

NEUE BEOBACHTUNGEN ZUM SCHÄDEL- UND GEBISS-BAU DER
PAULCHOFFATIIDAE (MULTITUBERCULATA, OBER-JURA)

von

Gerhard HAHN*

INHALT

	Page
Übersicht, Abstract, Résumé	156
Einleitung	156
Familie Paulchoffatiidae G. HAHN, 1969	157
Unterfamilie Paulchoffatiinae G. HAHN, 1971	157
1. Stellung der Oberkiefer-Molaren und Bau der Gaumen-Region	157
2. Der Jochbogen und das Jugale	161
3. Die Schädel-Basis	163
4. Rekonstruktion des Schädels in Ventral-Ansicht	165
5. <i>Guimarotodon</i> G. HAHN, 1969	171
<i>Guimarotodon leiriensis</i> G. HAHN, 1969	172
Subfamilia indet.	176
1. Zahn-Wechsel	176
2. Milch-Bezeichnung	179
3. <i>Kielanodon</i> n. g.	182
<i>Kielanodon hopsoni</i> n. sp.	182
Zusammenfassung	186
Summary	188
Conclusions	191
Dank	193
Literatur	193
Tafel-Erklärungen	195

* Institut für Geologie und Paläontologie der Philipps-Universität, Universitätsgebiet Lahnberge, Hans-Meerwein-Strasse, D-3550 Marburg.

Schlüssel-Worte : Paulchoffatiidae, Bezeichnung, Schädel-Bau, Ober-Jura, Portugal
Key-words : Paulchoffatiidae, Dentition, Skull-structure, Upper Jurassic, Portugal
Mots-clés : Paulchoffatiidae, Dentition, Structure crânienne, Jurassique supérieur, Portugal

ÜBERSICHT

Die Ventral-Seite des Schädels der Paulchoffatiinae (Multituberculata, Unter-Kimmeridgium, Portugal) wird erneut rekonstruiert. Einige bisher nicht bekannte Einzelheiten werden eingefügt, wie die Anwesenheit der Jugalia, der Bau des Palatinums und die Ausdehnung der Pterygoide. Die Stellung des m2/ wird diskutiert. *Kielanodon hopsoni*, n. g., n. sp. wird errichtet, nachgewiesen durch die p3-5/. Von *Guimarotodon leiriensis* wird die Mandibel mit Bezahnung bekannt gemacht. Neue Informationen über die Milch-Bezahnung und den Zahn-Wechsel werden gleichfalls hinzugefügt.

ABSTRACT

The ventral face of the Paulchoffatiinae skull (Multituberculata, Lower Kimmeridgian, Portugal) is new reconstructed. Some details hitherto unknown are added, as the presence of jugals, the structure of the palatine and the extension of the pterygoids. The situation of the m2/ is discussed. *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp. is erected, known by its upper p3-5/. From *Guimarotodon leiriensis* the mandible with its dentition is made known. New informations concerning the milk-dentition and the replacement of teeth are also added.

RESUME

La face ventrale du crâne des Paulchoffatiinae (Multituberculata, Kimméridgien inférieur, Portugal) est l'objet d'une nouvelle reconstitution. Quelques précisions non connues jusqu'ici ont été apportées, tel que la présence du jugal, la structure du palatin et l'extension du ptérygoïde. La position de la M2/ est discutée. *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp. est créé, basé sur P3-5/. La mandibule avec sa dentition de *Guimarotodon leiriensis* est présentée. De nouvelles informations concernant la dentition de lait et le remplacement des dents sont également données.

EINLEITUNG

In der Kenntnis des Schädel-Baus bei den Multituberculaten sind in den vergangenen Jahren wesentliche Fortschritte vor allem anhand von Material aus der Ober-Kreide der Gobi durch Kielan-Jaworowska erzielt worden. Sie haben dazu geführt, dass manche morphologische Einzelheit, die unlängst noch umstritten oder unbekannt war, heute als gesicherter Bestandteil im Bauplan dieser Tiere angesehen werden kann. Diese an einer grossen Material-Menge und an postmortal nur wenig beeinflussten Exemplaren erarbeiteten Ergebnisse können mit entsprechender Vorsicht auch für die viel schlechter erhaltenen Taxa aus dem Unter-Kimmeridgium der Grube Guimarota bei Leiria in Portugal nutzbar gemacht werden. So ist es möglich, mit neu aufgefundenen Exemplaren und im Vergleich mit den Formen aus der Gobi die Ventral-Seite der Paulchoffatiidae neu zu interpretieren und gegenüber der von G. Hahn 1969 gegebenen Darstellung zu verbessern. Andere neue Exemplare erweitern die Kenntnis der Bezahnung in Hinblick auf den systematischen Spielraum ebenso wie in Hinblick auf den Zahn-Wechsel und die Milch-Bezahnung. Alle diese neuen Beobachtungen werden im folgenden dargestellt.

Das neu beschriebene Material wird nach Abschluss der Bearbeitung der Guimarota-Multituberculaten unter den Katalog-Nummern V.J. 455-155 bis V.J. 466-155 im Museu dos Serviços Geológicos in Lissabon / Portugal aufbewahrt.

Familie PAULCHOFFATIIDAE G. HAHN, 1969
 UNTERFAMILIE PAULCHOFFATIINAE G. HAHN, 1971

Die Paulchhoffatiinae umfassen die primitivsten zur Zeit bekannten Multituberculata, von denen mehr als nur isolierte Zähne vorliegen. Ihr Schädel-Bau wurde 1969 von G. Hahn dargestellt, soweit das damals bekannte Material es zuließ. Inzwischen ist neues Material bekannt geworden, das eine Verbesserung der damaligen Aussagen erlaubt. Auch ist es möglich, die Gattung *Guimarotodon* G. HAHN, 1969 nunmehr den Paulchhoffatiinae zuzuweisen, da jetzt ein vollständiger Unterkiefer von *G. leiriensis* G. HAHN, 1969 vorliegt. Damit umfassen die Paulchhoffatiinae nunmehr 3 Gattungen - *Paulchhoffattia* KÜHNE, 1961, *Pseudobolodon* G. HAHN, 1977 und *Guimarotodon* -, wozu mehrere in ihrer Gattungs- und Art-Zugehörigkeit uneindeutige Schädel-Reste kommen, die jedoch für die Rekonstruktion des Schädels von überragender Bedeutung sind. Im folgenden werden zunächst die neuen Beobachtungen zum Schädel-Bau dargestellt, anschliessend wird *Guimarotodon* behandelt.

1. STELLUNG DER OBERKIEFER-MOLAREN UND BAU DER GAUMEN-REGION
 (Taf. 1 Fig. 1-2 ; Abb. 1, 4)

Als ein kennzeichnendes Merkmal der Paulchhoffatiinae G. HAHN, 1971 wird vom Autor neben der Anwesenheit von 5 Prämolaren im Oberkiefer und der gegenüber der Kiefer-Längsachse wenig divergierenden Zahn-Reihe im Unterkiefer die Stellung des m2/ angesehen, der im Vergleich mit dem m1/ nicht nach innen (lingual) versetzt ist, sondern am Kiefer-Aussenrand steht (siehe Diagnose der Paulchhoffatiinae in G. Hahn 1971 : 37, G. Hahn 1977 : 165 und G. & R. Hahn 1983 : 68). Diese Aussage beruht auf Beobachtungen am Oberkiefer-Gebiss von *Paulchhoffattia delgadoi* KÜHNE, 1961 (siehe G. Hahn 1969 : 22, Taf. 5 Fig. 20, Taf. 8 Fig. 25 ; Abb. 9). Danach ist die Zahn-Reihe im Bereich der Molaren zwar etwas nach innen eingekrümmt, die Alveolen des m2/ sind jedoch nicht gegenüber denen des m1/ nach innen versetzt ; sie stehen vielmehr direkt hinter den Alveolen des m1/ am Aussenrand des Maxillare. Die Versetzung des m2/ gegenüber dem m1/ nach innen wird danach als ein wesentlicher Schritt in der Evolution der Multituberculaten angesehen, der die Voraussetzung für die deutliche Diagonal-Stellung der Unterkiefer-Zahnreihe bei allen jüngeren Multituberculaten schafft und erstmals bei den Kuehneodontinae G. HAHN, 1971 nachweisbar ist. Die Paulchhoffatiinae verkörpern somit den ursprünglichsten, plesiomorphen Ausgangs-Zustand innerhalb der Multituberculata.

Dieser morphologische Befund mitsamt den daraus gezogenen Folgerungen wird von Van Valen 1976 : 198 und vor allem von Clemens & Kielan-Jaworowska 1979 : 138-139 angezweifelt. Die beiden zuletzt genannten Autoren führen aus : "Hahn's hypothesis of molar evolution in multituberculates requires that in *Paulchhoffattia* the central grooves of M1-2/ received the labial rows of cusps of M/1-2. The presumed lingual shift of M2/ would require basic modification of the occlusal relationships of M2/2, with a shift of the central groove of M2/ to receive the lingual row of cusps of M/2". Sie fahren fort : "Should future discoveries validate Hahn's reconstruction of the occlusal pattern of the paulchhoffatiine dentition, we would argue

that its difference from the occlusal pattern of all other multituberculatates ... would clearly bar paulchoffatiines from the ancestry of any other multituberculatates". Die grosse Bedeutung, die hiermit der Occlusion, also dem Zusammenspiel der einzelnen Zahn-Höcker im Oberkiefer und Unterkiefer zugesprochen wird, ist für Theria gültig, für die Paulchoffatiidae meiner Meinung nach jedoch nicht. Denn sowohl *Paulchoffatia delgadoi* (siehe G. Hahn 1977 : Abb. 1) als auch *Kuehneodon simpsoni* (siehe G. Hahn 1977 : Abb. 4) zeigen auf denselben Zähnen der linken und rechten Zahn-Reihe in der Anzahl, Grösse und Ausbildung der Höcker eine derartig grosse Variabilität, wie sie bei ursprünglichen Theria nicht zu finden ist. Weiterhin werden während des Lebens der Paulchoffatiidae sämtliche Höcker - egal, wie sie angeordnet waren - früher oder später völlig abgeschliffen, bis von ihnen nichts mehr übrig ist (siehe p2-5/ von *Paulchoffatia delgadoi*, i3/ und p4/ von *Kuehneodon simpsoni*, p5/-m1/ von *K. dryas* und p2-3/ sowie m1/ von *Henkelodon naias* in G. Hahn 1977 : Abb. 1, 4, 5 und 10). Daraus geht hervor, dass dem einzelnen Höcker bei den Paulchoffatiidae nicht die Bedeutung zukommt wie bei den Theria, dass vielmehr nur die Zahn-Oberfläche insgesamt für den Kauvorgang massgebend war. In der Ausbildung der Occlusion verharrten die Paulchoffatiidae auf einem sehr viel ursprünglicheren Zustand als die frühen Theria und sind mit diesen nicht zu vergleichen. Damit kommt nach meiner Auffassung den von Clemens & Kielan-Jaworowska 1979 oben ausgeführten Argumenten gegen eine Verschiebung des m2/ nach innen nicht die grundlegende Bedeutung zu, welche die beiden Autoren ihnen beimessen.

Inzwischen sind aus der Grube Guimarota einige weitere Schädel-Reste bekannt geworden, die neues Licht auf die Stellung des m2/ werfen. Leider sind bei keinem Exemplar beide Molaren *in situ* erhalten ; zumindest vom m2/ liegen stets nur die Alveolen vor. Anhand des am besten überlieferten Exemplares, V.J. 455-155 soll der Befund erläutert werden.

Ventral-Seite (Taf. 1, Fig. 1 ; Abb. 4)

Erhalten sind sämtliche Alveolen der rechten Zahn-Reihe von c bis m2/, ferner Teile der Gaumen-Platte einmal im Bereich der vorderen Prämolaren und sodann wieder im Bereich der Molaren sowie schliesslich der Processus zygomaticus maxillaris (pzm). Das Exemplar ist unverdrückt, die Länge des Maxillare von c bis m2/ beträgt 14 mm. Entsprechend der Anwesenheit von c, 5p und entsprechend der Stellung des m2/ muß es den Paulchoffatiinae zugeordnet werden, ohne dass Gattung und Art mit Sicherheit festgelegt werden können.

Die Zahn-Reihe zeigt einen insgesamt schwach nach aussen gekrümmten Verlauf. Die nur eine Alveole des c unterscheidet sich durch ihre bedeutende Grösse von denjenigen der folgenden Prämolaren, die ebenso wie die Molaren alle zweiwurzellig sind. c und p1/ sind der Aussenwand des Maxillare stark genähert. Im Bereich des p2/ verbreitert sich das Maxillare bereits nach aussen ; p3-4/ liegen nahe den pzm. Auch die vordere Alveole des p5/ befindet sich noch im Bereich des Jochbogens, während die hintere Alveole dieses Zahnes schon wieder dahinter nahe am Aussenrand des Maxillare liegt. Die hintere Alveole des p3/ sowie die beiden Alveolen des p4/ sind aufgerissen, zwischen der vorderen und der hinteren Alveole des p5/ verläuft ein Querbruch vom Jochbogen zur Gaumenplatte. *Die Alveolen beider Molaren stehen dicht hintereinander nahe an der Aussenkante des Maxillare, diejenigen des m2/ sind nicht einwärts versetzt !* Die Einwärtskrümmung der Zahn-Reihe im Bereich der Molaren ist geringfügig und führt nicht zu einer deutlichen Versetzung des m2/ gegenüber dem m1/.

Die Einwärtskrümmung der Zahn-Reihe in ihrem hinteren Abschnitt ist bei V.J. 455-155 geringer als bei V.J. 110-155a (*Paulchoffatia delgadoi*, siehe G. Hahn 1969 : Taf. 8 Fig. 25), wo offenbar eine postmortale Verzerrung eingetreten ist. *Die Stellung beider Molaren bei den Paulchoffatiinae direkt hintereinander ist damit bestätigt.* Die Alveolen von p5/-m2/ sind etwas grösser als die von p1-4/ und hohl, wohingegen die der vorderen Prämolaren und des c mit Matrix oder Resten der Wurzeln gefüllt sind.

Die Gaumenplatte ist im Bereich von c-p2/ tief eingesenkt. Ihre vordere Begrenzung folgt der Suture zum Prämaxillare ; auch der Hinterrand des Foramen incisivum (fi) ist hier erkennbar. Die mediane Begrenzung folgt der Mittel-Linie des Schädels, die hintere Begrenzung ist eine willkürliche Bruch-Linie. Insgesamt gleicht der Bau der Gaumenplatte in dieser Region den Verhältnissen bei dem zahnlosen Schädel-Fragment V.J. 111-155, das gleichfalls zu den Paulchoffatiinae gehört (siehe G. Hahn 1969 : Taf. 7 Fig. 24 ; Abb. 10b). Der hintere erhaltene Anteil der Gaumenplatte im Bereich p5/-m2/ ist weniger tief gegenüber der Zahn-Reihe eingesenkt als der vordere Anteil. Des äussere Abschnitt der Suture zwischen Maxillare und Palatinum ist erhalten. Sie setzt linguat in Höhe der vorderen p5/-Alveole ein ; das Foramen palatinum majus (fpa) ist als schlitzartige, mit Matrix gefüllte Öffnung im Bereich der Suture erkennbar. Eine zweite, sehr kleine Öffnung ist möglicherweise zwischen fpa und dem m1/ vorhanden ; sie kann als ein Foramen palatinum minus (fpi) gedeutet werden. Von fpa aus krümmt sich die Suture in gerundetem, in sich gebuchtetem Bogen nach aussen und hinten ; im hinteren Abschnitt der Zahn-Reihe verläuft sie dicht neben den Alveolen des m2/, um kurz dahinter den Aussenrand der Gaumenplatte zu erreichen. Das Maxillare ist also im Bereich des m2/ sehr schmal und endet zugespitzt unmittelbar hinter diesem Zahn. Innen, neben der hinteren Alveole des m2/ ist auf einem kurzen Abschnitt der Hinterrand der Gaumenplatte mit seiner Begrenzung zu den inneren Choanen (ch) sichtbar. Die Begrenzungslinie verläuft von hinten her zunächst gerade nach vorn, um auf halber Länge des m2/ plötzlich nach innen umzubiegen und in annähernd gerader Linie zur Mittel-Linie des Schädels zu ziehen. Von dem Umbiegungs-Punkt aus erstreckt sich ein stumpfer Grat weiter gerade nach vorn bis annähernd zur palato-maxillaren Suture, an der er ausklingt ; sein nach innen gerichteter Abhang ist sanft geneigt, sein nach aussen, gegen die Zahn-Reihe gerichteter Abhang fällt steil ab. Der kleine erhaltene Abschnitt aus dem Bereich der Choanen ist mit einer nicht mehr zu identifizierenden Knochenmasse gefüllt. In dem schmalen Zwickel zwischen dem Endabschnitt des Maxillare aussen und den Choanen innen eingeklemmt müssen Palatinum und Ectopterygoid aneinanderstossen. Die beide Knochen trennende Suture ist nicht eindeutig zu ermitteln. Jedoch ist, eingesenkt zwischen zwei kurze Längs-Wülste, hier eine kleine Eintiefung erkennbar, in der das Foramen palatonasale *sensu* Kielan-Jaworowska 1971 bzw. das "lesser palatine foramen" (fpi) *sensu* Kermack *et alii* 1981 liegen dürfte ; seine Oberfläche ist mit Matrix verstopft. Der Processus zygomaticus maxillaris ist nicht auf voller Länge erhalten ; er ist schlank und erstreckt sich bis neben m1/ nach hinten ; er wird von einem Querbruch durchzogen. Er gleicht weitgehend dem pzm von *Paulchoffatia delgadoi* (siehe G. Hahn 1969 : Taf. 6 Fig. 21).

Dorsal-Seite (Taf. 1, Fig. 2 ; Abb. 1)

Die Dorsal-Seite der Gaumenplatte ist im Zentrum annähernd eben, um sodann gegen die Aussenwand steil aufzusteigen. Vorn neben dem c befindet sich, der Zahn-Reihe genähert, eine tiefe Einsenkung im Boden des Maxillare, bei der es sich um

die rechte Nasolacrimonal-Grube (fon) handeln dürfte. Sie ist viel grösser als bei *Morganucodon* (siehe Kermack *et alii* 1981 : Abb. 13), befindet sich aber in ähnlicher Position wie bei dieser Gattung. Von ihr aus erstreckt sich ein Längsbruch gerade nach hinten über die Gaumenplatte. Eine zweite Einsenkung in den Boden des Maxillare ist dicht an der Aussenwand an der Wurzel des Jochbogens zu erkennen. Hierbei handelt es sich um den Sulcus sphenopalatinus (ssp). Auf der Aussenseite neben ihm liegen die beiden Infraorbital-Foramina (fio/1-2). Hinter dem ssp bricht der Knochen steil ab. In dieser Region hatte das jetzt weitgehend zerstörte Lacrimale (la) seinen Platz. Jedoch sind die vordere, äussere und hintere Begrenzungs-Linie dieses Knochens erkennbar. Die vordere Begrenzung folgte dem Hinterrand des ssp. Im vorderen äusseren Winkel, an der Basis des Jochbogens, befindet sich eine jetzt mit Kunststoff gefüllte Ausbuchtung. Darüber ist die Basis des Foramen maxillare (fm) erkennbar. Die von dort zu fio/1-2 führenden Kanäle sind mit Sediment verstopft. Dahinter verläuft die Sutura zwischen Lacrimale und Processus zygomaticus maxillaris annähernd gerade nach hinten ; ein Processus zygomaticus lacrimalis fehlt. Weiter hinten folgt die äussere Begrenzungs-Linie des Lacrimale annähernd der Aussenwand der Orbita ; etwa über m1/ biegt sie sodann in spitzem Winkel nach innen und vorn zurück, ohne das Palatinum zu berühren. Insgesamt entsteht der Eindruck eines relativ langen, annähernd dreieckigen Lacrimales, dessen spitzer Winkel nach hinten zeigt.

In geringem Abstand hinter dem Hinterrand des Lacrimale, zu diesem parallel verlaufend, ist eine weitere Sutura-Linie erkennbar ; im Bereich des m2/ biegt sie nach hinten um, um nahe am Aussenrand der Knochenplatte weiterzulaufen. Hierbei handelt es sich, wie der Befund auf der Ventral-Seite zeigt, um die Sutura zwischen Maxillare und Palatinum. Auf dieser Sutura, nahe am inneren Bruchrand, befindet sich ein mit kleinen Quarz-Körnern verstopftes Foramen, das fpa. Kurz davor, im Bereich des Maxillare, durch eine schmale Knochen-Aufwölbung vom fpa getrennt, ist ein zweites Foramen deutlich erkennbar. Er ist ein Foramen palatinum minus (fpi) und führt wahrscheinlich zu einem kleinen, bei der Beschreibung der Ventral-Seite genannten Foramen. Vom fpa zieht eine deutlich eingemuldete Rinne nach hinten aussen, bei der es sich um den "greater palatinal groove" (spm) *sensu* Kermack *et alii* 1981 : Abb. 46B, 50 handeln dürfte. Im Gegensatz zu *Morganucodon* liegt diese Rinne bei den Multituberculaten nicht im Boden des Palatinums, sondern sie folgt der palatin-maxillaren Sutura noch im Bereich des Maxillare.

Dementsprechend wird die den Gaumen-Bereich nach aussen begrenzende, vertikal gestellte Orbital-Platte vor dieser Rinne nicht vom Palatinum, sondern vom Maxillare gebildet. Insgesamt sind die Verhältnisse in der hier beschriebenen Region bei V.J. 455-155 ähnlich wie bei *Morganucodon* (siehe Kermack *et alii* 1981 : 53-58) mit dem einen Unterschied, dass Lacrimale und Palatinum nicht miteinander in Kontakt treten und der "greater palatinal groove" statt im Palatinum im Maxillare verläuft. Die Jugal-Facette auf der Innenseite des Proc. zyg. max. (pzm) ist bei V.J. 455-155 nur undeutlich erkennbar und wird anhand besser erhaltenen Materials gesondert beschrieben (siehe : 163).

Auf der Aussenseite der vorliegenden Knochenplatte sind 2 längliche Infraorbital-Foramina (fio/1, fio/2) vorhanden. Das vordere, grössere fio/1 befindet sich neben den Alveolen des p2/3, das hintere, kleinere fio/2 an der Wurzel des Jochbogens neben den Alveolen des p3/ ; die Verhältnisse sind damit ähnlich wie bei *Pseudobolodon oreas* (siehe G. Hahn 1985 : Taf. 2 Fig. 1-2). Vor den Infraorbital-Foramina ist eine Beschädigung in der Knochen-Oberfläche sichtbar. Im Bereich der Orbita sind keine Foramina erhalten, da der Knochen sogleich über der Basis abgebrochen ist.

