: Cynodontia) from India. - Annals of Carnegie Museum **73**: 72-84.
- Dorka, M., & Heinrich, W. D. (2006): Tetrapod teeth from a Rhaetian (Upper Triassic) bonebed near Friedland (NW-Germany). Palaeontographica **A 278**:1-13.

Emmons, E. (1857): American Geology. Part VI. Albany. - 152 S., New York (Sprague and Co).

Fröbisch, N. B., & Fröbisch, J. (2006): A new basal pterosaur genus from the Upper Triassic of the Northern Calcareous Alps of Switzerland. - Palaeontology **49**: 1081-1090.

- Gill, T. (1872): Arrangement of the families of mammals and synoptical tables of characters of the subdivisions of mammals. Smithsonian Miscellaneous Collections **230**: 1-98.
- Godefroit, P., & Battail, B. (1997): Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). - Geodiversitas **19**: 567-631.
- Godefroit, P., Cuny, G., Delsate, D., & Roche, M. (1998): Late Triassic vertebrates from Syren (Luxembourg). - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie **210**: 305-343.
- Hahn, G., Lepage, J. C., & Wouters, G. (1984): Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Medernach, Grossherzogtum Luxemburg. - Bulletin de la Société belge de Géologie **93**: 357-373.
- Hahn, G., Wild, R., & Wouters, G. (1987): Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Gaume (S-Belgien). - Mémoires pour servir à l'Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique **24**: 1-33.
- Hahn, G., Hahn, R., & Godefroit, P. (1994): Zur Stellung der Dromatheriidae (Ober-Trias) zwischen den Cynodontia und den Mammalia. - Geologica et Palaeontologica **28**: 141-159.
- Huene, E. v. (1933): Zur Kenntnis des Württembergischen Rätbonebeds mit Zahnfunden neuer Säuger und säugerähnlicher Reptilien. - Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg **89**: 65-128.
- Huene, F. v. (1936): Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29. - 332 S., München (C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung).
- Kemp, T. S. (1982): Mammal-Like Reptiles and the Origin of Mammals. 362 S., New York (Academic Press).
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R. L., & Luo, Z.-X. 2004. Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. 630 S., New York (Columbia University Press).
- Kindlimann, R. (1984): Ein bisher unerkannt gebliebener Zahn eines synapsiden Reptils aus dem Rät von Hailau (Kanton Schaflhausen, Schweiz). Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen **32**: 3-11.
- Meyer, H. v. (1852): Die Fauna der Vorwelt, zweite Abteilung. Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. Frankfurt a.M. (Heinrich Keller).
- Nopcsa, B. F. (1930): Notizen über *Macrochemus bassanii* nov. gen. et spec. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B: Geologie und Paläontologie **7**: 252-255.
- Nosotti, S. (2007): *Tanystropheus longobardicus* (Reptilia, Protorosauria): re-interpretations of the anatomy based on new specimens from the Middle Triassic of Besano (Lombardy, northern Italy). Memorie della Società di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano **35**: 1-88.
- Osborn, H. F. (1886): Observations upon the Upper Triassic Mammals, *Dromatherium* and *Microconodon*. - Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **38**: 359-363.
- Ösi, A. (2011): Feeding-related characters in basal pterosaurs: implications for jaw mechanism, dental function and diet. - Lethaia **44**: 136-152.
- Owen, R. (1861): Palaeontology or systematic summary of extinct animals and their geological relations. 2. Edition. 463 S., Edinburgh (Adam and Charles Black).
- Peyer, B. (1956): Über Zähne von Haramiyden, von Triconodonten und von wahrscheinlich synapsiden Reptilien aus dem Rhät von Hallau Kt. Schaffhausen, Schweiz. - Schweizerische Paläontologische Abhandlungen **72**: 1-72.
- Renesto, S. (1994): A new prolacertiform reptile from the Late Triassic of northern Italy. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia **100**: 285-306.
- Renesto, S., & Dalla Vecchia, F. M. (2000): The unusual dentition and feeding habits of the prolacertiform reptile *Langobardisaurus* (Late Triassic, northern Italy). Journal of Vertebrate Paleontology **20**: 622-627.
- Sander, M., Wintrich, T., Schwermann, A. H. & Kindlimann, R. (2016): Die paläontologische Grabung in der Rhät-Lias-Tongrube der Fa. Lücking bei Warburg-Bonenburg (Kr. Höxter) im Frühjahr 2015. - Geologie und Paläontologie in Westfalen 88: 7-33.
- Sigogneau-Russel, D., & Hahn, G. (1994): Late Triassic microvertebrates from central Europe in: Fraser, N. C. & Sues, H. D. (eds.): In the shadow of the dinosaurs. 197-213, Cambridge (Cambridge University Press).
- Stecher, R. (2008): A new Triassic pterosaur from Switzerland (Central Austroalpine, Grisons), *Raeticodactylus filisurensis* gen. et sp. nov. Swiss Journal of Geosciences **101**: 185-201.
- Sues, H.-D. (2001): On *Microconodon*, a Late Triassic Cynodont from the Newark Supergroup of Eastern North America. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology **156**: 37-48.
- Sues, H.-D., Olsen, P., & Kroehler, P. (1994): Small tetrapods from the Upper Triassic of the Richmond basin (Newark Supergroup), Virginia - in: Fraser, N. C. & Sues, H. D. (eds.): In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. 161-170, Cambridge (Cambridge University Press).

- Wellnhofer, P. (2003): A Late Triassic pterosaur from the Nothern Calcareous Alps (Tyrol, Austria) in: Buffetaut, E. & Mazin, J. M. (eds.): Evolution ans Palaeobiology of Pterosaurs. pp. 5-22, London (Geological Society London).
- Wild, R. (1974): *Tanystropheus longobardicus* (Bassani)(Neue Ergebnisse). Schweizerische Paläontologische Abhandlungen **95**: 1-162.
- Wild, R. (1978): Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. - Bollettino della Società Paleontologica Italiana **17**: 176-256.
- Wild, R. (1980): Neue Funde von *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). Schweizerische Paläontologische Abhandlungen **102**: 1-31.
- Wild, R. (1984): A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Friuli, Italy. - Gortania **5**: 45-62.
- Zambelli, R. (1973): *Eudimorphodon ranzii* gen. nov, sp. nov., uno pterosauro triassico. Rendiconti dell Instituto Lambardo de Scienze e Lettere (B) **107**: 27-32.

# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Geologie und Paläontologie in Westfalen

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: 88

Autor(en)/Author(s): Schwermann Achim H.

Artikel/Article: Über den Nachweis von Lepagia gaumensis (Eucynodonta incertae sedis) aus dem Rhät (Trias) von Warburg-Bonenburg (Kr. Höxter) 39-48