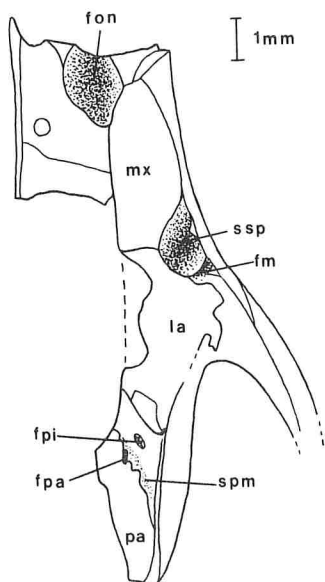


Abb. 1. - Paulchoffatiinae gen. et sp. indet. - Gaumenplatte in Dorsal-Ansicht (nach V.J. 455-155, vgl. Taf. 1 Fig. 2). - Erklärung der Abkürzungen in Tab. 1. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

2. DER JOCHBOGEN UND DAS JUGALE (Taf. 1 Fig. 3-4, Taf. 2 Fig. 2, Taf. 3 Fig. 2-3 ; Abb. 4)

Als Besonderheit im Schädel-Bau der Multituberculaten galt bisher das Fehlen des Jugale. Der Jochbogen erschien nur aus dem Processus zygomaticus maxillaris (pzm, Proc. zyg. max.) und dem Processus zygomaticus squamosi (pzs, Proc. zyg. squam.) zu bestehen. Zwar schliesst Simpson 1937 : 744 die Anwesenheit eines Jugale am Schädel von *Ptilodus montanus* DOUGLASS, 1908 nicht völlig aus, er hält die Anwesenheit eines solchen Knochens aber für unwahrscheinlich und bildet ihn nicht ab. Er schreibt : "It is still conceivable that there was also a small jugal ..., and it is tempting so to identify a small element that lies loose in the matrix near the zygoma in American Museum No. 35490, but this is so doubtful that it seems unwarranted to introduce it into the restoration". Die Revision dieses von Simpson bearbeiteten Materials durch Hopson (persönl. Mitteilung) hat nun ergeben, dass tatsächlich ein Jugale im Jochbogen von *Ptilodus* vorhanden ist ; auch bei den Multituberculata-Taxa aus der Ober-Kreide der Gobi konnte es durch Hopson & Kielan-Jaworowska nachgewiesen werden. Daraufhin stand zu erwarten, dass auch die jurassischen Multituberculaten über diesen Knochen verfügen würden, und eine Sichtung der Paulchoffatiidae durch Hopson und den Verfasser hat diese Erwartung bestätigt. Der Bau des Jochbogens und des Jugales bei den Paulchoffatiidae wird hier beschrieben.

Material

Das Jugale ist *in situ* bei keinem Exemplar erhalten, vielmehr ist stets nur die Insetions-Fläche dieses Knochens am Processus zygomaticus maxillaris vorhanden. Folgende Exemplare sind für die Untersuchung herangezogen worden :

1. V.J. 399-155, Holotypus von *Kuehneodon dryas* G. HAHN, 1977 (Taf. 2, Fig. 2) Der vordere Teil dieses Schädels mit der Bezahnung ist in G. Hahn 1977: 170-172, Taf. 2, Fig. 4 ; Abb. 5-6, 7b dargestellt worden. Der hintere Teil umfasst den

- vorderen und den hinteren Bereich des Jochbogens (beide isoliert voneinander vorliegend) sowie die zerbrochene Ohr-Region. Der Proc. zyg. max. der linken Seite liegt abgetrennt in Dorsal-Ansicht vor ; er weist 2 Querbrüche auf ; ein weiteres, wahrscheinlich zugehöriges Stück ist abgebrochen und liegt mitten auf dem zerstörten hinteren Schädel-Teil. Der Proc. zyg. squam. der rechten Seite liegt in Ventral-Ansicht vor und ist fast vollständig erhalten, wie seine distale Zuspitzung erkennen läßt. Auf der Aussenseite weist der Knochen neben der Fossa glenoidalis eine Beschädigung auf. Insgesamt handelt es sich um den am vollständigsten erhaltenen Jochbogen aller Paulchoffatiidae.
2. V.J. 397-155, Holotypus von *Pseudobolodon oreas* G. HAHN, 1977. Bezahnung und Erhaltung sind in G. Hahn 1977 : 166-168, Taf. 1, Fig. 1a-b ; Abb. 2 dargestellt worden ; die Infraorbital-Foramina sind in G. Hahn 1985 : 8, Taf. 2, Fig. 1 beschrieben. Vom Jochbogen ist der proximale Anteil des Proc. zyg. max. erhalten, der die Auflage-Fläche des Jugale erkennen läßt.
 3. V.J. 456-155, ? *Pseudobolodon* sp. (Taf. 3, Fig. 3). Es handelt sich um einen in 4 Teile zerbrochenen linken Oberkiefer, bei dem wieder der proximale Bereich des Proc. zyg. max. mit der Auflage-Fläche des Jugale erhalten ist. Die zum Teil isoliert vorliegenden Zähne (i1/-p5/) sind stark abgekaut ; c und p1/ sind tricuspid, der p3/ ist tetracuspid. Der Schädel-Rest kann damit zu *Pseudobolodon* gehören.
 4. V.J. 457-155, ? *Pseudobolodon* sp. (Taf. 3, Fig. 2). Dieses in 2 Teile zerfallenen Bruchstück eines linken Maxillare zeigt den proximalen Bereich des Proc. zyg. max. mit der Auflage-Fläche des Jugale sowie 3 Prämolaren, wahrscheinlich p3-5/. Der p3/ hat nur 2 Höcker, p4-5/ tragen jeweils 2 völlig abgeschliffene Höcker-Reihen. Die beiden Infraorbital-Foramina sind von annähernd gleicher Grösse. Aufgrund der Anwesenheit von 2 Höcker-Reihen auf p4/ kann das Schädel-Fragment zu *Pseudobolodon* gehören.
 5. V.J. 458-155, ? *Pseudobolodon* sp. (Taf. 1, Fig. 3). Es ist ein Bruchstück eines rechten Maxillare mit dem proximalen Anteil des Proc. zyg. max. und p2-4/. Die Auflage-Fläche des Jugale ist nur undeutlich erkennbar, jedoch ist das Exemplar wegen des sehr gut erhaltenen Foramen maxillare von Bedeutung. Der p2/ trägt 4 Höcker, p3/ 3¹/₂ Höcker, p4/ hat 2 abgekaute Höcker-Reihen, weshalb auch dieses Exemplar wahrscheinlich zu *Pseudobolodon* gehört.
 6. V.J. 459-155, Paulchoffatiidae gen. et sp. indet. (Taf. 1, Fig. 4). Erhalten ist ein Teil des linken Squamosum mit dem proximalen Abschnitt des Proc. zyg. squam. und der Fossa glenoidalis. Die nähere systematische Stellung dieses zahnlosen Fragments kann nicht ermittelt werden.

Der Jochbogen der Paulchoffatiidae ist relativ zart gebaut verglichen mit dem anderer Multituberculaten. Der Proc. zyg. max. ist ein langer, gerade nach hinten gerichteter Knochen-Stab (siehe Taf. 2, Fig. 2 und G. Hahn 1985 : Taf. 2, Fig. 1, Taf. 3, Fig. 3-4), weniger plump gebaut als von Clemens & Kielan-Jaworowska 1979 : Abb. 6-5D dargestellt und von G. Hahn 1985 : Abb. 5 übernommen. Er ist länger als der Proc. zyg. squam. und bei keinem Exemplar auf volle Länge erhalten. Sein Querschnitt ist hoch und schmal ; auf seiner Innenseite ist er ausgefurcht zur Aufnahme des Jugale. Am Beginn des Jochbogens, im vorderen Rand der Orbita, befindet sich das große Foramen maxillare (fm, siehe Taf. 1, Fig. 3), nach dem Befund an V.J. 111-155 im Lacrimale gelegen (siehe G. Hahn 1969 : Abb. 10a, dort irrtümlich als Foramen lacrimale, fl, bezeichnet). Bei V.J. 458-155 sind Suturen nicht überliefert. Das sehr viel

kleinere Foramen lacrimale muss oberhalb des F. maxillare erwartet werden ; es ist bei keinem der untersuchten Exemplare erhalten. Der Kontakt-Bereich zwischen dem Proc. zyg. max. und dem Proc. zyg. squam. ist bei dem ersten stets abgebrochen, bei einem der letzten, V.J. 399-155 jedoch weitgehend erhalten (siehe Taf. 2, Fig. 2). Die Kontakt-Fläche zwischen diesen beiden Processi ist lang ; sie verläuft schräg von vorn oben nach hinten unten. Die Oberkante des Proc. zyg. squam. ist in Seitenansicht annähernd gerade; die Unterkante ist wie bei *Ectypodus* und *Stygimys* (siehe G. Hahn 1985 : Abb. 7-8) neben der Fossa glenoidalis leicht nach unten vorgezogen (Taf. 2, Fig. 2). Auch der Proc. zyg. squam. ist höher als breit. Die Innenseite trägt einen an der Fossa glenoidalis ansetzenden Grat, der sich nach vorn verschmälert und dort endet, wo der Proc. zyg. max. beginnt (Taf. 1, Fig. 4).

Das Jugale ist bei keinem Exemplar *in situ* erhalten ; es ist nur durch seine Inserations-Fläche auf der Innenseite des Proc. zyg. max. bekannt. Diese Inserations-Fläche beginnt zugespitzt weit vorn annähernd am Vorderrand der Orbita nahe am Oberrand des Proc. zyg. max. (Taf. 2, Fig. 2 ; Taf. 3, Fig. 2-3). Schnell verbreitert sie sich nach unten, um sodann fast die gesamte Innenseite des Proc. zyg. max. gleichbleibend breit zu bedecken. Ihre genaue Ausdehnung nach hinten ist unbekannt. Wahrscheinlich reicht sie bis zum Beginn des Proc. zyg. squam. Auf diesen setzt sie sich nicht mehr fort. Denn der von ihr beanspruchte Platz wird dort von dem oben erwähnten Grat auf der Innenseite dieses Knochenfortsatzes eingenommen. Das Jugale ist danach ein sehr dünner, länglicher Knochenstab, der auf der Innenseite des Proc. zyg. max. liegt und mit diesem nicht fest verbunden ist. Von der Aussenseite des Jochbogens ist er nicht sichtbar, wahrscheinlich auch nicht von dorsal und ventral, weil er sich völlig in die flache eingemuldete Facette des Proc. zyg. max. schmiegt.

Für den Aufbau des Jochbogens ist das Jugale nicht mehr nötig, da Proc. zyg. max. und Proc. zyg. squam. fest ineinander gefügt und miteinander verbunden sind. Jedoch ist der Reduktions-Zustand des Jugale bei den Multituberculaten nicht so weit fortgeschritten wie bei den Monotremata, wo *Tachyglossus* diesen Knochen völlig verloren hat, während bei *Ornithorhynchus* wahrscheinlich ein kleiner Vorsprung an der Oberkante des Proc. zyg. max. als Rest vorhanden ist (siehe Kuhn 1971 : 137-138 und Starck 1979 : Abb. 290a). Der Reduktions-Vorgang ist bei *Ornithorhynchus* auf anderem Weg vonstatten gegangen als bei den Multituberculaten. Während bei diesen eine längliche Knochenlamelle auf der Innenseite des Proc. zyg. max. übrig bleibt, ist es bei *Ornithorhynchus* ein kurzer, von der Aussenseite her sichtbarer Vorsprung kurz vor der Sutura zwischen Proc. zyg. max. und Proc. zyg. squam. Damit wird wahrscheinlich, dass die Reduktion des Jugale bei beiden Ordnungen unabhängig voneinander eingetreten ist und zu den dargestellten unterschiedlichen Ergebnissen geführt hat.

3. DIE SCHÄDEL-BASIS

(Taf. 4 Fig. 3 ; Abb. 2-3)

Im Jahre 1981 beschrieb G. Hahn die Schädel-Basis von *Pseudobolodon oreas* G. Hahn 1977. Dabei wurde die Ventral-Ansicht der Sphenoid-Region so interpretiert, dass die seitlichen Bereiche mit der Fossa scaphoidea (fos) jederseits als Teile der Pterygoide, der zentrale Bereich jederseits des Vomers aber als Basisphenoid-Platte angesehen wurde (siehe G. Hahn 1981 : Abb. 1b). Diese Interpretation wurde von Hopson (persönl. Mitteilung) angezweifelt. Er deutet die dicht vor dem Foramen caroticum (fc) jederseits sichtbaren, grubigen Eintiefungen (siehe G. Hahn 1981 : Taf.

1, Fig. 1a ; Abb. 1a) als Reste einer Suture-Linie und kommt zu dem Schluss, dass fast der gesamte Bereich des Basisphenoids vor den F. carotica von einer Knochenplatte überdeckt wurde, die jederseits den Vomer berührt hat. Diese Deutung kann jetzt anhand eines weiteren Schädel-Restes, V.J. 460-155, bestätigt werden. Damit wird eine Neuinterpretation der Schädel-Basis bei den Paulchoffatiidae nötig.

Material

1. Schädel-Rest V.J. 443-155, *Pseudobolodon oreas* G. HAHN, 1977.
Wie von G. Hahn 1981 beschrieben ; revidierte Abb. 2.
2. Schädel-Rest V.J. 460-155, *Pseudobolodon oreas* G. HAHN, 1977 (Taf. 4 Fig. 3 ; Abb. 3).
Vorhanden ist der fast vollständige, allerdings stark verdrückte Schädel mit i2/ und p1-5/ ; das rechte Petrosium mit dem benachbarten Proc. zyg. squam. und einem Teil der Schädel-Basis ist abgerissen und liegt isoliert vor.

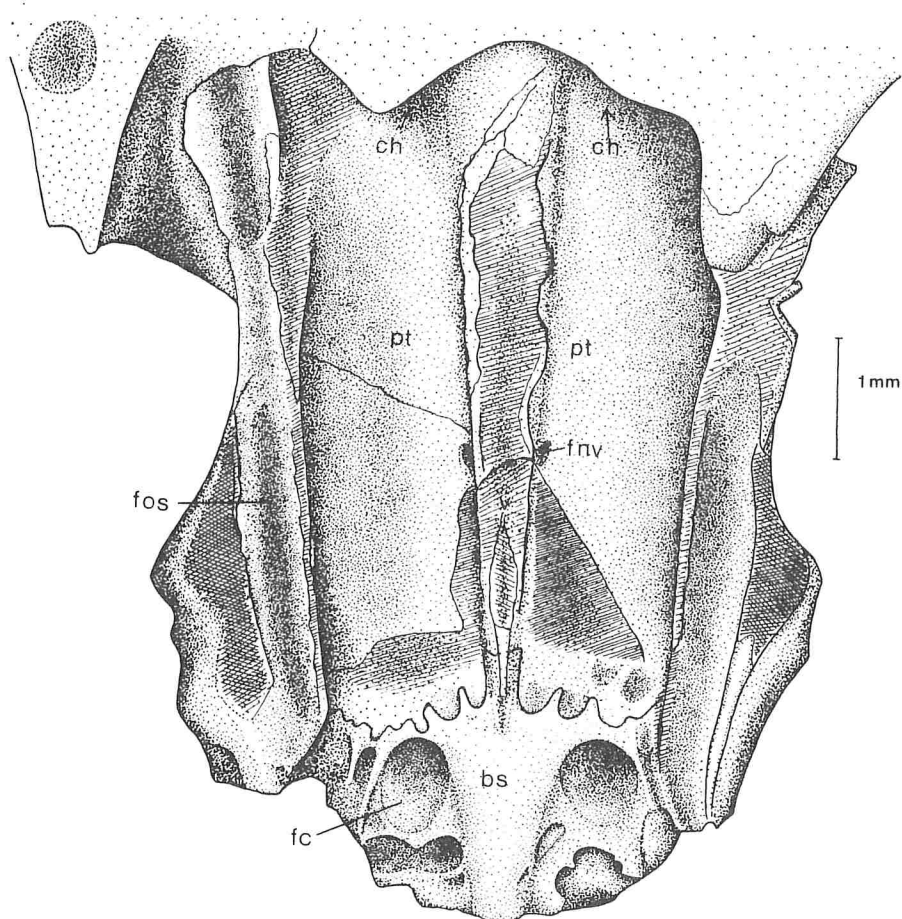


Abb. 2. - *Pseudobolodon oreas* G. HAHN, 1977. - Schädel-Fragment V.J. 443-155. - Sphenoid-Region in Ventral-Ansicht, abgeändert nach G. Hahn 1981 : Abb. 1a durch Einfügung der Suture zwischen Basisphenoid und Pterygoide. - Erklärung der Abkürzungen in Tab. 1. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

Von der Schädel-Basis ist die rechte Hälfte des Basisphenoids (bs) mit dem F. caroticum, der rechten Fossa scaphoidea und Teilen der oben genannten, das Basisphenoid überdeckenden Knochenplatte erhalten. Diese ziemlich dicke Knochenplatte erstreckt sich von der Fossa scaphoidea nach innen über das Basisphenoid und bedeckt es bis kurz vor das F. caroticum. Weiter vorn ist ein Teil dieser Knochenplatte abgebrochen und das Basisphenoid liegt frei. Dass es sich tatsächlich um diesen Knochen handelt, geht aus der Seitenansicht eindeutig hervor. Unmittelbar vor dem F. caroticum sind von der überdeckenden Knochenplatte 2 kleine Teile abgesplittert, die jetzt isoliert auf dem Basisphenoid liegen. Der seitliche Kontakt zur Fossa scaphoidea zeigt an, dass diese und die das Basisphenoid überdeckende Knochenplatte derselben Herkunft sind, da sie ohne Unterbrechung ineinander übergehen. Es kann sich dabei nur um das *Pterygoid* (pt) handeln. Die Diskussion dieses Befundes wird bei der Rekonstruktion des Schädels in Ventral-Ansicht (S. 169-170) gegeben.

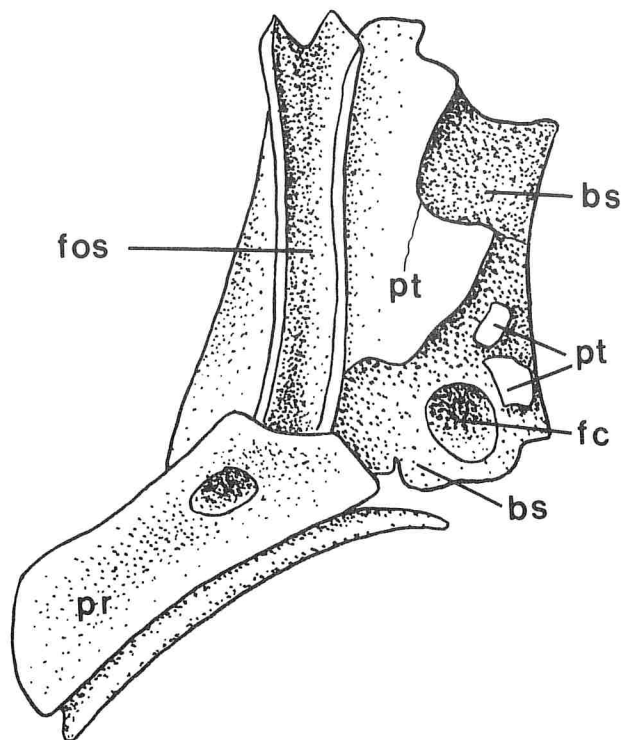


Abb. 3. - *Pseudobolodon oreas* G. HAHN, 1977. - Rechtes Promontorium und Teil der Schädel-Basis ; Pterygoid gepunktet (nach V.J. 460-155, vgl. Taf. 4 Fig. 3). - Erklärung der Abkürzungen in Tab. 1. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

4. REKONSTRUKTION DES SCHÄDELS IN VENTRAL-ANSICHT (Abb. 4 ; Tab. 1)

In G. Hahn 1969 : Abb. 15 wurde der Versuch unternommen, den Schädel von *Paulchoffatia delgadoi* in Ventral-Ansicht nach dem damals vorliegenden Material zu rekonstruieren. Durch die nunmehr bekannten neuen Schädel-Reste ist eine

Verbesserung und Präzisierung der damals gegebenen Rekonstruktion an mehreren Stellen möglich. Auch liegen jetzt - abgesehen von *Ptilodus* und *Taeniolabis* - moderne Rekonstruktionen von 4 anderen Multituberculaten-Schädeln vor, die zur Diskussion herangezogen werden können. Es handelt sich dabei um die aus der Ober-Kreide der Gobi stammenden Formen *Kamptobaatar kuczynskii* KIELAN-JAWOROWSKA, 1970, *Sloanbaatar mirabilis* KIELAN-JAWOROWSKA, 1970, *Chulsanbaatar vulgaris*. KIELAN-JAWOROWSKA, 1974 und *Nemegtbaatar gobiensis* KIELAN-JAWOROWSKA, 1974 ; die beiden ersten sind in Kielan-Jaworowska 1971 : Abb. 4 und 9 dargestellt, die beiden anderen in Kielan-Jaworowska *et alii* 1986 : Abb. 6 und 20c. Ausserdem steht zum Vergleich die Rekonstruktion des Schädels von *Morganucodon* aus der Ober-Trias zur Verfügung (siehe Kermack *et alii* 1981 : Abb. 98) sowie derjenige von *Sinoconodon* aus dem Lias (siehe Crompton & Sun 1985 : Abb. 1), bei dem allerdings die Ventral-Seite nur in groben Zügen bekannt ist.

Die in Abb. 4 gegebene Schädel-Rekonstruktion bezieht sich auf einen Vertreter der Paulchoffatiinae - *Paulchoffatia* oder *Pseudobolodon*. Das geht hervor aus der langen Schnauzen-Region, der Anwesenheit von Incisiv-Foramina, der Anwesenheit von 5 Prämolaren und der Stellung des m2/ am Aussenrand des Maxillare direkt hinter m1/. Bei den Kuehneodontinae ist - soweit bekannt - die Schnauze kürzer (siehe G. Hahn 1978c : Abb. 6a-b bzw. Clemens & Kielan-Jaworowska 1979 : Abb. 6-6E-F), Incisiv-Foramina fehlen, die Anzahl der Backenzähne ist bereits reduziert (c bzw. p1/ können fehlen), und der m2/ ist gegenüber dem m1/ nach innen versetzt. Die vorgelegte Rekonstruktion richtet sich im Bau des Prämaxillare (pm) nach V.J. 111-155, Paulchoffatiinae gen. et sp. indet. (siehe G. Hahn 1969 : Taf. 7, Fig. 24 ; Abb. 10b, = ? *Paulchoffatia delgadoi*), im Bau des Maxillare (mx) nach V.J. 455-155, Paulchoffatiinae gen. et sp. indet. (siehe : Taf. 1, Fig. 1), im Bau des Jochbogens nach V.J. 399-155, *Kuehneodon dryas* (siehe : Taf. 2, Fig. 2) und im Bau der Sphenoid-Region nach V.J. 443-155, *Pseudobolodon oreas* (siehe Abb. 2 bzw. G. Hahn 1981 : Taf. 1, Fig. 1a). Auf die Darstellung der Ohr-Region wird bis zur Bearbeitung der nunmehr vorliegenden neuen Petrosa verzichtet.

Die sich nach V.J. 455-155 ergebende Schädel-Länge liegt bei 30 mm, zeigt also einen ähnlichen Wert wie das in G. Hahn 1969 : Abb. 15b zugrunde gelegte Material. Von den 4 Gattungen aus der Ober-Kreide der Gobi sind 3 kleiner, eine ist grösser : *Kamptobaatar*, *Sloanbaatar* und *Chulsanbaatar* haben eine Schädel-Länge von nur et wa 20 mm, wohingegen der Schädel von *Nemegtbaatar* et wa 40 mm lang ist. Die *Schnauzen-Region* der Paulchoffatiinae ist länger als bei allen übrigen Multituberculaten, ein zweifellos plesiomorph zu bewertendes Merkmal, das mit der grössten bei dieser Tiergruppe bekannten Zahn-Zahl gekoppelt ist. Die Sutura zwischen Prämaxillare und Maxillare greift zwischen den beiden Zahn-Reihen kräftig nach vorn vor und folgt dabei stellenweise dem Rand der Incisiv-Foramina (fi). Diese sind ovoid im Umriss und relativ gross ; sie liegen neben i3/. Der Bau der vorderen Schnauzen-Region - Verlauf der praemaxillar-maxillaren Sutura, Grösse, Form und Lage der fi - entspricht damit bei den Paulchoffatiinae viel eher den Verhältnissen bei *Morganucodon* als bei den jüngeren Multituberculaten. Bei allen 4 Gattungen aus der Gobi sind die Incisiv-Foramina [= palatine fissure *sensu* Kielan-Jaworowska] kleiner und mehr gerundet, die praemaxillar-maxillare Sutura greift weniger kräftig nach vorn vor ; ausserdem ist bei ihnen allen der i3/ nach innen auf die Gaumen-Fläche versetzt. Bei *Ptilodus* hingegen sind die fi stark vergrössert ; bei *Taeniolabis* sind sie länger als bei den Paulchoffatiinae, sonst aber ähnlich gebaut. Es kann davon ausgegangen werden, dass der Verlauf der praemaxillar-maxillaren Sutura sowie Grösse und Lage von fi bei den Paulchoffatiinae ebenso wie bei *Morganucodon* als plesiomorph zu bewerten

sind und dass von dieser Grundlage aus die modernen Multituberculaten sich in unterschiedliche Richtungen entwickelt haben. Das völlige Fehlen der *fi* bei *Kuehneodon dryas* stellt wahrscheinlich bereits eine frühe Autapomorphie und kein ursprüngliches Verhalten dar.

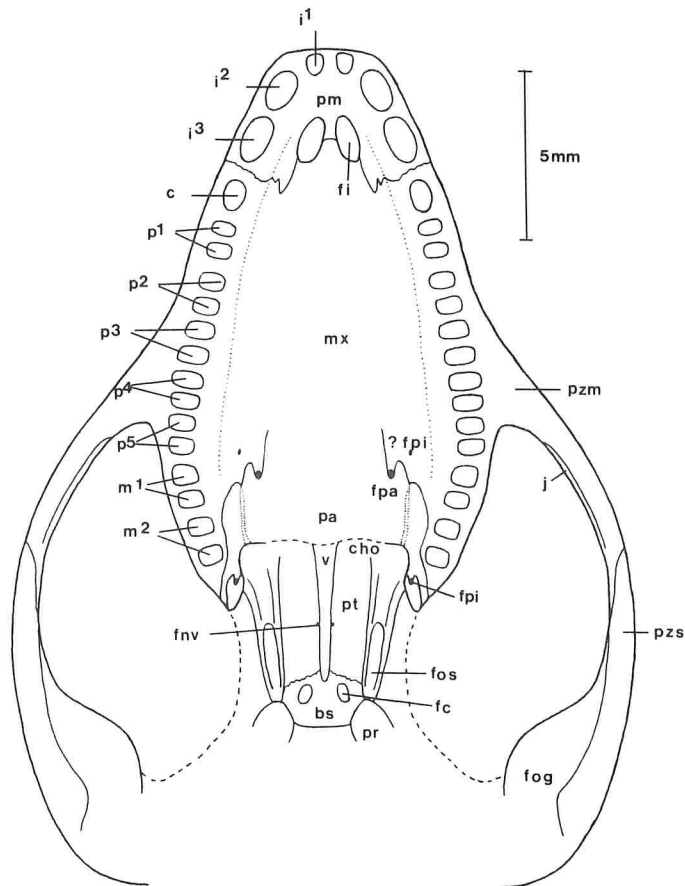


Abb. 4. - Paulchoffatiinae gen. et sp. indet. - Rekonstruktion der Ventral-Seite des Schädels; die Ohr-Region und die Hinterhaupts-Region sind nicht dargestellt. Darstellung der Gaumen-Region nach V.J. 455-155 (vgl. Taf. 1 Fig. 1). - Erklärung der Abkürzungen in Tab. 1. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium); Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

Die *Gaumen-Fläche* hinter dem Prämaxillare wird unterteilt durch die palato-maxillare Suture. Diese - 1969 bei den Paulchoffatiidae noch unbekannt - setzt unmittelbar hinter dem m2/ ein und verläuft dicht neben dem Innenrand dieses Zahnes nach vorn. Neben dem Hinterrand des m1/ biegt sie in gewelltem Lauf nach vorn innen, krümmt sich sodann in ihrem weiteren Verlauf etwas zurück, um das Foramen palatinum majus (*fpa*) buchtartig einzufassen, und zieht von dort, nicht weiter verfolgbar, weiter nach vorn. Das kleine *fpa* liegt, umrandet von der geschilderten Suture, damit wieder in ganz ähnlicher Lage wie bei *Morganucodon*, wo allerdings die buchtartige Umfassung durch die Suture noch deutlicher entwickelt ist. Bei *Kamptobaatar* und bei *Chulsanbaatar* liegen ähnlich kleine *fpa* gleichfalls auf oder in

enger Nachbarschaft zur palato-maxillaren Sutur, sind jedoch nicht wie bei den Paulchoffatiinae und *Morganucodon* buchtartig von ihr umschlossen. Bei *Nemegtbaatar*, *Sloanbaatar* und *Ptilodus* sind sie durch grosse hintere Gaumen-Lücken ersetzt [= palatal vacuities *sensu* Kielan-Jaworowska], die zumeist als ein Paar längliche Öffnungen, bei *Sloanbaatar* aber als 2 Paar längliche Öffnungen ausgebildet sind. Sie befinden sich entweder nur auf dem Maxillare oder greifen von dort auf das Palatinum über.

Kleine Palatinal-Foramen (fpi) finden sich bei den jüngeren Multituberculaten in einem oder in mehreren Paaren auf dem Palatinum. Ein grösseres, schlitzartig spezialisiertes derartiges Foramen [= palatonasal notch *sensu* Kielan-Jaworowska] liegt bei *Kamptobaatar*, *Nemegtbaatar* und *Chulsanbaatar* auf der palato-maxillaren Sutur zwischen m2/ und dem Rand der inneren Choanen. Bei den Paulchoffatiidae und bei *Morganucodon* tritt nur ein Paar kleiner Palatinal-Foramina auf, und zwar in Form einer kleinen, von Knochenaufwölbungen eingefassten Öffnung jederseits in der Position des "palatal notch". Bei diesem dürfte es sich also um ein abgewandeltes fpi im Sinne von *Morganucodon* handeln. Wieder ähneln in diesem Merkmal die Paulchoffatiinae mehr *Morganucodon* als ihren jüngeren Verwandten. Wahrscheinlich ist ein zweites kleines Paar von fpi bei den Paulchoffatiinae neben den Alveolen des m1/ kurz vor der palato-maxillaren Sutur vorhanden, also in aussergewöhnlicher Lage auf dem Maxillare. Dafür spricht die eindeutige Anwesenheit von 2 eng benachbarten Foramina in diesem Bereich auf der Dorsal-Seite der Gaumenplatte bei V.J. 455-155 (siehe Abb. 1). Die Palatina erstrecken sich bei den Multituberculaten aus der Ober-Kreide der Gobi bis etwa zur Vorderkante des m1/ nach vorn. Bei *Ptilodus* sind sie länger und bis neben p5/ ausgedehnt. Bis mindestens neben p5/ reichen sie auch bei den Paulchoffatiinae. Allerdings ist ihre Begrenzung im Median-Bereich noch unbekannt.

Der Rand der inneren Choanen liegt wie bei allen jüngeren Multituberculaten und auch bei *Morganucodon* zwischen den letzten Molaren; sein exakter Verlauf ist bei den Paulchoffatiinae bisher nur teilweise, nämlich in der äusseren Region, bekannt. Von der Stelle aus, wo dieser Rand nahe am m2/ nach hinten umbiegt, zieht bei den Paulchoffatiinae jederseits ein schwacher Grat über das Palatinum nach vorn bis zur palato-maxillaren Sutur. Er wird bei anderen Multituberculaten nicht beschrieben und fehlt auch bei *Morganucodon*. Die Sutur zwischen Palatinum und Ectopterygoid ist nicht erhalten.

Die Zahn-Reihe der Paulchoffatiinae unterscheidet sich von derjenigen aller jüngeren Multituberculaten durch das Fehlen eines Diasthemas im Bereich der Incisivi und die grosse Zahn-Zahl; die Zahn-Formel des Oberkiefers lautet 3.1.5.2. Die Zahn-Reihen divergieren von vorn bis in den Bereich des Proc. zyg. max. schwach nach aussen, um sich weiter hinten etwas kräftiger wieder einwärts zu krümmen. Damit unterscheiden sie sich in ihrem Verlauf sehr deutlich von denen der Oberkreide-Multituberculaten aus der Gobi, bei denen die Backenzähne 2 gerade, parallel zueinander stehende Reihen bilden. Eine ähnliche Krümmung der Zahn-Reihen wie bei den Paulchoffatiinae zeigt jedoch *Ptilodus*. Der m2/ steht, wie auf S. 157-159 eingehend diskutiert ist, direkt hinter m1/ und ist diesem gegenüber nicht nach innen versetzt.

Der Jochbogen setzt bei den Paulchoffatiinae neben den p3-4/ an; p5/ liegt, zumindest mit seiner hinteren Wurzel, schon wieder dahinter. Der Proc. zyg. max. ist schlank und in gleichmässigem Bogen nach hinten gekrümmt. Der Kontakt zum Proc. zyg. squam. liegt in Höhe des m2/. Unter den jüngeren Multituberculaten zeigen *Ptilodus* und *Sloanbaatar* einen ähnlich schlanken und gekrümmten Proc. zyg. max., während er bei *Kamptobaatar* und vor allem bei *Chulsanbaatar* sehr viel plumper

ausgebildet und annähernd gerade ist. Auf der Innenseite des hohen und schmalen Proc. zyg. max. sitzt bei den Paulchoffatiidae in einer eigens dafür vorgesehenen Facette das Jugale (j) an ; es beginnt weit vorn am Vorderrand der Orbita und erstreckt sich wahrscheinlich bis nahe zum Hinterrand des Proc. zyg. max. nach hinten ; auf den Proc. zyg. squam. tritt es, den vorliegenden Beobachtungen nach, nicht mehr über. Dieser wird auf seiner Innenseite von einer vorspringenden Kante begleitet, die sich nach hinten zur Fossa glenoidalis (fog) ausweitet. Auch er ist schlank gebaut. Die Sutura zwischen Proc. zyg. max. und Proc. zyg. squam. verläuft als einfache Linie schräg von vorn aussen nach hinten innen. Sie zieht spitzwinkliger über den Jochbogen als bei *Chulsanbaatar* und *Nemegtbaatar* und zeigt auch nicht den eigenartig gekrümmten Verlauf wie bei *Ptilodus*. An der Basis des Jochbogens, im Bereich von p2-3/, befinden sich die beiden Infraorbital-Foramina (siehe G. Hahn 1985), im vorderen Winkel der Orbita liegt das grosse Foramen maxillare.

Die *Schädel-Basis* im Bereich der Sphenoid-Region ähnelt im prinzipiellen Bau den Verhältnissen bei den jüngeren Multituberculaten und bei *Morganucodon* : es sind 2 Paar Längsfurchen vorhanden, die von einem Mittel-Grat und 2 Paar seitlichen Längs-Graten eingefasst werden. Der Mittel-Grat ist im Gegensatz zu allen jüngeren Multituberculaten sehr lang, er überzieht fast die gesamte Sphenoid-Platte. Es ist nur seine Basis erhalten, wodurch seine Deutung erschwert wird. Es kann sich entweder um den sehr langen Vomer handeln oder um das Parasphenoid. Bei *Morganucodon* findet sich in ähnlicher Lage ein Parasphenoid. Es setzt hinten breit ein und verjüngt sich, sacht ausklingend, nach vorn. Bei den Paulchoffatiinae sind die Verhältnisse eher umgekehrt : der Mittel-Grat endet hinten schmal und deutlich abgesetzt ; er verbreitert sich nach vorn, bis er unter dem Gaumendach verschwindet. Er verhält sich damit wie der Vomer der Multituberculaten, nur dass er länger ist. Ein entsprechend langer, bis zwischen die Carotid-Foramina reichender Vomer ist von *Ornithorhynchus* bekannt (siehe Starck 1979 : Abb. 290b), so dass also die Deutung des Mittel-Grates bei den Paulchoffatiinae als Vomer nicht ohne Parallele ist. Sofern diese Deutung des Mittel-Grates als sehr langer Vomer richtig ist, besteht hierin ein sehr bemerkenswerter Gegensatz zu *Morganucodon*. Bei den jüngeren Multituberculaten ist danach eine Verkürzung des Vomer nach hinten eingetreten. Die beiden unmittelbar links und rechts neben dem Vomer liegenden Kanäle sind die Choanen (ch). Sie werden aussen von dem nächsten, vom Pterygoid (pt) gebildeten Grat begleitet, neben dem wieder jederseits aussen eine nach vorn geschlossene, grubenartige Einsenkung folgt, die Fossa scaphoidea (fos) *sensu* Kielan-Jaworowska. Bei den jüngeren Multituberculaten ist jede Hälfte der Choanen, soweit ersichtlich, annähernd so breit wie eine fos ; bei den Paulchoffatiinae sind die Choanen deutlich breiter als die fos. Bei *Morganucodon* sind die Choanen vorn breit, verschmälern sich aber nach hinten mit zunehmender Breite des Parasphenoids.

Der Boden der Choanen wird bei den Paulchoffatiinae bis heran zum Vomer völlig von den Pterygoiden bedeckt ; nur etwa im hinteren Viertel tritt das Basisphenoid (bs) zutage. Für *Nemegtbaatar* und *Chulsanbaatar* sind die Verhältnisse in dieser Region ähnlich rekonstruiert ; bei *Kamptobaatar* ist offen, wieweit von den Seiten her sich die Pterygoide nach innen erstrecken, da eine Abgrenzung gegen das Basisphenoid nicht angegeben ist. Bei *Morganucodon* schiebt sich zwischen die Pterygoide das Parasphenoid. Im Boden der Pterygoide unmittelbar am Vomer befindet sich bei den Paulchoffatiinae jederseits ein kleines Foramen, das in G. Hahn 1981 nicht gedeutet werden konnte. Bei *Kamptobaatar* tritt ein ähnliches Paar von Foramina gleichfalls im Boden der Choanen allerdings am Aussenrand und nicht am Innenrand auf. Nach Hopson (persönl. Mitteilung) handelt es sich in beiden Fällen möglicherweise um den

Durchtritt des Nervus vidianus (fnv) (siehe Kermack *et alii* 1981 : 55-56).

Der kurze, von den Pterygoiden nicht bedeckte Anteil des Basisphenoids trägt die grossen Foramina carotica (fc). Hier wird wieder ein deutlicher Unterschied gegenüber den jüngeren Multituberculaten sichtbar. Bei diesen sind die entsprechenden Foramina seitwärts verlagert und befinden sich im Zwickel zwischen Basisphenoid, Pterygoid und Petrosum. Bei *Morganucodon* sind die Verhältnisse ähnlich wie bei den Paulchoffatiinae, jedoch sind die Carotid-Foramina kleiner und liegen weiter vorn auf dem Basisphenoid. Ausser neben dem Basisphenoid folgt bei *Morganucodon* jederseits die grosse Öffnung des Cavum epiptericum. Bei den Multituberculaten ist dieser Bereich geschlossen ; hier liegen das Foramen masticatorium und das F. ovale inferium. Die Paulchoffatiinae verhalten sich hier wie die übrigen Multituberculaten. Exemplar V.J. 460-155 (siehe Taf. 4, Fig. 3) zeigt eindeutig, dass die Schädel-Wand ausser neben dem Promontorium geschlossen ist. Am Grunde dieser zusammengedrückten Region ist eine mässig grosse Öffnung erkennbar, die einer der beiden oben genannten Foramina entsprechen dürfte. Die nähere Rekonstruktion dieses Bereiches bleibt der Darstellung der Ohr-Region vorbehalten.

c	Caninus
bs	Basisphenoid
cho	Choanen
fc	Foramen caroticum
fi	Foramen incisivum
fio	Foramen infraorbitale
fm	Foramen maxillare
fnv	Foramen nervi vidiani
fog	Fossa glenoidalis
fon	Fossa nasolacrimalis
fos	Fossa scaphoidea
fpa	Foramen palatinum majus
fpi	Foramen palatinum minus
i	Incisivus
j	Jugale
la	Lacrimale
m	Molar
mz	Maxillare
p	Prämolar
pa	Palatinum
pm	Prämaxillare
pr	Promontorium
pt	Pterygoid
pzm	Proc. zyg. max., Processus zygomaticus maxillaris
pzs	Proc. zyg. squam., Processus zygomaticus squamosi
spm	Sulcus palatinus majus
ssp	Sulcus sphenopalatinus
v	Vomer

Tab. 1. - Zusammenstellung der im Text und bei den Abbildungen gebrauchten Abkürzungen für den Schädel-Bau der Paulchoffatiinae G. Hahn 1971.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Ventral-Seite des Schädels bei den Paulchoffatiinae teilweise die spezifischen Autapomorphien der Multituberculaten zeigt, teilweise aber auch plesiomorphe Merkmale erkennen läßt, die auch *Morganucodon* aufweist. Im wesentlichen multituberculatenhaft gestaltet ist die Region der Schädel-Basis mit langem Vomer und geschlossenem Cavum epiptericum ; nur die Lage der Carotid-Foramina ist hier als ursprünglich zu bewerten. Anders ist die Situation im Schnauzen-Bereich : der Verlauf der praemaxillar-maxillaren Sutur, Grösse und Lage der Incisiv-Foramina sowie die Lage des F. palatinum majus erinnern stärker an *Morganucodon* als an die jüngeren Multituberculaten. Hier haben die Paulchoffatiinae plesiomorphe Merkmale bewahrt, die bei ihren jüngeren Verwandten abgewandelt worden sind. Durchaus multituberculatenhaft ist auch bereits der Bau des Jochbogens mit reduziertem, auf die Innenseite des Proc. zyg. max. beschränktem Jugale.

5. GUIMAROTODON G. HAHN, 1969

- * 1969 *Guimarotodon* G. Hahn, Beiträge Fauna Guimarota, 3 : 83-84
 1978b *Guimarotodon*. - G. Hahn, Unterkiefer Multitub. : 198
 1983 *Guimarotodon*. - G. & R. Hahn, Foss. Catalogus, 127 : 55
 [dort weitere Zitate]

Typus-Art : *Guimarotodon leiriensis* G. HAHN, 1969.

Zugehörige Arten : Nur die Typus-Art.

Zeitliche und räumliche Verbreitung : Im Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) der Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

Erweiterte Diagnose : Eine wahrscheinlich zu den Paulchoffatiinae gehörende Gattung mit folgenden Besonderheiten : Zahn-Reihe des Unterkiefers etwa 15° gegenüber der Kiefer-Längsachse divergierend. i steil inseriert, Wurzel nur bis unter p/1-2 vorgreifend. p/2 kürzer als p/3. p/4 mit 2 Reihen von Basal-Höckern auf der Labial-Seite. Auf m/1 meso-labialer Höcker vom Rand weg gegen das Zentrum der Krone gerückt, antero-labialer und postero-labialer Höcker zu einem Kranz marginaler Höcker ungeformt, die den meso-labialen Höcker randlich umstehen.

Beziehungen

Die systematische Stellung der ursprünglich nur durch den isolierten Holotypus, einen Molaren, von *G. leiriensis* bekannten Gattung *Guimarotodon* war anfangs weitgehend unklar (siehe G. Hahn 1969 : 85). Durch Vergleich mit anderen Gattungen der Paulchoffatiidae konnte später (siehe G. Hahn 1978b : 191, Abb. 5a-d) wahrscheinlich gemacht werden, dass es sich um den m/1 eines Paulchoffatiiden handelt. Jetzt liegt eine Mandibel vor, deren m/1 dem Holotypus von *G. leiriensis* soweit ähnelt, dass sie zu dieser Art gestellt werden kann. Damit werden Kieferbau und Zahnbau von *Guimarotodon* greifbar, soweit es sich um den Unterkiefer handelt.

Guimarotodon kombiniert einen ursprünglich gebauten Unterkiefer mit einem einseitig spezialisierten Gebiss. Plesiomorphe Merkmale sind der steil stehende Incisiv mit kurzer Wurzel und die nur um 15° gegenüber der Kiefer-Längsachse divergierende Zahn-Reihe. Das erste Merkmal erinnert an *Paulchoffatia* (siehe G. Hahn 1978b : Abb. 1a-b), das zweite an *Pseudobolodon*. Beide Merkmale zusammen sprechen dafür, dass *Guimarotodon* wahrscheinlich zu den Paulchoffatiinae gehört und nicht zu den

Kuehneodontinae, wie von G. & R. Hahn 1983 : 49, 55 aufgrund des m/1-Baus angenommen wurde. Autapomorphe Merkmale sind der Bau des m/1 und der des p/4. Die Entstehung des Kronenbaus auf m/1 bei *Guimarotodon* wurde in G. Hahn 1978b : 191, Abb. 5a-d abgeleitet. Diese Ableitung bleibt gültig ; überraschend ist nur, dass *Guimarotodon* sich offenbar nicht aus *Kuehneodon* entwickelt hat (wie die morphologische Reihe des m/1 1978b erwarten liess), sondern von *Paulchoffatia* her. Die Tendenz, den meso-labialen Höcker vom Rand weg in das Zentrum der Krone zu rücken, scheint mehr als einmal aufgetreten zu sein. Überraschend ist auch das Auftreten von 2 basalen Höcker-Reihen auf der labialen Kronen-Flanke des p/4. Damit zeigt der letzte Prämolare des Unterkiefers dieselbe Tendenz wie der letzte Prämolare des Oberkiefers bei *Paulchoffatia* und *Pseudobolodon*, nämlich eine dritte Höcker-Reihe auszubilden. Exakter wäre es wahrscheinlich zu sagen, dass p5/5 beide eine dritte Höcker-Reihe entwickelt hatten, bevor der p/5 (= p/4 der jetzigen Zählung) zum Sägeblatt umgeformt wurde. Damit steht der p/4 von *Guimarotodon* im deutlichen Gegensatz zum "normalen" p/4 der Paulchoffatiidae, der nur eine Reihe von Basal-Höckern zeigt (siehe G. Hahn 1969 : Abb. 29a-d).

Soll die Ausbildung des p/4 in Hinblick auf die Anzahl der basalen Höcker-Reihen bei den einzelnen Gattungen der Paulchoffatiidae untersucht werden, so bleibt das Ergebnis unbefriedigend, da bei den meisten vorliegenden Unterkiefern die Basal-Höcker der p/4 abgeschliffen sind. Bei *Paulchoffatia delgadoi* ist am p/4 nur eine Reihe von Basal-Höckern ausgebildet (siehe G. Hahn 1969 : Abb. 4a) trotz der 3 Höcker-Reihen auf p5/ ; bei *Pseudobolodon ? robustus* sind die Verhältnisse unklar, da an keiner der vorliegenden Mandibeln die Basal-Höcker des p/4 erhalten sind (siehe G. Hahn 1978b : Taf. 1 Fig. 1-4 ; Abb. 3a-c). Innerhalb der Kuehneodontinae zeigt nur *Henkelodon* 3 Höcker-Reihen auf p5/, *Kuehneodon* jedoch nicht. Dementsprechend sollte bei der letzten Gattung auch nur ein p/4 mit einer Reihe von Basal-Höckern erwartet werden. Das trifft zu, soweit Basal-Höcker erhalten sind (siehe G. Hahn 1978b : Abb. 4a, 9a, 10a). Auch bei *Henkelodon ? guimarotensis* scheint, soweit erkennbar (siehe G. Hahn 1969: Abb. 6a), nur eine Reihe von Basal-Höckern an p/4 vorhanden gewesen zu sein. Es bleibt somit festzuhalten, dass das Auftreten zweier Reihen von Basal-Höckern an p/4 ein aussergewöhnliches, offenbar auf *Guimarotodon* beschränktes Verhalten darstellt und daher von hoher systematischer Wertigkeit ist.

Eine Korrelation von Oberkiefer und Unterkiefer kann für *Guimarotodon* noch nicht hergestellt werden. Innerhalb der Paulchoffatiinae stehen entsprechend dem augenblicklichen Wissensstand 4 auf Oberkiefer-Reste basierende Taxa - *Paulchoffatia delgadoi*, *Pseudobolodon oreas*, *Pseudobolodon* n. sp. [= *Kuehneodon ?* sp. *sensu* G. Hahn 1977 : 172-175] und *Pseudobolodon* sp. G. Hahn 1977 - 4 auf Unterkiefer begründete Taxa gegenüber - *Paulchoffatia delgadoi*, *Paulchoffatia* sp. A, *Pseudobolodon ? robustus* und *Guimarotodon leiriensis*. Die exakte Kombination zwischen Oberkiefer-Resten und Unterkiefer-Resten ist noch weitgehend unbekannt.

Guimarotodon leiriensis G. HAHN, 1969

(Taf. 5 Fig. 1-2 ; Abb. 5 a-c)

- * 1969 *Guimarotodon leiriensis* G. HAHN, Beiträge Fauna Guimarota, 3 : 84-85, Abb. 84, Taf. 10 Fig. 50
 1978b *Guimarotodon leiriensis*. - G. HAHN, Unterkiefer Multitub. : 198-199, Abb. 5d
 1983 *Guimarotodon leiriensis*. - G. & R. HAHN, Foss. Catalogus, 127 : 55-56 [dort weitere Zitate]

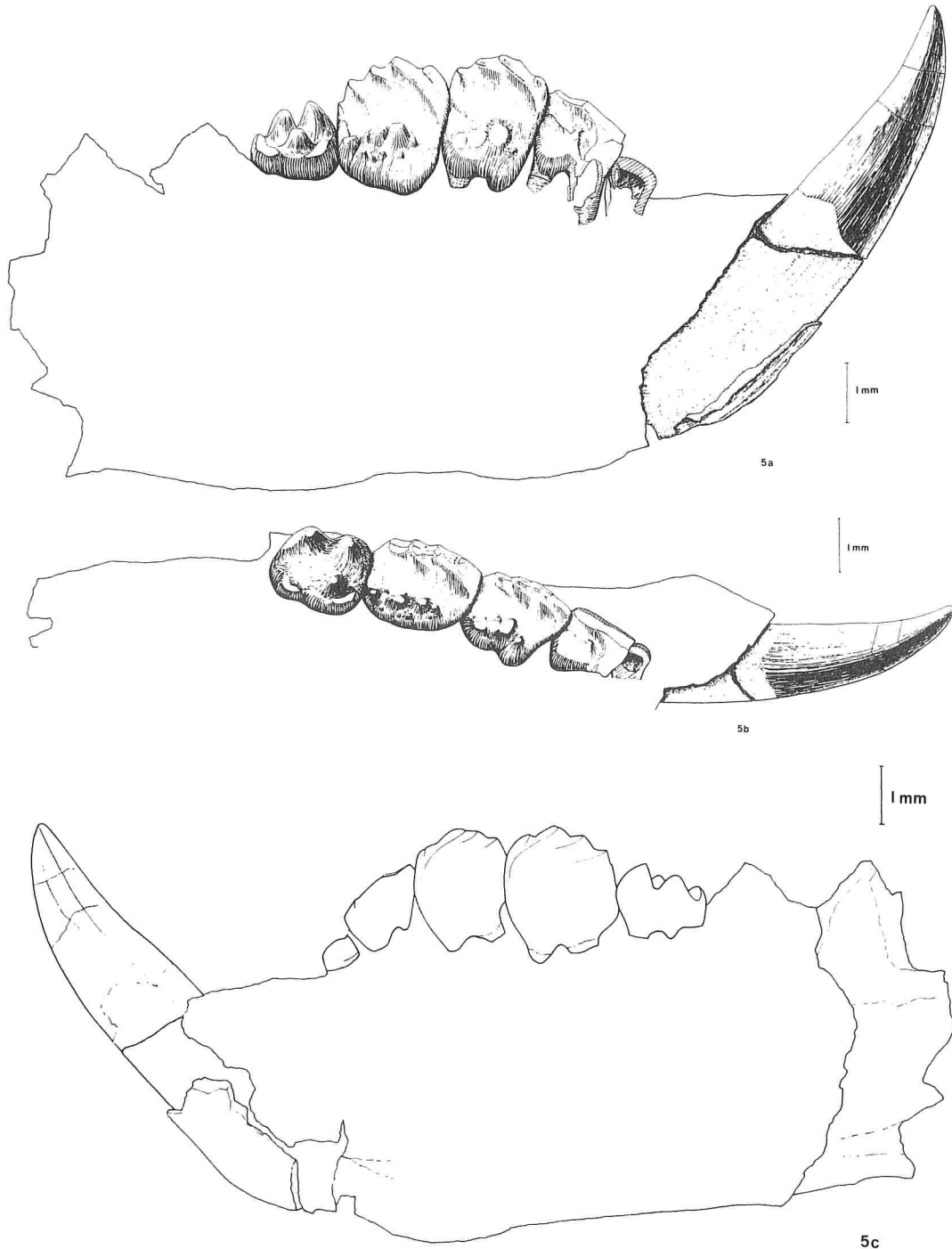


Abb. 5. - *Guimarotodon leiriensis* G. HAHN, 1969. - Rechte Mandibel (nach V.J. 461-155). - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. a/ Labial-Ansicht (vgl. Taf. 5 Fig. 1a). b/ Aufsicht schräg von oben zur Verdeutlichung der Basal-Höcker (vgl. Taf. 5 Fig. 1c). c/ Lingual-Ansicht (vgl. Taf. 5 Fig. 1b).

Holotypus : Der isolierte m/1 V.J. 396-155 ; G. Hahn 1969 : Abb. 84, Taf. 10 Fig. 50.

Locus typicus : Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

Stratum typicum : Kohlen des Lusitanien, Unter-Kimmeridgium, Ober-Jura.

Weiteres Material : 1. Die rechte Mandibel mit i-m/1 V.J. 461-155 : Taf. 5 Fig. 1a-c; Abb. 5a-c. - 2. Das Bruchstück einer linken Mandibel mit p/2-4 V.J. 462-155 : Taf. 5 Fig. 2.

Diagnose : Die typische Art von *Guimarotodon* mit den Merkmalen der Gattung. Länge des Unterkiefers etwa 20-22 mm. Die Mandibel ist zarter gebaut als bei *Paulchoffatia* und *Pseudobolodon*.

Morphologie (V.J. 461-155)

Erhaltung : Erhalten ist der Corpus mandibulae mit i-m/1 und der Alveole des m/2 ; der hintere Anteil der Mandibel (Processus coronoideus, Processus condylicus) ist abgebrochen.

Masse (mm) : Länge p/1-4 = 5,6 ; Länge p/1 = 1,00 ; Länge p/2 = 1,44 ; Länge p/3 = 1,75 ; Länge p/4 = 2,19 ; Länge m/1 = 1,75 ; Breite m/1 = 1,67 ; Länge der i-Krone = 4,38 ; Kiefer-Höhe im Bereich p/2-3 = 5,0. - Da, nach G. Hahn 1978b : 181, die Länge von p/1-4 knapp $\frac{1}{4}$ der Gesamt-Länge der Mandibel beträgt, wird diese insgesamt 20-22 mm lang gewesen sein. - Die Tatsache, dass die p einzeln gemessen eine grössere Länge aufweisen als p/1-4 zusammen, ist darauf zurückzuführen, dass diese sich teilweise überlappen.

Bezahnung (Taf. 5 Fig. 1-2 ; Abb. 5a-c) : Der i steht steil und ist relativ plump ; seine Krone ist nur wenig gegen die Spitze gebogen ; die Wurzel reicht bis unter p/1-2. Er erinnert damit sehr viel stärker an *Paulchoffatia* als an *Pseudobolodon*. In den morphologischen Einzelheiten unterscheidet er sich nicht von den i anderer Paulchoffatiidae.

Das Diasthema i-p/1 ist sehr lang ; seine Oberkante verläuft gerade. Der p/1 ist klein und niedrig ; er schmiegt sich eng an die Vorderkante des p/2. Auf der Labial-Seite ist seine Krone aufgerissen, und es ist ersichtlich, dass er zweiwurzellig ist. Auch er erinnert in diesem Merkmal eher an *Paulchoffatia* als an *Pseudobolodon*. Die Krone des p/2 ist deutlich abgekaut und im vorderen Abschnitt zusätzlich durch Bruch beschädigt. Der Bau der Schneide-Kante ist nicht mehr überprüfbar. Vorderrand und Hinterrand verbreitern sich nach oben, so dass der Zahn an der Wurzel-Basis deutlich schmaler als darüber ist.

Die p/3-4 sind wenig angekaut und von gleicher Höhe. Beide tragen an ihrer Schneide-Kante je 4 Erhebungen, von denen die jeweils erste etwas tiefer steht als die 3 übrigen. Von diesen Erhebungen zieht jederseits jeweils eine Kannelierung nach vorn unten über die Flanken der Krone. Diejenige an der ersten Erhebung ist sehr kurz, diejenige an der zweiten Erhebung ist lang und reicht bis zum Vorderrand des Zahnes, dem sie sich anschmiegt ; diejenigen an der dritten und vierten Erhebung sind wieder deutlich kürzer und klingen bereits in der oberen Kronen-Region aus. p/4 zeigt die Tendenz zur Ausbildung einer fünften Erhebung an der Hinterkante der Krone, die auf p/3 fehlt. p/3 ist etwas länger als p/2 und etwas kürzer als p/4. Auf der Labial-Seite des p/3 ist unterhalb der zweiten Kannelierung die Basis eines grossen, fast völlig abgeschliffenen Basal-Höckers zu sehen. Dahinter folgen die fast völlig miteinander verbundenen Basen zweier weiterer grosser Basal-Höcker. Ein kleinerer, deutlich erhaltener, tiefer stehender Basal-Höcker befindet sich vor den Basen der 3 stark

abgeschliffenen grossen Höcker, und ein weiterer, ebenso kleiner und ebenso tief stehender Höcker war möglicherweise unterhalb des zweiten grossen Basal-Höckers vorhanden. Auf p/4 sind deutlich 2 basale Höcker-Reihen entwickelt. Die obere umfasst 3 grosse, nur an den Spitzen usierte Höcker, welche die hinteren $\frac{2}{3}$ der Kronen-Flanke einnehmen. Der zweite, grösste dieser Höcker ist in sich unterteilt und besteht aus einer grösseren vorderen und einer kleineren hinteren Kuppe. Ein vierter, nur halb so grosser Höcker steht vor dem ersten der eben beschriebenen Basal-Höcker auf annähernd gleicher Basis-Höhe. Eine zweite, weiter unten, näher an der Kronen-Basis stehende Höcker-Reihe umfasst gleichfalls 4 Basal-Höcker, die deutlich kleiner als diejenigen der oberen Reihe sind. Der erste von ihnen steht auf Lücke zwischen den beiden vorderen Höckern der oberen Reihe, der zweite auf Lücke zwischen dem zweiten und dritten Höcker der oberen Reihe. Der dritte steht unterhalb des dritten Höckers der oberen Reihe, und der vierte schliesslich steht nahe am Hinterrand des dritten Höckers der oberen Reihe. Die Höcker beider Reihen sind deutlich individualisiert, wie die Aufsicht auf die Krone zeigt (siehe Taf. 5 Fig. 1c ; Abb. 5b).

Der m/1 ist fast quadratisch im Umriss, nur wenig länger als breit. (Der Holotypus ist etwas länger als breit und insgesamt etwas kleiner.) Die linguale Höcker-Reihe besteht aus 2 sehr hohen, durch ein tiefes Quertal voneinander getrennten, nur an den Spitzen usierten Höcker. Vom vorderen Höcker vorn und vom hinteren Höcker hinten erstreckt sich jeweils ein Grat herab ; diese Grate schlossen ursprünglich das Längstal zwischen beiden Höcker-Reihen vorn und hinten ab, sind jedoch jetzt weitgehend der Usur zum Opfer gefallen. (Beim Holotypus sind die Höcker der Lingual-Reihe weitgehend abgekaut, Einzelheiten daher kaum mehr fassbar.) Die Höcker der Labial-Reihe sind deutlich niedriger als diejenigen der Lingual-Reihe. Der meso-labiale Höcker (Höcker B/2 *sensu* G. Hahn 1978b : Abb. 5a-d) ist der grösste der Reihe ; er ist vom Rand weg nach innen gerückt und nur an seiner Spitze usiert, konisch im Umriss. Umgeben ist er von einem Kranz niedriger, kleiner und stark usierter Höcker. Es sind 4 derartige Höcker erkennbar. Die beiden vorderen entsprechen dem antero-labialen Höcker (= Höcker B/1 *sensu* G. Hahn 1978b), die beiden hinteren dem postero-labialen Höcker (= Höcker B/3 *sensu* G. Hahn 1978b). Der erste dieser Höcker ist als kleine, stumpfe Kante in der antero-labialen Ecke des Zahnes ausgebildet. Er ist verbunden mit dem völlig abgeschliffenen zweiten dieser Höcker. Der zweite und der dritte Höcker sind durch einen kurzen Grat unmittelbar aussen neben B/2 voneinander getrennt. Der dritte Höcker ist ebenso wie der zweite völlig abgeschliffen ; er steht in Kontakt zu dem vierten Höcker in der postero-labialen Ecke der Krone, der wieder, wie der erste Höcker, als gratartige Kuppe entwickelt ist. Während diese 4 kleinen Höcker beim Holotypus den Höcker B/2 in gleichmässigem Abstand umstehen, sind bei V.J. 461-155 die beiden vorderen von den beiden hinteren durch einen grösseren Abstand getrennt. Ihre Herkunft aus den beiden Höckern B/1 und B/3 ist also noch etwas deutlicher ablesbar als beim Holotypus. Trotzdem ist die Ähnlichkeit zwischen dem Holotypus und V.J. 461-155 so gross, dass die Zuordnung zur gleichen Art gerechtfertigt erscheint. Der m/2 fehlt. Soweit erkennbar ist, ist für ihn nur eine Alveole vorhanden, so dass ein einwurzeliger Zahn vom Typ V.J. 91-155 (siehe G. Hahn 1969: Abb. 38a-c) hier erwartet werden darf.

Die Mandibel wirkt relativ plump und wuchtig wie bei allen Paulchoffatiinae. Die Crista masseterica und die Cr. pterygoidalis sind - soweit erhalten - sehr kräftig entwickelt, die Symphyse ist länglich-oval. Über die Anwesenheit eines Coronoids ist keine Aussage möglich, da die Knochen-Oberfläche im Bereich hinter m/2 gestört ist. Bemerkenswert ist die Anwesenheit eines Foramen mentale auf der Buccal-Seite des Corpus mandibulae unterhalb von m/1 an der Basis der Fossa masseterica. In der

Aufsicht divergiert die Zahn-Reihe nur mässig gegenüber der Kiefer-Längsachse im Winkel von etwa 15° . Der m/1 steht dicht an der lingualen Mandibel-Wand, der p/1 dicht neben der labialen Mandibel-Wand (siehe Taf. 5 Fig. 1c). Das Diasthema i-p/1 ist lang ; die Symphyse endet bereits vor dem p/1. Der Winkel zwischen Symphyse und Corpus mandibulae ist gering. Insgesamt ähnelt der Unterkiefer von *Guimarotodon* in der Aufsicht mehr demjenigen von *Paulchoffatia* als demjenigen von *Kuehneodon* (siehe G. Hahn 1969 : Abb. 7-8).

Exemplar V.J. 462-155 (siehe Taf. 5 Fig. 2) ist das Bruchstück einer linken Mandibel mit p/2-4 *in situ*. Der p/2 ist stark, der p/3 ist mässig stark, der p/4 ist nur wenig usiert. Die Anwesenheit von 2 Reihen von Basal-Höckern an p/4 spricht für die Zugehörigkeit dieses Bruchstückes zu *Guimarotodon leiriensis*. Die obere Reihe der Basal-Höcker umfasst 4 grosse, die untere Reihe umfasst 3 kleine Höcker in ähnlicher Anordnung wie bei V.J. 461-155. Die Länge des p/4 beträgt 2,18 mm. Weitere Ergänzungen zur Morphologie bietet dieses Bruchstück nicht.

SUBFAMILIA INDET.

Neben den oben unter Paulchoffatiinae dargestellten Beobachtungen liegen solche auch an Material vor, dass entweder gar nicht oder zumindest doch keiner Unterfamilie zugeordnet werden kann. Es wird im folgenden behandelt.

1. ZAHN-WECHSEL

(Taf. 2 Fig. 1 ; Tab. 2)

Hinweise auf die Anwesenheit eines Zahn-Wechsels bei den Paulchoffatiidae konnten bereits in G. Hahn 1969 : 48-49, 55-56 anhand der Wurzel-Resorption bei isolierten Zähnen gewonnen werden. An Milch-Gebissen konnten später (siehe G. Hahn 1978a) weitere entsprechende Beobachtungen gemacht werden, siehe : 179-182. Hier nun soll ein neues Exemplar beschrieben werden, das Auskunft über den Wechsel des Unterkiefer-Incisivs gibt. Da wahrscheinlich nicht mehr alle vorhandenen Prämolaren dp sind, wird es nicht im Abschnitt "Milch-Bezahlungen" behandelt, sondern hier gesondert dargestellt.

Erhaltung : Überliefert ist das Bruchstück einer rechten Mandibel, V.J. 466-155. Ferner liegt, jetzt isoliert, ursprünglich in der Matrix vor den Backenzähnen befindlich (wie auf Taf. 2 Fig. 1 angeordnet), also wahrscheinlich zugehörig, der vollständige rechte di vor. *In situ* vorhanden sind alle 4 Prämolaren sowie der noch im Kiefer befindliche Folge-Incisiv.

Masse (mm) : Länge des Mandibel-Bruchstückes = 10,9 ; Länge p/1-4 = 6,1 ; Länge p/1 = 0,7 ; Länge p/2 = 1,3 ; Länge p/3 = 1,9 ; Länge p/4 = 2,2 ; Kronen-Länge des Folge-i = 5,3 ; Gesamt-Länge des di = 10,0 ; Kronen-Länge des di = 3,75.

Bezahlung : Der isoliert vorliegende, wahrscheinlich zugehörige, als Milch-Zahn gedeutete Incisiv ist der erste vollständig erhaltene Unterkiefer-Incisiv eines Paulchoffatiiden. Von seiner Gesamt-Länge entfällt etwa $\frac{1}{3}$ auf die Krone, $\frac{2}{3}$ entfallen auf die Wurzel. Die Krone entspricht in ihrem Bau dem in G. Hahn 1969 : 50 beschriebenen Aussehen. Die dorso-labiale Kante ist deutlich ausgebildet, ebenso die gratartige Kannelierung auf der Lingual-Fläche (siehe G. Hahn 1969 : Abb. 24). Die Dorsal-Seite der Krone ist abgeplattet. Diese Abplattung setzt sich auf die Wurzel fort, so dass diese einen ventral gerundeten, dorsal ebenen, dorso-lingual und dorso-buccal stumpf-kantig begrenzten Querschnitt zeigt. Die Wurzel-Spitze ist aufgebrochen, so

dass der Eingang in den Pulpa-Raum sichtbar ist. Kronen-Spitze und Wurzel-Spitze sind nur geringfügig aufwärts gebogen, so dass die Dorsal-Seite des Zahnes weitgehend gerade, die Ventral-Seite schwach konvex gebogen erscheint. Die Krone weist nur unmittelbar an der Spitze schwache Usur-Spuren auf. Die Lingual-Fläche der Krone zeigt eine Druck-Usur, hervorgerufen vom benachbarten linken Incisiv. - Vom Folge-Incisiv ist nur erst die Krone angelegt. Sie ist in dem aufgerissenen Kiefer-Knochen auf der Lingual-Seite unterhalb der Prämolaren sichtbar. Sie ist lingo-labial zusammengepresst und gebrochen, ein Anzeichen dafür, dass die Dentin-Kappe noch dünn und leicht verformbar war. Nach hinten dünnt die Zahn-Wand aus. Die Wurzel ist noch nicht ausgebildet, Tendenzen zu ihrer Anlage sind nicht erkennbar. Die Krone dieses *i* ist etwa um $\frac{1}{3}$ grösser als diejenige des isoliert vorliegenden *di*. - Von den 4 Prämolaren sind die 3 vorderen stark abgekaut, ihre Schneide-Kanten sind beseitigt. Der *p/4* hingegen ist kaum usiert und weist nur an den Erhebungen der Schneide-Kante geringe Kauspuren auf. Die Schneide-Kante trägt 4 Erhebungen, von denen die erste nur wenig tiefer als die übrigen steht. Auf der Buccal-Seite zeigt der *p/3* die Basen von 3 völlig abgeschliffenen, in einer Reihe angeordneten Basal-Höckern. Der *p/4* zeigt gleichfalls in einer Reihe stehende Basal-Höcker, von denen erst die Spitzen abgeschliffen sind. Im übrigen gleichen die Prämolaren denen der anderen Paulchoffatiiden. Hinter dem *p/4* ist der Knochen stark zerstört. Es ist der Rest einer Alveole erkennbar, die dem *m/1* zuzuordnen ist.

Mandibel : Der Knochen ist stark zerstört und bietet keine bemerkenswerten Details mehr. Auch der Winkel zwischen Backenzahn-Reihe und Kiefer-Knochen kann nicht mehr ermittelt werden.

Ontogenetisches Wachstums-Stadium : Bei dem vorliegenden Exemplar handelt es sich sehr wahrscheinlich nicht mehr um ein reines Milch-Gebiss. Dies geht aus der Abkautung und der Morphologie des *p/4* hervor. Die Grösse des *p/4* (Länge bei 2,2 mm) und der Bau der Schneide-Kante (erste Erhebung nur geringfügig tiefer stehend als die übrigen) sprechen dagegen, dass es sich um einen Milch-Zahn handelt. Auch seine geringe Abkautung im Gegensatz zu der starken Usur auf den vorderen Prämolaren spricht dafür, dass der *p/4* bereits gewechselt worden ist, die *p/1-3* aber wahrscheinlich noch nicht. Man gelangt zu dem Schluss, dass ein "jugendliches", aber nicht mehr "kindliches" Exemplar vorliegt, bei dem der *p/4* bereits gewechselt worden ist, der *i* und die *p/1-3* aber noch nicht.

Beziehungen : Der Mandibel-Rest V.J. 466-155 ist gekennzeichnet durch die Anwesenheit aller 4 *p* im Unterkiefer und die Anwesenheit einer Reihe von Basal-Höckern auf *p/3-4*. Damit entspricht er der "Normal-Ausbildung" bei den Paulchoffatiidae und kann sowohl zu *Paulchoffatia*, *Pseudobolodon* oder auch zu *Kuehneodon* gehören. Da eine Entscheidung zwischen diesen 3 Gattungen nicht getroffen werden kann, wird er als "gen. et sp. indet." geführt.

Die Zugehörigkeit des "p/4" bei den Paulchoffatiidae : Während früher zwischen "p" und "m" im Unterkiefer der Multituberculaten nur nach der Morphologie differenziert wurde (*p* schneidend, *m* kauend gebraucht), bemüht man sich heute, wie bei anderen Mammalier-Gruppen den Zahn-Wechsel zur Abgrenzung heranzuziehen. Dabei ist Sloan 1981 für die Taxa der Ober-Kreide zu dem Ergebnis gelangt, dass der "p/4" nicht mehr gewechselt wird, also als *m* und nicht als *p* zu deuten ist. Sloan bezeichnet ihn als "M/b" und schreibt dazu (Sloan 1981 : 128) : "In specimens of *Ptilodus montanus*, *Neoplagiaulax hunteri*, *Mesodma formosa*, *M. thompsoni*, *Parectypodus childei*, and *Meniscoessus robustus* the permanent and only lower blade erupts at the same time as the deciduous incisor and is already worn when the permanent incisor erupts". Bei dem oben beschriebenen Exemplar der Paulchoffatiidae

ist das Verhalten im Zahn-Wechsel anders : der vorhandene p/4 ist eindeutig vor dem Folge-i durchgebrochen und sehr wahrscheinlich sogar schon einmal gewechselt worden, wie aus dem Grad der Abkautung hervorgeht. Ein ähnliches Abkautungs-Verhalten wie dieser Kiefer-Rest zeigen einige "adulte" Mandibeln mit mehr oder weniger vollständiger Bezahnung ; sie sind in Tab. 2 zusammengestellt. Diese Tabelle bringt zum Ausdruck, dass es im Abkautungs-Verhalten bei den Unterkiefer-Prämolaren 2 deutlich unterschiedliche Verhaltens-Muster gibt. Neben Exemplaren, bei denen alle Prämolaren (oder zumindest p/2-4) annähernd gleichmäßig abgekaut sind, stehen andere, bei denen der p/3 stark, der p/4 aber kaum usiert ist. Zur ersten Gruppe gehören der Holotypus von *Paulchoffatia delgadoi*, der Holotypus von *Pseudobolodon ? robustus*, die Exemplare V.J. 421-155 und 420-155 von *Kuehneodon dietrichi* und die Mandibel von *Guimarotodon leiriensis* (siehe : 174-176). Zur zweiten Gruppe gehören der Holotypus von *K. dietrichi* und Exemplar V.J. 422-155 derselben Art, der Holotypus von *K. uniradiculatus* und Exemplar V.J. 6-155 von *Henkelodon ? guimarotensis*. Der umgekehrte Fall, ein stark abgekauter p/4 kombiniert mit einem wenig abgekauten p/3, liegt gar nicht vor. Der unterschiedliche Abkautungsgrad zwischen p/3 und p/4 bei den Exemplaren der zweiten Gruppe kann dadurch erklärt werden, dass die p/1-3 bereits längere Zeit in Gebrauch waren, bevor der p/4 noch einmal gewechselt worden ist. In einem späteren ontogenetischen Stadium erfasst die Usur dann alle Prämolaren wieder annähernd gleichmäßig. Daraus folgt einmal, dass die Exemplare der zweiten Gruppe ontogenetisch wahrscheinlich jünger sind als diejenigen der ersten Gruppe und zum anderen, dass der p/4 dem Zahn-Wechsel unterliegt. Es besteht daher kein Grund, ihn bei den Paulchoffatiidae nicht als "p/4" zu bezeichnen.

Taxon	Katalog-Nr.	Grad der Abkautung				Abb. in G. HAHN
		P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	
<i>P. delgadoi</i>	V.J. 1-155	ohne	gleichmäßig stark			1969: Abb. 1a-c, 4a-c 1971: Abb. 2a, 8a-c
<i>Ps. ? robustus</i>	V.J. 408-155	?	gleichmäßig sehr stark			1978: Abb. 3a-c
<i>K. dietrichi</i>	V.J. 4-155	?	gering	stark	sehr gering	1969: Abb. 5a-c, 17a-b 1971: Abb. 2b, 9a-c
	V.J. 422-155	ohne	gering	stark	gering	1978: Abb. 4a-c
	V.J. 421-155	gering	gleichmäßig sehr stark			1978: Abb. 6a-c
	V.J. 420-155	gering	gleichmäßig stark			1978: Abb. 7a-c
<i>K. uniradiculatus</i>	V.J. 437-155	gering	gering	stark	gering	1978: Abb. 8a-c
<i>H. ? guimarotensis</i>	V.J. 6-155	-	gering	stark	gering	1969: Abb. 6a-c 1971: Abb. 10a-c
<i>G. leiriensis</i>	V.J. 461-155	?	?	gering	gering	hier: Abb. 3a-c

Tab. 2. - Der Grad der Abkautung bei den p/4 der Paulchoffatiidae aus dem Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) der Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. - Es bedeuten : G = *Guimarotodon*, H = *Henkelodon*, K = *Kuehneodon*, P = *Paulchoffatia*, Ps = *Pseudobolodon*.

Offensichtlich geht die Diphodontie des p/4 bei den Multituberculaten im Verlauf ihrer Evolution während der Kreide-Zeit verloren (p/1-3 werden völlig reduziert) ; in der Ober-Kreide ist er monophodont. Diese Ansicht wird auch durch Clemens & Lillegraven 1986: 73 angedeutet, wenn sie schreiben : "The only evidence of diphodonty of lower premolars was found in paulchoffatiids Lower premolars of more derived multituberculates appear to have been monophodont".

2. MILCH-BEZAHNUNGEN

(Taf. 3 Fig. 1a-b ; Abb. 6a-b)

In G. Hahn 1978a sind 4 Unterkiefer von Paulchoffatiidae beschrieben worden, die wahrscheinlich noch ihre Milch-Bezeichnungen tragen. Sie sind dadurch gekennzeichnet, dass noch nicht alle Zähne ausgebildet bzw. in ihre endgültige Stellung im Kiefer eingerückt sind und ferner dadurch, dass an der Schneide-Kante der Prämolaren die vorderste Erhebung tiefer steht als die übrigen Erhebungen. Ausserdem sind diese Prämolaren kleiner als diejenigen in adulten Kiefern. Es liegt nunmehr ein weiterer Mandibel-Rest vor, der in Hinblick auf den Bau der Schneide-Kanten und der Grösse der Zähne als Milch-Bezeichnung zu deuten ist. Da er überdies durch den Bau seiner Basal-Höcker auffällt, soll er hier beschrieben werden.

Erhaltung : Es liegt das Bruchstück einer rechten Mandibel vor, das in 2 Teile zerbrochen ist, V.J. 465-155. Das vordere Bruchstück enthält den di, das hintere Bruchstück enthält 3 dp. Alle 3 dp sind voll ausgebildet und in ihre endgültige Position im Kiefer eingerückt. Der Winkel zwischen Zahn-Reihe und Kiefer-Längsachse lässt sich nicht mehr ermitteln. Die Zähne zeigen deutliche Usur-Spuren nur an den Basal-Höckern.

Masse (mm) : Länge dp/2 = 0,88 ; Länge dp/3 = 1,50 ; Länge dp/4 = 1,75.

Gruppierung der Zähne : Die 3 vorliegenden Prämolaren können als dp/1-3 gedeutet werden unter der Annahme, dass der dp/4 ausgefallen ist, oder als dp/2-4 unter der Annahme, dass ein dp/1 nicht ausgebildet war. Denn vor dem ersten erhaltenen Zahn ist keine weitere Alveole vorhanden. Wegen der Länge der Zähne ist die zweite Deutung wahrscheinlicher. Aus den in G. Hahn 1978a : Tab. 1 zusammengestellten Werten sind folgende Zahn-Längen für die einzelnen dp zu entnehmen : dp/1 = 0,72 - 0,78 mm ; dp/2 = 0,94 - 1,28 mm ; dp/3 = 1,41 - 1,44 mm und dp/4 = 1,63 - 1,88 mm. Die beiden hinteren dp des neuen Mandibel-Restes fügen sich mit 1,50 mm bzw. 1,75 mm Länge eindeutig in die Werte für dp/3 bzw. dp/4 ein ; sie sind zu gross für dp/2 bzw. dp/3. Daraus folgt, dass es sich bei dem vordersten der 3 vorhandenen Zähne um den dp/2 handeln muss, also nur 3 dp vorhanden waren und ein dp/1 nicht entwickelt war.

Bezahnung : Der dp/2 ist deutlich kleiner als die dp/3-4. Seine Schneide-Kante trägt nur 2 Erhebungen, von denen die vordere merklich tiefer steht als die hintere. Hinter dieser verläuft die Schneide-Kante annähernd horizontal zum Hinterrand des Zahnes. Die vordere Erhebung trägt jederseits eine eben angedeutete, sehr kurze Kannelierung ; von der hinteren Erhebung zieht jederseits eine deutlich entwickelte, längere Kannelierung parallel zur Schneide-Kante nach vorn über die Flanke der Krone und erlischt noch vor Erreichen der halben Kronenhöhe. Auf der Lingual-Seite ist eine schwach ausgeprägte Kau-Facette im Bereich der vorderen Erhebung und kurz dahinter sichtbar. Basal-Höcker fehlen. Der Zahn ist zweiwurzelig. Die Krone ist im Bereich der vorderen Wurzel deutlich tiefer herabgezogen als im Bereich der hinteren Wurzel. Der Zahn ähnelt im Kronenbau dem dp/2 von *Henkelodon ? guimarotensis* (siehe G. Hahn

1978a : Abb. 5) und dem isolierten dp V.J. 74-155 (siehe G. Hahn 1969 : Taf. 3 Fig. 12 ; Abb. 30).

Der dp/3 trägt 4 Erhebungen an der Schneide-Kante, von denen die erste wieder merklich tiefer als die übrigen steht. Von der zweiten Erhebung zieht jederseits eine lange, bis fast zum Vorderrand der Krone reichende Kannelierung ; die Kannelierungen an den übrigen Erhebungen sind viel kürzer. Kau-Spuren sind auf eine eben angedeutete Facette auf der Lingual-Seite im Tal zwischen der ersten und der zweiten Erhebung beschränkt. Auf der Labial-Seite stehen in der hinteren Kronen-Hälfte 3 Basal-Höcker. Zwei von ihnen (ein kleinerer vorn und ein grösserer hinten) befinden sich auf annähernd gleicher Höhe, der dritte jedoch steht am Kronen-Hinterrand *über* dem grösseren Höcker. Die Spitzen der beiden grossen, übereinander am Hinterrand stehenden Basal-Höcker sind deutlich usiert. Wieder ist die Krone im Bereich der vorderen Wurzel weiter nach unten vorgezogen als im Bereich der hinteren Wurzel. Der Zahn ähnelt im Kronen-Umriss den dp/3 von *Kuehneodon* sp. und *K. dietrichi* (siehe G. Hahn 1978a : Abb. 1a-c, 2a-b, 4), weicht von ihnen jedoch sehr deutlich durch die Stellung der Basal-Höcker ab. Am dp/3 von *Kuehneodon* sp. sind die Basen von 2 fast völlig abgeschliffenen, jedoch auf gleicher Höhe nebeneinander stehenden Basal-Höcker sichtbar ; *K. dietrichi* zeigt die Reste von 3 noch nicht völlig abgeschliffenen, annähernd in einer Längsreihe angeordneten Basal-Höckern.

Der dp/4 des neuen Exemplares ähnelt im Kronen-Umriss weitgehend dem dp/3, abgesehen von seinen grösseren Dimensionen. Es sind 4 Basal-Höcker vorhanden, von denen 3 in einer etwas schräg nach hinten unten geneigten Längsreihe angeordnet sind. Der vierte Basal-Höcker befindet sich wieder *über* dem letzten der 3 eben genannten Höcker am Hinterrand der Krone. Die 4 Basal-Höcker unterscheiden sich in der Grösse nur wenig voneinander ; ihre Spitzen sind der Usur zum Opfer gefallen. Die Schneide-Kante zeigt wiederum nur auf der Lingual-Seite eine undeutliche Usur-Facette im Tal zwischen der ersten und der zweiten Erhebung.

Mandibel : Das hintere Bruchstück ist auf den Bereich der dp/2-4 beschränkt. Erhalten ist ein relativ langes Stück des Diasthemas di-dp/2. Hinter dem dp/4 ist der Knochen durch Bruch stark gestört. Jedoch sind die Reste einer Alveole noch erkennbar, die anzeigt, dass der m/1 bereits ausgebildet war.

Beziehungen : Der hier beschriebene Mandibel-Rest unterscheidet sich von allen übrigen durch den Unterkiefer bekannten Taxa der Paulchoffatiidae durch die Anordnung von 2 Basal-Höckern übereinander am Hinterrand der dp/3-4. Er vermittelt damit zwischen der "Normal-Ausbildung", bei der alle Basal-Höcker in einer Längsreihe angeordnet sind und der Ausbildung bei *Guimarotodon leiriensis* (siehe : 174-176), wo 2 Reihen von Basal-Höckern ausgebildet sind. Eine weitere Besonderheit von V.J. 465-155 liegt darin, dass wahrscheinlich wie bei *Henkelodon ? guimarotensis* nur 3 Unterkiefer-Prämolaren vorhanden waren. Eine Zuordnung des neuen Mandibel-Restes zu dieser Art kann jedoch nicht ohne weiteres vorgenommen werden, da bei ihr die Basal-Höcker wahrscheinlich in einer Reihe standen. (Vom Holotypus ist nur die Lingual-Seite bekannt. V.J. 6-155 zeigt zwar die Labial-Seite, jedoch sind die Basal-Höcker auf p/3-4 völlig abgeschliffen. Die Lage der Usur-Facetten macht allerdings die Anordnung aller Basal-Höcker in einer Reihe wahrscheinlich ; siehe G. Hahn 1969 : Taf. 2 Fig. 4b.) Somit bleibt die systematische Zuordnung des Mandibel-Restes V.J. 464-155 offen, und er wird vorerst als "Paulchoffatiidae, gen. et sp. indet." geführt.

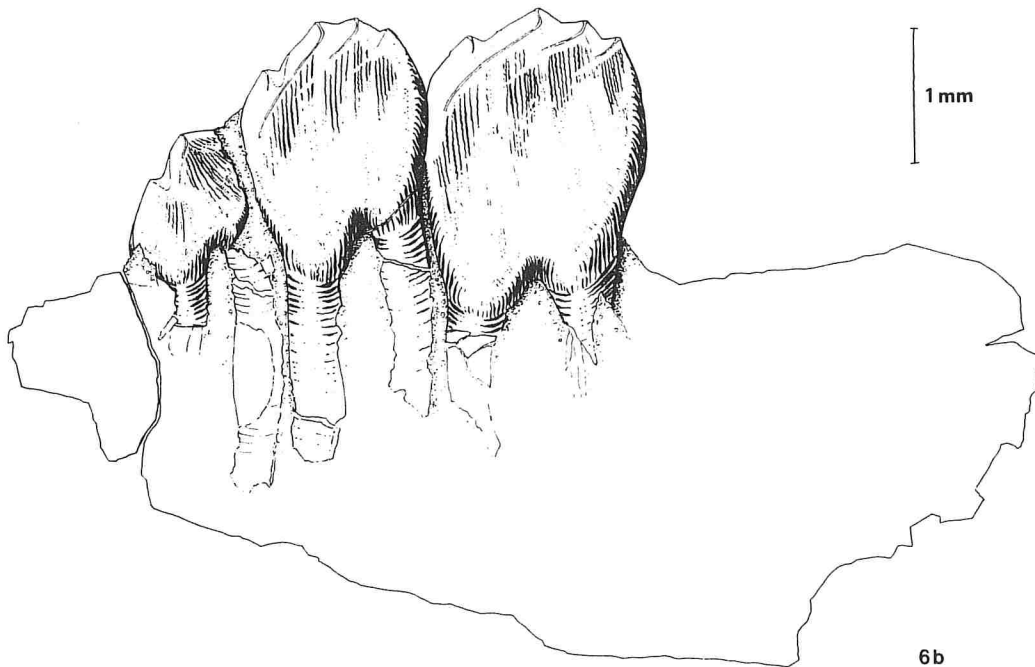


Abb. 6. - Paulchoffatiidae gen. et sp. indet. - Bruchstück einer juvenilen rechten Mandibel mit dp/2-4 (nach V.J. 465-155). - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. a/ Labial-Ansicht (vgl. Taf. 3 Fig. 1b). b/ Lingual-Ansicht (vgl. Taf. 3 Fig. 1a).

3. KIELANODON n. g.

Derivatio nominis : Zu Ehren von Frau Prof. Dr. Z. Kielan-Jaworowska, Warschau, die mit der Erforschung der ober-cretazischen Multituberculaten aus der Gobi einen wesentlichen Beitrag zur Kenntnis dieser Tiergruppe geleistet hat.

Typus-Art (hiermit) : *Kielanodon hopsoni* n. sp.

Zugehörige Arten : Nur die Typus-Art.

Zeitliche und räumliche Verbreitung : Im Lusitanien, Unter-Kimmeridgium, der Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

Diagnose : Eine Gattung der Paulchoffatiidae mit folgenden Besonderheiten : p3/ mit 2 Höcker-Reihen, deutlich kleiner als p4-5/. p4-5/ jeweils mit 3 Höcker-Reihen. Bezahnung des Unterkiefers unbekannt.

Beziehungen : Siehe bei *K. hopsoni* : 185-186

Kielanodon hopsoni n. sp.

(Taf. 4, Fig. 1-2 ; Abb. 7-8)

1969 ? *Kuehneodon*. - G. Hahn, Beiträge Fauna Guimarota, 3 : Abb. 65.

Derivatio nominis : Zu Ehren von Prof. Dr. J. A. Hopson, Chicago, der in ausführlicher Diskussion viel zum Verständnis des Schädel-Baus bei den Paulchoffatiidae beigetragen hat.

Holotypus (hiermit) : Ein rechtes Oberkiefer-Fragment mit p3-5/, V.J. 463-155, Taf. 4 Fig. 1a-b ; Abb. 7a-b.

Parotypen : Das rechte Oberkiefer-Fragment mit p3-4/ V.J. 464-155 (Taf. 4 Fig. 2 ; Abb. 8a-b) und der isolierte rechte p3/ V.J. 382-155 (G. Hahn 1969 : Abb. 65).

Locus typicus : Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

Stratum typicum : Kohlen des Lusitanien, Unter-Kimmeridgium, Ober-Jura.

Diagnose : Die typische Art von *Kielanodon* mit den Merkmalen der Gattung.

Morphologie

Erhaltung - Holotypus, V.J. 463-155 : Ein in 2 Teile zerbrochenes Schädel-Fragment ; das vordere Bruchstück umfasst einen Teil des rechten Maxillare mit dem Proc. zyg. max. und den p3-5/, das hintere Bruchstück den Proc. zyg. squam. - V.J. 464-155 : Bruchstück eines rechten Maxillare mit p3-4/ *in situ* und einem isoliert vorliegenden, wahrscheinlich zugehörigen Prämolaren (p1/ oder p2/).

Masse (mm) - **Holotypus** : Länge p3/ = 1,00 ; Breite p3/ = 0,70 ; Länge p4/ = 1,19 ; Breite p4/ = 1,00 ; Länge p5/ = 1,56 ; Breite p5/ = 1,31 ; Länge p3-5/ = 3,75. - V.J. 464-155 : Länge p?2/ = 1,00 ; Breite p?2/ = 0,76 ; Länge p3/ = 1,00 ; Breite p3/ = 0,69 ; Länge p4/ = 1,31 ; Breite p4/ = 1,10.

Gruppierung der Zähne : Beim Holotypus sind 3 hintereinander folgende Zähne erhalten. Es handelt sich bei ihnen um die p3-5/. Das geht einmal hervor aus ihrer Stellung neben dem Proc. zyg. max., dann aber auch aus ihrer Abkauung. Eine fast vertikal orientierte Usur-Fläche, wie hier die beiden hinteren der erhaltenen Zähne, zeigen bei *Bolodon* nur die p4-5/, nicht die vorausgehenden Prämolaren. Eine Deutung des letzten der vorliegenden Zähne als m1/ verbietet sich wegen der Stellung neben dem Proc. zyg. max. Der m1/ kann erst hinter dem Ansatz des Jochbogens erwartet werden.

Bezahnung (Taf. 4 Fig. 1-2 ; Abb. 7-8) : Der bei V.J. 464-155 isoliert vorliegende vordere Prämolare (p1/ oder p2/) (siehe Abb. 8b) ist nur wenig länger als breit, schwach

trapezförmig im Umriss und vierhöckerig. Er erinnert an die vorderen Prämolaren von *Kuehneodon* und *Henkelodon*. Einer der 4 Höcker ist kleiner als die 3 anderen ; er wird in Übereinstimmung mit *Kuehneodon dryas* (siehe G. Hahn 1977 : Abb. 5) als antero-labialer Höcker gedeutet und der Zahn dementsprechend, mit der etwas breiteren Seite vorn, orientiert. Es handelt sich bei diesem Zahn um einen vorderen Prämolaren und nicht um den Caninus ; das geht hervor aus der Anwesenheit von 2 Wurzeln, die in Lingual-Ansicht sichtbar sind. - Der p3/ ist schlank gebaut, deutlich länger als breit und merklich kleiner als der folgende p4/ ; er trägt 2 Höcker-Reihen. Die labiale Reihe umfasst 2 im vorderen Kronen-Abschnitt stehende Höcker. Der hintere Kronen-Bereich ist labial bei V.J. 464-155 und bei V.J. 382-155 (siehe G. Hahn 1969 : Abb. 65) deutlich, beim Holotypus etwas weniger deutlich verschmälert und trägt keine Höcker. Die linguale Höcker-Reihe besteht aus 4 annähernd gleich grossen Höckern, die den gesamten Bereich der Krone in Längserstreckung einnehmen. Diese linguale Höcker-Reihe setzt sich in der medianen Höcker-Reihe des p4/ fort. Der p3/ trägt keine dritte Höcker-Reihe. Er ist zweiwurzelig.

Der p4/ ist etwa um die Hälfte breiter als der p3/ und stösst mit breiter Vorderfront an diesen Zahn. Er ist im Umriss annähernd rechteckig mit jederseits median eingezogener Flanke. Es sind 3 Höcker-Reihen vorhanden. Die labiale Höcker-Reihe trägt 2 grosse Höcker im Vorderabschnitt und bei V.J. 464-155 zusätzlich einen kleinen Höcker in der vorderen labialen Ecke. Der hintere Bereich der labialen Höcker-Reihe trägt 3 kleine Höcker, die etwa nur $\frac{1}{5}$ so gross sind wie die beiden vorderen Höcker. Die mittlere Höcker-Reihe ist aus 4 grossen Höckern aufgebaut, die von vorn nach hinten etwas an Grösse zunehmen. Der linguale Bereich der Krone ist nur andeutungsweise in Höcker gegliedert. V.J. 464-155 zeigt einen kleinen Höcker in der antero-lingualen Ecke und 3 ebenso kleine Höcker im postero-lingualen Kronen-Bereich, annähernd parallel angeordnet zu den kleinen Höckern im postero-buccalen Kronen-Abschnitt. Der medio-linguale Bereich, neben den beiden vorderen Höckern der mittleren Reihe, ist als ebener, zur Lingual-Kante geneigter Schelf entwickelt und trägt keine Höcker. Beim Holotypus sind der vordere und der mittlere Abschnitt wie bei V.J. 464-155 gebaut, der hintere Bereich ist der Usur zum Opfer gefallen. Insgesamt ähnelt der p4/ von *K. hopsoni* dem p4/ von *Pseudobolodon oreas*.

Der p5/ ist ähnlich gestaltet wie der p4/, nur noch merklich grösser als dieser. Auch hier ist die buccale Höcker-Reihe aus 2 grossen Höckern im Vorderabschnitt und 2 kleinen Höckern im Hinterabschnitt aufgebaut ; ein zusätzlicher kleiner Höcker steht nahe am Aussenrand zwischen den beiden grossen Höckern. Die mittlere Höcker-Reihe umfasst wiederum 4 Höcker, die von vorn nach hinten etwas an Grösse zunehmen. Die linguale Höcker-Reihe ist völlig der Usur zum Opfer gefallen, dieser Bereich des Zahnes ist fast senkrecht abgeschliffen. Der p5/ von *K. hopsoni* ähnelt dem p5/ von *Paulchoffatia delgadoi*, *Pseudobolodon oreas* und *Henkelodon naias*. Die Höcker aller Zähne zeigen sehr deutlich ausgeprägte Schmelz-Riefen.

Die *Abkattung* hat die Höcker bei V.J. 464-155 noch nicht ergriffen ; die Oberfläche der Krone wirkt ebenso wie bei V.J. 382-155 unusiert. Der Holotypus trägt deutliche Usur-Spuren, allerdings auf eine von allen übrigen Taxa des Kimmeridgiums abweichende Weise. Normalerweise greift die Usur annähernd horizontal an und erodiert die Höcker der buccalen und der mittleren Reihe mehr oder weniger gleichmässig ; die linguale Reihe ist zumeist stärker usiert und im Winkel von etwa 45° abgeschliffen. Dieses Verhalten zeigen der p5/ der linken Zahn-Reihe von *Paulchoffatia delgadoi* (siehe G. Hahn 1977 : Abb. 1) (die Krone des rechten p5/ ist völlig abgeschliffen) und der p5/ von *Henkelodon naias* (siehe G. Hahn 1977 : Abb. 2). Bei

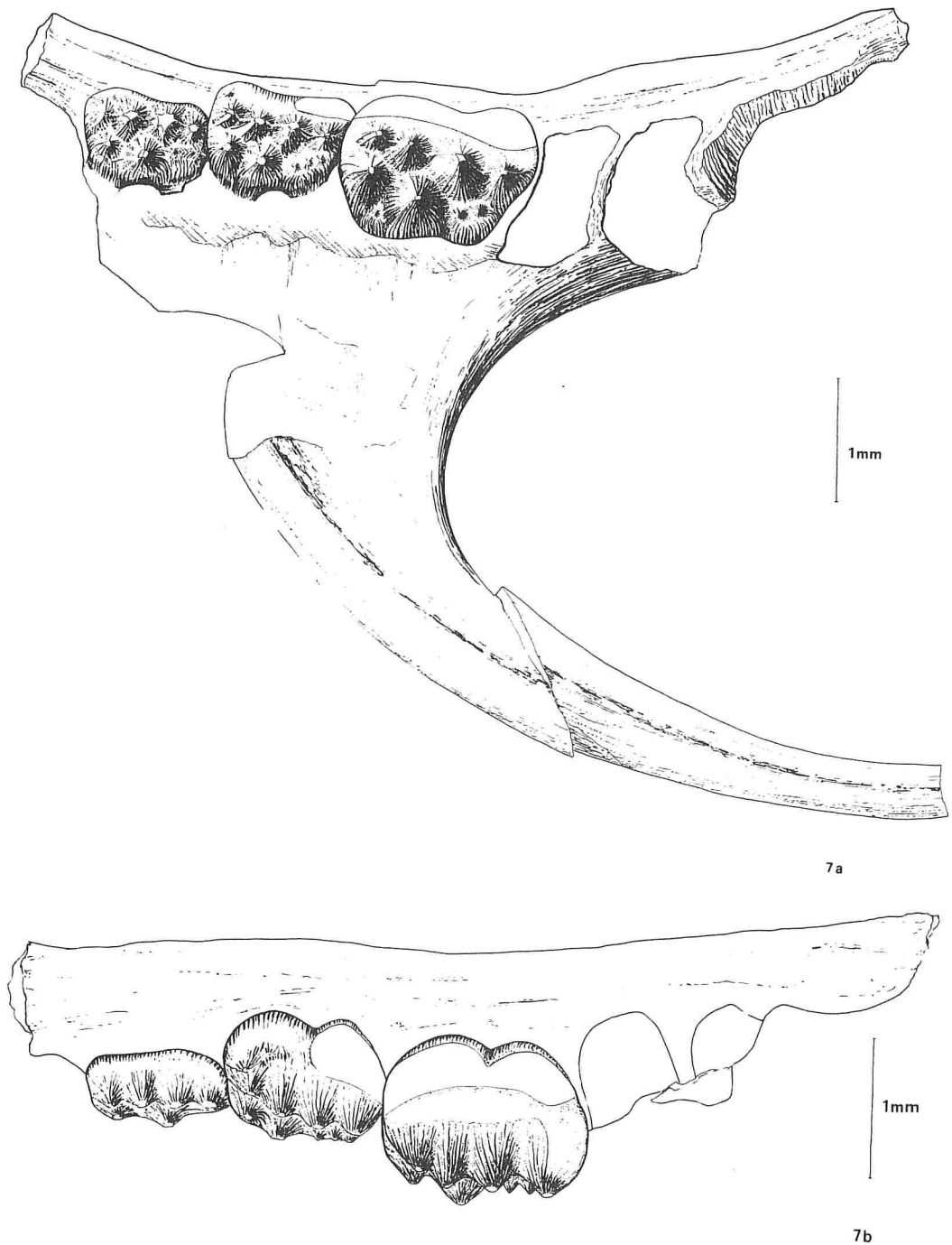


Abb. 7. - *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp. - Bruchstück eines rechten Maxillare mit p3-5/ (nach V.J. 463-155, *Holotypus*). - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. a/ Aufsicht (vgl. Taf. 4 Fig. 1a). b/ Lingual-Ansicht (vgl. Taf. 4 Fig. 1b).

Kuehneodon dryas ist die Krone des p5/ wieder völlig erodiert (siehe G. Hahn 1977 : Abb. 5). Dieser Abkautungs-Modus entsteht dadurch, dass die Prämolaren bei diesen Taxa kauend gebraucht werden und mit breiter Fläche aufeinander arbeiten. Die deutlich bis völlig abgeschliffenen Kronen der Unterkiefer-Prämolaren beweisen das. Beim Holotypus von *Kielanodon hopsoni* sind die buccale und die mittlere Höcker-Reihe an p4-5/ kaum usiert, die linguale Höcker-Reihe ist bei p4/ im hinteren Bereich, bei p5/ über die gesamte Länge des Zahnes völlig abgeschliffen, und zwar annähernd senkrecht (siehe Taf. 4 Fig. 1b). Es entsteht ein Abkautungs-Bild wie bei *Bolodon crassidens* und *B. osborni* (siehe Simpson 1928 : Abb. 10). Dadurch wird angezeigt, dass das Gebiss bei *Kielanodon* nicht mehr kauend, sondern bereits schneidend wie bei den Formen des Purbeck gebraucht wurde. Damit ist *Kielanodon* die fortschrittlichste Gattung unter allen Paulchoffatiidae der Grube Guimarota mit einem in die Zukunft weisenden Gebrauch des Gebisses.

Vom *Schädel* liegt nur ein Teil des rechten Maxillare vor. Der Proc. zyg. max. ist schlank und zeigt gegenüber dem Bau bei den übrigen Paulchoffatiidae keine Besonderheiten ; er weist einen Querbruch auf. Hinter dem p5/ sind die Alveolen des m1/ erhalten ; die vordere Alveole des m2/ ist eben angedeutet. Bemerkenswert ist die Stellung des p5/ insofern, als er sich im Vergleich zu anderen Paulchoffatiidae relativ weit vorn befindet, so dass auch seine hintere Wurzel noch im Bereich des Proc. zyg. max. liegt.

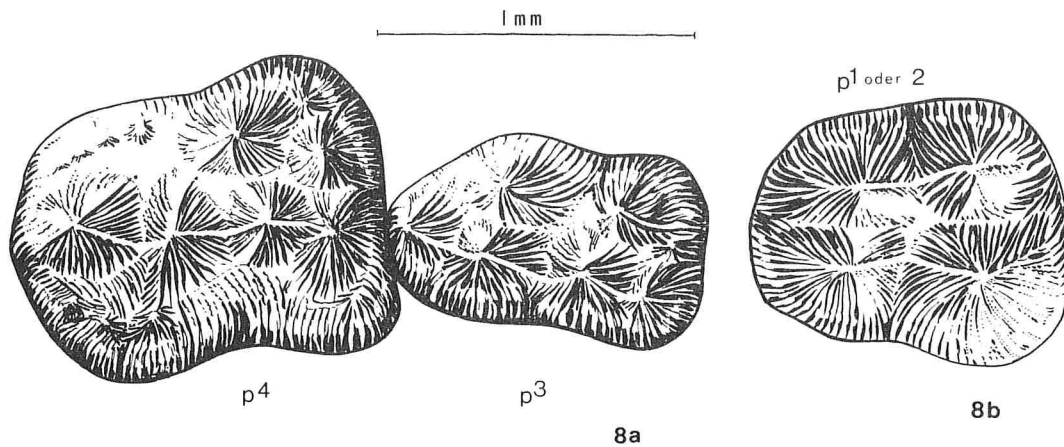


Abb. 8. - *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp. - Prämolaren des rechten Oberkiefers (nach V.J. 464-155). - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. a/ p3-4/ (vgl. Taf. 4 Fig. 2). b/ p1/ oder p2/

Beziehungen :

Kielanodon hopsoni unterscheidet sich von allen übrigen Paulchoffatiidae deutlich durch 2 Merkmale : den Kronen-Bau des p3/ und den Abkautungs-Modus auf p4-5/. Der p3/ zeigt 2 Höcker-Reihen. Damit ist die Molarisierung der Prämolaren bei *Kielanodon* weiter fortgeschritten als bei allen anderen Gattungen, bei denen dieser Zahn nur wenig länger als breit ist und 3-4 Höcker aufweist. Die Abkautung der hinteren Prämolaren ist, wie bei der Beschreibung der Bezahnung ausgeführt wurde, fortschrittlicher als bei allen anderen Taxa im Kimmeridgium. Sie lässt im Unterkiefer schneidend gebrauchte Prämolaren erwarten. Solche sind bislang aus der Grube Guimarota nur bei den als

Milch-Bezahnungen beschriebenen Exemplaren bekannt geworden (siehe G. Hahn 1978a). Die sich daraus ergebende Frage, ob es sich bei den hier als *K. hopsoni* beschriebenen Gebiss-Resten möglicherweise um Milch-Gebisse des Oberkiefers handelt, muss offen bleiben. Der p5/ der neuen Form ist nicht kleiner als bei *Pseudobolodon oreas* und *Henkelodon naias*, auch der p4/ erreicht die Masse des entsprechenden Zahnes bei *Paulchoffatia delgadoi* und *Henkelodon naias*. Es besteht daher durchaus auch die Möglichkeit, dass es sich bei *K. hopsoni* um eine neue Form handelt, deren Unterkiefer noch unbekannt ist. In welche Unterfamilie *Kielanodon* gehört, kann nicht entschieden werden, da die Anzahl der Prämolaren und die Stellung des m2/ unbekannt sind. Aufgrund des fortschrittlichen Abkautungs-Modus ist eine Zugehörigkeit zu den Kuehneodontinae wahrscheinlicher als zu den Paulchoffatiinae. Eine Zugehörigkeit zu den Plagiaulacidae ist wegen des Baus der p4-5/ auszuschliessen, da sie das Kronen-Muster der Paulchoffatiidae mit 3 Höcker-Reihen und entsprechender Anordnung der Höcker zeigen.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit sind einige neue Informationen über den Schädel-Bau und die Bezahnung der Paulchoffatiidae aus dem Unter-Kimmeridgium der Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria in Portugal zusammengestellt. Soweit sie den Schädel-Bau betreffen, beziehen sie sich auf die Morphologie der Gaumenregion, den Nachweis des Jugale und die ventrale Ausdehnung der Pterygoide. Insgesamt erlauben sie, eine neue Rekonstruktion des Schädels der Paulchoffatiinae in Ventral-Ansicht zu geben, wobei die Ohr-Region zunächst noch ausgeklammert bleibt (siehe Abb. 4).

Erstmals kann die Sutura zwischen Maxillare und Palatinum zumindest teilweise beschrieben werden. Sie verläuft ähnlich wie bei *Morganucodon*. Auch die kleinen (fpi) und die grossen (fpa) Palatinal-Foramina sind ähnlich wie bei dieser Gattung angeordnet; das fpi befindet sich jederseits zwischen m2/ und den inneren Choanen, das fpa liegt in einer Bucht, die hinten und beiderseits von der palatin-maxillaren Sutura umgeben ist. Auch im Verlauf der Sutura zwischen Prämaxillare und Maxillare sowie in der Lage und der Form der Incisiv-Foramina (fi) stimmen die Paulchoffatiinae und *Morganucodon* bemerkenswert überein. Damit ähnelt die Schnauzen-Region in Ventral-Ansicht bei den Paulchoffatiinae mehr *Morganucodon* als fortgeschrittenen Multituberculaten; sie bewahrt einen ursprünglichen, plesiomorphen Entwicklungs-Zustand. Auch die Dorsal-Seite des Maxillare und des Palatinum zeigt grosse Ähnlichkeit zu *Morganucodon*. Die Fossa nasolacimalis (fon) und der Sulcus sphenopalatinus des hinteren Nasen-Raumes (ssp) befinden sich in gleicher Lage, jedoch ist fon bei den Paulchoffatiinae grösser als bei *Morganucodon*. Der Sulcus palatinus majus (spm) verläuft bei *Morganucodon* über das Palatinum; bei den Paulchoffatiinae befindet er sich etwas weiter vorn; er folgt der palatin-maxillaren Sutura noch im Bereich des Maxillare. Weiterhin im Gegensatz zu *Morganucodon* sind in diesem Bereich auf der Dorsal-Seite 2 Foramina vorhanden. Eines führt zu spm; das andere ist dicht benachbart, tritt jedoch durch das Maxillare aus und steht mit spm nicht im Zusammenhang. Bei dem ersten handelt es sich um die dorsale Öffnung von fpa, beim anderen wahrscheinlich um ein fpi (vgl. ?fpi in Abb. 4).

Die Region des Basicranium ist von G. Hahn 1981 beschrieben worden. Um 2 Einzelheiten muss die dort gegebene Beschreibung ergänzt werden. Die Pterygoide (pt) bedecken den grössten Teil der Ventral-Seite in dieser Region. Sie greifen von links und rechts bis zum Vomer (v) vor, und nach hinten erstrecken sie sich bis fast zu den

Carotid-Foramina (fc) ; sie überdecken den grössten Teil des Basisphenoids (bs). Bei einem der neu beschriebenen Exemplare (siehe Taf. 4 Fig. 3) sind Reste der Pterygoide im Bereich vor den Carotid-Foramina erhalten. Bei dem 1981 beschriebenen Exemplar sind die Suturen sichtbar, welche die Pterygoide hinten begrenzen ; ihre Bedeutung wurde 1981 nicht erkannt (siehe Abb. 2). Die Pterygoide selbst sind bei diesem Exemplar auf der Ventral-Seite nicht erhalten. Das kleine Foramen (fnv), das jederseits dicht am Vomer zu sehen ist, kann nunmehr als Öffnung für den Nervus vidianus gedeutet werden ; 1981 blieb seine Bedeutung unklar. Ein offenes Cavum epiptericum ist bei den Paulchoffatiinae ebenso wie bei den jüngeren Multituberculaten nicht mehr vorhanden, in deutlichem Gegensatz zu *Morganucodon*. Die Carotid-Foramina befinden sich jedoch noch im Basisphenoid, während sie bei den jüngeren Multituberculaten nach aussen verlagert sind und im Winkel zwischen Basisphenoid, Pterygoid und Petrosium jederseits liegen.

Das Jugale (j) war bislang bei den Paulchoffatiidae unbekannt ; es war auf der Innenseite des Processus zygomaticus des Maxillare (pzm) angeheftet. Der Knochen selbst ist in keinem Falle überliefert, jedoch ist die Anheftungs-Narbe sehr deutlich sichtbar (siehe Taf. 2 Fig. 2, Taf. 3 Fig. 2-3) ; sie setzt sich nicht auf den Processus zygomaticus des Squamosums (pzs) fort. Das Jugale war wahrscheinlich ein sehr dünnes Knochenblatt, das bald nach dem Tod des Tieres abgelöst wurde.

Beim Gebiss-Bau liegen neue Erkenntnisse über die Stellung des m2/, über die Milch-Bezahnung, den Zahn-Wechsel, die komplette Unterkiefer-Bezahnung von *Guimarotodon leiriensis* und über die Bezahnung eines neuen Taxons vor, das *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp. genannt wird.

Im Jahre 1969 wurde durch den Autor zum Ausdruck gebracht, dass der m2/ bei *Paulchoffatia* unmittelbar hinter m1/ steht, ohne wie bei den Plagiaulacidae nach innen versetzt zu sein. Diese Feststellung wurde von einigen Kollegen bezweifelt. Jetzt liegt ein neuer, unverdrückter Schädel-Rest vor, in dem sämtliche Alveolen vom c bis zum m2/ erhalten sind (siehe Taf. 1 Fig. 1). Die Zahn-Reihe ist hinten etwas einwärts gekrümmt. Die Alveolen des m2/ liegen jedoch in direkter Fortsetzung des m1/. Diese Beobachtung erhärtet die Ansicht, dass bei den Paulchoffatiinae der m2/ nicht nach innen versetzt war, sondern dass in dieser Unterfamilie beide Molaren gleichartig nahe an der Aussenwand des Maxillare standen.

In einer aufgebrochenen Mandibel liegt die Krone des Folge-Incisivs vor ; seine Wurzel ist noch nicht ausgebildet (siehe Taf. 2 Fig. 1). Der wahrscheinlich zugehörige di ist gleichfalls vorhanden, steht jedoch nicht mehr im Zusammenhang mit der Mandibel. Alle 4 Prämolaren sind ausgebildet ; die p/1-3 sind stark, der p/4 ist nur wenig usiert. Dieser unterschiedliche Abkautungs-Grad zwischen p/3 und p/4 ist auch bei einigen anderen Unterkiefern der Paulchoffatiidae nachweisbar (siehe Tab. 2). Er kann am besten durch Zahn-Wechsel erklärt werden : der p/4 ist später als der p/3 ersetzt worden und kürzere Zeit hindurch in Gebrauch als dieser. In einem späteren Stadium der ontogenetischen Entwicklung passt sich der p/4 den übrigen Prämolaren an, und alle werden ähnlich usiert (siehe wiederum Tab. 2). Es ist wichtig festzustellen, dass der umgekehrte Fall (p/4 stärker abgekaut als p/3) bei den Paulchoffatiidae nicht beobachtet werden kann. Damit ist es wahrscheinlich, dass bei den Paulchoffatiidae alle Prämolaren des Unterkiefers zumindest einmal gewechselt wurden. Es liegt kein Grund vor, den "p/4" als "M/b" zu bezeichnen, wie Sloan 1981 es für die Multituberculaten der Ober-Kreide durchführt.

Erstmals kann eine Mandibel von *Guimarotodon leiriensis* beschrieben werden. Ursprünglich basierte dieses Taxon allein auf einem isolierten m/1, der durch den Bau der labialen Höcker-Reihe gekennzeichnet ist. Der medio-labiale Höcker ist nach innen

verschoben ; der antero-labiale und der postero-labiale Höcker sind zu einem Kranz kleiner Höckerchen umgestaltet, die den Labial-Rand der Krone einnehmen (siehe G. Hahn 1978b : Abb. 5d). Bei der neu aufgefundenen Mandibel zeigt der m/1 den gleichen Bau. Weiterhin sind die p/3-4 durch die Anwesenheit von 2 Reihen Basal-Höckern gekennzeichnet, was bei anderen Paulchoffatiidae unbekannt ist. Der Incisiv steht steil, seine Wurzel ist kurz, die Zahn-Reihe divergiert nur wenig gegenüber der Kiefer-Längsachse. Damit ist es sehr wahrscheinlich, dass *Guimarotodon* zu den Paulchoffatiinae gehört.

Eine weitere neue Mandibel mit p/2-4 *in situ* zeigt gleichfalls die Tendenz zur Entwicklung einer zweiten Reihe von Basal-Höckern an den p/3-4. Im Gegensatz zu *Guimarotodon* ist die zweite, obere Reihe jedoch auf einen grossen Basal-Höcker beschränkt, der am Hinterrand der Krone steht. Der p/1 ist offenbar nicht mehr vorhanden. Die systematische Stellung dieser Mandibel bleibt unbekannt. Dass es sich um ein juveniles Exemplar mit den dp handelt, geht hervor aus dem Bau der Zahn-Kronen (die erste Erhebung an der Schneide-Kante steht deutlich tiefer als die übrigen Erhebungen) und aus den kleinen Dimensionen der Zähne.

Kielanodon hopsoni wird für 2 Oberkiefer-Bruchstücke eingerichtet, in denen die hinteren Prämolaren erhalten sind. Dieses Taxon ist gekennzeichnet durch den Bau des p3/ : er ist klein, verlängert und mit 2 Längsreihen von Höckern besetzt. Bei allen übrigen Gattungen der Paulchoffatiidae ist der p3/ ein kurzer und gerundeter Zahn, der 3 oder 4 Höcker trägt. Eine weitere Besonderheit bietet die Art der Abkauung an p4-5/ (beide Zähne tragen 3 Höcker-Reihen) : die linguale Höcker-Reihe ist kräftig usiert, fast senkrecht abgeschliffen, wohingegen der labiale Bereich nur wenig durch Usur beeinträchtigt ist. Diese Art der Abkauung ist von *Bolodon* und den Plagiaulacidae bekannt ; sie setzt schneidend arbeitende Unterkiefer-Prämolaren voraus. Normalerweise wird bei den Paulchoffatiidae des Kimmeridgiums die gesamte Krone mehr oder weniger horizontal abgeschliffen (zumindest bei älteren Individuen), wie die meisten Unterkiefer-Bezahnungen eindrucksvoll beweisen. Der Unterkiefer von *Kielanodon* ist unbekannt. Unterkiefer mit rein schneidenden Prämolaren sind im Kimmeridgium nur von denjenigen Mandibeln überliefert, die als Milch-Bezahnungen interpretiert werden. *Kielanodon* gleichfalls als Oberkiefer-Milchbezahnung anzusprechen, wird jedoch durch die Grösse der p4-5/ verhindert, die in ihren Dimensionen den Prämolaren bei adulten Exemplaren entsprechen. Die Anzahl der vorderen Prämolaren bei *Kielanodon* ist unbekannt. Daher muss die systematische Stellung der Gattung als Vertreter der Paulchoffatiinae oder der Kuehneodontinae offen bleiben.

SUMMARY

In this paper some new informations dealing with the structure of the skull and the dentition of the Paulchoffatiidae from the Lower Kimmeridgian of the Guimarota coal-pit near Leiria, Portugal, are published. Those concerning the skull refer to the morphology of the palatal region, presence of jugals and ventral extend of the pterygoids. Altogether, they allow to give a new reconstruction of the ventral face of the Paulchoffatiinae skull (by omission of the ear region, as seen in text-fig. 4).

For the first time, the sutures between maxillary and palatine can, at least partly, be studied. They run similar as in *Moganucodon*. Also the lesser palatal foramina (fpi) and the greater palatal foramina (fpa) are located as in this genus, the fpi being placed between m2/ and the internal choanae, the fpa being placed in an indentation that is surrounded posteriorly and laterally by the palatino-maxillary suture. Again in the

course of the sutures between premaxillary and maxillary and in place and shape of the incisive foramina (fi) the Paulchoffatiinae and *Morganucodon* agree remarkably. With that in the Paulchoffatiinae the ventral face of the snout is more similar to *Morganucodon* than to advanced multituberculates, preserving a very primitive, plesiomorphic stage of evolution. Also the dorsal aspect of maxillary and palatine show great resemblance to *Morganucodon*. The nasolacrimal grooves (fon) and the sphenopalatine sinus of the posterior nasal chambers (ssp) are equal in position, but fon is larger in the Paulchoffatiinae than in *Morganucodon*. The greater palatine grooves (spm), running in *Morganucodon* across the palatine, are somewhat shifted anteriorly in the Paulchoffatiinae, following the palato-maxillary sutures still in the bottom of the maxillary. Again in contrast to *Morganucodon*, in the Paulchoffatiinae 2 foramina are present in the dorsal face of that region; one leading to spm, the other close beside it, but still passing through the maxillary, being not in contact with spm. The first foramen is the dorsal opening of fpa, the second one may be interpreted as a fpi (see ?fpi in text-fig. 4).

The basicranial region has been described by G. Hahn 1981. Two details must be added now to the then given description. The pterygoids (pt) cover most of the ventral face of that region. From left and right they spread to the vomer (v), and posteriorly they nearly extend to the carotid foramina (fc), covering the greater part of the basisphenoid (bs). In one of the new described specimens (see pl. 4 fig. 3), remains of the pterygoids are still present in front of the carotid foramina, and also in the specimen described in 1981 the sutures that limite the pterygoid bones posteriorly, are still visible, being not recognized then (see text-fig. 2). The pterygoids themselves are not preserved in their ventral parts in that specimen. The small foramen (fnv) that is situated at the vomer, not being interpreted in 1981, can now be explained as the opening for the Videan nerve. An open cavum epiptericum is missing already in the Paulchoffatiinae as in younger multituberculates, in distinct contrast to *Morganucodon*. But the carotid foramina are still located in the basisphenoid, whereas in advanced multituberculates they are shifted outwards to the corner between basisphenoid, pterygoid and petrosal.

The jugals (j), hitherto unknown in the Paulchoffatiidae, were inserted at the inner, lingual flank of the zygomatic process of the maxillary (pzm). The bones themselves are never preserved, but their impressions on the pzm are very clearly visible (see pl. 2 fig. 2, pl. 3 fig. 2-3). These impressions do not continue on the zygomatic process of the squamosal (pzs). The jugals were apparently very thin sheets of bone that were lost soon after the death of the animal.

Concerning the dentition, new informations are present that refer to the situation of m2/, to the milk dentition, the replacement of teeth, the complete lower dentition of *Guimarotodon leiriensis* and the upper dentition of a new taxon named *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp.

In 1969 it was expressed by the author that in *Paulchoffatia* the m2/ is situated immediately behind m1/, being not shifted inwards as in the Plagiaulacidae. This statement was doubted by some colleagues. Now a new, not distorted part of a skull is present, preserving all alveoli from c to m2/ (see pl. 1 fig. 1). The tooth row is slightly bent inwards posteriorly, but nevertheless the alveoli of m2/ are situated straight behind those of m1/. This observation confirms the opinion that in the Paulchoffatiinae the m2/ was not shifted inwards, but that in this subfamily both the molars were implanted homogeneously close to the outer wall of the maxillary.

In one broken mandible the crown of the deciduous incisor is present, whereas its root is not yet evolved (see pl. 2 fig. 1). The probably appertaining di is also present, but not more in contact with the mandible. All 4 premolars are developed, p/1-3 being

hardly, but p/4 being only slightly eroded. This different stage of erosion between p/3 and p/4 is present also in some other mandibles of the Paulchoffatiidae (see tab. 2). It can be explained best by replacement : the p/4 has become replaced later than p/3, being not as long in function as that tooth. In a later stage of the ontogenetic development, the erosion on p/4 adapts to that of the other premolars, and all premolars become similarly eroded (see again tab. 2). It is very interesting to notice that the opposite case - the p/4 being more eroded than the p/3 - cannot be observed among the Paulchoffatiidae. With that it is highly probable that in the Paulchoffatiidae all lower premolars were replaced at least for one time and that there is no reason to interpret the "p/4" as "M/b" as done by Sloan 1981 for the Upper Cretaceous multituberculates.

For the first time a mandible of *Guimarotodon leiriensis* can be described. Originally, this taxon was known only by an isolated m/1 that is characterized by the structure of its labial cusps. The meso-labial cusp is shifted inwards, and the antero-labial and the postero-labial cusps are transformed into a garland of small cuspules that occupy the labial border of the crown (see G. Hahn 1978b : text-fig. 5d). The new mandible now present show the same structure of m/1 ; but moreover both p/3 and p/4 are equipped with 2 rows of basal cuspules, unknown in other genera of the Paulchoffatiidae. The incisor is steeply implanted, its root is short, the tooth row diverges only slightly against the longitudinal axis of the mandible. With that it is very probably that *Guimarotodon* is a member of the Paulchoffatiinae.

In another new mandible with dp/2-4 *in situ* , the tendency to evolve a second row of basal cuspules on p/3-4 is repeated. But, in contrast to *Guimarotodon*, the upper, second row is confined to one large cuspule situated at the posterior border of the tooth. Apparently, the p/1 is missing. The systematic position of this mandible is unknown. Its ontogenetic position as a juvenile specimen with the dps present, is proved by the structure of the crowns (the first cusp of the blade being located definitely more below than the others) and by the relatively small dimensions of the teeth.

Kielanodon hopsoni is erected on 2 fragmentary maxillaries with the posterior premolars preserved. This taxon is characterized by the fact that the small, lengthened p3/ is equipped with 2 longitudinal rows of cusps. In all other paulchoffatiid genera the p3/ is a short, rounded, tricuspid to tetracuspid tooth. A second peculiarity is seen in the mode of erosion on p4-5/ (both these teeth have 3 rows of cusps) : their lingual walls are steeply eroded, sloping down nearly vertically, whereas the labial region is only slightly attacked by wear. This mode of erosion is known from *Bolodon* and the Plagiaulacidae ; it presumed the presence of cutting lower blades. In "normal" Kimmeridgian paulchoffatiids the whole surface of the crowns become eroded more or less horizontally - at least in older specimens - as is confirmed impressively by most of the lower dentitions. The lower jaw of *Kielanodon* is unknown. Lower dentitions with only cutting premolars are confined in the Kimmeridgian to that group of mandibles which is interpreted as containing the milk dentitions. To interpret *Kielanodon* also as an upper milk dentition fails by the magnitude of p4-5/ which show dimensions similar to other adult last premolars. The number of anterior premolars in *Kielanodon* is unknown. Therefore its systematic position, as a member of the Paulchoffatiinae or the Kuehneodontinae, remains open.

CONCLUSIONS

Dans cet article de nouvelles informations sont rassemblées, concernant la structure crânienne et la dentition des Paulchoffatiinae du Kimméridgien inférieur de la mine de lignite Guimarota près de Leiria au Portugal. En ce qui concerne la structure du crâne, ces informations se rapportent à la morphologie du palais, la présence du jugal et l'extension ventrale du ptérygoïde. Prises ensemble, elles permettent de donner une nouvelle reconstitution de la face ventrale du crâne des Paulchoffatiinae, la région de l'oreille restant cependant encore exclue (voir fig. 2).

Pour la première fois la suture entre le maxillaire et le palatin peut être décrite du moins partiellement. Elle est comparable à celle de *Morganucodon*. De même, les petits (fpi) et les grands (fpa) foramens palatins sont situés comme ceux de ce dernier genre, le fpi se trouve entre m2/ et les choanes, le fpa s'ouvre dans un renfoncement qui est entouré à l'arrière et sur les deux côtés par la suture palatino-maxillaire. Les Paulchoffatiinae ressemblent également de façon remarquable à *Morganucodon* par le trajet de la suture entre prémaxillaire et maxillaire ainsi que par la position et la forme des foramens incisifs (fi). Ainsi, la face ventrale du museau des Paulchoffatiinae ressemble plus à celle de *Morganucodon* qu'à celle des multituberculés plus évolués ; elle conserve un niveau évolutif primitif et plésiomorphe. La face dorsale du maxillaire et du palatin présente aussi de grandes ressemblances avec *Morganucodon*. La fosse nasolacrurale (fon) et le sillon sphéno-palatin de la cavité nasale postérieure (ssp) se trouvent dans la même position, cependant fon est plus grand chez les Paulchoffatiinae que chez *Morganucodon*. Le sillon palatin majeur (spm) qui parcourt le palatin chez *Morganucodon* est situé un peu plus en avant chez les Paulchoffatiinae, où il suit la suture palatino-maxillaire encore à hauteur du maxillaire. Une autre différence par rapport à *Morganucodon* est constituée par deux foramens sur la face dorsale de cette région. L'un aboutit au spm, l'autre est très voisin, mais traverse le maxillaire sans être en relation avec spm. Le premier représente l'orifice dorsal de fpa, le second probablement un fpi (voir ?fpi dans fig. 2).

La région basicrânienne a été décrite par G. Hahn (1981). Cette description doit être complétée par deux détails. Les ptérygoïdes (pt) couvrent la plus grande partie de la face ventrale de cette région. Ils s'avancent des deux côtés jusqu'au foramen carotidien (fc) ; ils recouvrent la plus grande partie du basisphénoïde (bs). Chez un des exemplaires nouvellement décrits (voir pl. 4 fig. 3) des restes des ptérygoïdes sont conservés devant le foramen carotidien. Chez le spécimen décrit en 1981 les sutures qui limitent les ptérygoïdes à l'arrière sont visibles, leur signification n'avait pas été reconnue en 1981 (voir fig. 2). Les ptérygoïdes eux-mêmes ne sont pas préservés sur la face ventrale de ce spécimen. Le petit foramen (fnv) visible de part et d'autre du vomer peut maintenant être interprété comme orifice du nerf vidian, en 1981 sa signification n'était pas claire. Un cavum épiptéricum ouvert est déjà absent chez les Paulchoffatiinae comme chez les multituberculés plus récents, au contraire de *Morganucodon*. Les foramens carotidiens se trouvent quelquefois encore dans le basisphénoïde alors que les multituberculés plus récents ils sont déplacés vers l'extérieur et se situent dans l'angle entre basisphénoïde, ptérygoïde et pétreux.

Le jugal (j) était inconnu jusqu'à présent chez les Paulchoffatiidae. Il était inséré sur la face interne de l'apophyse zygomatique du maxillaire (pzm). L'os même n'est conservé dans aucun cas, mais la surface suturale est visible très distinctement (voir pl. 2 fig. 2, pl. 3 fig. 2-3) ; elle ne s'étend pas sur l'apophyse zygomatique du squamosal (pzs). Le jugal était probablement une écaille osseuse très mince qui s'est détachée bientôt après la mort de l'animal.

Quant à la dentition, les nouveaux résultats concernent la position de m2/, la dentition de lait, le remplacement des dents, la dentition inférieure de *Guimarotodon leiriensis* et la dentition d'un nouveau taxon nommé *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp.

En 1969 l'auteur a exprimé l'opinion que chez *Paulchoffatia* m2/ est située immédiatement derrière m1/ sans être décalée vers l'intérieur comme chez les *Plagiaulacidae*. Cette constatation a été mise en doute par quelques collègues. Un nouveau reste crânien non déformé dont toutes les alvéoles de ce jusqu'à m2/ sont préservées, est maintenant disponible (voir pl. 1 fig. 1). La rangée des dents est postérieurement un peu courbée vers l'intérieur, mais néanmoins les alvéoles de m2/ suivent en ligne droite celles de m1/. Cette observation confirme la thèse que chez les *Paulchoffatiinae* m2/ n'est pas décalée vers l'intérieur mais que dans cette sous-famille les deux molaires se trouvent de même façon proches de la paroi extérieure du maxillaire.

Une mandibule endomagée permet d'observer la couronne d'une incisive de remplacement, dont la racine n'est pas encore formée (voir pl. 2 fig. 1). La di probablement correspondante est également présente mais n'est plus en contact avec la mandibule. Toutes les prémolaires sont développées ; les p/1-3 sont fortement usées, la p/4 seulement un peu. Cette différence dans le degré d'usure entre p/3 et p/4 peut être aussi constatée chez quelques autres mâchoires inférieures de *Paulchoffatiidae* (voir tabl. 2). Elle s'explique le mieux par le remplacement des dents : p/4 a été remplacée plus tard que p/3 et a été moins longtemps en fonction. Dans une phase ultérieure du développement ontogénétique p/4 s'adapte aux autres prémolaires et toutes sont usées de même façon (voir tab. 2). Il est important de noter que le cas inverse (p/4 plus usée que p/3) n'a pas été observé chez les *Paulchoffatiidae*. Il est donc probable que chez les *Paulchoffatiidae* toutes les prémolaires de la mâchoire inférieure sont remplacées au moins une fois. Il n'y a pas de raison de désigner "p/4" par "M/b" comme Sloan 1981 le fait pour les multituberculés du Crétacé supérieur.

Le mandibule de *Guimarotodon leiriensis* est décrite pour la première fois. Jusqu'à présent ce taxon n'était connu que par une m/1 isolée, caractérisée par la disposition de la rangée des tubercules labiaux. Le tubercule médio-labial est décalé vers l'intérieur ; le tubercule antéro-labial est décalé vers l'intérieur ; le tubercule antéro-labial et le postéro-labial sont transformés en une guirlande de petits tubercules qui occupent le bord labial de la couronne (voir G. Hahn 1978b : fig. 5d). La m/1 de la nouvelle mandibule présente la même structure. En outre p/3-4 sont caractérisées par la présence de deux rangées de tubercules basaux, ce qui est inconnu chez les autres *Paulchoffatiidae*. L'incisive est fortement redressée, sa racine est courte, la rangée des dents ne diverge que légèrement par rapport à l'axe longitudinal de la mandibule. Il est donc probable que *Guimarotodon* fait partie des *Paulchoffatiinae*.

Une autre nouvelle mandibule avec p/2-4 en place présente également une tendance à développer une seconde rangée de tubercules basaux sur les p/3-4. Au contraire de *Guimarotodon*, cette seconde rangée supérieure est réduite à un grand tubercule basal qui se trouve au bord postérieur de la couronne. Manifestement p/1 manque. La position systématique de cette mandibule reste incertaine. La structure des couronnes dentaires (la première crête du tranchant se trouve nettement plus bas les suivantes) et les petites dimensions des dents montrent qu'il s'agit d'un exemplaire juvénile avec les dp.

Kielanodon hopsoni est créé pour deux fragments de mâchoires supérieures dans lesquelles les prémolaires postérieures sont conservées. Ce taxon est caractérisé par la structure des p3/ : elle est petite, allongée et porte deux rangées de tubercules longitudinaux. Chez tous les autres genres des *Paulchoffatiidae* la p3/ est une dent courte et arrondie qui porte trois ou quatre tubercules. Une autre particularité réside dans

le mode d'usure des p4-5/ (les deux dents portent trois rangées de tubercules) : le côté lingual est fortement usé, abrasé presque verticalement, tandis que la partie labiale n'est que légèrement usée. Ce mode d'usure est connu de *Bolodon* et des Plagiaulacidae ; il exige la présence de prémolaires inférieures tranchantes. Normalement, chez les Paulchoffatiidae du Kimméridgien l'ensemble de la couronne est meulée plus ou moins horizontalement (du moins chez les individus âgés) comme la plupart des dentitions inférieures le prouvent de façon impressionnante. La mâchoire inférieure de *Kielanodon* est inconnue. Des mandibules avec des prémolaires purement tranchantes ne sont connues au Kimméridgien que par des exemplaires interprétés comme dentitions de lait. La taille des p4-5/ qui correspond aux dimensions des prémolaires d'exemplaires adultes défend de considérer *Kielanodon* comme une dentition de lait supérieure. Le nombre des prémolaires antérieures de *Kielanodon* est inconnu. C'est pourquoi l'attribution de ce genre à la sous-famille des Paulchoffatiinae ou des Kuehneodontinae reste ouverte.

DANK

Für anregende Diskussionen über den Bauplan der Multituberculaten, wodurch sich neue Gesichtspunkte auch für das hier beschriebene Material ergeben haben, danke ich Frau Prof. Dr. Z. Kielan-Jaworowska, Warschau und Herrn Prof. Dr. J. A. Hopson, Chicago. Die Übersetzung der Zusammenfassung in das Französische besorgte Herr Prof. Dr. B. Krebs, Berlin ; auch ihm sei hiermit gedankt. Das Material wurde wiederum von Frau E. Drescher, Berlin in bewährter Weise präpariert, von Herrn Instituts-Fotograf J. Kirsch, Marburg fotografiert und von Herrn Instituts-Zeichner B. Gehringer, Marburg gezeichnet (Abb. 5-8) ; ihnen sei gleichfalls für ihre Mithilfe an dieser Stelle gedankt. Schliesslich gebührt mein Dank wieder der Deutschen Forschungs-Gemeinschaft, die das Unternehmen "Guimarota" finanziert hat und dem Grabungs-Team der Freien Universität Berlin, das das Material geborgen hat.

LITERATUR

- CLEMENS, W.A. & KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1979. - Multituberculata. In : Lillegraven, J.A., Kielan-Jaworowska, Z. & Clemens, W.A. : *Mesozoic mammals, the first two-thirds of mammalian history* : 99-149, Abb. 6-1 bis 6-9, Tab. 6-1 bis 6-2 ; Berkeley (Univ. California Press).
- CLEMENS, W.A. & LILLEGRAVEN, J.A., 1986. - New Late Cretaceous, North American advanced therian mammals that fit neither the marsupial nor eutherian molds. In : Flanagan, K.M. & Lillegraven, J.A. : *Vertebrates, phylogeny, and philosophy. Contrib. Geol., Univ. Wyoming, Spec. Pap.*, 3 : 55-85, Tab. 1-2, Abb. 1-3 ; Laramie, Wyoming.
- CROMPTON, A.W. & SUN, A.-L., 1985. - Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. *Zool. J. Linnean Soc.*, 85 : 99-119, Abb. 1-8 ; London.
- HAHN, G., 1969. - Beiträge zur Fauna der Grube Guimarota Nr. 3. Die Multituberculata. *Palaeontographica*, Abt. A, 133 (1/3) : 1-100, Abb. 1-85, Tab. 1-20, Taf. 1-10 ; Stuttgart.
- HAHN, G. 1971. - The dentition of the Paulchoffatiidae (Multituberculata, Upper Jurassic). *Mem. Serv. geol. Portugal*, (N.S.), 17 : 1-39, Abb. 1-23, Tab. 1-4 ; Lissabon.

- HAHN, G., 1977. - Neue Schädel-Reste von Multituberculaten (Mamm.) aus dem Malm Portugals. *Geologica et Palaeontologica*, 11 : 161-186, Abb. 1-11, Tab. 1-2, Taf. 1-3 ; Marburg.
- HAHN, G., 1978a. - Milch-Bezahnungen von Paulchoffatiidae (Multituberculata ; Ober-Jura). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1978 (1) : 25-34, Abb. 1-5, Tab. 1 ; Stuttgart.
- HAHN, G., 1978b. - Neue Unterkiefer von Multituberculaten aus dem Malm Portugals. *Geologica et Palaeontologica*, 12 : 177-212, Abb. 1-11, Tab. 1-3, Taf. 1-5 ; Marburg.
- HAHN, G., 1978c. - Die Multituberculata, eine fossile Säugetier-Ordnung. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg*, 3 : 61-95, Abb. 1-16, Tab. 1 ; Hamburg.
- HAHN, G., 1981. - Zum Bau der Schädel-Basis bei den Paulchoffatiidae (Multituberculata ; Ober-Jura). *Senckenbergiana lethaea*, 61 (3/6) : 227-245, Abb. 1-4, Tab. 1, Taf. 1 ; Frankfurt am Main.
- HAHN, G., 1985. - Zum Bau des Infraorbital-Foramens bei den Paulchoffatiidae (Multituberculata ; Ober-Jura). *Berliner geowiss. Abh. (A)*, 60 : 5-27, Abb. 1-17, Tab. 1, Taf. 1-3 ; Berlin.
- HAHN, G. & HAHN, R., 1983. - Multituberculata. *Fossilium Catalogus, I : Animalia*, 127 : 1-409 ; Amsterdam (Kugler Publ.).
- KERMACK, K.A., MUSSETT, F. & RIGNEY, H.W., 1981. - The skull of *Morganucodon*. *Zool. J. Linnean Soc.*, 71 (1) : 1-158, Abb. 1-105, Tab. 1 ; London.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1971. - Results of the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions - part III. Skull structure and affinities of the Multituberculata. *Palaeont. polon.*, 25 : 5-41, Abb. 1-14, Taf. 1-5 ; Warschau.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., PRESLEY, R. & POPLIN, C., 1986. - The cranial vascular system in taeniolabidoid multituberculate mammals. *Roy. Soc. London, phil. Trans. (B)*, 313, No. 1164 : 525-602, Abb. 1-33, Taf. 1-9 ; London.
- KUHN, H.-J., 1971. - Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus*. *Abh. senckenberg. naturforsch. Ges.*, 528 : 1-224, Abb. 1-43 ; Frankfurt am Main.
- SIMPSON, G.G., 1928. - A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. I-X, 1-215, Abb. 1-56, Taf. 1-12 ; London (Brit. Mus.).
- SIMPSON, G.G., 1929. - American Mesozoic Mammalia. *Mem. Peabody Mus. Yale Univ.*, 3 (1) : I-XV, 1-171, Abb. 1-62, Taf. 1-32 ; New Haven, Connecticut.
- SIMPSON, G.G., 1937. - Skull structure of the Multituberculata. *Bull. amer. Mus. natur. Hist.*, 73 (8) : 727-763, Abb. 1-9 ; New York.
- SLOAN, R.E., 1981. - Systematics of Paleocene multituberculates from the San Juan Basin, New Mexico. In : Lucas, S., Rigby, Jr. K. & Kues, B : *Advances in San Juan Basin paleontology* : 127-160, Tab. 6.1 bis 6.3, Abb. 6.1 bis 6.15, Taf. 6.1 bis 6.2 ; Albuquerque, New Mexico (Univ. New Mexico Press).
- STARCK, D., 1979. - Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage, Band 2 : Das Skeletsystem. Allgemeines, Skeletsubstanzen, Skelet der Wirbeltiere einschliesslich Lokomotionstypen. I-XII, 1-776, Abb. 1-567 ; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- VAN VALEN, L., 1976. - Note on the origin of multituberculates (Mammalia). *J. Paleont.*, 50 (1) : 198-199 ; Tulsa, Oklahoma.

TAFEL-ERKLÄRUNGEN

TAFEL 1

Paulchoffatiidae G. HAHN 1969. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. - Stereo-Fotopaare.

Fig. 1. - Paulchoffatiinae gen. et sp. indet., V.J. 455-155 ; x 5,2. - Gaumenplatte (Maxillare, Palatinum, Proc. zyg. max.) in Ventral-Ansicht mit den Alveolen von c-m2/. Erläuterung der Einzelheiten in Abb. 4.

Fig. 2. - Paulchoffatiinae gen. et sp. indet., V.J. 455-155 ; x 5,2. - Gaumenplatte (Maxillare, Palatinum, Proc. zyg. max.) in Dorsal-Ansicht. Erläuterung der Einzelheiten in Abb. 1.

Fig. 3. - ? *Pseudobolodon* sp., V.J. 458-155 ; x 7,7. - Bruchstück eines rechten Maxillare mit gut erhaltenem F. maxillare.

Fig. 4. - Paulchoffatiidae, gen. et sp. indet., V.J. 459-155 ; x 6,7. - Bruchstück eines linken Squamosums mit Fossa glenoidalis und Proc. zyg. squam., Lingual-Seite. Es ist zu sehen, dass die Lingual-Seite des Proc. zyg. squam. einen Grat aufweist und eine Inserations-Fläche für das Jugale nicht vorhanden ist.

TAFEL 2

Paulchoffatiidae G. HAHN 1969. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal.

Fig. 1. - Paulchoffatiidae, gen. et sp. indet., V.J. 466-155 ; x 6,6. - Rechte Mandibel in Lingual-Ansicht mit p/1-4 und der Krone des Incisiv im aufgerissenen Kiefer-Knochen. Der di ist so angeordnet, wie er ursprünglich in der Matrix vor der Mandibel aufgefunden wurde.

Fig. 2. - *Kuehneodon dryas* G. HAHN, 1977, V.J. 399-155, *Holotypus* ; x 3,9. - Hinterer Schädel-Bereich in Ventral-Ansicht mit dem gut erhaltenen rechten Proc. zyg. squam. und der zerbrochenen Ohr-Region. Der abgerissene Proc. zyg. max. der linken Seite (rechts im Bild) zeigt sehr deutlich die langgestreckte Inserations-Fläche des Jugale. Davor sind im Maxillare die Wurzeln der p2-4/ sichtbar. Der vordere Schädel-Bereich mit der Bezahnung ist in G. Hahn 1977 : Taf. 2 Fig. 4 und Abb. 5 dargestellt.

TAFEL 3

Paulchoffatiidae G. HAHN, 1969. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. - Stereo-Fotopaare.

Fig. 1. - Paulchoffatiidae gen. et sp. indet., V.J. 465-155. - In 2 Teile zerbrochene rechte Mandibel mit Milch-Bezahnung (di, dp/2-4). a/ Lingual-Ansicht ; x 3,7. b/ Labial-Ansicht ; x 4,3.

Fig. 2. - ? *Pseudobolodon* sp., V.J. 457-155 ; x 7,9. - Bruchstück eines linken Proc. zyg. max. mit der Inserations-Fläche des Jugale.

Fig. 3. - ? *Pseudobolodon* sp., V.J. 456-155 ; x 7,9. - Bruchstück eines linken Proc. zyg. max. mit der Inserations-Fläche des Jugale.

TAFEL 4

Paulchoffatiidae G. HAHN, 1969. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. - Stereo-Fotopaare.

Fig. 1. - *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp., V.J. 463-155, *Holotypus*. - Bruchstück eines rechten Maxillare mit p³⁻⁵/ und Proc. zyg. max. a/ Aufsicht ; x 5,9. b/ Lingual-Ansicht ; x 6,7.

Fig. 2. - *Kielanodon hopsoni* n. g., n. sp., V.J. 464-155 ; x 12,2. - Bruchstück eines rechten Maxillare mit p³⁻⁴/.

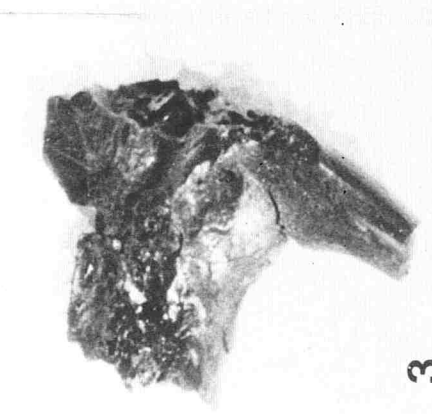
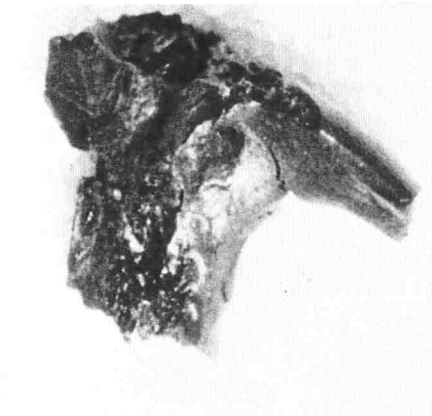
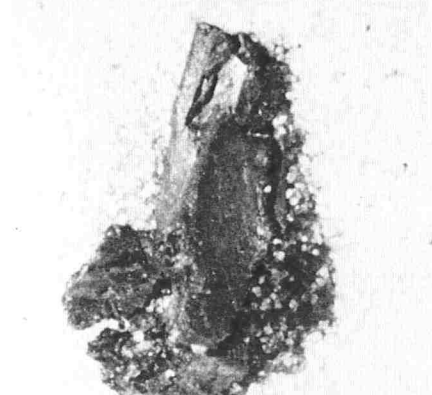
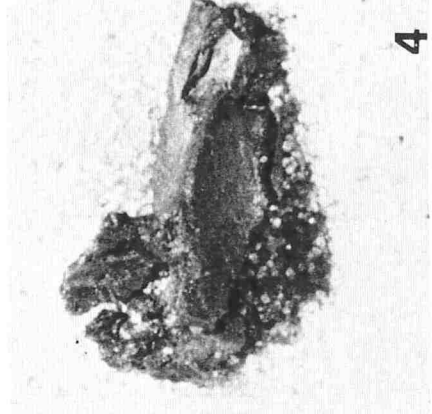
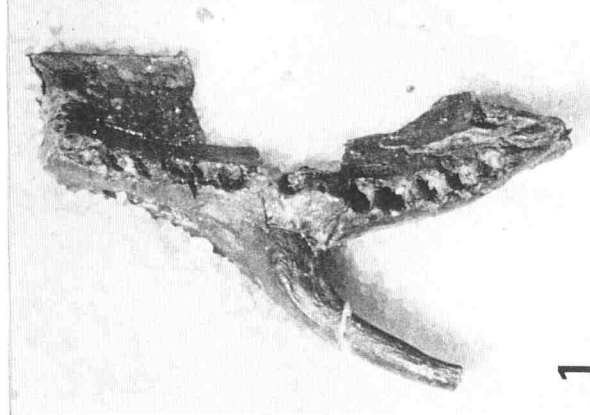
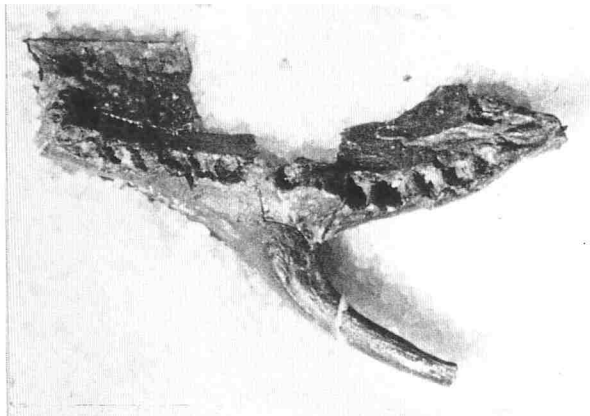
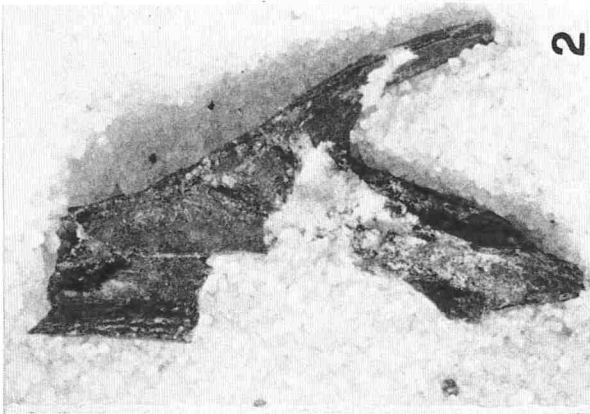
Fig. 3. - *Pseudobolodon oreas* G. HAHN, 1977, V.J. 460-155 ; x 4,7. - Bruchstück des rechten hinteren Schädel-Bereiches mit Fossa glenoidalis, Proc. zyg. squam., Promontorium, Pterygoid und Basisphenoid. Erläuterung der Einzelheiten in Abb. 3.

TAFEL 5

Paulchoffatiidae G. HAHN, 1969. - Lusitanien (Unter-Kimmeridgium) ; Kohlen-Grube Guimarota bei Leiria, Portugal. - Stereo-Fotopaare.

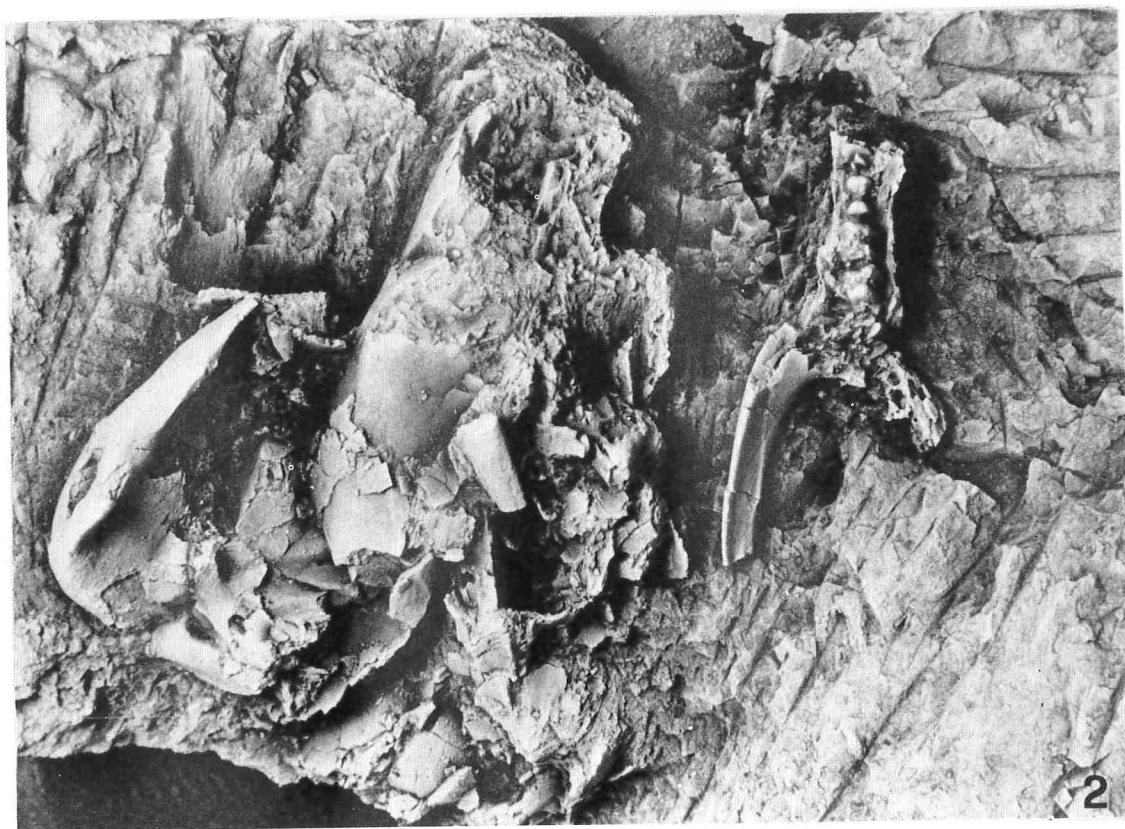
Fig. 1. - *Guimarotodon leiriensis* G. HAHN, 1969, V.J. 461-155. - Rechte Mandibel mit i-m/1. a/ Labial-Ansicht ; x 3,2. b/ Lingual-Ansicht ; x 3,2. c/ Aufsicht ; x 4,2.

Fig. 2. - *Guimarotodon leiriensis* G. HAHN, 1969, V.J. 462-155 ; x 7,8. - Bruchstück einer linken Mandibel mit p/2-4.

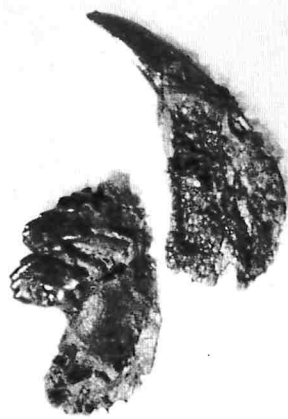
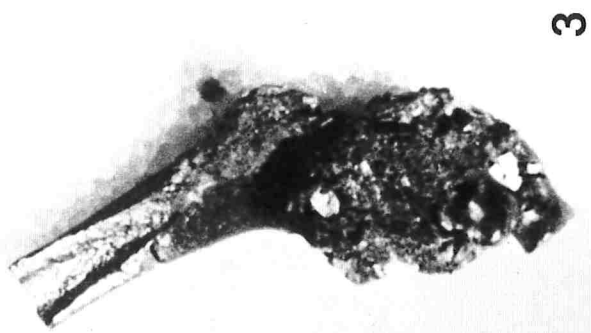


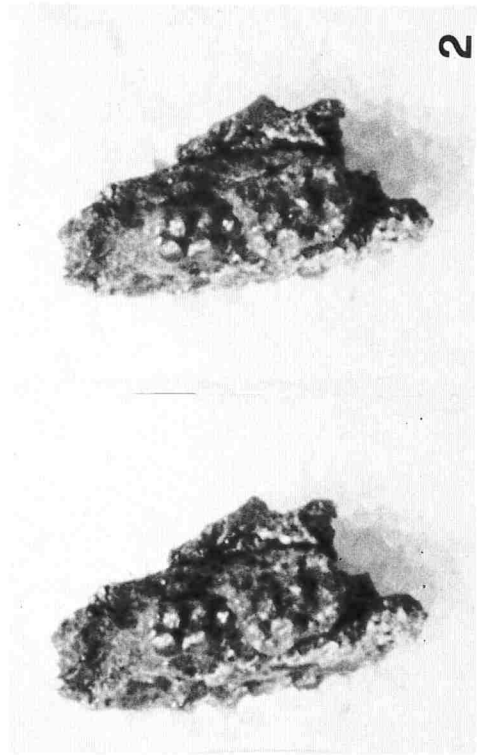
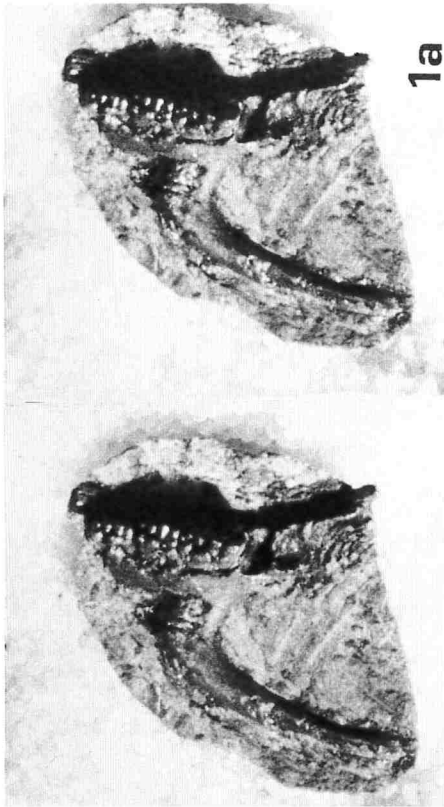
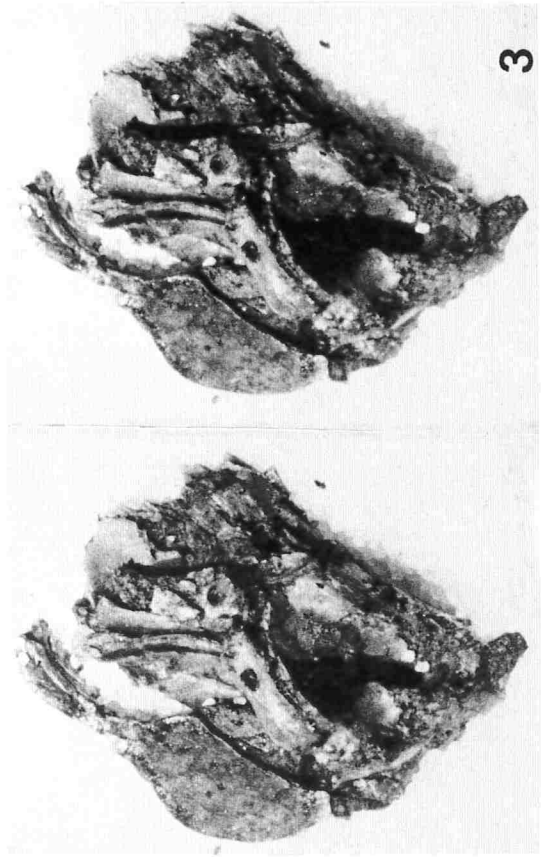
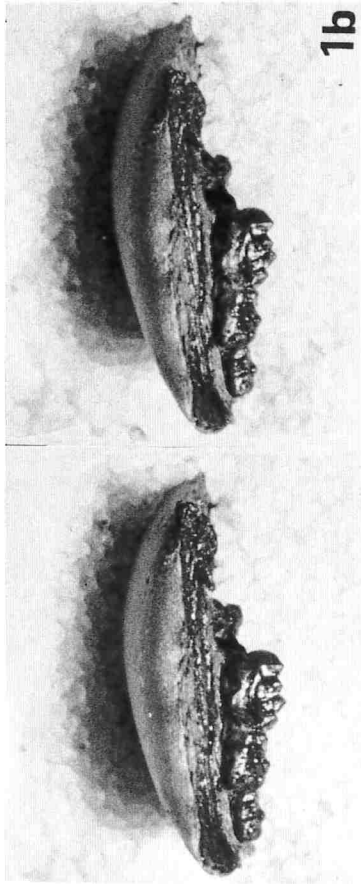


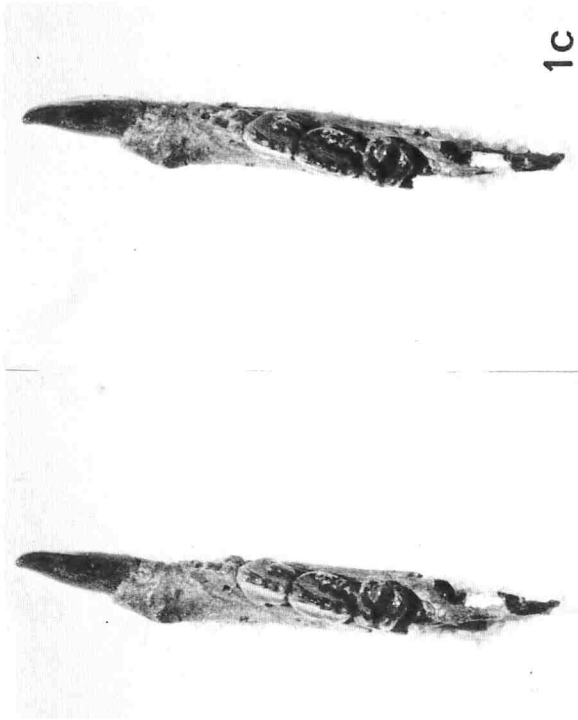
1



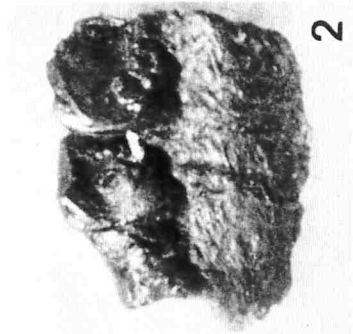
2







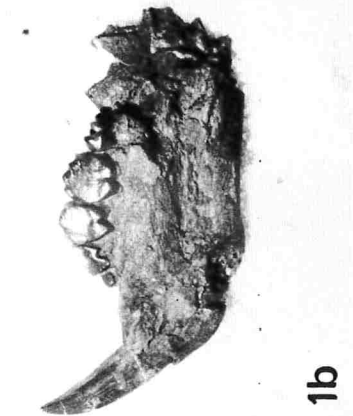
1c



2



1a



1b